

*Российская академия наук*

# **ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ**

Том 61 № 1 2021 Январь–Февраль

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

*Журнал издается под руководством  
Отделения биологических наук РАН*

## Редакционная коллегия:

*Главный редактор*  
Д.С. Павлов

А.М. Орлов (ответственный секретарь),  
С.А. Евсеенко (заместитель главного редактора),  
М.В. Мина (заместитель главного редактора),  
М.И. Шатуновский (заместитель главного редактора),  
О.Н. Маслова (научный редактор)

## Редакционный совет:

П.-А. Амундсен (Норвегия), Д.А. Астахов,  
А.В. Балушкин, А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия),  
Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада),  
А.О. Касумян, Б. Коллетт (США),  
А.Н. Котляр, К.В. Кузицин, Е.В. Микодина,  
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек, Д.А. Павлов,  
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов, В.П. Шунтов

*Зав. редакцией* М.С. Чечёта

*E-mail:* j.ichthyology@gmail.com

*Адрес редакции:* 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

Телефон: 495-958-12-60

---

Журнал “*Вопросы ихтиологии*” реферируется в Реферативном журнале ВИНИТИ,  
Russian Science Citation Index (Clarivate Analytics)

---

Москва

ООО «Объединённая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2021  
© Редакция журнала “Вопросы  
ихтиологии” (составитель), 2021

---

Подписано к печати 09.12.2020 г. Дата выхода в свет 10.02.2020 г. Формат 60 × 88<sup>1</sup>/<sub>8</sub> Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 23 экз.

Зак. 2876

Бесплатно

---

Учредитель: Российская академия наук  
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-66712  
от 28 июля 2016 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

---

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14  
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-068-20 ООО «Объединённая редакция»,

109028, г. Москва, Подкопаевский пер., д. 5, каб. 6  
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),  
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

**16+**

# СОДЕРЖАНИЕ

Том 61, Номер 1, 2021

Ревизия рода *Scopelogadus* (Melamphaidae). 3. *S. bispinosus* и *S. perplexus* sp. n.

*А. Н. Котляр* 3

Таксономические отношения русского (*Acipenser gueldenstaedtii*) и персидского (*A. persicus*) осетров (Acipenseridae): анализ современных данных

*Е. Д. Васильева, В. П. Васильев* 19

Морфология отолитов и родственные отношения некоторых видов рыб подотряда Scorpaenoidei

*Д. А. Павлов* 20

Аннотированный список ихтиофауны внутренних и прибрежных вод острова Сахалин. 1. Семейства Petromyzontidae–Salmonidae

*Ю. В. Дылдин, А. М. Орлов* 35

Ихтиофауна Цимлянского водохранилища

*В. С. Болдырев, Д. А. Вехов, В. В. Хоружая, В. В. Самотеева* 36

О нахождении двух редких видов трахиноидных рыб – *Chrionema furunoi* (Percophidae) и *Parapercis compressa* (Pinguipedidae) – в Южно-Китайском море

*А. М. Прокофьев* 46

Новые данные о распространении окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) в Гренландском море

*О. В. Карамушко, Й. Ш. Христиансен* 52

Новые находки морских рыб в водах Южного Вьетнама

*А. М. Прокофьев* 59

Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в озере Токко (Северное Забайкалье)

*С. С. Алексеев, В. П. Самусенок, А. Л. Юрьев, А. Н. Матвеев, М. Ю. Пичугин, В. С. Хлыстов, Н. Б. Коростелев, Е. А. Мишарина* 65

Распределение и некоторые черты биологии рогатковых рода *Triglops* (Cottidae) в Японском море

*О. И. Пуцина, В. В. Панченко, М. И. Бойко, А. И. Галеев* 88

Особенности репродуктивной биологии *Scorpaenopsis rapuensis* (Scorpaenidae)

*Н. Г. Емельянова, Д. А. Павлов* 100

Эффективность искусственного воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* при выпуске молоди в разном возрасте на примере реки Кола (Кольский полуостров)

*М. Ю. Алексеев, А. В. Зубченко* 109

Питание налима *Lota lota* в современных условиях Куйбышевского водохранилища

*Ф. М. Шакирова, Ю. А. Северов, В. З. Латыпова*

119

Ультраструктура отолитов (сагитты) в разных размерных группах рыбы-ползуна  
*Anabas testudineus* (Anabantidae)

*И. Бардан, С. Рой, А. Мукхонадхьяй, Б. Трипати*

124

---

---

УДК 597.5 Melamphaidae

## РЕВИЗИЯ РОДА *SCOPELOGADUS* (MELAMPHAIDAE). 3. *S. BISPINOSUS* И *S. PERPLEXUS* SP. N.

© 2021 г. А. Н. Котляр\*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: kotlyar@ocean.ru

Поступила в редакцию 19.11.2019 г.

После доработки 29.11.2019 г.

Принята к публикации 04.12.2019 г.

Переописан *Scopelogadus bispinosus* и восстановлен его видовой статус. Ранее он долгое время считался подвидом *S. mizolepis*. Вид обитает в основном в тропической и субтропической зонах центральной и восточной частей Тихого океана, в северо-восточной части океана отмечен в умеренных водах. Из тропических вод Тихого океана описан новый вид *S. perplexus* sp. n. Для нового вида характерно наличие большого числа лепестков ложножабры (10–11), наибольший из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, довольно короткий; окраска поверхности желудка равномерно тёмная, без заметного затемнения в задней части.

**Ключевые слова:** Melamphaidae, ревизия, систематика, *Scopelogadus bispinosus*, *Scopelogadus perplexus*.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010112

Настоящая статья продолжает серию публикаций (Котляр, 2019, 2020), посвящённую ревизии видов рода *Scopelogadus*. В третьей части ревизии на большом материале переописывается восточнотихоокеанский скопелогадус *S. bispinosus* (Gilbert, 1915), который длительное время признавался (Ebeling, Weed, 1963) подвидом *S. mizolepis* (Günther, 1878). Также для тропических вод Тихого океана описывается новый вид *S. perplexus* sp. n.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования послужила коллекция рыб Института океанологии РАН (ИО РАН) и Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ). Сведения по отдельным изученным экземплярам приведены при описании соответствующего вида. Обозначение морфологических признаков и информация о методах обработки материалов приведены в первой части работы (Котляр, 2019).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### *Scopelogadus bispinosus* (Gilbert, 1915) – восточнотихоокеанский скопелогадус

(рис. 1)

*Melamphaës bispinosus*: Gilbert, 1915. P. 325. Pl. 15 (Fig. 5) (о. Коронадо (Coronado Is.), около Сан-Диего, Калифорния, США, “Albatross”, станция 4381, 642–666 саженей. Голотип: USNM 75809).

*Melamphaës mizolepis*: Norman, 1929. P. 168 (побережье Калифорнии, Панамский залив).

*Melamphaes bispinosus*: Parr, 1931. P. 43–45 (координаты ловов, сравнение с *Melamphaes mizolepis*).

*Scopelogadus bispinosus*: Ebeling, 1962. P. 18 (в новой комбинации = *Melamphaes bispinosus* Gilbert). Hubbs et al., 1979. P. 16 (Калифорния, в списке). Keene, Tigne in Moser et al., 1984. P. 387. Fig. 206 (рисунки личинки SL 8.0 мм). Willis et al., 1988. P. 88 (в списке, северная часть Тихого океана, восточная транзитная зона). Sandknop, Watson in Moser, 1996. P. 710–711 (описание личинок).

*Scopelogadus mizolepis bispinosus*: Bussing, 1965. P. 213 (Перу, от 7°45' ю.ш. 82°23' з.д. до 18°23' ю.ш. 72°24' з.д., 420–2050 м). Berry, Perkins, 1966. P. 668–669. Fig. 13c (Калифорния, места ловов). Lavenberg, Fitch, 1966. P. 105 (Калифорнийский залив). Craddock, Mead, 1970. P. 3.32 (юго-восточная часть Тихого океана, 1 экз. SL 74 мм, 33°31' ю.ш. 72°18' з.д.). Robison, 1972. P. 454. Fig. 5 (Калифорнийский залив и прилегающие воды, карта). Brewer, 1973. P. 30, 33. Fig. 13c (Калифорнийский залив и прилегающие воды, карта). Парин и др., 1973. С. 132–133. Рис. 32 (юго-восточная часть Тихого океана, места ловов). Парин, Сазонов, 1982. С. 87 (Перу, места ловов в 1972 г.). Peden, Jamieson, 1988. P. 492 (1 экз. SL 49 мм, La Perouse Bank, 48°08.1' с.ш. 126°36.9' з.д., глубина лова 0–675 м). Андрианов, Беккер, 1989. С. 578–579 (восточная часть Тихого океана, репродуктивная биология). Парин и др., 1990. С. 208 (места ловов



Рис. 1. *Scopelogadus bispinosus* SL 79 мм, 10°53' ю.ш. 78°46' з.д.

в юго-восточной части Тихого океана). Котляр, 1996. С. 276 (Тихий океан, восточнее 160° з.д.). Котляр, 2004. Р. 7 (Тихий океан, к востоку от 160° з.д.).

*Scopelogadus mizolepis*: Евсеенко, Караваев, 1986. С. 145 (Перу, личинки с семи станций к северу от 7° ю.ш. и между 17°–18° ю.ш.). Iwasaki in Nakaya et al., 2009. Р. 234 (Перу, 9 экз. SL 46.4–79.4 мм, не найдена разница между подвидами).

М а т е р и а л. Всего 652 экз. SL 11.8–108.5 мм.

ИО РАН № 03859 – 8 экз. SL 29.0–55.0 мм, “S.F. Baird”, 28.06.1954 г., 27°34' с.ш. 119°31' з.д., глубина траления 0–170 м; ИО РАН № 03860 – 8 экз. SL 22.5–45.0 мм, НИС “Витязь”, рейс 26, 25.11.1957 г., ст. 3791, 11°02' с.ш. 173°45' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03861 – 2 экз. SL 68.0 и 73.0 мм, “Витязь”, рейс 29 (В–29), 08.12.1958 г., ст. 4191, проба 197, 40°20' с.ш. 135°49' з.д., глубина места 4460 м, глубина траления 1060–810 м; ИО РАН № 03862 – 1 экз. SL 86.5 мм, В–29, 08.12.1958 г., ст. 4191, проба 198, 40°20' с.ш. 135°49' з.д., глубина места 4460 м, глубина траления 302–325 м; ИО РАН № 03863 – 1 экз. SL 56.0 мм, В–29, 11.12.1959 г., ст. 4261, 24°58' с.ш. 117°49' з.д., глубина места 5710 м, глубина траления 295 м; ИО РАН № 03864 – 2 экз. SL 29.0 и 36.0 мм, “Витязь”, рейс 34 (В–34), 12.09.1961 г., ст. 5070, 13°01' с.ш. 140°35' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03865 – 1 экз. SL 24.0 мм, В–34, 12–13.09.1961 г., ст. 5073, 10°58' с.ш. 140°00' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03866 – 1 экз. SL 26.0 мм, В–34, 14.09.1961 г., ст. 5074, 10°29' с.ш. 140°00' з.д., глубина траления 4300–0 м; ИО РАН № 03867 – 2 экз. SL 96.0 и 108.5 мм, В–34, 22.09.1961 г., ст. 5094, 0°01' с.ш. 140°03' з.д., глубина места 4350 м, глубина траления 3500–0 м; ИО РАН № 03868 – 4 экз. SL 47.0–72.0 мм, В–34, 25.09.1961 г., ст. 5124, 7°55' с.ш. 153°45' з.д., глубина траления 370 м; ИО РАН № 03869 – 1 экз. SL 56.0 мм, В–34, 26.09.1961 г., ст. 5125, 9°40' с.ш. 153°00' з.д., глубина траления

1000–0 м; ИО РАН № 03070 – 1 экз. SL 24.0 мм, В–34, 27.10.1961 г., ст. 5126, 11°20' с.ш. 153°00' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03871 – 1 экз. SL 40.0 мм, В–34, 04.11.1961 г., ст. 5130, 9°41' с.ш. 176°03' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03872 – 7 экз. SL 36.0–48.5 мм, НИС “Ли́ра”, 14.11.1965 г., трал 2, 10°09' с.ш. 95°58' з.д., глубина траления 192 м; ИО РАН № 03873 – 24 экз. SL 26.5–52.5 мм, “Ли́ра”, 14.11.1965 г., трал 3, 10°09' с.ш. 95°58' з.д., глубина траления 125 м; ИО РАН № 03874 – 2 экз. SL 12.8 и 34.0 мм, “Ли́ра”, 20.11.1965 г., трал 8, 5°37' с.ш. 98°58' з.д., глубина траления 64 м; ИО РАН № 03875 – 4 экз. SL 47.0–77.0 мм, “Ли́ра”, 20.11.1965 г., трал 10, 5°38' с.ш. 93°58' з.д., глубина траления 900 м; ИО РАН № 03876 – 8 экз. SL 27.0–49.0 мм, “Ли́ра”, 21.11.1965 г., трал 12, 8°08' с.ш. 93°57' з.д., глубина траления 100 м; ИО РАН № 03877 – 71 экз. SL 11.8–30.0 мм, “Ли́ра” 26.12.1965 г., ст. Б, трал 26, 8°58' ю.ш. 89°50' з.д., глубина траления 72 м; ИО РАН № 03878 – 4 экз. SL 25.0–94.0 мм, “Ли́ра”, 25.03.1966 г., ст. В, трал 50, 3°22' с.ш. 120°07' з.д., глубина траления 1000 м; ИО РАН № 03879 – 1 экз. SL 88.0 мм, “Ли́ра”, 27.03.1966 г., ст. В, трал 51, 1°59' с.ш. 125°19' з.д., глубина траления 1000 м; ИО РАН № 03880 – 4 экз. SL 51.0–84.5 мм, НИС “Байкал”, рейс 3 (Б–3), 08.10.1967 г., ст. 36, 33°18' с.ш. 123°50' з.д., глубина места 4350 м, глубина траления 350–0 м; ИО РАН № 03881 – 1 экз. SL 74.0 мм, Б–3, 31.10.1967 г., ст. 82, 6°01' с.ш. 100°00' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03882 – 2 экз. SL 56.0 и 61.0 мм, Б–3, 31.10.1967 г., ст. 84, 6°12' с.ш. 97°35' з.д., глубина траления 155–0 м; ИОРАН № 03883 – 3 экз. SL 28.0–87.0 мм, Б–3, 31.10.1967 г., ст. 85, 6°01' с.ш. 100°00' з.д., глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03884 – 4 экз. SL 48.0–57.0 мм, Б–3, 01.11.1967 г., ст. 87, 6°10' с.ш. 99°15' з.д., глубина траления 230–0 м; ИО РАН № 03885 – 1 экз. SL 34.5 мм, Б–3, 02.11.1967 г., ст. 93, 6°09' с.ш. 98°31' з.д., глубина траления 50–0 м;

ИО РАН № 03886 — 12 экз. *SL* 14.0–69.0 мм, Б-3, 02.11.1967 г., ст. 97, 6°17' с.ш. 98°16' з.д., глубина траления ~ 420 м; ИО РАН № 03887 — 2 экз. *SL* 35.0 и 36.5 мм, Б-3, 03.11.1967 г., ст. 98, 6°03' с.ш. 96°38' з.д., глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03888 — 1 экз. *SL* 26.0 мм, Б-3, 08.11.1967 г., ст. 111, 5°52' ю.ш. 96°54' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03889 — 1 экз. *SL* 46.5 мм, Б-3, 10.11.1967 г., ст. 121, 6°18' ю.ш. 98°05' з.д., глубина траления 150–0 м; ИО РАН № 03890 — 1 экз. *SL* 49.0 мм, Б-3, 11–12.11.1967 г., ст. 124, 6°27' ю.ш. 96°50' з.д., глубина траления 320–0 м; ИО РАН № 03891 — 11 экз. *SL* 34.0–65.0 мм, Б-3, все данные, что и у предыдущего номера; ИО РАН № 03892 — 2 экз. *SL* 29.5 и 50.0 мм, Б-3, 12.11.1967 г., ст. 126, 6°22' ю.ш. 95°52' з.д., глубина траления 650–0 м; ИО РАН № 03893 — 2 экз. 44.5 и 58.0 мм, Б-3, 19.11.1967 г., ст. 144, 5°33' с.ш. 99°45' з.д., глубина траления 330 м; ИО РАН № 03894 — 4 экз. *SL* 22.5–68.0 мм, НИС “Академик Курчатов”, рейс 4 (АК-4), 29.08.1968 г., ст. 219-А, 0°00' с.ш. 85°00' з.д., глубина места 3430–3200 м, глубина траления ~1500 м; ИО РАН № 03895 — 3 экз. *SL* 27.0–41.0 мм, АК-4, 01.09.1968 г., ст. 224, 5°00' ю.ш. 88°45' з.д., глубина места 3960–3840 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03896 — 1 экз. *SL* 28.0 мм, АК-4, 02.09.1968 г., ст. 225, 6°00' ю.ш. 90°00' з.д., глубина места 4000–4040 м, глубина траления дно–0 м; ИО РАН № 03897 — 1 экз. *SL* 54.0 мм, АК-4, 04.09.1968 г., ст. 227, 6°00' ю.ш. 84°50' з.д., глубина места 4100–4050 м, глубина траления 2500–0 м; ИО РАН № 03898 — 1 экз. *SL* 55.0 мм, АК-4, 04–05.09.1968 г., ст. 227, 6°00' ю.ш. 84°50' з.д., глубина траления 600–0 м; ИО РАН № 03899 — 6 экз. *SL* 49.0–84.5 мм, АК-4, 06.09.1968 г., ст. 228, 8°35' ю.ш. 83°45' з.д., глубина траления 1650 м; ИО РАН № 03900 — 1 экз. *SL* 47.0 мм, АК-4, 09.09.1968 г., ст. 230, 12°30' ю.ш. 83°10' з.д., глубина места 4800–4750 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 003901 — 1 экз. *SL* 32.0 мм, АК-4, 10.09.1968 г., ст. 231, 12°24' ю.ш. 85°15' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03902 — 1 экз. *SL* 84.0 мм, АК-4, 14–15.09.1968 г., ст. 235, 19°55' ю.ш. 80°33' з.д., глубина места 3160–2310 м, глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03903 — 3 экз. *SL* 74.0–85.0 мм, АК-4, 16.09.1968 г., ст. 236, 20°00' ю.ш. 76°42' з.д., глубина траления 500 м; ИО РАН № 03904 — 1 экз. *SL* 25.0 мм, АК-4, 16.09.1968 г., ст. 236, 20°00' ю.ш. 76°42' з.д., глубина места 4680 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03905 — 5 экз. *SL* 59.0–96.0 мм, АК-4, 16.09.1968 г., ст. 236, 20°00' ю.ш. 76°42' з.д., глубина места 4680 м, глубина траления 1500 м; ИО РАН № 03906 — 1 экз. *SL* 78.0 мм, АК-4, 22.09.1968 г., переход между станциями 237–238, 23°19' ю.ш. 71°02' з.д., глубина траления ~ 1500 м; ИО РАН № 03907 — 2 экз. *SL* 52.0 и 54.5 мм, АК-4, 22–23.09.1968 г., переход между станциями 238–239, 23°15' ю.ш. 71°39' з.д.,

глубина траления ~ 1500 м; ИО РАН № 03908 — 6 экз. *SL* 58.0–82.5 мм, АК-4, 23.09.1968 г., переход между станциями 238–239, 23°15' ю.ш. 71°39' з.д., глубина траления ~ 500 м; ИО РАН № 03909 — 7 экз. *SL* 61.0–90.0 мм, АК-4, 20.10.1968 г., ст. 271, 17°41' ю.ш. 78°53' з.д., глубина места 2800–2980 м, глубина траления ~500 м; ИО РАН № 03910 — 14 экз. *SL* 49.0–94.0 мм, АК-4, 24.10.1968 г., ст. 276, 12°30' ю.ш. 77°57' з.д., глубина траления ~500 м; ИО РАН № 03911 — 15 экз. *SL* 47.0–92.0 мм, АК-4, 25.10.1968 г., ст. 277, 12°33' ю.ш. 78°36' з.д., глубина места 4200–4300 м, глубина траления ~ 1500 м; ИО РАН № 03912 — 17 экз. *SL* 51.0–86.0 мм, АК-4, 28.10.1968 г., ст. 283, 8°09' ю.ш. 80°40' з.д., глубина места 2040–1600 м, глубина траления ~500 м; ИО РАН № 03913 — 1 экз. *SL* 54.0 мм, АК-4, 01.11.1968 г., ст. 295, проба 226, 8°25' ю.ш. 81°18' з.д., глубина места 5200–6180 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03914 — 22 экз. *SL* 57.0–97.5 мм, АК-4, 01–02.11.1968 г., ст. 295, проба 227, 8°25' ю.ш. 81°18' з.д., глубина траления 1200 м; ИО РАН № 03915 — 4 экз. *SL* 27.0–49.0 мм, АК-4, 07.11.1968 г., ст. 306, 2°00' ю.ш. 81°57' з.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03916 — 12 экз. *SL* 18.0–69.0 мм, АК-4, 08.11.1968 г., ст. 307, проба 249, 2°02' ю.ш. 82°30' з.д., глубина места 2360–2300 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03917 — 10 экз. *SL* 35.0–71.0 мм, АК-4, 08.11.1968 г., ст. 307, проба 250, 2°02' ю.ш. 82°30' з.д., глубина места 2360–2300 м, глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03918 — 2 экз. *SL* 17.5 и 58.0 мм, АК-4, 08.11.1968 г., ст. 308, 2°00' ю.ш., 82°57' з.д., глубина места 2400–1800 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03919 — 29 экз. *SL* 27.0–72.5 мм, АК-4, 10–11.11.1968 г., ст. 313, 0°17' ю.ш. 84°28' з.д., глубина места 720–780 мм, глубина траления 700–0 м; ИО РАН № 03920 — 7 экз. *SL* 39.0–57.0 мм, АК-4, 14.11.1968 г., ст. 315, 3°21' с.ш. 81°02' з.д., глубина траления ~ 1300 м; ЗММУ № Р-13628 — 2 экз. *SL* 77.0 и 84.0 мм, НИС “Профессор Месяцев”, рейс 1, 22.07.1972 г., воды Перу; ИО РАН № 03921 — 26 экз. *SL* 36.5–82.0 мм, НИС “Дмитрий Менделеев”, рейс 20 (ДМ-20), 05–06.03.1978 г., ст. 1635, трал 2, 8°03' ю.ш. 81°10' з.д., глубина места 5200–2300 м, глубина траления 200–0 м; ИО РАН № 03922 — 3 экз. *SL* 40.0–79.0 мм, ДМ-20, 06.03.1978 г., ст. 1635, трал 3, координаты и глубина места те же, глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03923 — 9 экз. *SL* 34.0–68.0 мм, ДМ-20, 06.03.1978 г., ст. 1635, трал 4, координаты и глубина места те же, глубина траления 100–0 м; ИО РАН № 03924 — 6 экз. *SL* 33.0–69.0 мм, ДМ-20, 06.03.1978 г., ст. 1635, трал 5, координаты и глубина места те же, глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03925 — 18 экз. *SL* 29.0–76.0 мм, ДМ-20, 08.03.1978 г., ст. 1637, 8°18' ю.ш. 82°06' з.д., глубина места ~ 4000 м, глубина траления 700–0 м; ИО РАН № 03926 — 9 экз. *SL* 32.0–79.5 мм, ДМ-20, 14.03.1978 г., ст. 1647, трал 11, 8°53' ю.ш. 80°36' з.д.,

глубина места 4360–2500 м, глубина траления 700–0 м; ИО РАН № 03927 – 35 экз. *SL* 33.5–82.5 мм, ДМ-20, 14.03.1978 г., ст. 1647, трал 12, координаты и глубина места те же, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03928 – 9 экз. *SL* 34.0–58.5 мм, ДМ-20, 15.03.1978 г., ст. 1648, трал 13, 10°53' ю.ш. 78°46' з.д., глубина места 2290–2230 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03929 – 26 экз. *SL* 34.0–80.0 мм, ДМ-20, 15.03.1978 г., ст. 1648, трал 14, координаты и глубина места те же, глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03930 – 18 экз. *SL* 30.0–70.0 мм, ДМ-20, 29.03.1978 г., ст. 1661, трал 18, 11°44' ю.ш. 104°30' з.д., глубина места ~4500 м, глубина траления 200–0 м; ИО РАН № 03931 – 4 экз. *SL* 31.0–41.0 мм, ДМ-20, 29.03.1978 г., ст. 1661, трал 19, координаты и глубина места те же, глубина траления 1500–0 м; ИО РАН № 03932 – 2 экз. *SL* 32.0 и 44.0 мм, ДМ-20, 29.03.1978 г., ст. 1661а, трал 20, 11°03' ю.ш. 105°32' з.д., глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03933 – 7 экз. *SL* 29.0–85.0 мм, “Академик Курчатов”, рейс 17 (АК-17), 19.01.1974 г., ст. 1454, 1°03' ю.ш. 97°00' з.д., глубина места ~3270 м, глубина траления 300 м; ИО РАН № 03934 – 3 экз. *SL* 80.0–100.0 мм, АК-17, 23.01.1974 г., ст. 1456, трал 12, 0°02' ю.ш. 122°04' з.д., глубина места 4440 м, глубина траления 500 м; ИО РАН № 03935 – 1 экз. *SL* 40.0 мм, АК-17, 23–24.01.1974 г., ст. 1456, трал 13, координаты и глубина места те же, глубина траления 220 м; ИО РАН № 03936 – 3 экз. *SL* 35.0–42.5 мм, АК-17, 24.01.1974 г., ст. 1456, трал 17, координаты и глубина места те же, глубина траления 400 м; ИО РАН № 03937 – 2 экз. *SL* 16.0 и 79.0 мм, АК-17, 24.01.1974 г., ст. 1456, трал 18, координаты и глубина места те же, глубина траления 700 м; ИО РАН № 03938 – 2 экз. *SL* 77.0 и 94.0 мм, АК-17, 04.02.1974 г., ст. 1461, 0°00' ю.ш. 154°43' з.д., глубина траления ~500 м; ИО РАН № 03939 – 1 экз. *SL* ~ 57.0 мм, АК-17, 21–22.02.1974 г., ст. 1463, 12°40' ю.ш. 83°35' з.д., глубина траления ~ 400 м; ИО РАН № 03940 – 26 экз. *SL* 30.0–78.0 мм, АК-17, 03–04.03.1974 г., ст. 1472, трал 45, 7°51' ю.ш. 80°57' з.д., глубина траления 850–1000 м; ИО РАН № 03941 – 13 экз. *SL* 32.0–72.0 мм, АК-17, 04.03.1974 г., ст. 1472, трал 46, координаты те же, глубина траления 50–900 м; ИО РАН № 03942 – 28 экз. *SL* 28.0–73.0 мм, АК-17, 04.03.1974 г., ст. 1472, трал 48, координаты те же, глубина траления 900–1000 м; ЗММУ № Р-18311 – 5 экз. *SL* 56.0–86.5 мм, “Профессор Месяцев”, рейс 13, 14.09.1983 г., трал 34, 22°09' ю.ш. 81°18' з.д., глубина траления 230 м; ИО РАН № 02219 – 1 экз. *SL* 46.0 мм, НИС “Профессор Штокман”, рейс 18 (ПШ-18), 21.04.1984 г., ст. 1861, 21°41' ю.ш. 82°09' з.д., глубина места 1040–1370 м, глубина траления 50–300 м; ИО РАН № 02220 – 2 экз. *SL* 29.0 и 31.0 мм, ПШ-18, 21.04.1987 г., ст. 1862, 21°40' ю.ш. 82°04' з.д., глубина места >2000 м, глубина траления 200–0 м; ИО РАН № 02221 – 9 экз.

*SL* 32.0–70.0 мм, ПШ-18, 15.04.1987 г., ст. 1815, 17°35' ю.ш. 80°31' з.д., глубина места >4000 м, глубина траления 300–0 м; ИО РАН № 02222 – 1 экз. *SL* 84.0 мм, ПШ-18, 23.04.1987 г., ст. 1880, 23°26' ю.ш. 83°20' з.д., глубина места 600–2000 м, глубина траления 50–300–0 м; ИО РАН № 02223 – 2 экз. *SL* 27.0 и 45.5 мм, ПШ-18, 20.04.1987 г., ст. 1856, 21°43' ю.ш. 81°04' з.д., глубина места 1270–1200 м, глубина траления 900–920 м; ИО РАН № 03993 – 1 экз. *SL* 40.0 мм, НИС “Мстислав Келдыш”, рейс 22, 25.10.1990 г., ст. 2372, 9°10' с.ш. 89°29' з.д., глубина траления 1500–0 м.

**Д и а г н о з.** Вид с 2 колючими и 10–12 (обычно 11) мягкими лучами в спинном плавнике. Позвонков 25–26 (обычно 25). На 1-й жаберной дуге 21–27 (чаще 22–25) тычинок; длина наибольшего из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, равна 29.0–87.5% *l sp.br.* Лепестков ложножабры 3–8 (обычно 4–5). На pharyngobranchiale-3 18–147 зубов. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, 38°–63° (обычно ~50°). Поверхность желудка тёмная, с заметным затемнением в задней части.

**О п и с а н и е.** *D* II 10–12, *A* I 7–9, *P* 12–15, *VI* 7, *sp.br.* (6–9) + 1 + (13–18) = 21–27, *sp.br.*<sub>2</sub> (2–6) + 1 + (12–17) = 17–23, *sp.br.*<sub>3</sub> (1–3) + 1 + (9–16) = 12–19, *sp.br.*<sub>4</sub> (2–7) + (7–13) = 13–18, *fil.p.* 3–8, *squ*<sub>1</sub> 13–17, *squ*<sub>2</sub> 10–15, *pc* 5, *vert.* (10–12) + (14–15) = 25–26.

Высота тела укладывается 3.1–5.2 раза в *SL*. Длина хвостового стебля 2.7–4.3 раза в *SL*; высота хвостового стебля 7.9–12.8 раза в *SL* и 2.3–4.2 раза в длине хвостового стебля. Анальный плавник начинается под 2–6-м лучом спинного плавника, чаще под 4-м лучом (у просмотренных рыб из центральной части Тихого океана среднее значение 4.3, из северо-восточной части океана – 4.2, из восточной тропической и юго-восточной части океана – 4.0).

Длина головы 2.1–3.2 раза в *SL*. Глаза 4.1–9.1 раза в *s*, заглазничное расстояние 1.5–2.1 раза в *s*. Верхняя челюсть не доходит до вертикали заднего края глаза, её длина укладывается 2.1–3.5 раза в *s*, нижняя челюсть – 1.6–2.5 раза в *s*.

Угловая жаберная тычинка 1-й жаберной дуги укладывается 4.5–9.4 раза в *s*. Длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, укладывается 1.1–3.4 раза в *l sp.br.* или составляет 0.29–0.88 *l sp.br.* (по данным Эбелинга и Вида (Ebeling, Weed, 1963), 0.58–0.70).

На pharyngobranchiale-3 16–147 зубов, по мере роста рыб число этих зубов увеличивается (табл. 1). Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, обычно близок к 50° или немного больше этой величины.

**Таблица 1.** Величина угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, и число зубов на pharyngobranchiale-3 у разных размерных групп *Scopelogadus bispinosus* их разных районов Тихого океана

Длина ( <i>SL</i> ), мм	Центральная часть		Северо-восточная часть		Восточная тропическая и юго-восточная части	
	Угол, °	<i>ph</i> <sub>3</sub>	Угол, °	<i>ph</i> <sub>3</sub>	Угол, °	<i>ph</i> <sub>3</sub>
21–30	<u>49–54</u> 51.6 (5)	<u>20–45</u> 27.8 (4)			<u>44–63</u> 51.9 (11)	<u>18–36</u> 24.8 (8)
31–40	<u>47–58</u> 50.3 (6)	<u>27–29</u> 28.0 (2)	<u>48–52</u> 50.0 (2)	<u>21–33</u> 28.5 (4)	<u>42–61</u> 51.1(68)	<u>16–40</u> 25.8 (62)
41–50	49 (1)		<u>54–59</u> 56.5 (2)	<u>26–28</u> 27.0 (2)	<u>28–60</u> 47.1 (105)	<u>22–53</u> 32.8 (54)
51–60	47 (1)	50 (1)	50 (1)	<u>48–52</u> 50.0 (2)	<u>43–62</u> 50.7 (79)	<u>24–74</u> 41.0 (37)
61–70			48 (1)		<u>45–63</u> 50.4 (59)	<u>36–72</u> 50.9 (27)
71–80			53 (1)		<u>43–61</u> 48.9 (57)	<u>40–98</u> 61.1 (25)
81–90			52 (1)		<u>43–56</u> 49.2 (35)	<u>40–113</u> 68.6 (14)
91–100	45 (1)	96 (1)			<u>48–62</u> 54.6 (8)	<u>84–147</u> 113.3 (4)
101–110	–	144 (1)				

**Примечание.** *ph*<sub>3</sub> — число зубов на pharyngobranchiale-3; здесь и в табл. 2: над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой за скобками — среднее значение, в скобках — число исследованных экземпляров.

Чешуя очень крупная (вдоль бока тела до 15 чешуйных карманов), циклоидная и легко опадающая. Экземпляры с полностью сохранившейся чешуёй в исследованной коллекции отсутствуют. Только у семи рыб на теле сохранилось от одной до нескольких чешуй.

Наиболее крупный известный к настоящему времени экземпляр *SL* 108.5 мм находится в исследованной мною коллекции рыб (0°01' с.ш. 140°03' з.д.).

По нашим данным, половозрелые рыбы (IV стадия зрелости гонад) имели длину: самки — *SL* 78.0–80.0 мм (3 экз., январь), 46.5–94.0 мм (11 экз., март), 70.0 мм (апрель), 59.0–67.0 мм (5 экз., август), 68.0–96.0 мм (6 экз., сентябрь), 46.5–81.0 мм (25 экз., ноябрь), 68.0–86.5 мм (3 экз., декабрь); самцы — *SL* 41.0–86.0 мм (8 экз., март), 57.5–69.0 мм (2 экз., сентябрь), 37.0–67.0 мм (3 экз., октябрь), 40.0–50.0 мм (3 экз., ноябрь). Из приведённых данных можно предположить, что нерест у *S. bispinosus* имеет круглогодичный характер.

Пластические признаки *S. bispinosus* приведены в табл. 2, счётные — в табл. 3.

Окраска тела фиксированных в спирте рыб однотонно коричневая, довольно тёмная, почти чёрная на границах чешуйных карманов. Все плавники светло-коричневые или желтоватые. Жаберно-ротовая полость тёмно-коричневая. Поверхность желудка тёмная, с заметным затемнением в задней части.

**З а м е ч а н и я.** В табл. 2, исходя из имеющегося материала, сведения по морфометрии сгруппированы по трём частям Тихого океана: центральной, северо-восточной и восточной тропической с юго-восточной. Пластические признаки в равноразмерных группах имеют близкие значения. Также нет различий и в счётных признаках (табл. 3).

Эбелинг и Вид (Ebeling, Weed, 1963) в своей ревизии рода *Scopelogadus* выделяли два подвида внутри вида *S. mizolepis* — *S. mizolepis mizolepis* и *S. mizolepis bispinosus*. Они различали их по величине угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника (угол обычно 44°–45° у *S. mizolepis mizolepis* против 50°–60° у *S. mizolepis mizolepis*), высотой тела

Таблица 2. Пластические признаки в разных размерных классах *Scopelogadus bispinosus*

Признак	Центральная часть Тихого океана		Северо-восточная часть Тихого океана	Восточная тропическая и юго-восточная части Тихого океана	
	<i>n</i> = 3	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 5	<i>n</i> = 13	<i>n</i> = 282–287
<i>SL</i> , мм	24.0–29.0	36.0–56.0	68.0–86.5	12.8–31.0	32.0–100.0
			<b>В % <i>SL</i></b>		
<i>c</i>	<u>32.1–37.5</u> 35.5	<u>35.5–38.3</u> 36.5	<u>36.8–39.7</u> 38.2	<u>32.1–45.3</u> 39.0	<u>31.4–47.9</u> 39.1
<i>ao</i>	<u>9.2–9.3</u> 9.2	<u>7.8–9.7</u> 8.8	<u>8.8–9.8</u> 9.4	<u>4.3–8.5</u> 6.7	<u>7.3–13.4</u> 9.9
<i>o</i>	<u>6.9–8.4</u> 7.6	<u>6.1–7.1</u> 6.7	<u>6.4–7.5</u> 6.9	<u>4.2–8.3</u> 6.7	<u>4.3–8.5</u> 6.7
<i>po</i>	<u>15.4–19.0</u> 17.3	<u>18.9–22.2</u> 20.7	<u>21.3–23.1</u> 22.4	<u>19.2–24.2</u> 21.6	<u>17.1–28.9</u> 22.3
<i>ch</i>	<u>23.1–27.1</u> 25.1	<u>22.5–25.3</u> 24.2	<u>24.3–28.9</u> 26.0	<u>24.6–29.7</u> 26.9	<u>19.8–31.6</u> 26.3
<i>io</i>	<u>9.2–10.3</u> 9.7	<u>10.8–16.4</u> 12.6	<u>14.7–16.2</u> 15.3	<u>9.8–15.2</u> 12.2	<u>7.9–18.6</u> 13.3
<i>hf</i>	<u>4.1–4.2</u> 4.2	<u>3.9–5.0</u> 4.5	<u>4.4–6.3</u> 5.2	<u>5.2–6.5</u> 5.7	<u>2.3–7.0</u> 5.0
<i>lmx</i>	<u>13.4–17.5</u> 15.5	<u>12.5–15.3</u> 13.8	<u>12.2–14.7</u> 13.8	<u>13.7–18.0</u> 16.3	<u>11.1–19.2</u> 14.9
<i>lmd</i>	<u>17.2–21.3</u> 19.7	<u>18.3–20.5</u> 19.3	<u>17.8–19.2</u> 18.6	<u>20.3–24.2</u> 21.4	<u>14.4–23.9</u> 19.0
<i>hl</i>	<u>4.8–6.3</u> 5.8	<u>5.8–6.3</u> 6.1	<u>5.5–6.8</u> 6.1	<u>5.4–9.4</u> 7.2	<u>4.6–8.7</u> 6.3
<i>l sp.br.</i>	<u>5.7–8.1</u> 6.8	<u>5.1–6.3</u> 5.7	<u>6.6–7.4</u> 7.0	<u>5.3–8.3</u> 6.8	<u>4.0–8.5</u> 6.3
<i>lf</i>	<u>2.0–3.8</u> 2.7	<u>1.8–3.2</u> 2.4	<u>2.4–2.8</u> 2.6	<u>1.6–4.1</u> 3.1	<u>1.7–5.8</u> 3.3
<i>l fil.p.</i>	<u>1.0–2.1</u> 1.5	<u>1.0–1.3</u> 1.2	<u>0.9–1.4</u> 1.1	<u>0.6–1.8</u> 1.2	<u>0.5–2.2</u> 1.3
<i>H</i>	<u>23.1–26.3</u> 24.4	<u>22.9–26.7</u> 24.9	<u>25.0–30.1</u> 27.5	<u>23.2–31.3</u> 26.9	<u>19.4–32.5</u> 27.2
<i>h</i>	<u>8.6–9.2</u> 8.9	<u>8.9–10.4</u> 9.5	<u>8.1–9.6</u> 9.1	<u>8.2–10.2</u> 9.2	<u>7.8–12.6</u> 9.6
<i>lpc</i>	<u>31.0–33.3</u> 32.1	<u>25.9–29.5</u> 28.5	<u>31.2–33.8</u> 32.6	<u>27.5–32.8</u> 30.3	<u>23.4–37.6</u> 30.1
<i>aD</i>	<u>42.1–45.8</u> 44.6	<u>42.9–48.2</u> 46.2	<u>44.1–48.6</u> 46.7	<u>44.3–50.3</u> 47.3	<u>39.5–57.9</u> 47.9
<i>aP</i>	<u>39.6–39.7</u> 39.6	<u>38.4–40.2</u> 39.6	<u>40.1–41.2</u> 40.8	<u>38.1–46.1</u> 40.8	<u>34.5–47.9</u> 40.8
<i>aV</i>	<u>37.5–40.3</u> 39.0	<u>38.9–41.4</u> 41.2	<u>39.5–42.1</u> 41.1	<u>36.7–45.3</u> 39.8	<u>33.8–49.5</u> 40.8

Таблица 2. Продолжение

Признак	Центральная часть Тихого океана		Северо-восточная часть Тихого океана	Восточная тропическая и юго-восточная части Тихого океана	
	<i>n</i> = 3	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 5	<i>n</i> = 13	<i>n</i> = 282–287
<i>aA</i>	<u>50.4–56.6</u> 53.7	<u>57.5–60.6</u> 59.4	<u>54.6–56.8</u> 55.8	<u>50.3–64.8</u> 57.1	<u>50.0–69.1</u> 59.5
<i>PV<sub>1</sub></i>	<u>4.2–6.7</u> 5.4	<u>5.0–7.1</u> 6.1	<u>7.4–9.6</u> 8.7	<u>4.8–7.7</u> 6.5	<u>4.1–12.3</u> 7.5
<i>PV<sub>2</sub></i>	<u>2.1–3.8</u> 3.1	<u>2.1–3.9</u> 2.8	<u>2.9–5.3</u> 3.9	<u>2.3–6.5</u> 3.9	<u>1.1–7.2</u> 4.0
<i>VA</i>	<u>15.4–17.9</u> 16.7	<u>17.3–23.7</u> 19.1	<u>16.2–17.1</u> 16.7	<u>16.1–20.7</u> 18.1	<u>14.2–24.0</u> 19.1
<i>ID</i>	<u>17.9–21.7</u> 19.5	<u>18.4–21.4</u> 19.9	<u>19.1–23.3</u> 21.6	<u>15.7–21.8</u> 19.3	<u>16.3–24.3</u> 20.2
<i>IP</i>	<u>29.2–30.8</u> 29.8	<u>27.5–30.6</u> 29.0	<u>26.5–34.9</u> 31.3	<u>23.9–43.3</u> 30.5	<u>17.0–37.0</u> 29.1
<i>IV</i>	<u>11.3–12.1</u> 11.7 (2)			<u>8.1–10.4</u> 13.3 (2)	<u>9.8–17.2</u> 12.7 (40)
<i>DP</i>	<u>13.8–15.8</u> 14.7	<u>14.3–18.1</u> 16.4	<u>13.7–17.9</u> 15.2	<u>13.3–18.8</u> 15.9	<u>11.3–21.8</u> 17.2
<i>DV</i>	<u>24.1–27.1</u> 25.1	<u>23.7–27.8</u> 25.8	<u>25.0–31.2</u> 27.9	<u>22.0–30.5</u> 26.2	<u>20.7–34.2</u> 28.3
<i>IA</i>	<u>8.6–10.8</u> 9.7	<u>9.2–10.7</u> 9.9	<u>10.3–11.6</u> 11.2	<u>8.8–11.7</u> 9.8	<u>7.3–14.4</u> 10.4
<i>pD<sub>1</sub></i>	<u>52.4–55.8</u> 54.1	<u>54.2–55.3</u> 54.8	<u>57.1–59.0</u> 58.3	<u>50.0–54.0</u> 52.6	<u>48.4–64.0</u> 56.3
<i>pD<sub>2</sub></i>	<u>34.1–39.6</u> 36.1	<u>32.5–33.6</u> 33.0	<u>35.8–37.0</u> 36.5	<u>26.6–40.0</u> 33.2	<u>25.6–40.7</u> 34.7
<i>pA<sub>1</sub></i>	<u>40.3–45.8</u> 42.6	<u>38.2–42.0</u> 39.6	<u>44.9–46.6</u> 45.7	<u>36.0–43.2</u> 39.6	<u>33.8–49.1</u> 41.7
<i>pA<sub>2</sub></i>	<u>31.1–32.5</u> 31.8	<u>28.9–30.4</u> 29.6	<u>32.4–33.8</u> 33.3	<u>29.0–33.3</u> 31.0	<u>22.9–37.8</u> 30.9
			B % c		
<i>ao</i>	<u>24.4–28.6</u> 26.1	<u>21.4–26.7</u> 24.1	<u>24.0–25.8</u> 24.6	<u>24.5–33.0</u> 27.5	<u>18.2–32.1</u> 25.4
<i>o</i>	<u>18.7–23.4</u> 21.4	<u>15.8–20.0</u> 18.4	<u>16.7–19.0</u> 18.2	<u>10.9–19.6</u> 16.6	<u>11.3–24.6</u> 17.2
<i>po</i>	<u>48.1–51.4</u> 49.8	<u>53.3–58.6</u> 56.8	<u>55.2–60.6</u> 58.6	<u>52.0–61.1</u> 55.7	<u>48.0–67.5</u> 57.0
<i>ch</i>	<u>62.6–77.9</u> 70.9	<u>62.1–70.0</u> 66.3	<u>62.1–75.8</u> 68.0	<u>56.5–78.9</u> 67.8	<u>55.6–80.0</u> 67.4
<i>io</i>	<u>24.4–29.9</u> 27.4	<u>30.3–46.0</u> 34.1	<u>37.9–44.0</u> 40.1	<u>22.0–44.4</u> 30.1	<u>24.1–47.0</u> 34.3

Таблица 2. Окончание

Признак	Центральная часть Тихого океана		Северо-восточная часть Тихого океана	Восточная тропическая и юго-восточная части Тихого океана	
	<i>n</i> = 3	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 5	<i>n</i> = 13	<i>n</i> = 282–287
<i>hf</i>	<u>11.0–13.0</u> 11.8	<u>10.8–14.0</u> 12.4	<u>12.0–16.6</u> 14.3	<u>10.4–16.4</u> 14.4	<u>6.8–19.6</u> 12.8
<i>lmx</i>	<u>36.4–46.8</u> 43.3	<u>34.5–40.7</u> 37.6	<u>33.2–38.5</u> 36.0	<u>31.8–45.8</u> 38.3	<u>28.3–47.6</u> 38.3
<i>lmd</i>	<u>46.7–63.6</u> 55.7	<u>50.3–57.8</u> 52.8	<u>48.3–49.1</u> 48.6	<u>47.05–63.3</u> 53.3	<u>39.7–57.9</u> 48.6
<i>hl</i>	<u>13.1–19.5</u> 16.4	<u>15.1–17.8</u> 16.6	<u>14.5–17.2</u> 15.9	<u>15.7–21.4</u> 18.2	<u>10.6–21.2</u> 16.1
<i>l sp.br.</i>	<u>15.4–19.4</u> 17.7	<u>14.8–17.8</u> 16.1	<u>16.9–19.3</u> 18.1	<u>14.5–22.2</u> 17.4	<u>10.6–20.4</u> 16.3
<i>lf</i>	<u>6.5–10.0</u> 7.9	<u>5.6–8.6</u> 7.4	<u>6.9–7.6</u> 7.2	<u>5.1–12.2</u> 7.9	<u>5.1–13.3</u> 8.3
<i>l fil.p.</i>	<u>2.1–3.7</u> 3.0	<u>2.5–3.7</u> 3.1	<u>2.4–3.4</u> 2.7	<u>1.5–4.5</u> 3.0	<u>1.2–6.4</u> 3.2
			<b>B % <i>l sp.br.</i></b>		
<i>lf</i>	<u>32.0–51.4</u> 40.5	<u>32.7–54.8</u> 42.5	<u>32.0–86.6</u> 35.7 (11)	<u>29.0–66.7</u> 44.3	<u>31.3–87.5</u> 51.7

**Примечание.** Здесь и в табл. 4: *SL* – стандартная длина рыбы, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *ch* – высота головы, *io* – ширина межглазничного промежутка, *hf* – высота лба, *lmx* – длина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *hl* – ширина подглазничной кости, *l sp.br.* – длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге, *lf* – длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки на 1-й жаберной дуге; *l fil.p.* – длина наиболее длинного лепестка ложножабры, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *lpc* – длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aV*, *aA* – антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния; *PV<sub>1</sub>* – пектовентральное расстояние по прямой между нижним краем грудного плавника и началом брюшного, *PV<sub>2</sub>* – пектовентральное расстояние по горизонтали между вертикалями нижнего края основания грудного плавника и началом брюшного плавника, *VA* – вентроанальное расстояние; *ID*, *IA* – длина оснований спинного и анального плавников; *IP*, *IV* – длина грудного и брюшного плавников; *DP*, *DV* – дорсопекторальное и дорсовентральное расстояния; *pD<sub>1</sub>*, *pA<sub>1</sub>* – постдорсальное и постанальное расстояния от начала соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника; *pD<sub>2</sub>*, *pA<sub>2</sub>* – постдорсальное и постанальное расстояния от конца соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника; *n* – число рыб, экз.

(23.2–27.4 против 23.5–33.5% *SL*), длиной головы (34.4–40.9 против 36.3–46.5% *SL*), числом зубов на pharyngobranchiale-3 (65–125 против 24–65), длиной наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки 1-й жаберной дуги (у *S. mizolepis mizolepis* эта длина обычно меньше 0.6 (0.33–0.63) от длины этой тычинки против обычно более 0.6 (0.58–0.70) у *S. mizolepis bispinosus*).

Сравнение пластических признаков *S. mizolepis* из западной части Тихого океана и *S. bispinosus* из восточной части Тихого океана приведены в табл. 4 (в таблицу не включены признаки, по которым не выявлены какие-либо различия). Особенно заметно различаются эти виды длиной более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки 1-й жаберной дуги. По этому признаку вид *S. bispinosus* при определённом

навыке можно определять без каких-либо дополнительных промеров.

Нет чётких различий между видами по величине угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника. У *S. bispinosus* среднее значение этого угла составило 51.3° (*n* = 449), а у *S. mizolepis* из западной части Тихого океана – 49.9° (*n* = 78); *t* = 1.63, *CD* = 0.12, т.е. различия незначительны. Число зубов на pharyngobranchiale-3 у *S. bispinosus* в среднем меньше, чем у *S. mizolepis*: 40.4 (*n* = 234) против 62.1 (*n* = 84); *t* = 5.90, *p* < 0.001, *CD* = 0.42.

Число лепестков ложножабры перекрывается у этих видов, но в среднем их больше у *S. bispinosus* (5.7 против 4.3 у *S. mizolepis*); *t* = 2.31, *p* < 0.05, *CD* = 0.16.

Таблица 3. Распределение исследованных экземпляров *Scopelogadus bispinosus* по значениям счётных признаков

Признак	Значение признака	<i>n</i>	<i>M</i>		
<i>D</i> (мягкие лучи)	10	17	11.0		
	11	437			
	12	11			
<i>A</i> (мягкие лучи)	7	19	8.0		
	8	420			
	9	14			
<i>P</i>	12	1	14.0		
	13	30			
	14	359			
	15	23			
<i>sp.br.s.</i>	6	34	7.0		
	7	396			
	8	44			
	9	2			
<i>sp.br.i.</i>	13	3	15.2		
	14	66			
	15	252			
	16	144			
	17	9			
	18	1			
	<i>sp.br.</i>	21		10	23.2
		22		74	
23		224			
24		133			
25		33			
26		2			
27		1			
<i>sp.br.s.<sub>2</sub></i>		2	1	4.7	
	3	14			
	4	305			
	5	149			
	6	4			
	<i>sp.br.i.<sub>2</sub></i>	12	4		14.6
13		36			
14		163			
15		217			
16		49			
17		4			

Таблица 3. Продолжение

Признак	Значение признака	<i>n</i>	<i>M</i>
<i>sp.br.2</i>	17	4	19.9
	18	37	
	19	127	
	20	169	
	21	112	
	22	21	
	23	4	
<i>sp.br.s.3</i>	1	2	2.2
	2	393	
	3	72	
<i>sp.br.i.3</i>	9	1	13.1
	10	4	
	11	19	
	12	83	
	13	219	
	14	119	
	15	23	
<i>sp.br.3</i>	16	1	16.2
	12	1	
	13	4	
	14	18	
	15	74	
	16	193	
	17	131	
<i>sp.br.s.4</i>	18	35	5.1
	19	7	
	2	1	
	3	3	
	4	25	
	5	350	
	6	93	
<i>sp.br.i.4</i>	7	1	9.9
	7	2	
	8	4	
	9	117	
	10	259	
	11	81	
	12	8	
13	1		

Таблица 3. Продолжение

Признак	Значение признака	<i>n</i>	<i>M</i>
<i>sp.br.</i> <sub>4</sub>	13	20	15.1
	14	95	
	15	202	
	16	105	
	17	31	
	18	2	
<i>squ</i> <sub>1</sub>	13	10	14.6
	14	20	
	15	22	
	16	13	
	17	1	
<i>squ</i> <sub>2</sub>	10	5	11.8
	11	18	
	12	28	
	13	8	
	14	3	
	15	1	
<i>pc</i>	5	7	5.0
<i>fil.p.</i>	3	11	4.4
	4	308	
	5	101	
	6	19	
	7	4	
	8	2	
<i>vert.ab.</i>	10	17	10.1
	11	1	
<i>vert.c.</i>	14	1	14.9
	15	17	
<i>vert.</i>	25	17	25.1
	26	1	

**Примечание.** *n* – число рыб, экз., *M* – среднее значение признака в исследованной выборке; угловая жаберная тычинка включена только в сумму жаберных тычинок на 1–3-й жаберных дугах (*sp.br.*, *sp.br.*<sub>2</sub>, *sp.br.*<sub>3</sub>). *D*, *A*, *P*, *V* – число лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (число тычинок на верхней половине (*sp.br.s.*) + угловая тычинка + число тычинок на нижней половине (*sp.br.i.*)), *sp.br.*<sub>2</sub>, *sp.br.*<sub>3</sub>, *sp.br.*<sub>4</sub> – то же на 2–4-й жаберных дугах (на 4-й жаберной дуге: *sp.br.s.*<sub>4</sub> + *sp.br.i.*<sub>4</sub>), *squ*<sub>1</sub> – число поперечных рядов чешуй от затылка до начала хвостового плавника, *squ*<sub>2</sub> – то же от виска до начала хвостового плавника, *pc* – число пилорических придатков, *fil.p.* – число лепестков ложножабры, *vert.* – число позвонков с уростилем (число туловищных (*vert. ab.*) и хвостовых (*vert. c.*) позвонков).

**Таблица 4.** Сравнение пластических признаков двух размерных классов *Scopelogadus mizolepis* из западной части Тихого океана и *S. bispinosus* из восточной части Тихого океана

Признак	<i>S. mizolepis</i> SL 16.0–31.0 мм ( <i>n</i> = 11) <i>S. bispinosus</i> SL 12.8–31.0 мм ( <i>n</i> = 13)		<i>S. mizolepis</i> SL 33.0–94.0 мм ( <i>n</i> = 55) <i>S. bispinosus</i> SL 32.0–100.0 мм ( <i>n</i> = 282–287)	
	<i>CD</i>	<i>t</i>	<i>CD</i>	<i>t</i>
	<b>B % SL</b>			
<i>c</i>	0.39	1.88	0.70	10.79***
<i>ao</i>	0.73	6.73***	0.27	0.35
<i>o</i>	0.12	1.26	0.16	7.27***
<i>l<sub>mx</sub></i>	0.62	1.96	0.54	6.78***
<i>l<sub>md</sub></i>	0.97	3.24**	1.19	13.75***
<i>l<sub>sp.br.</sub></i>	0.68	3.30**	0.35	6.25***
<i>l<sub>f</sub></i>	<b>2.29</b>	11.00***	<b>2.25</b>	42.00***
<i>a<sub>P</sub></i>	0.15	0.72	0.68	11.25***
<i>a<sub>V</sub></i>	0.02	0.12	0.49	6.97***
<i>a<sub>A</sub></i>	0	0	0.41	6.67***
<i>PV<sub>1</sub></i>	0.21	0.39	0.49	4.38***
<i>l<sub>P</sub></i>	0.54	2.09*	0.37	5.23***
<i>l<sub>A</sub></i>	0.55	2.50*	0.61	8.24***
<i>pD<sub>2</sub></i>	0.40	1.64	0.21	3.33***
<i>pA<sub>1</sub></i>	0.91	3.41**	0.16	1.54
<i>pA<sub>2</sub></i>	0.23	1.00	0.28	3.64***
	<b>B % c</b>			
<i>o</i>	0.57	2.17*	0.96	14.07***
<i>po</i>	0.23	0.69	0.25	2.76**
<i>l<sub>mx</sub></i>	0.31	1.28	0.19	2.03*
<i>l<sub>md</sub></i>	0.31	1.25	0.18	2.29*
<i>hl</i>	0.57	2.44*	0.27	3.55***
<i>l<sub>sp.br.</sub></i>	0.37	1.55	0.19	2.13*
<i>l<sub>f</sub></i>	0.53	7.16***	0.44	3.50***
<i>l<sub>fil.p.</sub></i>	0.15	0.61	0.44	3.33***
<b>B % l<sub>sp.br.</sub></b>				
<i>l<sub>f</sub></i>	<b>2.13</b>	10.04***	<b>2.16</b>	39.23***

**Примечание.** *t* – критерий реальности различия Стьюдента, *CD* – коэффициент различия Майра (полужирным шрифтом выделены значения *CD* > 1.28); различия достоверны при *p*: \* < 0.05, \*\* < 0.01, \*\*\* < 0.001.

**Распространение.** Карта ловов *S. bispinosus* (рис. 2) составлена на основании собственных и литературных данных (Norman, 1929; Ebeling, Weed, 1962; Bussing, 1965; Berry, Perkins, 1966; Craddock, Mead, 1970; Robison, 1972; Brewer, 1973; Парин и др., 1973, 1990; Парин, Сазонов, 1982; Peden, Jamieson, 1988). Вид обитает в центральной и восточной частях Тихого океана в основном в тропической и субтропической зонах. В северо-восточной части океана он также отмечен в умеренных водах. Здесь самая северная его поимка известна у берегов Канады – 48° с.ш. (Peden, Jamieson, 1988). В юго-восточной части Тихого океана самая

южная поимка примерно на широте Вальпараисо – 34° ю.ш. (Craddock, Mead, 1970). В работе Эбелинга и Вида (Ebeling, Weed, 1963. Fig. 16) самая западная поимка показана к западу от 180° с.ш., однако в разделе, где перечислены исследованные материалы, этот экземпляр отнесён к *S. mizolepis mizolepis* (SL 33.0 мм, “Витязь”, 12°23′ с.ш. 173°19′ в.д.). В обработанной коллекции рыб наиболее западный лов *S. bispinosus* был под 9°41′ с.ш. 176°03′ з.д. (“Витязь”, рейс 34, ст. 5130).

Исследованный материал добыт в основном незамыкающимися орудиями лова, поэтому указать максимальные глубины обитания вида пока

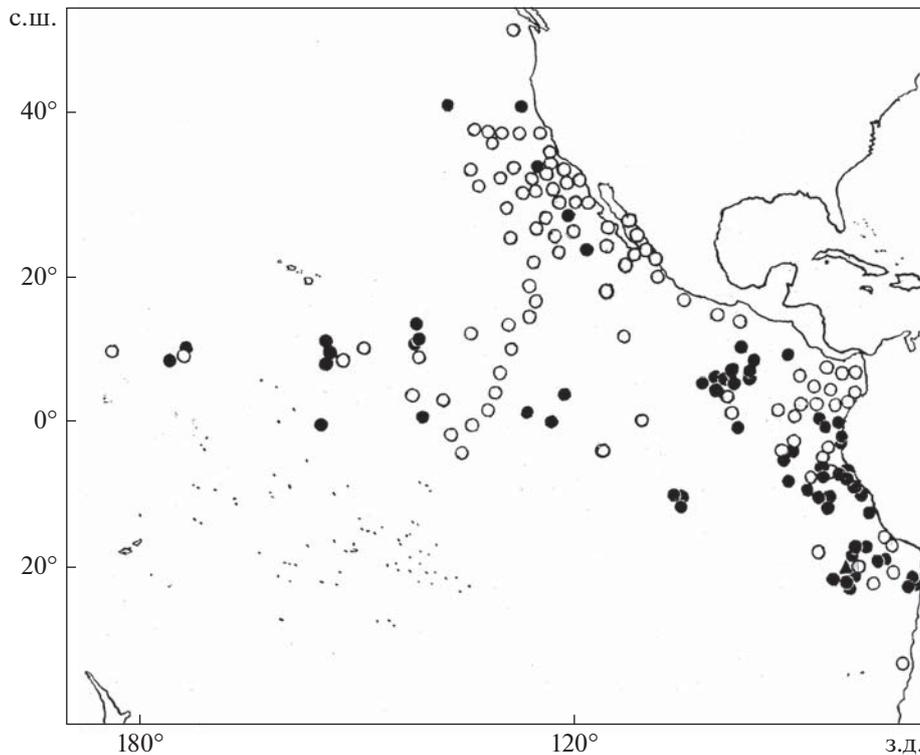


Рис. 2. Места поимок *Scopelogadus bispinosus*: (●) — собственные данные, (○) — данные литературы; *S. mizolepis* из юго-восточной части Тихого океана (▲).

невозможно. Большая часть рыб выловлена в диапазоне глубин 1500 (1000)—0 м. Наиболее мелких рыб ( $SL \leq 30-35$  мм) чаще вылавливали на глубинах 50—200 м, крупных рыб — глубже 200 м, но неоднократно как на небольших, так и значительных глубинах мелкие и крупные рыбы ловились вместе.

В коллекции ИО РАН (№ 02219) из экспедиции НИС “Профессор Штокман” я обнаружил двух рыб  $SL$  46.0 и 35.0 мм, предварительно определённых как *S. mizolepis bispinosus*. Если в отношении более крупного экземпляра нет сомнений, что это *S. bispinosus*, то меньший экземпляр имеет все признаки *S. mizolepis*. У него характерные для этого вида короткие жаберные лепестки, расположенные напротив угловой тычинки 1-й жаберной дуги (23.3%  $l\ sp.br.$ ).

Пластические признаки этого экземпляра, в %  $SL$ :  $c$  44.3,  $ao$  11.4,  $o$  8.6,  $po$  24.3,  $ch$  31.4,  $io$  19.4,  $hf$  6.0,  $lmx$  17.1,  $lmd$  22.9,  $hl$  6.9,  $l\ sp.br.$  8.6,  $lf$  2.0,  $l\ fil.p.$  1.4,  $H$  32.9,  $h$  13.1,  $lca$  35.7,  $aD$  60.0,  $aP$  50.0,  $aV$  48.6,  $aA$  67.1,  $PV_1$  8.9,  $PV_2$  4.9,  $VA$  19.4,  $lD$  25.1,  $lP$  24.6,  $IV$  — оборван,  $DP$  19.1,  $DV$  33.7,  $lA$  14.6,  $pD_1$  70.9,  $pD_2$  42.3,  $pA_1$  52.9,  $pA_2$  38.6; в%  $c$ :  $ao$  25.8,  $o$  19.4,  $po$  54.8,  $ch$  71.0,  $io$  43.9,  $hf$  13.5,  $lmx$  38.7,  $lmd$  51.6,  $hl$  15.5,  $l\ sp.br.$  19.3,  $lf$  4.5,  $l\ fil.p.$  3.2. Счётные признаки:  $D$  II 11,  $A$  I 8,  $P$  14,  $sp.br.$  7 + 1 + 16 = 24,  $sp.br.$  2 4 + 1 + 16 =

= 21,  $sp.br.$  3 2 + 1 + 12 = 15,  $sp.br.$  4 6 + 11 = 17,  $fil.p.$  7 (левая сторона) и 6 (правая сторона), зубов на  $pharyngobranchiale$ —3 44. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного 53°. Этому экз. присвоен номер ИО РАН № 03944. По-видимому, Краддок и Мид (Craddock, Mead, 1970) были правы, определив малька  $SL$  12.0 мм из юго-восточной части Тихого океана (33°32' ю.ш. 77°56' з.д.) как *S. mizolepis mizolepis* (к сожалению, без описания).

### *Scopelogadus perplexus* Kotlyar, sp. nova — двусмысленный скопелогадус

(рис. 3)

? Ebeling, Weed, 1963. P. 56. Fig. 16 (карта ловов; морфологически промежуточные рыбы между *Scopelogadus m. mizolepis* и *S. m. bispinosus*, координаты ловов, длина рыб).

Типовой материал. ЗММУ № P-23877 — голотип  $SL$  70.0 мм, самка IV стадии зрелости, “Витязь”, рейс 26, 02.12.1957 г., ст. 3802, 3°19' с.ш. 173°14' з.д., глубина места 5380—5349 м, глубина траления 0—5000 м; ЗММУ № P-23878 — паратипы  $SL$  63.5 и 64.0 мм, “Витязь”, рейс 57, 01.03.1975 г., ст. 7240, 7°35' с.ш. 121°20' в.д., глубина траления 1000 м.

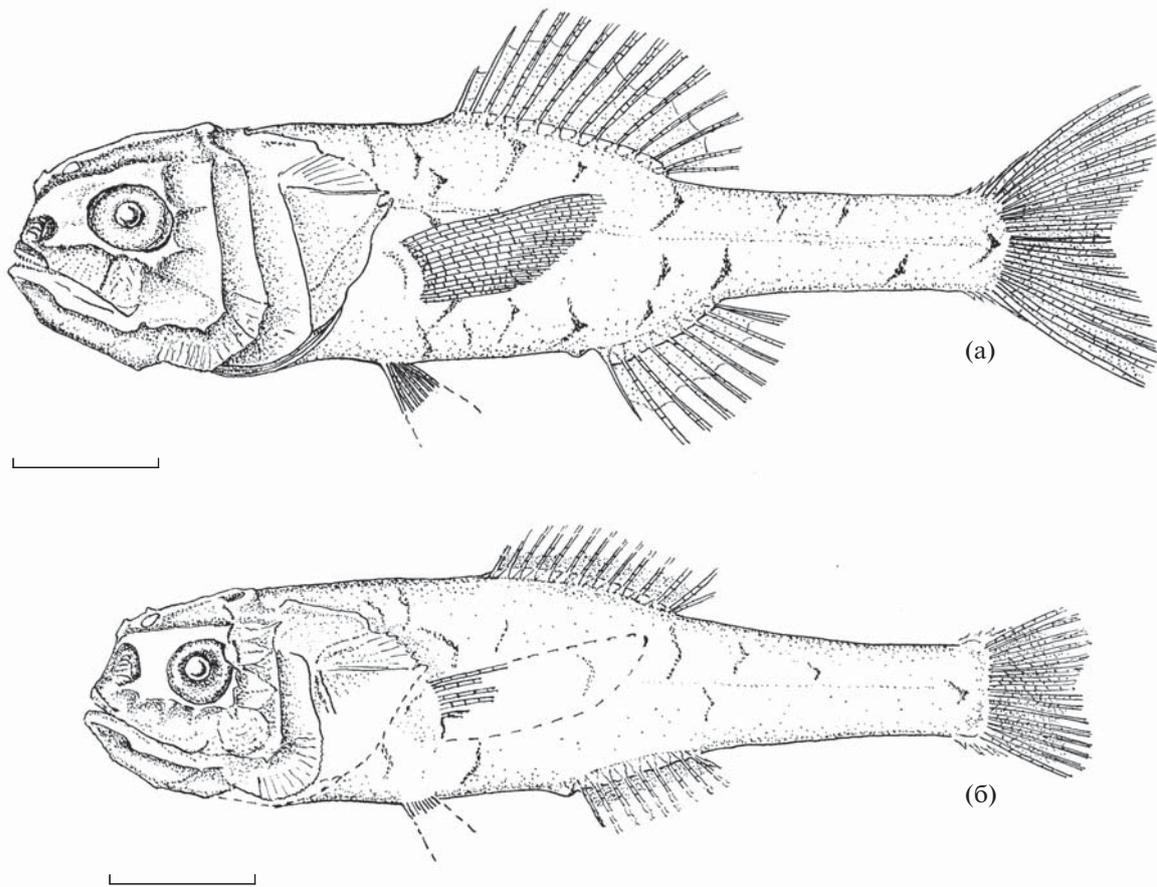


Рис. 3. *Scopelogadus perplexus*: а – голотип *SL* 70 мм, б – паратип *SL* 64 мм. Масштаб: 10 мм.

**Диагноз.** Вид с 2 колючими и 11–12 мягкими лучами в спинном плавнике. Позвонков 25. На 1-й жаберной дуге 22–23 тычинки; длина наибольшего из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, равна 11.8–20.5% *l sp.br.* Лепестков ложножабры 10–11. На pharyngobranchiale-3 78–93 зубов. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, 49°–51°. Поверхность желудка тёмная, без заметного затемнения в задней части.

**Описание** (голотип, в скобках данные по паратипам): *D* II 11 (II 11–12), *A* I 8 (I 8), *P* 14 (–), *VI* 7 (–), *sp.br.* 8 + 1 + 14 = 23 ((6–7) + 1 + (14–15) = 22), *sp.br.*<sub>2</sub> 4 + 1 + 15 = 20 ((3–4) + 1 + (13–15) = 18–19), *sp.br.*<sub>3</sub> 2 + 1 + 13 = 16 (2 + 1 + 13 = 16), *sp.br.*<sub>4</sub> 5 + 11 = 16 (6 + (10–11) = 16–17), *fil.p.* 11 (10–11), *squ*<sub>1</sub> 12 (–), *squ*<sub>2</sub> 10 (–), *pc* 5 (5), *vert.* 10 + 15 = 25 (10 + 15 = 25).

Высота тела укладывается 4.2 (4.1) раза в *SL*. Длина хвостового стебля 3.5 (3.0–3.5) раза в *SL*; высота хвостового стебля 9.3 (9.8) раза в *SL* и 2.6

(2.8–3.3) раза в длине хвостового стебля. Анальный плавник начинается под 5-м (5–6-м) лучом спинного плавника.

Длина головы 2.7 (2.8) раза в *SL*. Глаза 4.8 (4.5–4.8) раза в *s*; заглазничное расстояние 1.7 (1.8–1.9) раза в *s*. Верхняя челюсть не доходит до вертикали заднего края глаза, её длина укладывается 2.4 (2.4–3.1) раза в *s*, нижняя челюсть – 2.0 (2.1–2.3) раза в *s*. Угловая жаберная тычинка 1-й жаберной дуги укладывается 6.7 (5.2–5.8) раза в *s*. Длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, укладывается 8.4 (4.9–5.1) раза в *l sp.br.* или составляет 0.12 (0.19–0.20) *l sp.br.* На pharyngobranchiale-3 82 (78–93) зуба. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основанием брюшного плавника, 51° (49°). Чешуя в типовой серии отсутствует.

Наиболее крупный экземпляр – голотип *SL* 70.0 мм. Среди рыб, названных промежуточными между *S. mizolepis mizolepis* и *M. mizolepis bispinosus*,

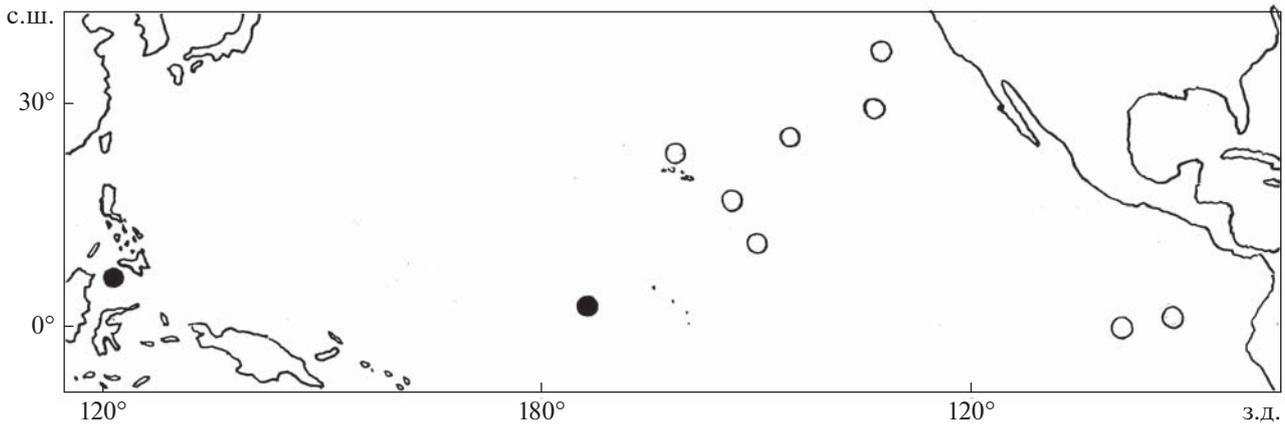


Рис. 4. Места ловов *Scopelogadus perplexus* (●) и промежуточных рыб между *S. mizolepis mizolepis* и *S. mizolepis bispinosus* (○) по Эбелингу и Виду (Ebeling, Weed, 1963).

наибольший экземпляр  $SL$  98 мм (Ebeling, Weed, 1963).

Измерения, в %  $SL$ :  $c$  36.4 (35.4–35.9),  $ao$  9.0 (7.7–9.4),  $o$  7.5 (7.7–9.4),  $po$  20.9 (18.6–19.8),  $ch$  24.3 (22.7–22.8),  $io$  16.4 (17.3–17.5),  $hf$  3.4 (4.7–5.5),  $lmx$  15.0 (11.3–14.8),  $lmd$  17.9 (11.3–14.8),  $hl$  5.0 (4.7–5.2),  $l\ sp.br.$  5.4 (6.1–6.9),  $lf$  0.6 (1.2–1.4),  $l\ fil.p.$  0.9 (0.8–1.2),  $H$  23.6 (24.4–24.5),  $h$  10.7 (10.2),  $lca$  28.3 (28.3–33.6),  $aD$  46.4 (46.9–48.0),  $aP$  40.0 (37.8–38.8),  $aV$  40.0 (38.3–39.4),  $aA$  60.7 (54.7–55.9),  $PV_1$  7.6 (6.6–7.8),  $PV_2$  3.0 (0.8–2.3),  $VA$  20.0 (15.6–16.1),  $ID$  22.1 (20.5–21.1),  $IP$  20.7 (–),  $IV$  10.0+ (обломаны),  $DP$  12.1 (14.1–14.8),  $DV$  24.3 (25.0–25.2),  $IA$  11.3 (12.3–12.5),  $pD_1$  55.7 (57.8–58.3),  $pD_2$  32.1 (35.2–36.2),  $pA_1$  40.0 (45.0–47.2),  $pA_2$  30.0 (31.5–32.8); в %  $c$ :  $ao$  24.7 (21.3–26.7),  $o$  20.8 (20.9–22.2),  $po$  57.3 (52.4–55.2),  $ch$  66.7 (63.0–64.4),  $io$  45.1 (48.7–48.9),  $hf$  9.4 (13.3–15.2),  $lmx$  41.1 (32.0–41.3),  $lmd$  49.0 (44.4–47.8),  $hl$  13.7 (13.0–14.6),  $l\ sp.br.$  14.9 (17.1–19.1),  $lf$  1.8 (3.3–3.9),  $l\ fil.p.$  2.4 (2.4–3.3).

Окраска тела фиксированных в спирте рыб светло-коричневая, голова более тёмная, границы чешуйных карманов тёмно-коричневые, все плавники светлые. Жаберно-ротовая полость коричневая. Поверхность желудка тёмная, пигментация равномерная, без затемнения в задней части.

З а м е ч а н и я. Эбелинг и Вид (Ebeling, Weed, 1963. Р. 12) писали, что они считали *S. mizolepis* и *S. bispinosus* самостоятельными видами до проведения анализа подсчётов и измерений морфологически промежуточных экземпляров из экваториальной и центральной части севера Тихого океана. После этого они пришли к выводу, что вид *S. mizolepis* содержит два подвида — *S. mizolepis mizolepis* и *S. mizolepis bispinosus*. Я предполагаю, что эти “промежуточные экземпляры” относятся

к новому виду *S. perplexus*, но для этого необходимо их переисследовать.

Новый вид чётко отличается от *S. mizolepis* и *S. bispinosus* бóльшим числом лепестков ложножабры (10–11 против 3–8). Длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки на 1-й жаберной дуге, в целом совпадает с *S. mizolepis* (соответственно 11.8–20.5 и 9.8–27.5%  $l\ sp.br.$ ), но меньше, чем у *S. bispinosus* (29.8–87.5%  $l\ sp.br.$ ).

По числу тычинок на 1-й жаберной дуге (22–23) новый вид ближе к *S. bispinosus*, у которого этих тычинок чаще 22–25, а у *S. mizolepis* 19–21.

Ещё один признак, по которому *S. perplexus* отличается от *S. mizolepis* и *S. bispinosus* — равномерная тёмная окраска желудка, без заметного затемнения задней части, как у этих двух видов.

По сравнению с *S. beanii* у *S. perplexus* больше число лепестков ложножабры (2–7 у *S. beanii*), меньше тычинок на 1-й жаберной дуге (22–23 против 25–31), меньше позвонков (25 против 25–27, обычно 26–27). Окраска желудочного мешка у обоих видов сходна (у *S. beanii* желудок слабо равномерно пигментирован, без заметного затемнения задней части).

Э т и м о л о г и я. Название вида (от латинского “perplexus” — запутанный, двусмысленный) указывает на то, что его смешивали с другими видами рода *Scopelogadus* (*S. mizolepis* и *S. bispinosus*).

Р а с п р о с т р а н е н и е (рис. 4). Вид обитает в экваториальных и тропических водах Тихого океана. Вертикальные границы встречаемости *S. perplexus* не ясны, так как лобы типовой серии выполнены незамыкающимися орудиями (5000–0 м). То же самое можно констатировать и о “промежуточных экземплярах” Эбелинга и Виду (Ebeling, Weed, 1963), которые пойманы в диапазоне 3000 (4000)–0 м.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы государственного задания № 0149-2019-0009.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанов Д.П., Беккер В.Э. 1989. О репродуктивной биологии некоторых мезопелагических рыб Восточной Пацифики // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 4. С. 576–581.
- Евсеев С.А., Караваев С.М. 1986. Ихтиопланктон перуанских вод в период Эль-Ниньо 1972 г. // Тр. ИО АН СССР. Т. 116. С. 126–151.
- Котляр А.Н. 1996. Бериксообразные рыбы Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 368 с.
- Котляр А.Н. 2019. Ревизия рода *Scopelogadus* (Melamphaidae). 1. *S. beanii* // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 507–522.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219050102>
- Котляр А.Н. 2020. Ревизия рода *Scopelogadus* (Melamphaidae). 2. *S. mizolepis* // Там же. Т. 60. № 1. С. 3–15.
- Парин Н.В., Сазонов Ю.И. 1982. Глубоководные рыбы, пойманные в рейсе научно-исследовательского судна “Профессор Месяцев” в водах Перу в 1972 г. // Малоизученные рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 72–91.
- Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д., Чувасов В.М. 1973. Глубоководные пелагические рыбы юго-восточной части Тихого океана и прилегающих вод // Тр. ИО АН СССР. Т. 94. С. 71–172.
- Парин Н.В., Бородулина О.Д., Коноваленко И.И., Котляр А.Н. 1990. Океанические пелагические рыбы юго-восточной Пацифики (состав ихтиофауны и географическое распространение) // Там же. Т. 125. С. 192–222.
- Berry F.H., Perkins H.C. 1966. Survey of pelagic fishes of the California current area // Fish. Bull. US. V. 65. № 3. P. 625–682.
- Brewer G.D. 1973. Midwater fishes from the Gulf of California and the adjacent eastern tropical Pacific // Contribut. Sci. № 242, 47 p.
- Bussing W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru–Chile Trench // Antarctic Res. Ser. Biol. Antarctic Seas 2. Publ. Amer. Geophys. Union. V. 5. № 1297. P. 185–227.
- Craddock J.E., Mead G.W. 1970. Midwater fishes from the Eastern Southeast Pacific Ocean // Anton Bruun Rept. № 3. Sci. Res. Southeast Pac. Exped. Contribut. № 2109. P. 3.3–3.46.
- Ebeling A.W. 1962. Melamphaidae I. Systematics and zoogeography of the species in bathypelagic fish genus *Melamphaes* Günther // Dana Rept. № 58. P. 1–164.
- Ebeling A.W., Weed W.H. 1963. Melamphaidae III. Systematics and distribution of the species in the bathypelagic fish genus *Scopelogadus* Vaillant // Ibid. № 60. P. 1–58.
- Gilbert C.H. 1915. Fishes collected by the United States fisheries steamer “Albatross” in Southern California in 1904 // Proc. US Natl. Mus. № 48. P. 305–380.
- Hubbs C.L., Follett W.I., Dempster L.J. 1979. List of the fishes of California // Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. № 13. 51 p.
- Irasaki T. 2009. *Scopelogadus mizolepis* (Günther, 1878) // Deep-sea fishes of Peru / Eds. Nakaya K. et al. Tokyo: Japan Deep Sea Trawlers Association, Instituto del Mar del Peru. P. 234.
- Keene M.J., Tighe K.A. 1984. Beryciformes: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes based on International Symposium dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom / Eds. Moser H.G. et al. Spec. Publ. № 1. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. P. 383–392.
- Kotlyar A.N. 2004. Family Melamphaidae Gill 1893. Bigscales // Annotated checklist of fishes. № 29. San Francisco: Calif. Acad. Sci., 11 p.
- Lavenberg R.J., Fitch J.E. 1966. Annotated list of fishes collected by midwater trawl in the Gulf of California, March–April 1964 // Calif. Fish Game. V. 52. № 2. P. 92–110.
- Norman J.R. 1929. A preliminary revision of the berycoid fishes of the genus *Melamphaes* // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 10. V. 4. № 20. P. 153–168.
- Parr A.E. 1931. Scientific results of the second oceanographic expedition of the “Parwnee” 1926. Deepsea fishes from off the western coast of North and Central America. With key to the genera *Stomias*, *Diplophos*, *Melamphaes* and *Bregmaceros*, and a revision of the *macropterus* group of the genus *Lampanyctus* // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. V. 2. № 4. P. 1–53. Figs. 1–18.
- Peden A.E., Jamieson G.S. 1988. New distributional records of marine fishes off Washington, British Columbia and Alaska // Can. Field-Naturalist. V. 102. № 3. P. 491–494.
- Robison B.H. 1972. Distribution of the midwater fishes of the Gulf of California // Copeia. № 3. P. 448–461.
- Sandknop E.M., Watson W. 1996. Melamphaidae: bigscales // The early stages of fishes in the California current region / Ed. Moser H.G. Atlas № 33. La Jolla, California: CALCOFI. P. 692–711.
- Willis J.M., Percy W.G., Parin N.V. 1988. Zoogeography of midwater fishes of Subarctic Pacific // Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo. № 26. P. 79–142.

УДК 597.08

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ РУССКОГО (*ACIPENSER GUELDENSTAEDTII*) И ПЕРСИДСКОГО (*A. PERSICUS*) ОСЕТРОВ (ACIPENSERIDAE): АНАЛИЗ СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ<sup>#</sup>

© 2021 г. Е. Д. Васильева<sup>1, \*</sup>, В. П. Васильев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

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

\*E-mail: vas\_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 13.04.2020 г.

После доработки 01.06.2020 г.

Принята к публикации 05.06.2020 г.

Проведён сравнительный анализ данных по морфологическим, генетическим и экологическим особенностям русского, персидского и колхидского осетров с целью оценки их таксономических отношений, диагностических характеристик и особенностей распространения в Понто-Каспийском бассейне. Полученные результаты подтверждают наличие в Каспийском бассейне двух близких и морфологически сходных видов – русского *Acipenser gueldenstaedtii* и персидского *A. persicus* осетров, репродуктивная изоляция которых подтверждается генетическими данными. Комплекс диагностических признаков этих видов включает, помимо окраски тела и формы рыла, также краниологические индексы (*Pds/Ri* и *W/Ri*). Колхидский осётр остается практически не изученным с генетической точки зрения. Полученные результаты позволяют рассматривать его в статусе самостоятельного подвида – *A. persicus colchicus*. От каспийского персидского осетра, как и от русского, он отличается более длинным рылом и бóльшими значениями краниологического индекса *B/Ri*. Характер распространения колхидского осетра в бассейне Чёрного моря требует дальнейших исследований.

**Ключевые слова:** *Acipenser persicus*, *A. gueldenstaedtii*, *A. persicus colchicus*, таксономия, морфология, генетика, распространение.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010203

<sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.585.591.488

## МОРФОЛОГИЯ ОТОЛИТОВ И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ ПОДОТРЯДА SCORPAENOIDEI

© 2021 г. Д. А. Павлов\*

Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.01.2020 г.

После доработки 21.01.2020 г.

Принята к публикации 21.01.2020 г.

Описана морфология сагитты шести видов тропических рыб, относящихся к разным родам подотряда Scorpaenoidei: *Synanceia horrida*, *Inimicus sinensis*, *Parascorpaena picta*, *Sebastapistes cyanostigma*, *Scorpaenopsis papuensis*, *Dendrochirus zebra*. По форме отолитов (6 индексов, эллиптический анализ Фурье) *S. horrida* сближается с *Sc. papuensis*, а *I. sinensis* – с *D. zebra*. Сравнение формы отолитов *P. picta*, *D. zebra* и трёх видов семейства Sebastidae (*Helicolenus dactylopterus*, *Sebastes semicinctus*, *S. hopkinsi*) с использованием эллиптического анализа Фурье и метода главных компонент показало, что кластеры *H. dactylopterus* и *S. semicinctus* частично перекрываются с кластером *D. zebra*, а кластер *S. hopkinsi* – с кластером *P. picta*. Данные по форме отолитов не соответствуют существующим филогенетическим схемам, в чём проявляется относительная независимость эволюции внутреннего уха.

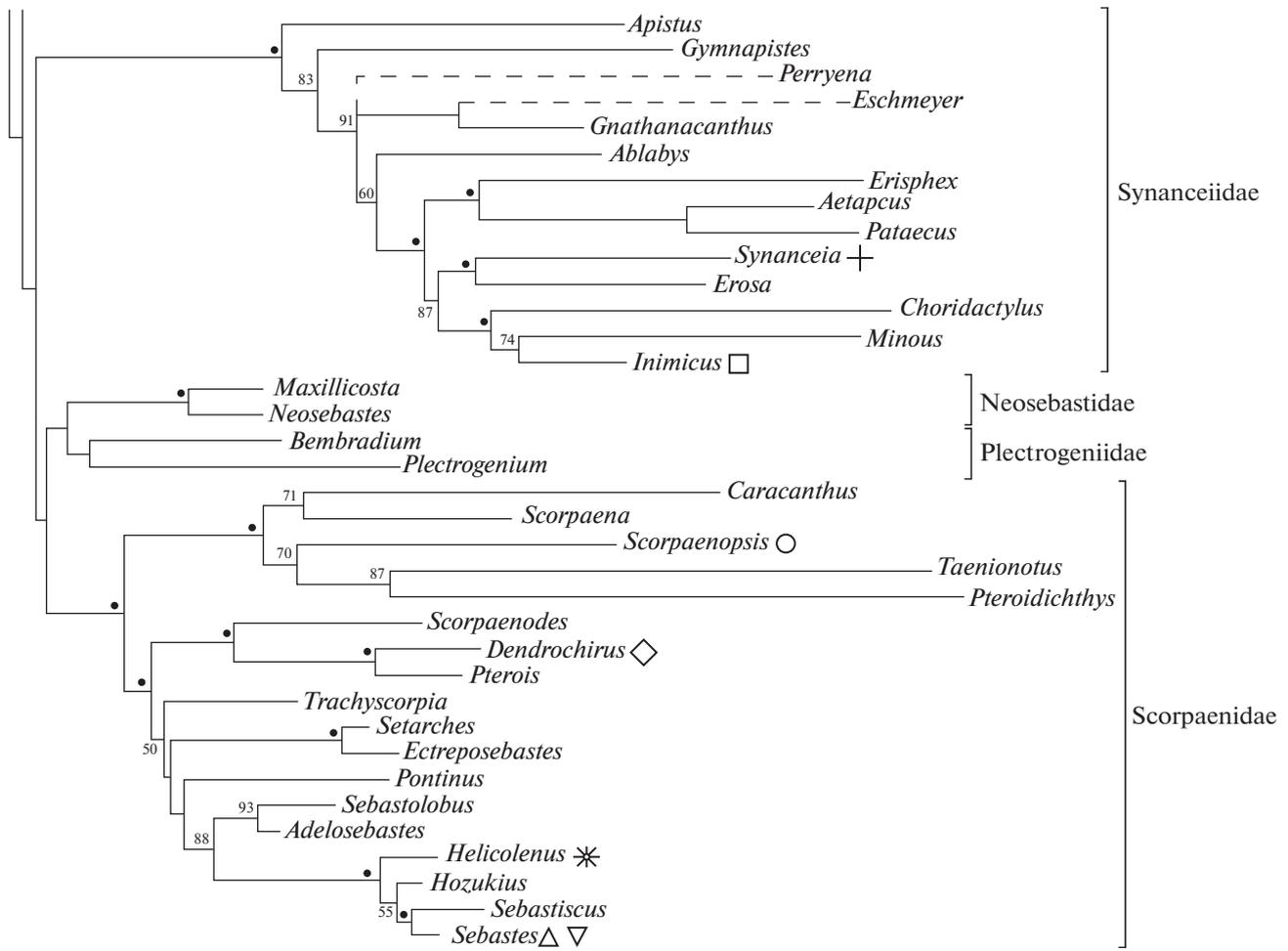
**Ключевые слова:** Scorpaenoidei, отолит, морфология, форма, филогенез, Южно-Китайское море.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010124

Три пары отолитов в виде отдельных структур – уникальные образования костных рыб, участвующие в оценке перемещения тела в пространстве и в восприятии звука (Popper et al., 2005; Lundberg et al., 2015). Отолиты являются фенотипическими маркерами, включающими информацию о генотипе особи и её специфических взаимоотношениях со средой. Морфология отолитов костистых рыб широко используется в палеонтологии, причём некоторые вымершие виды описаны исключительно по отолитам на основе сравнения с отолитами близких форм ныне живущих рыб (Schulz-Mirbach, Reichenbacher, 2006; Schwarzhans et al., 2017). В последнее время структура отолитов и в особенности их форма широко используются для дифференциации видов (Karahana et al., 2014; Павлов, 2016; Zhang et al., 2017; Tao He et al., 2018) и популяций (Campana, Casselman, 1993; Mérigot et al., 2007; Legua et al., 2013; Мазникова и др., 2017; Павлов, 2018) преимущественно морских рыб. Работы по идентификации групп более высокого таксономического ранга по отолитам немногочисленны. В частности, на основе морфологии отолитов проведён анализ положения отряда Mucrophiformes в связи с эволюцией Acanthopterygii и Paracanthopterygii (Schwarzhans, 1978). По структуре сагитты, в особенности сулкуса (sulcus acusticus), семейство Cichlidae является монофилетической группой и чётко обособлено от семейств

Labridae, Embiotocidae, Pomacentridae и Centrarchidae (Gaemers, 1984). Морфология отолитов костистых рыб специфична на уровне многих семейств (Lin, Chang, 2012). Тем не менее во многих группах рыб наблюдается конвергенция в структуре отолитов, и эта структура может быть настолько редуцирована, что плезиоморфные признаки не прослеживаются (Schwarzhans, 1978, 2013, 2014; Tuset et al., 2016a). В ряде работ отмечена сильная корреляция формы и размера отолитов с особенностями биотопов, трофической нишей и глубиной обитания вне зависимости от таксономического положения видов (Volpedo, Echeverría, 2003; Lombarte, Cruz, 2007; Volpedo et al., 2008; Jaramillo et al., 2014). При исследовании нототениевых рыб (Nototheniidae) Антарктики и Субантарктики обнаружена слабая связь между формой сагитты и положением вида на филогенетической схеме, но выявлена чёткая зависимость между относительным размером и формой отолита и трофической нишей (Lombarte et al., 2010). Дальнейшие исследования морфологии отолитов в отдельных группах рыб позволят лучше понять связь между эволюцией и формированием адаптаций к специфическим биотопам.

До недавнего времени взаимоотношения видов в подотряде Scorpaenoidei оставались наименее понятными среди других подотрядов Scorpaeniformes (Smith, Wheeler, 2004). Подотряд включает около



**Рис. 1.** Часть оптимальной кладограммы подотряда Scorpaenoidei на основе вероятностного анализа базы данных, включающей 113 фенотипических и 5280 нуклеотидных признаков (Smith et al., 2018). Сохранены клады, имеющие бутстреп-поддержку  $\geq 50\%$ ; указаны их бутстреп-оценки; (●) – узлы с бутстреп-поддержкой  $\geq 95\%$ ; (— —) – ветви на основе только морфологических данных, которые не вошли в бутстреп-анализ; справа – классификация на уровне семейств (по: Smith et al., 2018). Отмечены роды, включающие виды, которые анализируются в нашей статье: (+) – *Synanceia horrida*, (□) – *Inimicus sinensis*, (○) – *Scorpaenopsis papuensis*, (◇) – *Dendrochirus zebra*, (\*) – *Helicolenus dactylopterus*, (△) – *Sebastes semicinclus*, (▽) – *S. hopkinsi*.

500 видов, распространённых преимущественно в Индо-Пацифике (Fricke et al., 2020). Эти виды существенно различаются как по форме тела, так и по морфологии отоликов. Например, в атласе отоликов рыб Тайваня у представителей подотряда (рассматриваемого в ранге семейства Scorpaenidae) выделено семь морфотипов сагитт (Lin, Chang, 2012). В соответствии с последней филогенетической схемой, построенной на основании кладистического анализа большого числа морфологических и молекулярных признаков, Scorpaenoidei включают две наиболее крупные клады: Synanceiidae и Scorpaenidae (рис. 1). В последнюю кладу входят семейства Scorpaenidae и Sebastidae, состав которых принят в современной систематике (Fricke et al., 2020). Следует отметить, что морфология отоликов скорпеновидных рыб в сравнительном плане

остаётся мало исследованной, за исключением многочисленных работ по идентификации и филогенетическим взаимоотношениям видов рода *Sebastes* (Stransky, MacLellan, 2005; Tuset et al., 2015, 2016b; Zhuang et al., 2015; Афанасьев и др., 2017). В базе данных AFORO (Automated Taxon Identification of Teleost fishes using an otolith online database) (Lombarte et al., 2006) иллюстрации отоликов большинства видов отсутствуют, причём наибольшее число изображений приведено для представителей рода *Sebastes*.

Цель настоящей работы – описать морфологию отоликов шести тропических видов скорпеновидных рыб, относящихся к разным родам семейств Synanceiidae и Scorpaenidae, и установить, соответствует ли строение отоликов существующим филогенетическим схемам. Для сравнения

**Таблица 1.** Длина тела (*TL*, мм) шести исследованных и трёх привлечённых для сравнительного анализа видов подотряда Scorpaenoidei

Семейство	Подсемейство	Вид	Самки	Самцы	Оба пола
Synanceiidae	Synanceiinae	<i>Synanceia horrida</i>	<u>140–151</u> 145 (3)	<u>148–189</u> 166 (6)	
	Choridactylinae	<i>Inimicus sinensis</i>	<u>120–230</u> 177 (8)	<u>158–183</u> 171 (2)	
Scorpaenidae	Scorpaeninae	<i>Parascorpaena picta</i>	<u>90–121</u> 108 (11)	<u>92–141</u> 122 (21)	
		<i>Sebastapistes cyanostigma</i>	<u>55–70</u> 64 (19)	<u>61–84</u> 76 (15)	
		<i>Scorpaenopsis papuensis</i>	<u>116–143</u> 131 (4)	<u>134–190</u> 162 (5)	
	Pteroinae	<i>Dendrochirus zebra</i>	<u>80–155</u> 119 (47)	<u>94–173</u> 141 (25)	
	Sebastidae*	Sebastinae	<i>Helicolenus dactylopterus</i>		
<i>Sebastes semicinctus</i>					<u>152–200</u> 182 (9)
<i>Sebastes hopkinsi</i>					<u>147–243</u> 214 (10)

**Примечание.** Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и (в скобках) число особей; \*база данных AFORO (Lombarte et al., 2006).

проведён анализ изображений отоликов у трёх видов рыб из семейства Sebastidae.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Представители шести родов рыб подотряда Scorpaenoidei отловлены местными рыбаками в зал. Нячанг (Южно-Китайское море) в 2012–2016 гг. Для определения рыб использовали преимущественно определитель ФАО (Carpenter, Niem, 1999). Исследованные виды рыб и их таксономическое положение в соответствии с традиционными представлениями (Fricke et al., 2020) приведены в табл. 1. Биологический анализ проведён на свежих экземплярах на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Нячанг, Вьетнам). Подавляющее большинство рыб были половозрелыми с гонадами III, IV, IV–V и V стадий зрелости. Лишь среди особей *Dendrochirus zebra* доля неполовозрелых рыб была значительной: 43% самок и 28% самцов. Самцы данного вида созревают по достижении полной длины (*TL*) свыше 106 мм, а 50% самок достигают половой зрелости при *TL* 113 мм (Павлов, Емельянова, 2019).

Отолики (сагитты) извлекали с обеих сторон головы каждой особи и помещали в пробирки (эпендорфы) с 95%-ным этанолом. После выдерживания отоликов в 10%-ном растворе гипохлорита натрия в течение 10 мин (Secor et al., 1991) под бинокулярным микроскопом отделяли окружающие ткани. Отолики ориентировали в положении рострумом влево и sulcus acusticus вверх и фотографировали под бинокулярным микроскопом Leica MZ6, соединённым с цифровой камерой Leica DFC295 и компьютером. С целью выявления морфологических структур на поверхности отоликов использовали падающий свет, направленный сбоку. Для анализа формы отоликов получали их контрастные изображения в проходящем свете с помощью программ Leica DFC Twain 7.7.1 и XnView 2.12. В программе ImageJ после автоматического поиска порога оттенков серого (Image – Adjust – Threshold) и использования инструмента Wand (tracing) tool получали изображение белого отолика на чёрном фоне, которое конвертировали в файл RGB (24-bit) bmp для последующей обработки.

При описании морфологии отоликов использовали терминологию, применяемую в ряде работ

(Schwarzahns, 1978; Gaemers, 1984; Lin, Chang, 2012). Измеряли следующие параметры отолита: максимальную длину вдоль переднезадней оси ( $L$ , мм), ширину вдоль дорсовентральной оси ( $l$ , мм), периметр ( $P$ , мм) и площадь ( $A$ , мм<sup>2</sup>). Относительную длину отолита определяли по формуле  $L/TL$ , а относительную площадь ( $RA$ ) по формуле  $RA = 1000 \times A \times TL^{-2}$  (Lombarte, Cruz, 2007). Для сравнения формы отолитов рассчитывали следующие индексы: отношение длины к ширине ( $L/l$ ), отношение квадрата периметра к площади ( $P/A = P^2/A$ ), фактор формы ( $FF = 4\pi A/P^2$ ), округлость ( $RO = 4A/\pi L^2$ ), прямоугольность ( $RE = A/(L \times l)$ ), эллиптичность ( $EL = (L - l)/(L + l)$ ). Биологический смысл этих индексов изложен в предыдущей статье (Павлов, 2016).

Для интегрального сравнения контуров отолитов использовали эллиптический анализ Фурье и пакет SHAPE 1.3 (Iwata, Ukai, 2002). Для получения стандартных изображений левого и правого отолитов (bmp-файлы) использовали зеркальное изображение левого отолита в программе Photoshop. Контур отолита описывается несколькими гармониками, каждая из которых характеризуется четырьмя коэффициентами (дескрипторами Фурье). Чем больше число гармоник, тем более точно описывается контур (Kuhl, Giardina, 1982). Для определения необходимого и достаточного числа гармоник в программе PAST 2.17 (Hammer et al., 2001) последовательно уменьшали число гармоник и анализировали распределение кластеров разных видов в пространстве главных компонент. Это распределение не менялось при уменьшении числа гармоник от 20 до 6. Три первых коэффициента первой гармоники не использованы для анализа, поскольку они являются константами и применяются для нормализации остальных гармоник, но четвёртый коэффициент включён в модель. Таким образом, число дескрипторов Фурье, описывающих контур каждого отолита, составило 21.

Помимо шести исследованных видов с использованием эллиптического анализа Фурье проведён сравнительный анализ формы отолитов у трёх видов семейства Sebastidae из клады Scorpaenidae (рис. 1; табл. 1): *Helicolenus dactylopterus*, *Sebastes semicinctus*, *S. hopkinsi*. Изображения их отолитов взяты из базы данных AFORO (Lombarte et al., 2006). Эти виды выбраны в связи с тем, что форма их отолитов значительно различается, а длина тела близка к таковой у шести исследованных видов.

Эллиптический анализ Фурье предусматривает описание контура, которое не зависит от его ориентации, размера и начальной точки отсчёта. Тем не менее как индексы формы отолита, так и дескрипторы Фурье могут зависеть от  $TL$ , отражая аллометрическое изменение формы сагитты в онтогенезе. В связи с тем что в данной работе использованы виды, относящиеся к разным ро-

дам, характеризующиеся разным характером аллометрических зависимостей и существенно не различающиеся по длине тела (за исключением особей *S. cyanostigma* наименьшего размера), коррекцию показателей по размеру не проводили.

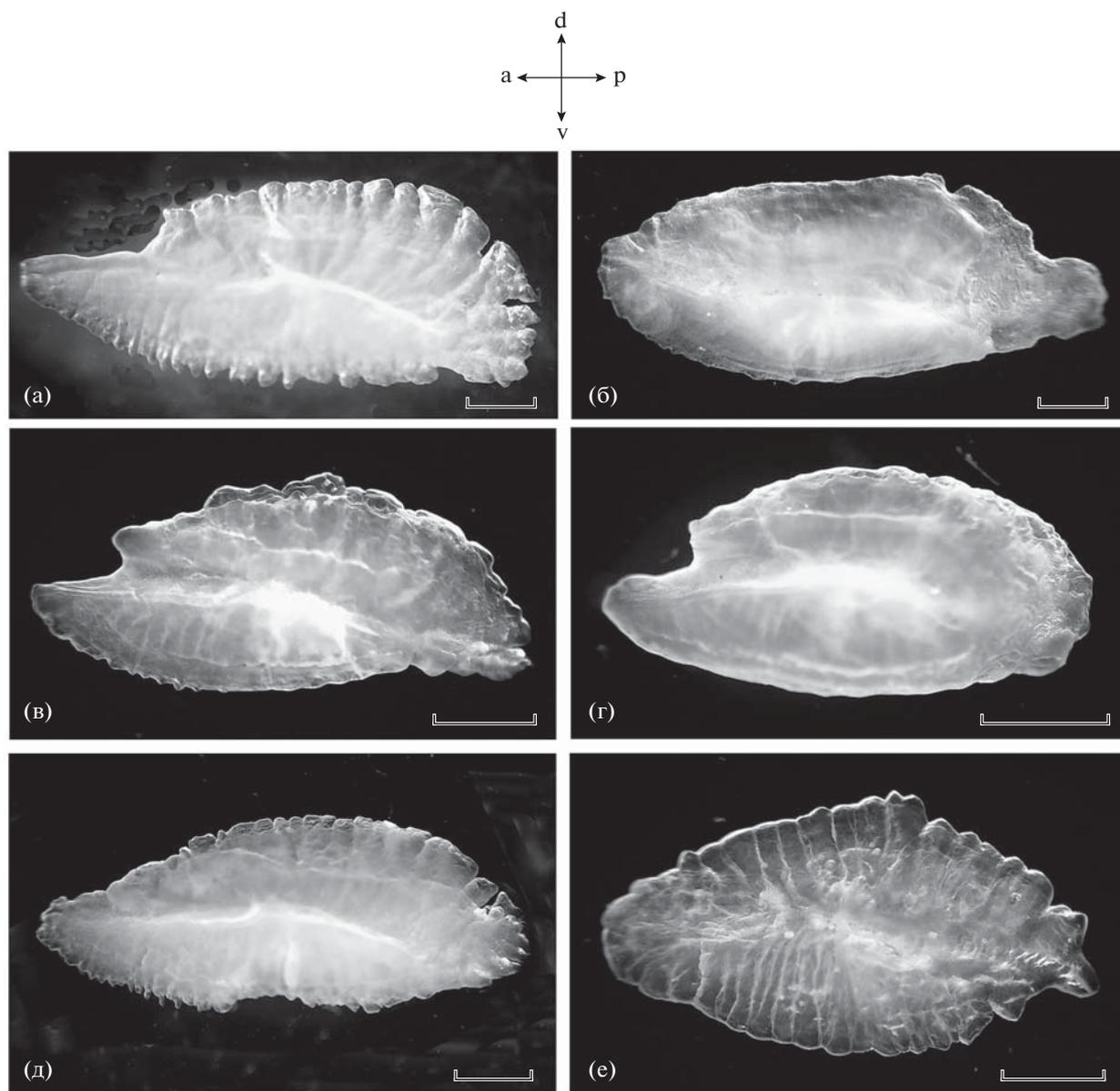
Для оценки наличия направленной билатеральной асимметрии сагитты анализировали разность (со знаком) между параметрами правого и левого отолита (Palmer, 1994) и оценивали её статистическое отличие от нуля, используя одновыборочный  $t$ -критерий Стьюдента. Для сравнения абсолютных параметров отолитов и индексов формы у самок и самцов в пределах группы, а также между группами после оценки нормальности распределения значений (тест Д'Агостино–Пирсона) использовали параметрические (критерий Стьюдента; однофакторный дисперсионный анализ ANOVA, критерий Тьюки) или непараметрические (критерий Манна–Уитни) тесты.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Особенности морфологии отолитов

У исследованных видов медиальная сторона сагитты выпуклая, латеральная – вогнутая. Сулкус (sulcus acusticus) медиальный (расположен посередине между дорсальным и вентральным краем отолита) и открыт спереди (имеется excisura), в связи с чем его можно отнести к остилярному типу (ostial sulcus). Вместе с тем сулкус нечётко обособлен от заднего края отолита. Поэтому он имеет признаки биостилярного типа (biostial sulcus). В сулкусе выделяются передняя (остиум) и задняя (кауда) части, причём кауда шире остиума.

*Synanceia horrida* (рис. 2а). Отолит удлинённый, его дорсальный край почти параллелен вентральному. Рострум хорошо выражен, его длина составляет  $\approx 0.2$  длины отолита, антирострум (небольшой выступ в передней дорсальной части) слабо выражен или отсутствует. Дорсальный край сагитты слегка закруглён, наибольшей высоты отолит достигает в его средней части или в задней трети. Дорсальный край с 10–13 лопастями разной ширины, лопасти отделены неглубокими выемками. Лопасты (2–7), часто неправильной формы, разного размера и отделённые глубокими выемками, имеются и в задней части отолита. Вентральный край сагитты закруглён преимущественно в передней части; имеет мелкие заострённые лопасти разной ширины, выраженные главным образом в передней половине отолита. Сулкус широко открывается в передней части отолита. Граница между остиумом и каудой находится в передней половине отолита и хорошо заметна по сужению сулкуса (neck) вследствие резкого изгиба вентрального края сулкуса (crista inferior) в дорсальном направлении.



**Рис. 2.** Отолиты представителей подотряда Scorpaenoidei (правая сагитта, медиальная сторона): а – *Synanceia horrida*, самец, *TL* 189 мм, V стадия зрелости гонад; б – *Inimicus sinensis*, самец *TL* 158 мм, IV; в – *Parascorpaena picta*, самка, *TL* 110 мм, III; г – *Sebastapistes cyanostigma*, самец, *TL* 81 мм, V; д – *Scorpaenopsis papuensis*, самец *TL* 190 мм, V; е – *Dendrochirus zebra*, самка, *TL* 113 мм, IV; а, р, d, v – соответственно передняя, задняя, дорсальная и вентральная стороны. Масштаб: 1 мм.

*Inimicus sinensis* (рис. 2б). Отолит имеет овальную форму, сравнительно высокий; его высота достигает максимума на границе передней трети длины отолита. Рострум слегка заострён или закруглён и слабо выражен, антирострум отсутствует. Дорсальный край отолита выпуклый с несколькими неясно выраженными лопастями или без лопастей. Вентральный край отолита ровный или слабо выпуклый, слегка волнистый. Задний край отолита часто слегка выступает, а его форма сильно варьирует: от равномерно закруглённой

до выемчатой с двумя или тремя лопастями. Граница между остиумом и каудой выражена нечётко и находится в передней половине отолита.

*Parascorpaena picta* (рис. 2в). Отолит умеренно удлинённый, его высота наибольшая в средней части. Рострум хорошо выражен, его длина составляет  $\approx 0.2$  длины отолита. Имеется антирострум, который слегка выдаётся вперёд в передней дорсальной части отолита. В некоторых отолитах антирострум не выражен. Дорсальный закруглённый край имеет 7–14 лопастей разной ширины, в большинстве ото-

литов границы лопастей не отделены глубокими выемками (край отолита слабо волнистый); лопасти переходят на заднюю часть отолита, достигая верхнего края сулкуса (*crista superior*). Вентральный край слегка закруглён, волнистый, имеет до 18 неясно выраженных лопастей. Структура задней части отолита сильно варьирует: от тупо закруглённой до сложной с несколькими лопастями, отделёнными глубокими выемками. Граница между остиумом и каудой находится в передней половине отолита и заметна по сужению сулкуса в области изгиба *crista inferior* в дорсальном направлении.

*Sebastapistes cyanostigma* (рис. 2г). Отолит сравнительно высокий с хорошо выраженным рострумом; длина рострума составляет 0.1–0.2 длины отолита. Антирострум имеется лишь в единичных отолитах. Дорсальный край наиболее выпуклый в средней части отолита, слегка волнистый с неясно выраженными крупными лопастями. Вентральный край почти ровный или слегка выпуклый в средней части отолита, может иметь небольшие волнообразные выступы. Задний край тупо закруглённый, иногда с небольшими выступами. Граница между остиумом и каудой выражена нечётко и находится в средней части отолита.

*Scorpaenopsis papuensis* (рис. 2д). Отолит удлинённый, его дорсальный край слегка выпуклый в средней части, вентральный край почти прямой, незначительно закруглён или имеет небольшую выемку в средней части. Рострум хорошо выражен, его длина составляет 0.12–0.24 длины отолита, антирострум отсутствует или имеется в некоторых отолитах в виде небольшого дорсального выступа. Дорсальный край с 12–20 лопастями разной ширины, лопасти отделены неглубокими выемками, лопасти продолжаются до *crista inferior*. В вентральном крае число лопастей больше, чем в дорсальном, они более мелкие и в передних частях большинства отолитов имеют заострённые вершины; лопасти продолжаются до *crista inferior*. В задней части отолита могут быть глубокие выемки, отделяющие 2–6 лопастей разного размера. Сулкус глубокий, его границы хорошо заметны. Граница между остиумом и каудой находится в средней части отолита.

*Dendrochirus zebra* (рис. 2е). Отолит является более прозрачным по сравнению с описанными выше отолитами других видов, что, по-видимому, связано с относительно меньшим содержанием органического матрикса. Отолит сравнительно высокий, имеет форму трапецоида, высота достигает максимума позади половинки длины отолита. Передняя часть отолита закруглённая, рострум обычно отсутствует, антирострум не выражен. Края отолита волнистые, без глубоких вырезов. Дорсальный край отолита выпуклый с 5–15 дорсальными лопастями, но лопасти могут быть не выражены.

Лопастей могут достигать *crista inferior*. Вентральный край отолита выпуклый в меньшей степени, чем дорсальный. Число лопастей в вентральном крае несколько больше, чем в дорсальном. Задний край отолита тупо закруглён, без глубоких выемок. Граница между остиумом и каудой выражена нечётко и находится в средней части отолита.

### Параметры отолитов

Перед сравнением относительной длины и относительной площади отолитов исследованных видов оценивали наличие направленной билатеральной асимметрии и полового диморфизма по четырём параметрам ( $L, l, P, A$ ).

*Билатеральная асимметрия.* Статистически значимая направленная билатеральная асимметрия отмечена у *S. horrida* ( $A: p = 0.006$ ) и *Sc. papuensis* ( $P: p = 0.033$ ). Наличие направленной асимметрии, очевидно, обусловлено небольшим числом особей в выборках этих видов ( $n = 9$ ). У остальных четырёх видов значимые различия между параметрами левых и правых отолитов отсутствуют.

*Половой диморфизм.* Параметры правых отолитов самок и самцов статистически значимо различаются у *S. horrida* (критерий Манна–Уитни), *I. sinensis* и *Sc. papuensis* ( $t$ -критерий Стьюдента). У самок *P. picta* площадь отолитов значимо меньше, чем у самцов (в среднем 8.3 против 9.9 мм<sup>2</sup>,  $p = 0.032$ ). У двух видов (*S. cyanostigma* и *D. zebra*) значения четырёх параметров отолитов значимо меньше у самок, чем у самцов ( $t$ -критерий Стьюдента,  $p$  соответственно  $<0.001$  и  $<0.05$ ). Так, у самок и самцов *S. cyanostigma* средние значения  $L, l, P, A$  составляют соответственно 3.1 и 3.5 мм, 1.7 и 1.9 мм, 8.4 и 9.5 мм, 3.7 и 4.8 мм<sup>2</sup>; у самок и самцов *D. zebra* – 4.9 и 5.4 мм, 2.4 и 2.6 мм, 12.8 и 14.2 мм, 8.2 и 9.7 мм<sup>2</sup>. Эти различия отражают половой диморфизм по длине тела рыб (табл. 1). В связи со значительной вариабельностью размера особей *D. zebra* проведено сравнение прямолинейных зависимостей: параметр правого отолита–длина ( $TL$ ) самок и самцов. Половые различия не обнаружены как по наклону прямых, так и по интерсептам (критерий Фишера,  $p > 0.05$ ). Несмотря на наличие полового диморфизма по параметрам отолитов у трёх из шести видов, для последующего межвидового сравнения показатели самок и самцов объединены (табл. 2).

*Относительный размер.* Относительная длина сагитты ( $L/TL$ ) является наименьшей у *I. sinensis* и *D. zebra* (рис. 3а), что отчасти связано со слабым развитием или полным отсутствием рострума. Различия по этому показателю между остальными видами не являются статистически значимыми (ANOVA, критерий Тьюки). Относительная площадь правой сагитты *Sb. cyanostigma* суще-

Таблица 2. Морфологические параметры правых отоликов шести видов подотряда Scorpaenoidei

Вид	Длина ( $L$ ), мм	Ширина ( $l$ ), мм	Периметр ( $P$ ), мм	Площадь ( $A$ ), мм <sup>2</sup>
<i>Synanceia horrida</i>	6.4–8.5	2.4–3.2	18.5–27.5	11.4–18.5
	7.0 (0.7)	2.8 (0.3)	20.9 (3.2)	13.6 (2.7)
<i>Inimicus sinensis</i>	4.6–7.5	2.3–3.8	11.7–20.8	7.3–20.2
	6.3 (1.1)	3.1 (0.6)	16.9 (3.3)	14.6 (5.0)
<i>Parascorpaena picta</i>	4.3–6.6	1.7–3.0	11.2–20.1	5.5–13.1
	5.5 (0.6)	2.4 (0.3)	15.6 (2.5)	9.3 (2.0)
<i>Sebastapistes cyanostigma</i>	2.7–4.0	1.4–2.1	7.2–10.8	2.9–6.1
	3.3 (0.3)	1.7 (0.2)	8.9 (0.9)	4.2 (0.8)
<i>Scorpaenopsis papuensis</i>	5.2–8.5	2.2–3.3	14.3–29.1	8.7–19.4
	6.4 (1.0)	2.6 (0.3)	19.0 (4.3)	11.8 (3.3)
<i>Dendrochirus zebra</i>	3.3–6.6	1.6–3.2	8.3–18.4	3.6–13.6
	5.1 (0.7)	2.5 (0.3)	13.1 (2.0)	8.5 (2.2)

**Примечание.** Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и (в скобках) среднее квадратическое отклонение.

ственно превышает значения этого показателя у других видов, достигая в среднем 0.87 (рис. 3б). Относительная площадь отоликов *S. horrida*, *I. sinensis*, *Sc. papuensis* и *D. zebra* является наименьшей, а различия по этому показателю не являются значимыми (ANOVA, критерий Тьюки). Тем не менее при сравнении отоликов самца *Sc. papuensis* TL 163 мм (длина тела близка к средней для вида) и самца *D. zebra* TL 169 мм (длина тела близка к максимальной для вида) как абсолютный, так и относительный размер отоликов второго вида был существенно меньше (рис. 4):  $L$  – 7.0 против 5.4 мм,  $l$  – 2.6 и 2.6 мм,  $A$  – 12.3 против 9.6 мм<sup>2</sup>,  $L/TL$  – 0.04 против 0.03,  $RA$  – 0.46 против 0.34.

### Форма отоликов

**Индексы формы.** В связи с наибольшей изменчивостью длины особей *D. zebra*, у этого вида прослежена зависимость между значениями индексов формы правых отоликов и  $TL$ . Слабая отрицательная регрессия наблюдается между  $FF$  и  $TL$  ( $R^2 = 0.09$ ,  $p = 0.014$ ) и  $RE$  и  $TL$  ( $R^2 = 0.07$ ,  $p = 0.033$ ), а значимая положительная – между  $P/A$  и  $TL$  ( $R^2 = 0.09$ ,  $p = 0.012$ ). Регрессия между значениями остальных трёх индексов ( $L/l$ ,  $RO$ ,  $EL$ ) и  $TL$  не является значимой ( $p > 0.13$ ).

Сагитта *S. horrida* и *Sc. papuensis* наиболее вытянута в переднезаднем направлении, в связи с чем индекс  $L/l$  у этих видов наибольший; данный индекс является наименьшим у *S. cyanostigma* (рис. 5а). Эти виды, а также *P. picta* имеют наибольший индекс  $P/A$  (рис. 5б) и наименьшие индексы  $FF$  и  $RO$  (рис. 5в, 5г). По индексу  $RE$  чёткие

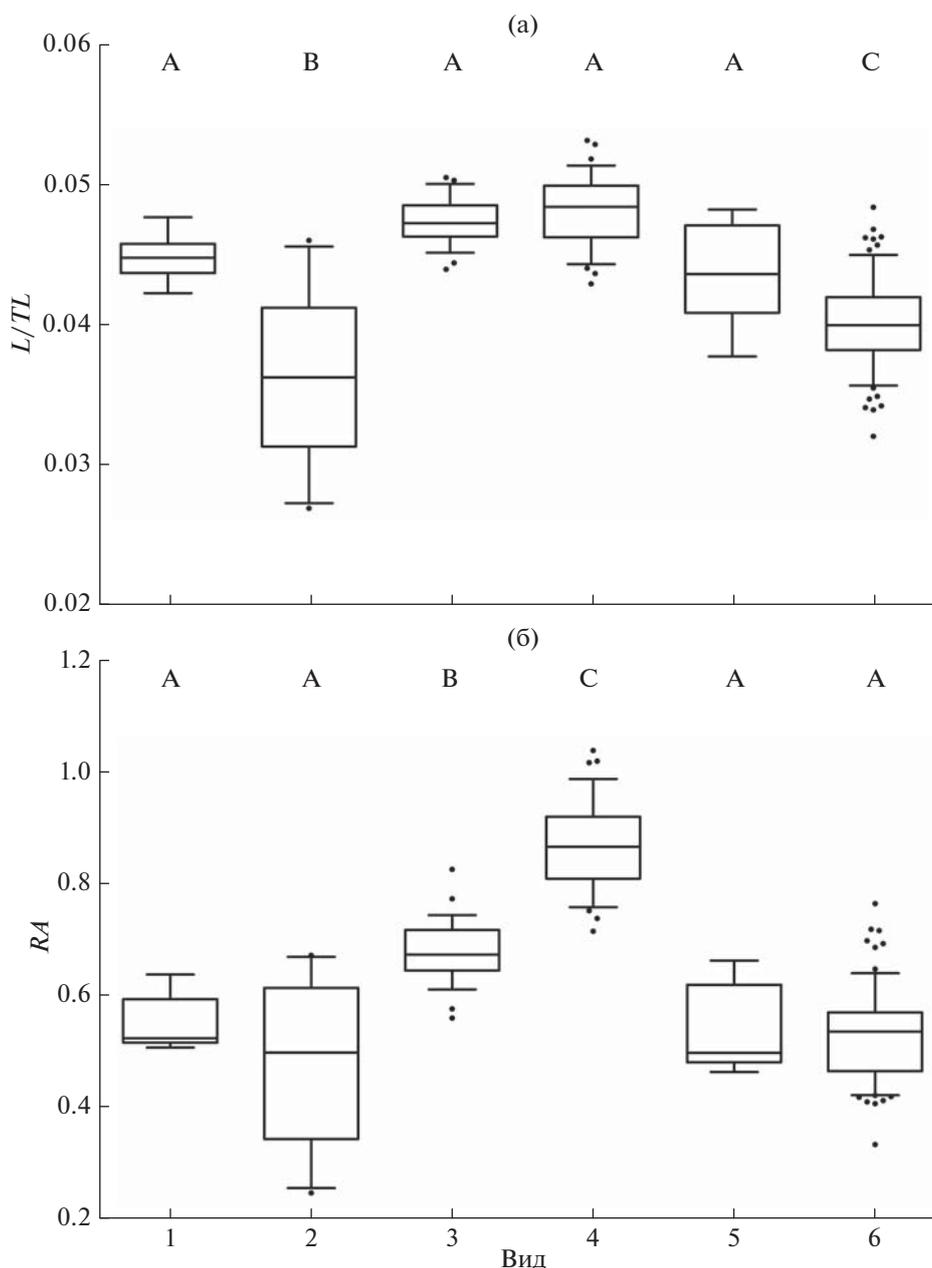
различия между видами отсутствуют (рис. 5д), а индекс  $EL$  наибольший у *S. horrida* и *Sc. papuensis* и наименьший у *S. cyanostigma* (рис. 5е). Значительное сходство наблюдается между *I. sinensis* и *D. zebra*: эти виды значимо не различаются по пяти индексам за исключением  $RE$  (рис. 5).

**Эллиптический анализ Фурье.** Анализ реконструированных контуров отоликов подтверждает сходство *I. sinensis* и *D. zebra*, не имеющих выраженного роострума, и обособление *S. cyanostigma* с самыми высокими отоликами (рис. 6). Распределение особей по форме отоликов на основе анализа коэффициентов Фурье в пространстве главных компонент свидетельствует, что форма отоликов наиболее близка у *S. horrida* и *Sc. papuensis*, а также у *I. sinensis* и *D. zebra* (рис. 7). Виды *P. picta* и *S. cyanostigma* обособлены как от других видов, так и друг от друга.

Сравнение формы отоликов некоторых видов клады Scorpaenidae (рис. 1) показало, что *H. dactylopterus* сближается с *S. semicinctus*, причём кластеры обоих видов частично перекрываются с кластером *D. zebra* (рис. 8). Кластер *S. hopkinsi* частично перекрывается с кластером *P. picta*: отолики этих видов имеют сравнительно хорошо развитый роострум.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В данной статье описана морфология сагитты шести видов рыб, относящихся к шести разным родам подотряда Scorpaenoidei. Изображения отоликов двух из этих видов (*P. picta* и *D. zebra*) имеются в базе данных AFORO (Lombarte et al., 2006). В этой же базе приведены изображения



**Рис. 3.** Параметры правой сагитты у шести видов подотряда Scorpaenoidei: а – относительная длина ( $L/TL$ ), б – относительная площадь ( $RA$ ); 1 – *Synanceia horrida*, 2 – *Inimicus sinensis*, 3 – *Parascorpaena picta*, 4 – *Sebastapistes cyanostigma*, 5 – *Scorpaenopsis papuensis*, 6 – *Dendrochirus zebra*. Каждый бокс включает пять горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); (●) – значения за пределами 10 и 90% данных. А, В, С – при отсутствии статистически значимых различий между видами боксы обозначены одинаковыми буквами.

отолитов рыб из родов *Inimicus* (*I. japonicus*), *Scorpaenopsis* (*Sc. neglecta*) и *Sebastapistes* (*S. tinkhami*). В целом форма отолитов близка к таковой, описанной в нашей работе, у видов из тех же родов (*I. sinensis*, *Sc. papuensis* и *S. cyanostigma*).

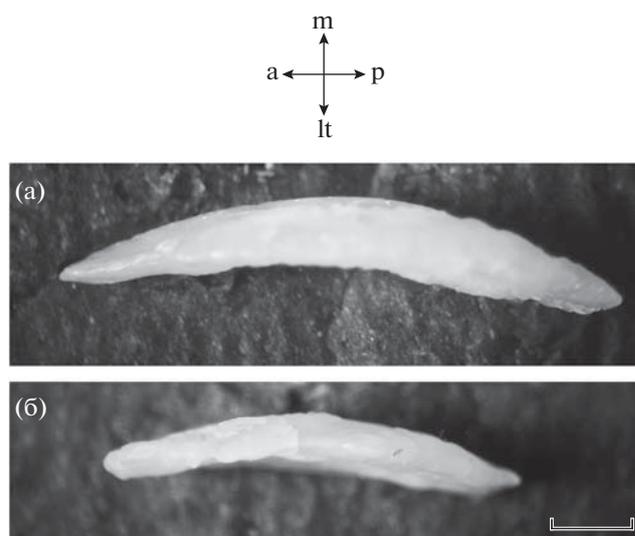
Наши данные по форме отолитов Scorpaenoidei не соответствуют существующим филогенетическим схемам и, в частности, одной из послед-

них схем (рис. 1). Например, *S. horrida* и *I. sinensis*, входящие в одну большую кладу и монофилетическое семейство Synanceiidae (Smith et al., 2018), существенно различаются по форме отолитов и группируются соответственно с *Sc. papuensis* и *D. zebra*. Два последних вида входят в состав другой сестринской монофилетической клады (Scorpaenidae), включающей семейства Scorpaenidae и

Sebastidae. Существенно различается и форма отолитов представителей родов *Helicolenus* и *Sebastes*, включённых по морфологическим и молекулярным данным в одну субкладу традиционного семейства Sebastidae (Ishida, 1994; Imamura, 2004; Smith, Wheeler, 2004; Smith, Craig, 2007; Lautredou et al., 2013; Smith et al., 2018). В частности, виды *S. semicinctus* и *S. hopkinsi* с альтернативной эллиптической (elliptic, morph III) и удлинённой (oblong, morph VI) формой отолитов (Tuset et al., 2015, 2016b) имеют сходство соответственно с *P. picta* (Scorpaenidae: Scorpaeninae) и *D. zebra* (Scorpaenidae: Pteroinae) (рис. 8).

На основе анализа базы данных AFORO (Lombarte et al., 2006) плезиоморфная морфология сагитты, свойственная базальным группам Percomorpha (например, представителям семейств Serranidae, Epinephelidae и Percidae), включает следующие признаки. Отолит вытянут в переднезаднем направлении, рострум хорошо выражен, сулкус сравнительно широкий, открыт спереди и проходит вдоль всей медиальной поверхности отолита. Такая морфология свойственна многим родам Scorpaenoidei: *Synanceia* (Synanceiidae), *Scorpaenopsis*, *Parascorpaena*, *Scorpaena*, *Sebastapistes* (Scorpaenidae) и др. Морфология отолитов родов *Trigla* (Triglidae), *Apistus* (Apistidae), *Inimicus*, *Minous* (Synanceiidae), *Dendrochirus*, *Pterois* (Scorpaenidae), а также некоторых видов родов *Sebastes* и *Sebasticus* (Sebastidae) существенно отличается вследствие слабого развития или полного отсутствия рострума (Lombarte et al., 2006; наша статья). В соответствии с филогенетической схемой (рис. 1) можно предположить, что формирование более округлого отолита со слабо выраженным или отсутствующим рострумом шло параллельно в разных группах рыб. Несмотря на то что по форме отолитов *I. sinensis* и *D. zebra* имеют большое сходство (рис. 5, 7), гомология, по-видимому, отсутствует: высота отолита первого вида достигает максимума на уровне 1/3 длины отолита, высота отолита второго вида — позади 1/2 его длины. Это отличие не идентифицируется при использовании индексов формы отолитов, но заметно при сравнении контуров отолитов, реконструированных по результатам анализа коэффициентов Фурье (рис. 6).

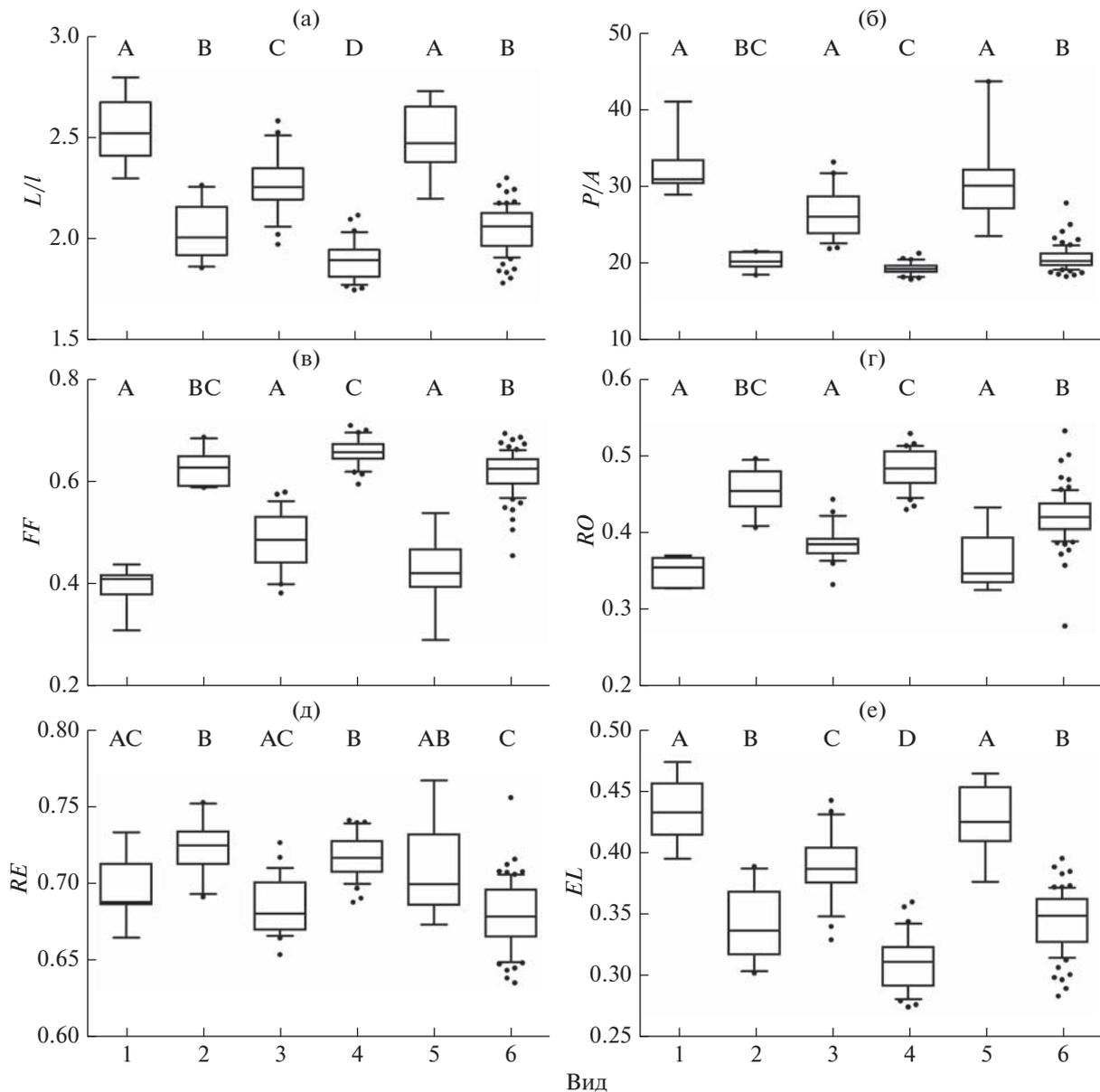
Общий план строения отолитов, несомненно, определяется эволюционной историей группы. Например, представители подотряда Gobioidei (Perciformes) имеют редуцированную морфологию с отсутствием выраженных выступов и центрально расположенным сулкусом в виде подошвы (Gierl et al., 2013; Schwarzahns et al., 2017). Вместе с тем морфология отолитов в значительной степени зависит от биологии вида и сама по себе не может быть использована для реконструкции филогенетических взаимоотношений (Schwarzahns, 2013, 2014; Tuset et al., 2016a). Варибельность групп рыб по форме тела коррелирует с изменчивостью



**Рис. 4.** Левая сагитта (вид сверху): а — *Scorpaenopsis papuensis*, самец TL 163 мм, V стадия зрелости гонад; б — *Dendrochirus zebra*, самец TL 169 мм, IV–V; m, lt — медиальная и латеральная стороны; ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: 1 мм.

формы отолитов (Tuset et al., 2016b), что проявляется у представителей подотряда Scorpaenoidei. Многие авторы строение сагитты связывают с особенностями экологии вида: глубиной обитания, локомоторной способностью, характером питания и особенностями слуховой коммуникации (Tuset et al., 2016a). По отношению к скорпеновидным рыбам подобный анализ не всегда возможен в связи с тем, что биология многих видов детально не исследована.

Как известно, удлинённые отолиты с хорошо развитым рострумом и глубокой V-образной выемкой (excisura) между рострумом и антирострумом характерны для активно плавающих пелагических видов рыб. Отолиты донных рыб, обитающих на мягком грунте, имеют округлую форму и неразвитый рострум, а отолиты донных рыб, обитающих на твёрдом субстрате, — короткий рострум (Volpedo, Echeverría, 2003; Volpedo et al., 2008; Tuset et al., 2016a). Кроме этого, донные рыбы, живущие на мягких грунтах, имеют наиболее высокие отолиты (Jaramillo et al., 2014). У видов рода *Sebastes* удлинённые и веретенообразные отолиты характерны для рыб с прогонистым телом, сравнительно тусклой окраской, слабым развитием шипов на голове и тенденцией к большей плавательной активности. Отолиты эллиптической формы со слабо развитым рострумом обнаружены у малоподвижных ярко окрашенных донных видов с высоким телом, большой головой и хорошо развитыми головными гребнями и шипами (Tuset et al., 2015).



**Рис. 5.** Индексы формы правого отолида у шести видов подотряда Scorpaenoidei: а – отношение длины к ширине ( $L/I$ ), б – отношение квадрата периметра к площади ( $P/A$ ), в – фактор формы ( $FF$ ), г – округлость ( $RO$ ), д – прямоугльность ( $RE$ ), е – эллиптичность ( $EL$ ); обозначения см. на рис. 3.

Шесть видов скорпеновидных рыб, отолиды которых описаны в нашей статье, обитают в прибрежной зоне на небольших глубинах и являются хищниками-засадчиками, способными к чрезвычайно быстрому захвату добычи. Отолиды *I. sinensis* с невыраженным рострумом имеют сходство с отолидами других скорпеновидных рыб, которые обладают свободными лучами грудного плавника (от одного до трёх), по-видимому, не несущими сенсорную функцию и используемыми для “хождения” по дну (Gosline, 1994). Например, отолид *Minous pictus* и *M. quincarinatus* (Synanceiidae: Minoinae) имеет форму трапецоида с наибольшей

высотой на уровне передней трети длины, отолид *Apistus carinatus* (Apistidae) по форме сходен с отолидом *Inimicus*, а отолид *Trigla lyra* (Triglidae) является наиболее высоким ( $L/l = 1.1-1.4$ ), особенно в средней части (база данных AFORO: Lombarte et al., 2006). Следует отметить, что, несмотря на существенные различия строения отолидов, *S. horrida* и *I. sinensis* имеют одинаковый способ охоты: рыбы могут закапываться в грунт (оставляя на поверхности лишь конечную часть головы), остаются неподвижными и поджидают добычу, которую мгновенно засасывают в открывающийся рот (Scott, 2001; Wild Singapore, 2019). *S. horrida*,

несомненно, не относится к хорошим пловцам и, таким образом, наличие хорошо развитого рострума сагитты не согласуется с изложенными выше данными литературы.

Из шести исследованных видов *D. zebra*, очевидно, наибольшее время проводит, плавая в придонном слое воды, а пищевое поведение крылаток подсемейства Pteroinae (*Dendrochirus* и *Pterois*) имеет свои особенности. Обнаружив добычу, рыба медленно приближается к ней, используя широкие окрашенные и расправленные грудные плавники для маскировки. Поимка добычи осуществляется посредством одного акта заглатывания, в результате которого она засасывается в большой широко открытый рот. Глотание происходит столь быстро и незаметно, что не пугает остальную добычу в стае (например, апогонов) и крылатка поедает рыб одну за другой (Fishelson, 1975). Связь морфологии отолитов крылаток с особенностями экологии и пищевого поведения остаётся неясной.

Относительная площадь сулкуса (в %  $A$ ) у шести исследованных нами видов составила в среднем от 20% у *P. picta* до 26% у *Sc. papuensis* и *D. zebra*. Близкие значения этого индекса отмечены у антарктических мезопелагических рыб, совершающих протяжённые (группа 3) и короткие (группа 4) вертикальные миграции (Volpedo et al., 2008). У *Scorpaena notata*, *Sc. porcus*, *Sc. elongata* и *H. dactylopterus* средние значения индекса составляют соответственно 21, 13, 16 и 24% (Jaramillo et al., 2014). Структура сулкуса связана, главным образом, с восприятием акустических стимулов и является видоспецифичной (Gauldie 1988; Torres et al., 2000; Tuset et al., 2016a; наша статья). Вместе с тем функциональная роль соотношения размеров остиума и кауды или слияния этих отделов, отмеченного у многих донных видов, остаётся неясной (Platt, Popper, 1981; Kasumyan, 2004; Popper et al., 2005; Schwarzahns, 2014).

Вариабельность формы и размера отолитов может быть связана с чувствительностью к частотным характеристикам, силе и направлению звуковых импульсов (Gauldie, 1988; Luchakov, Rebane, 2000; Kasumyan, 2004; Popper et al., 2005). В соответствии с гипотезой сенсорного драйва дифференциация по особенностям слуховой коммуникации может привести к репродуктивной изоляции между популяциями и к последующему видообразованию (Endler, 1993). Средние значения индексов  $L/TL$  и  $RA$  у трёх видов рода *Scorpaena* (*Sc. notata*, *Sc. porcus* и *Sc. scrofa*) составили соответственно 0.04–0.05 и 0.50–0.86, но были выше у *Sc. elongata* (0.06 и 0.99) (Lombarte, Cruz, 2007). Значения индексов у трёх первых видов близки к таковым у исследованных нами (рис. 3). Относительный размер отолитов связывают с глубиной обитания рыб и способностью к восприятию звуков (Cruz, Lombarte, 2004),

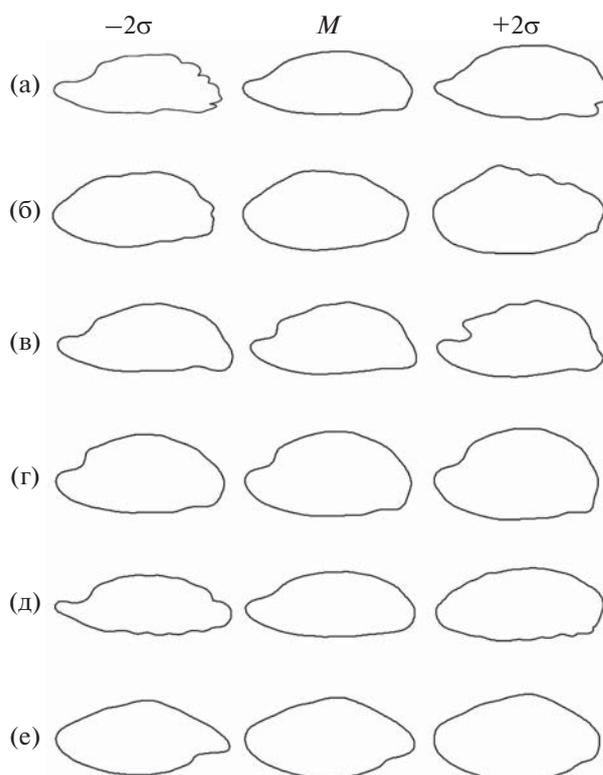
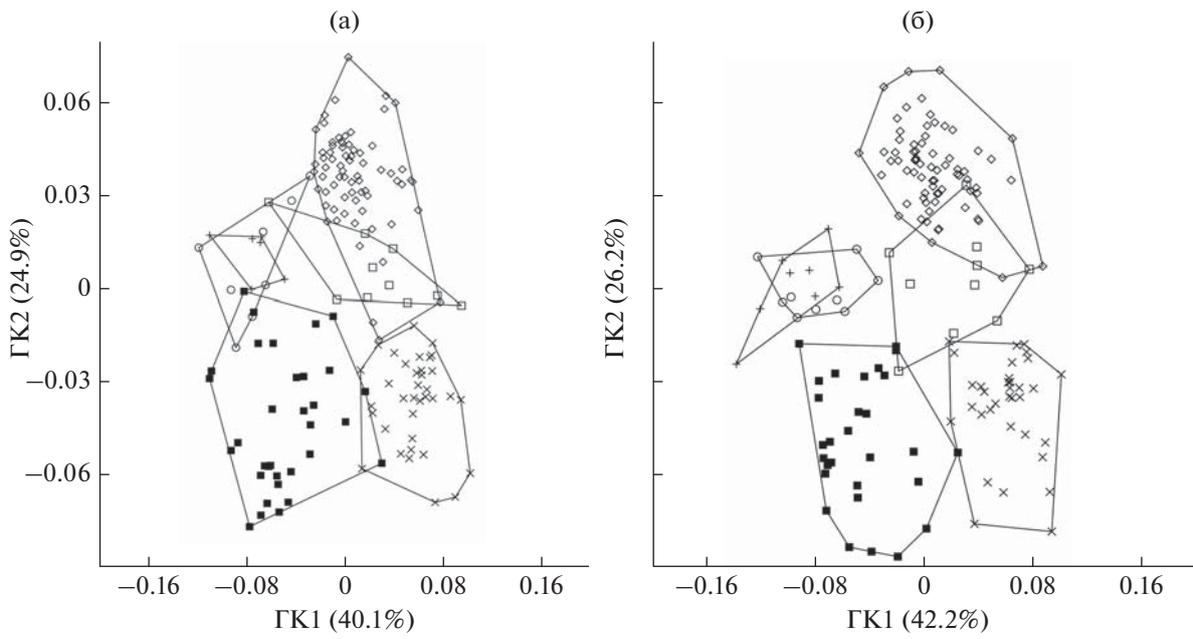
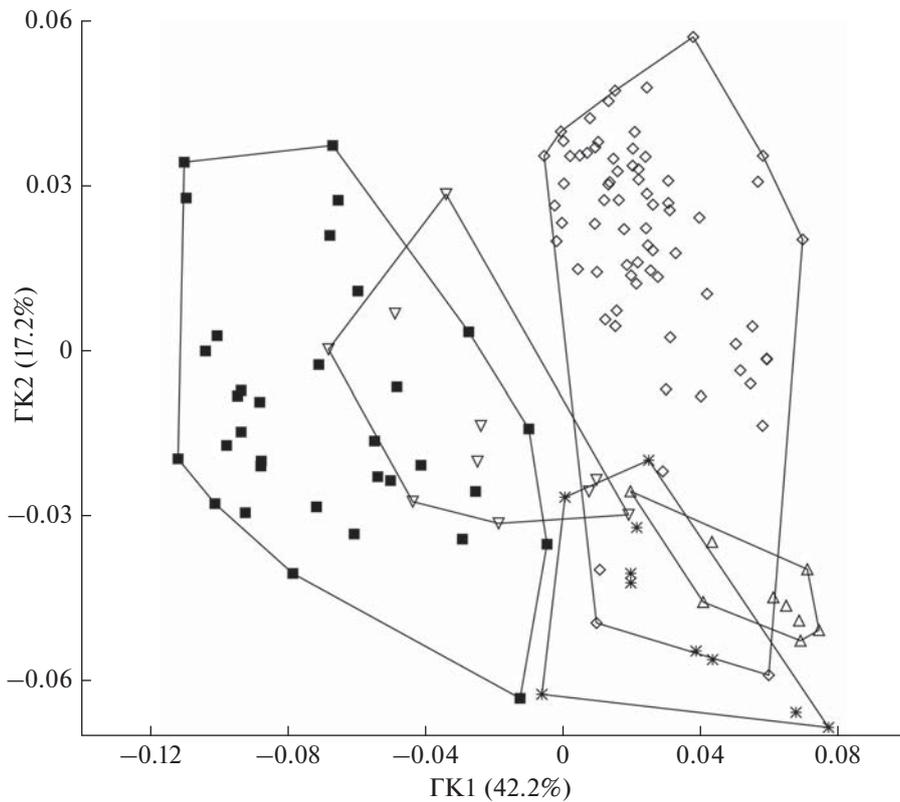


Рис. 6. Реконструированные контуры правого отолита по результатам анализа коэффициентов Фурье методом главных компонент: а – *Synanceia horrida*, б – *Inimicus sinensis*, в – *Parascorpaena picta*, г – *Sebastapistes cyanostigma*, д – *Scorpaenopsis papuensis*, е – *Dendrochirus zebra*;  $2\sigma$  – два средних квадратических отклонения,  $M$  – усреднённый контур; ориентация отолитов как на рис. 2.

но далеко не всегда прослеживается корреляция с таксономическим положением и особенностями биотопов. Как правило, быстро плавающие пелагические рыбы имеют мелкие отолиты (Paxton, 2000; Volpedo, Echeverría, 2003), а наиболее крупные отолиты обнаружены у представителей семейства Scianidae, способных к продукции звуков низкой частоты во время питания или на протяжении нерестового сезона (Horodysky et al., 2008). Исследованные нами виды ведут преимущественно одиночный образ жизни, и слуховая коммуникация вряд ли имеет большое значение. Исключение, возможно, представляет *S. cyanostigma*, особи которого образуют небольшие группы (Allen, Erdmann, 2012). С наличием слуховой коммуникации может быть связана сравнительно большая относительная площадь отолитов у этого вида (рис. 3б). В данном случае отмеченный ранее (Paxton, 2000) аллометрический эффект (большой относительный размер отолитов у рыб меньшего размера) не прослеживается, поскольку относительная длина сагитты *S. cyanostigma* существенно не отличается от этого показателя у других



**Рис. 7.** Распределение особей в выборках представителей подотряда Scorpaenoidei по форме отолитов на основе анализа коэффициентов Фурье в пространстве главных компонент (ГК1, 2): а – левые отолиты, б – правые отолиты; (■) – *Parascorpaena picta*, (×) – *Sebastapistes cyanostigma*; ост. обозначения см. на рис. 1.



**Рис. 8.** Распределение особей в выборках представителей подотряда Scorpaenoidei по форме левых отолитов на основе анализа коэффициентов Фурье в пространстве главных компонент (ГК1, 2); обозначения см. на рис. 1.

исследованных видов с близкой формой отолитов (рис. 3а).

Таким образом, у ряда видов подотряда Scorpaenoidei морфологические признаки тела, на основе которых (или с привлечением молекулярных данных) построены филогенетические схемы, и морфология сагитты, очевидно, связанная со строением внутреннего уха и саккулуса, в значительной степени разобщены. Слабая связь между формой отолитов и филогенией, но чёткая корреляция размера и формы отолитов с трофической нишей прослежена у нототениевых рыб (Lombarte et al., 2010). Аналогичная ситуация отмечена у видов рода *Sebastes* (Tuset et al., 2016a). У скорпеновидных рыб относительная независимость эволюционных преобразований разных систем органов прослеживается и для морфологических структур, связанных с размножением. В частности, у самок описаны яичники двух цистовариальных типов: II-3 и II-1. В яичниках типа II-3, обнаруженных у многих видов семейства Scorpaenidae, яйценосная строма находится в центре гонады, ооциты развиваются на стебельках, после овуляции заключаются в желеобразную массу и вымётываются в виде полых структур с яйцами, расположенными на периферии (Коуа, Миñоз, 2007; McMillan, 2007). Яичники типа II-1 с дорсальным расположением яйценосных пластинок имеются у подавляющего большинства костистых рыб. Несмотря на то что роды *Synanceia* и *Inimicus* относятся к одной субкладе (рис. 1) и одному семейству, яичники самок имеют соответственно цистовариальные типы II-3 и II-1 (Емельянова, Павлов, 2020). В семействе Sebastidae яичники типа II-3 обнаружены у *Helicolenus*, типа II-1 — у *Sebastes* и *Sebastes* (Коуа, Миñоз, 2007). По ультраструктуре сперматозоидов *P. picta* и *S. suanostigma* существенно отличаются от других представителей семейства Scorpaenidae, в то время как *S. horrida* (Synanceiidae) не имеет таких отличий (Павлов, Емельянова, 2018). Несоответствие строения некоторых морфологических структур (в частности, морфологии отолитов, гонад и гамет) существующим филогенетическим схемам может быть связано и с тем, что эти структуры не используются для кладистического анализа и сами схемы не в полной мере отражают реальную ситуацию.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю признательность Н.Г. Емельяновой, О.Ю. Фролову (МГУ), Во Тхи Ха и Динь Тхи Хай Йен (Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра) за помощь в сборе и обработке материала. Выражаю признательность академику Д.С. Павлову за предоставленную возможность работы в лаборатории микроскопии ИПЭЭ РАН.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования профинансированы Российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (Нячанг, Вьетнам).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев П.К., Орлов А.М., Рольский А.Ю. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной организации различных видов рыб // Зоол. журн. Т. 96. № 2. С. 192–200.  
<https://doi.org/10.7868/S0044513416120035>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2020. Некоторые данные по репродуктивной биологии *Inimicus sinensis* (Synanceiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 318–327.
- Мазникова О.А., Афанасьев П.К., Орлов А.М. и др. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов, пространственное распределение и размерный состав черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 191. С. 97–113.
- Павлов Д.А. 2016. Дифференциация трех видов рода *Upeneus* (Mullidae) по форме отолитов // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 41–55.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875216010112>
- Павлов Д.А. 2018. Дифференциация чернополосой козобородки *Upeneus tragula* Richardson, 1846 (Perciformes: Mullidae) в прибрежной зоне Вьетнама на основе анализа формы отолитов // Биология моря. Т. 44. № 5. С. 347–356.  
<https://doi.org/10.1134/S0134347518050078>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2018. Сравнительный анализ морфологии сперматозоидов у трёх видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 201–214.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875218020091>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2019. Биологическая характеристика *Dendrochirus zebra* (Cuvier, 1829) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) из залива Нячанг Южно-Китайского моря // Биология моря. Т. 45. № 2. С. 75–85.  
<https://doi.org/10.1134/S0134347519020104>
- Allen G.R., Erdmann M.V. 2012. Reef fishes of the East Indies. V. I–III. Perth, Australia: Tropical Reef Res., 1292 p.
- Campana S.E., Casselman J.M. 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. P. 1062–1083.
- Carpenter K.E., Niem V.H. (eds.). 1999. FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Mugilidae to Carangidae). Rome: FAO. P. 2069–2790.
- Cruz A., Lombarte A. 2004. Otolith size and its relationship with colour patterns and sound production // J. Fish Biol. V. 65. P. 1512–1525.  
<https://doi.org/10.1111/J.0022-1112.2004.00558.X>
- Endler J.A. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems // Philos. Trans. Roy. Soc. London. V. 340B. P. 215–225.
- Fishelson L. 1975. Ethology and reproduction of pteroid fishes found in the Gulf of Aqaba (Red Sea), especially *Dendrochirus brachypterus* (Cuvier), (Pteroidae, Teleostei) // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. V. 39. P. 635–656.

- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2020)
- Gaemers P.A.M.* 1984. Taxonomic position of Cichlidae (Pisces, Perciformes) as demonstrated by the morphology of their otoliths // *Netherl. J. Zool.* V. 34. № 4. P. 566–595.
- Gauldie R.W.* 1988. Function, form and time-keeping properties of fish otoliths // *Comp. Biochem. Physiol. Comp. Physiol.* V. 91A. P. 395–402.  
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(88\)90436-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(88)90436-7)
- Gierl C., Reichenbacher B., Gaudant J. et al.* 2013. An extraordinary gobioid fish fossil from Southern France // *PLoS ONE.* V. 8. № 5. P. 1–17.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064117>
- Gosline W.A.* 1994. Function and structure in the paired fins of scorpaeniform fishes // *Environ. Biol. Fish.* V. 40. P. 219–226.
- 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. P. 1–9.
- Horodysky A.Z., Brill R.W., Warrant E.J. et al.* 2008. Comparative visual function in five sciaenid fishes inhabiting Chesapeake Bay // *J. Exper. Biol.* V. 211. P. 3601–3612.  
<https://doi.org/10.1242/JEB.023358>
- Imamura H.* 2004. Phylogenetic relationships and new classification of the superfamily Scorpaenoidea (Actinopterygii: Perciformes) // *Spec. Div.* V. 9. P. 1–36.
- Ishida M.* 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaenoidei (Pisces: Scorpaeniformes) // *Bull. Nansei Nat. Fish. Res. Inst.* V. 27. P. 1–112.
- Iwata H., Ukai Y.* 2002. Shape: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptical Fourier descriptors // *J. Hered.* V. 93. P. 384–385.
- Jaramillo A.M., Tombari A.D., Dura V.B. et al.* 2014. Otolith eco-morphological patterns of benthic fishes from the coast of Valencia (Spain) // *Thalassas.* V. 30. № 1. P. 57–66.
- Karahan A., Borsa P., Gucu A.C. et al.* 2014. Geometric morphometrics, Fourier analysis of otolith shape, and nuclear-DNA markers distinguish two anchovy species (*Engraulis* spp.) in the Eastern Mediterranean Sea // *Fish. Res.* V. 159. P. 45–55.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.05.009>
- Kasumyan A.O.* 2004. The vestibular system and sense of equilibrium in fish // *J. Ichthyol.* V. 44. Suppl. 2. P. S224–S268.
- Koya Y., Muñoz M.* 2007. Comparative study on ovarian structures in scorpaenids: possible evolutionary process of reproductive mode // *Ichthyol. Res.* V. 54. P. 221–230.
- Kuhl F.P., Giardina C.R.* 1982. Elliptical Fourier features of a closed contour // *Comput. Graphics Image Process.* V. 18. P. 236–258.
- Lautredou A.C., Motomura H., Gallut C. et al.* 2013. New nuclear markers and exploration of the relationships among Serraniformes (Acanthomorpha, Teleostei): the importance of working at multiple scales // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 67. P. 140–155.
- Legua J., Plaza G., Perez D., Arkhipkin A.* 2013. Otolith shape analysis as a tool for stock identification of the southern blue whiting, *Micromesistius australis* // *Lat. Amer. J. Aquat. Res.* V. 41. № 3. P. 479–489.
- Lin C.-H., Chang C.-W.* 2012. Otolith atlas of Taiwan fishes // *NMMBA Atlas. Ser. 12.* Taiwan: Nat. Mus. Mar. Biol. Aquarium, 415 p.
- Lombarte A., Cruz A.* 2007. Otolith size trends in marine fish communities from different depth strata // *J. Fish Biol.* V. 71. P. 53–76.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01465.x>
- Lombarte A., Chic Ò., Parisi-Baradad V. et al.* 2006. A web-based environment from shape analysis of fish otoliths. The AFORO database // *Sci. Mar.* V. 70. P. 147–152.
- Lombarte A., Palmer M., Matallanas J. et al.* 2010. Ecomorphological trends and phylogenetic inertia of otolith sagittae in Nototheniidae // *Environ. Biol. Fish.* V. 89. P. 607–618.
- Lundberg Y.W., Xu Y., Thiessen K.D., Kramer K.L.* 2015. Mechanisms of otoconia and otolith development // *Devel. Dyn.* V. 244. № 3. P. 239–253.  
<https://doi.org/10.1002/DVDY.24195>
- Lychakov D.V., Rebane Y.T.* 2000. Otolith regularities // *Hear. Res.* V. 143. P. 83–102.
- McMillan D.B.* 2007. Fish histology. Female reproductive system. Dordrecht: Springer, 598 p.
- Mérigot B., Letourneur Y., Lecomte-Finiger R.* 2007. Characterization of local populations of the common sole *Solea solea* (Pisces, Soleidae) in the NW Mediterranean through otolith morphometrics and shape analysis // *Mar. Biol.* V. 151. P. 997–1008.
- Palmer A.R.* 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental instability: its origins and implications* / Ed. Markow T.A. Dordrecht: Kluwer. P. 335–364.
- Paxton J.R.* 2000. Fish otoliths: do sizes correlate with taxonomic group, habitat or luminescence? // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Biol. Sci.* V. 355B. P. 1299–1303.  
<https://doi.org/10.1098/RSTB.2000.0688>
- Platt C., Popper A.N.* 1981. Fine structure and function of the ear // *Hearing and sound communication in fishes* / Eds. Tavolga W.N. et al. Berlin: Springer. P. 3–38.
- Popper A.N., Ramcharitar J., Campana S.E.* 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology // *Mar. Freshw. Res.* V. 56. P. 497–504.
- Schulz-Mirbach T., Reichenbacher B.* 2006. Reconstruction of Oligocene and Neogene freshwater fish faunas – an actualistic study on cypriniform otoliths // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 51. P. 283–304.
- Schwarzshans W.* 1978. Otolith-morphology and its usage for higher systematical units, with special reference to the Myctophiformes s.1 // *Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol.* V. 15. № 4. P. 167–185.
- Schwarzshans W.* 2013. The use of otolith morphology in ichthyology // 9th Indo-Pacific Fish Conference. Okinawa. ([https://www.researchgate.net/publication/264301127\\_The\\_use\\_of\\_otolith\\_morphology\\_in\\_ichthyology](https://www.researchgate.net/publication/264301127_The_use_of_otolith_morphology_in_ichthyology))
- Schwarzshans W.* 2014. Head and otolith morphology of the genera *Hymenocephalus*, *Hymenogadus* and *Spicomacrus* (Macrouridae), with the description of three new species // *Zootaxa.* V. 3888. P. 1–73.
- Schwarzshans W., Ohe F., Ando Y.* 2017. An early Oligocene fish-fauna from Japan reconstructed from otoliths // *Zitteliana.* № 90. P. 3–26.
- Scott M.* 2001. Speak of the devil: fish of the genus *Inimicus* // *SeaScope.* V. 18. P. 1, 3.

- Secor D.H., Dean J.M., Laban E.H.* 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Columbia, S.C.: Baruch Inst. Mar. Biol. Coastal Res., 87 p.
- Smith W.L., Craig M.T.* 2007. Casting the percomorph net widely: the importance of broad taxonomic sampling in the search for the placement of serranid and percoid fishes // *Copeia*. № 1. P. 35–55.
- Smith W.L., Wheeler W.C.* 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 32. P. 627–646.
- Smith W.L., Everman E., Richardson C.* 2018. Phylogeny and taxonomy of flatheads, scorpionfishes, sea robins, and stonefishes (Percomorpha: Scorpaeniformes) and the evolution of the lachrymal saber // *Copeia*. V. 106. № 1. P. 94–119. <https://doi.org/10.1643/CG-17-669>
- Stransky C., MacLellan S.E.* 2005. Species separation and zoogeography of redfish and rockfish (genus *Sebastes*) by otolith shape analysis // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 62. P. 2265–2276.
- Tao He, Jiao Cheng, Jian-guang Qin et al.* 2018. Comparative analysis of otolith morphology in three species of *Scomber* // *Ichthyol. Res.* V. 65. P. 192–201. <https://doi.org/10.1007/s10228-017-0605-4>
- Torres G.J., Lombarte A., Morales-Nin B.* 2000. Variability of the sulcus acusticus in the sagitta otolith of the genus *Merluccius* // *Fish. Res.* V. 46. P. 5–13. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00128-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00128-4)
- Tuset V.M., Imondi R., Aguado G. et al.* 2015. Otolith patterns of rockfishes from the Northeastern Pacific // *J. Morphol.* V. 276. P. 458–469. <https://doi.org/10.1002/JMOR.20353>
- Tuset V.M., Otero-Ferrer J.L., Gómez-Zurita J.G. et al.* 2016a. Otolith shape lends support to the sensory drive hypothesis in rockfishes // *J. Evol. Biol.* V. 29. P. 2083–2097. <https://doi.org/10.1111/jeb.12932>
- Tuset V.M., Farré M., Otero-Ferrer J.L. et al.* 2016b. Testing otolith morphology for measuring marine fish biodiversity // *Mar. Freshw. Res.* V. 67. P. 1037–1048. <https://doi.org/10.1071/MF15052>
- Volpedo A.V., Echeverría D.D.* 2003. Ecomorphological patterns of the sagitta in fish on the continental shelf off Argentina // *Fish. Res.* V. 60. P. 551–560. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00170-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00170-4)
- Volpedo A.V., Tombari A.D., Echeverría D.D.* 2008. Ecomorphological patterns of the sagitta of Antarctic fish // *Polar Biol.* V. 31. P. 635–640. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0400-1>
- Wild Singapore. 2019. Hollow-cheeked stonefish *Synanceia horrida*. Family Synanceiidae. (<http://www.wildsingapore.com/wildfacts/vertebrates/fish/synanceiidae/horrida.htm>)
- Zhang C., Fan Y., Ye Z. et al.* 2017. Identification of five *Pampus* species from the coast of China based on sagittal otolith morphology analysis // *Acta Oceanol. Sin.* V. 36. № 2. P. 51–56.
- Zhuang L., Ye Z., Zhang C.* 2015. Application of otolith shape analysis to species separation in *Sebastes* spp. from the Bohai Sea and the Yellow Sea, northwest Pacific // *Environ. Biol. Fish.* V. 98. P. 547–558.

УДК 597.5.591.9

## АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИХТИОФАУНЫ ВНУТРЕННИХ И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ОСТРОВА САХАЛИН. 1. СЕМЕЙСТВА PETROMYZONTIDAE–SALMONIDAE<sup>#</sup>

© 2021 г. Ю. В. Дылдин<sup>1, \*</sup>, А. М. Орлов<sup>1, 2, 3, 4, 5, 6</sup>

<sup>1</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия

<sup>2</sup>Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

<sup>4</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>5</sup>Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

<sup>6</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН – ПИБР ДФИЦ, Махачкала, Россия

\*E-mail: yurydyldin@gmail.com

Поступила в редакцию 27.03.2020 г.

После доработки 01.04.2020 г.

Принята к публикации 01.04.2020 г.

На основании критического анализа литературных данных за последние 200 лет, коллекционного материала и результатов собственных многолетних исследований впервые за всю историю изучения рыбного населения о-ва Сахалин и прилегающей южной части Охотского моря приводится полный аннотированный список морской, солоноватоводной и пресноводной ихтиофауны. Список включает 603 вида в 4 классах, 45 отрядах, 17 подотрядах, 126 семействах, 50 подсемействах и 314 родах. Представлены английское и латинское (научное) названия, сведения об ареалах в Мировом океане и распространении в пределах вод Сахалина, информация о природоохранном статусе, промысловой значимости и обилии. Для ряда видов приводятся сведения о коллекционных экземплярах, подтверждающие их присутствие в пределах изучаемой акватории. Для всех видов уточняются современные ареалы и таксономический статус в свете новых данных, если таковые имеются. Обсуждаются так называемые спорные таксоны. В первой части приводится краткая информация об истории изучения ихтиофауны Сахалина, физико-географическая и океанологическая характеристики района исследований, а также первые 118 видов аннотированного списка, принадлежащих к 79 родам, 42 семействам и 20 отрядам в 4 классах.

*Ключевые слова:* ихтиофауна, аннотированный список, природоохранный статус, промысловое значение, морские, пресноводные, солоноватоводные, Сахалин, Охотское море, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875221010070

<sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08.591.9

## ИХТИОФАУНА ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2021 г. В. С. Болдырев<sup>1, \*</sup>, Д. А. Вехов<sup>2</sup>, В. В. Хоружая<sup>1</sup>, В. В. Самотева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Волгоградский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВолгоградНИРО), Волгоград, Россия

<sup>2</sup>Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – АзНИИРХ, Ростов-на-Дону, Россия

\*E-mail: neogobius@yahoo.com

Поступила в редакцию 24.01.2020 г.

После доработки 30.04.2020 г.

Принята к публикации 04.05.2020 г.

Представлены данные по составу ихтиофауны Цимлянского водохранилища, искусственному воспроизводству и работе рыбоподъёмника Цимлянского гидроузла в период с 1950-х гг. по настоящее время. Приведены сведения по распространению в водохранилище малочисленных, непромысловых и чужеродных видов рыб. В настоящее время в водоёме встречаются 58 видов, включая 8 вселенцев.

*Ключевые слова:* ихтиофауна, распространение, вселенцы, искусственное воспроизводство, рыбоподъёмник, Цимлянское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875221010057

Цимлянское водохранилище создано в 1952 г. в результате зарегулирования р. Дон в 309 км от устья. Оно является одним из крупнейших (длина 243 км) (Лапицкий, 1970) на территории бывшего СССР и составляет единый комплекс с Волго-Донским каналом, образовавшим путь обмена гидробионтами между Азово-Донским и Волго-Каспийским бассейнами. Важной особенностью водоёма и вышерасположенного участка Дона является (в силу незарегулированности последнего) отсутствие преград, ограничивающих перемещение рыб. Наиболее массовый характер имеют весенние нерестовые миграции из водохранилища в реку. У отдельных видов они прослеживаются на многие сотни километров (Федоров и др., 1965). Кроме того, в верхнем участке водоёма протяжённостью 50–100 км вследствие частичного поддержания речного режима высока частота встречаемости реофильных рыб. Незначительный обмен поддерживается и с нижним Доном через судходные шлюзы и рыбоподъёмник, а также из-за ската особей разного возраста через Донской магистральный канал, гидротурбины и водосливную плотину (Лапицкий, 1970; Костин, 2014).

Промысловая рыбопродуктивность водохранилища длительный период является стабильно одной из самых высоких среди искусственных водоёмов такого типа (Исаев, Карпова, 1989; Вехов и др., 2014). Основные исследования на нём всегда были связаны с объектами промысла (Лапицкий, 1970). Малочисленным и непромысловым

видам уделялось значительно меньше внимания. Водохранилище интересно масштабами развития аквакультуры и многолетней работой рыбоподъёмника Цимлянского гидроузла, данные по пересадкам большинства видов которого за последние десятилетия ещё не публиковались.

Цель работы – проанализировать изменения таксономического разнообразия рыб Цимлянского водохранилища с момента его образования, описать закономерности распределения вселенцев, малочисленных и непромысловых видов, а также обобщить данные по работе рыбоподъёмника Цимлянского гидроузла и результатам акклиматизационных мероприятий на водоёме.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ихтиологический материал собирали из уловов неводов, тралов, сетей и волокуш на Цимлянском водохранилище в 2000-е гг. в рамках регулярных исследований Волгоградского отделения (ВО) ГосНИОРХ (с 2019 г. – ВолгоградНИРО) (Вехов и др., 2014). Привлечены также результаты полевых сборов на притоках этого водоёма и р. Дон в границах Ростовской, Волгоградской и Воронежской областей. Рыб в уловах анализировали по видовому, количественному и размерному составу. Сведения по работе рыбоподъёмника Цимлянского гидроузла взяты из отчётов о деятельности Цимлянскрыбвода (с 2009 г. – Цимлянский филиал Аздонрыбвода), данные по объ-

ёмам вселения объектов аквакультуры и промысла — из фондовых материалов ВО ГосНИОРХ. Названия рыб приводятся в соответствии с номенклатурными и таксономическими изменениями, принятыми в современных сводках (Богуцкая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007; Васильева, Лужняк, 2013; Froese, Pauly, 2019). Серебряный карась рассматривается как видовой комплекс *Carassius auratus complex* в связи с наличием у него разных форм с неясным таксономическим статусом, отличающихся типом размножения, уровнем пloidности и возможным происхождением, а также разных географических форм, рассматриваемых разными авторами в рамках нескольких подвидов или видов (Вехов, 2013).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Таксономическое разнообразие.** Видовой состав ихтиофауны Дона на участке будущего Цимлянского водохранилища перед зарегулированием и в первый год после его наполнения насчитывал 50 аборигенных видов и подвидов (табл. 1). Большинство из них позже широко распространились в водоёме, стали сравнительно многочисленными и неизменно указывались в разные годы в составе его ихтиофауны. По последним данным, в водохранилище насчитывается уже 58 аборигенных и чужеродных видов. Наблюдающиеся изменения в видовом составе обусловлены, прежде всего, формальным включением в списки рыб в первые годы существования водохранилища ряда таксонов, указывавшихся Бергом (1949) для Донского бассейна, постепенным исчезновением некоторых представителей проходных осетровых (Acipenseridae), появлением вселенцев, пересмотром статуса отдельных таксонов и описанием новых видов. Ниже приводятся сведения о малочисленных и непромысловых видах Цимлянского водохранилища, видах-вселенцах и дискуссионных таксонах.

**Миноговые (Petromyzontidae).** Украинская минога *Eudontomyzon mariae* в самом водохранилище встречается случайно; нам попала лишь однажды (в августе 2004 г.) на его верхнем участке у станицы Трёхостровская. Это была поздняя личинка, предположительно скатившаяся сюда из р. Иловля, где минога является обычным видом (Красная книга ..., 2017). Помимо этой реки в бассейне водохранилища встречается в реках Чир и Большая Голубая.

**Осетровые (Acipenseridae).** После зарегулирования Дона часть проходных осетровых оказалась в изоляции выше Цимлянской плотины. В последующее десятилетие неоднократно перевозили производителей русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюги *A. stellatus* и белуги *A. huso* в верхний бьеф гидроузла из нижнего Дона и Волги,

всего 1145 особей. До начала 1970-х гг. имелись сведения о единичных поимках в водоёме молоди осетровых от естественного нереста. Тем не менее встречаемость этих видов в водохранилище с первого года его существования стала резко снижаться. Последние производители осетра и севрюги отмечены в уловах в 1980–1990-х гг. Единичные особи белуги продолжают встречаться до настоящего времени (Болдырев, 2017).

Молодь стерляди в возрасте до 3 лет регулярно отмечается в верхнем участке водохранилища, куда заносится личинкой в период ската с речных нерестилищ (Красная книга ..., 2017). Основная её часть здесь не задерживается и постепенно перемещается вверх по течению. Особи старше 3 лет в районе станицы Голубинская встречаются редко, половозрелые — единично.

**Сельдевые (Clupeidae).** Производители черноморско-азовской проходной сельди *Alosa immaculata* ежегодно в весенний период попадают из нижнего Дона в водохранилище через судоходные шлюзы и рыбоподъёмник. На верхнем участке водоёма первые особи появляются обычно во второй половине апреля. Пик хода приходится на май, в июне он затухает. Сельдь, пройдя через водохранилище, поднимается по Дону выше границ Волгоградской области. Известны поимки отдельных особей у с. Коротояк Острогожского района Воронежской области. Отмечается посленерестовая гибель производителей, какая-то часть их скатывается в нижний Дон (Лапицкий, 1970). В августе сеголетки встречаются по всему водохранилищу (Вехов и др., 2014). Осенью наблюдается массовый скат молоди сельди и тюльки *Clupeonella cultriventris* через гидроузел (Костин, 2014). Самовоспроизводящаяся популяция в водоёме отсутствует.

Черноморско-азовская морская сельдь *A. maeotica* включена в состав ихтиофауны водохранилища Доманевским (1964), видимо, формально. Другие указания на присутствие этого вида выше дельты как до зарегулирования Дона Цимлянской плотиной, так и после отсутствуют (Троицкий, Цунникова, 1988). Азовский пузанок *A. tanaica* в Дон поднимался значительно выше. Его нерест отмечался в бассейнах нижнедонских притоков Аксай, Западный Маныч и Сал. Относительно присутствия пузанка в водохранилище в первые годы его существования сведения противоречивы. Кроме этого, за весь период эксплуатации рыбоподъёмника имеется единственное, и поэтому сомнительное, указание о пересадке в 1972 г. в верхний бьеф 46 тыс. экз. производителей пузанка.

Таксономический статус тюльки в водохранилище дискуссионен. Наряду с традиционными взглядами (Карабанов, 2013) есть мнение, что пресноводные популяции Дона и Волги в настоящее время представлены чархальской тюлькой

Таблица 1. Видовой состав рыб Цимлянского водохранилища

Таксон	Годы			
	1951–1952 <sup>1</sup>	1960-е <sup>2</sup>	1990-е <sup>3</sup>	2010-е <sup>4</sup>
I. Petromyzontidae – миноговые				
1. <i>Eudontomyzon mariae</i> (Berg, 1931) – украинская минога	?+	+	+	басс.
II. Acipenseridae – осетровые				
2. <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt et Ratzeburg, 1833 – русский осётр	+	+	–	–
3. <i>A. huso</i> Linnaeus, 1758 – белуга	+	+	?+	+
4. <i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – стерлядь	+	+	+	+
5. <i>A. stellatus</i> Pallas, 1771 – севрюга	+	+	?+	–
III. Clupeidae – сельдёвые				
6. <i>Alosa immaculata</i> Bennett, 1835 – черноморско-азовская проходная сельдь	+	+	+	+
7. <i>A. maeotica</i> (Grimm, 1901) – черноморско-азовская морская сельдь	+	+	–	–
8. <i>A. tanaica</i> (Grimm, 1901) – азовский пузанок	+	+	–	?–
9. <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька	–	+ (i)	+	+
IV. Cyprinidae – карповые				
10. <i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782) – европейский обыкновенный горчак	+	+	+	+
11. <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844) – белый амур	–	+ (i)	+	+
12. <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846) – чёрный амур	–	–	+ (i)	+
13. <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) – золотой карась	+	+	+	+
14. <i>C. auratus</i> complex – серебряный карась	+	+	+	+
15. <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758 – сазан	+	+	+	+
16. <i>Gobio brevicirris</i> Fowler, 1976 – донской обыкновенный пескарь	+	+	+	басс.
17. <i>Pseudorasbora parva</i> Schlegel, 1842 – амурский чебачок	–	–	–	+ (i)
18. <i>Romanogobio tanaiticus</i> Naseka, 2001 – донской белопёрый пескарь	?+	–	?–	+
19. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	+	+	+	+
20. <i>Ballerus ballerus</i> (Linnaeus, 1758) – синец	+	+	+	+
21. <i>B. sapa</i> (Pallas, 1814) – белоглазка	+	+	+	+
22. <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758) – густера	+	+	+	+
23. <i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782) – обыкновенная быстрянка	–	+	–	–
24. <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758) – уклейка	+	+	+	+
25. <i>A. leobergi</i> Freyhof et Kottelat, 2007 – азовская шемая	+	+	+	+
26. <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843) – обыкновенная верховка	+	+	–	+
27. <i>Hypophthalmichthys nobilis</i> (Richardson, 1845) – пёстрый толстолобик	–	–	+ (i)	+
28. <i>H. molitrix</i> (Valenciennes, 1844) – белый толстолобик	–	+ (i)	+	+
29. <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный жерех	+	+	+	+
30. <i>Chondrostoma variable</i> Jakovlev, 1870 – волжский подуст	+	+	+	+
31. <i>Leuciscus danilewskii</i> (Kessler, 1877) – елец Данилевского	+	+	+	+
32. <i>L. idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	+	+	+	+
33. <i>L. leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный елец	?–	+	?–	–
34. <i>Rutilus frisii</i> (Nordmann, 1840) – вырезуб	+	+	+	+
35. <i>R. lacustris</i> (Pallas, 1814) – серушка	+	+	+	+
36. <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758) – краснопёрка	+	+	+	+
37. <i>Squalius cephalus</i> (Linnaeus, 1758) – голавль	+	+	+	+
38. <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758) – рыбец	+	+	+	+
39. <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758) – чехонь	+	+	+	+

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Годы			
	1951–1952 <sup>1</sup>	1960-е <sup>2</sup>	1990-е <sup>3</sup>	2010-е <sup>4</sup>
40. <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) – линь	+	+	+	+
V. Cobitidae – вьюновые				
41. <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925 – сибирская щиповка	–	–	–	+
42. <i>C. tanaitica</i> Băcescu et Maier, 1969 – азовская щиповка	–	–	–	?+
43. <i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758) – вьюн	+	+	+	+
44. <i>Sabanejewia baltica</i> Witkowski, 1994 – балтийская щиповка	?–	–	–	+
VI. Nemacheilidae – усатые гольцы				
45. <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) – усатый голец	–	+	–	–
VII. Siluridae – сомовые				
46. <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758 – европейский обыкновенный сом	+	+	+	+
VIII. Esocidae – щуковые				
47. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука	+	+	+	+
IX. Lotidae – налимовые				
48. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	+	+	+	+
X. Gasterosteidae – колюшковые				
49. <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758 – трёхиглая колюшка	+	–	–	–
50. <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859) – малая южная колюшка	+	–	+	басс.
XI. Syngnathidae – игловые				
51. <i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1827 – пухлощёкая рыба-игла	+	+	+	+
XII. Percidae – окунёвые				
52. <i>Gymnocephalus acerina</i> (Gueldenstaedt, 1774) – донской ёрш	+	+	+	+
53. <i>G. cernua</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ёрш	+	+	+	+
54. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	+	+	+	+
55. <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак	+	+	+	+
56. <i>S. volgensis</i> (Gmelin, 1789) – бёрш	+	+	+	+
XIII. Odontobutidae – головешковые				
57. <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – ротан-головешка	–	–	–	+(i)
XIV. Gobiidae – бычковые				
58. <i>Benthophilus durrelli</i> (Boldyrev, Bogutskaya, 2004) – донская пуголовка	–	–	–	+
59. <i>B. stellatus</i> (Sauvage, 1874) – звёздчатая пуголовка	+	+	+	+
60. <i>Knipowitschia caucasica</i> (Berg, 1916) – бычок-бубырь	–	–	–	?+
61. <i>K. longicaudata</i> (Kessler, 1877) – длиннохвостый бычок Книповича	–	–	+	+
62. <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814) – бычок- кругляк	–	+	+	+
63. <i>N. fluviatilis</i> (Pallas, 1814) – бычок-песочник	+	+	+	+
64. <i>Babka gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857) – азово-черноморский бычок-голец	–	–	+	+
65. <i>Ponticola gorlap</i> Pjlin, 1949 – каспийский бычок-головач	–	–	+(i)	+
66. <i>P. syrman</i> (Nordmann, 1840) – бычок-ширман	+	–	+	–
67. <i>Proterorhinus nasalis</i> (De Filippi, 1863) – бычок-цуцик	+	+	–	+
Всего	50	53	51	58

**Примечание.** Вид: “+” – отмечается, “–” – не зарегистрирован, “басс.” – встречается в отдельных реках, впадающих в водохранилище; (i) – интродуцированный; “?” – данные нуждались/нуждаются в уточнении. Источники информации: <sup>1</sup> Сыроватская, 1953; Дрягин, Галкин, 1954; Дрягин и др., 1954; фондовые материалы ВО ГосНИОРХ; <sup>2</sup> Доманевский, 1964; Лапичкий, 1970; <sup>3</sup> Бандура и др., 2000; <sup>4</sup> Лужняк, 2010; Вехов и др., 2014; наши данные.

*C. tscharchalensis* (Kottelat, Freyhof, 2007; Froese, Pauly, 2019). Считается, что в Цимлянское водохранилище тюлька проникла в 1959 г. из Волги через Волго-Донской судоходный канал (Лапицкий, 1970), но, возможно, её донские популяции имеют аборигенное происхождение. В межень выше х. Вертячий в верхнем участке водохранилища она не отмечается. Весной в апреле–мае наблюдаются её нерестовые миграции по Дону до границы с Воронежской областью.

**Карповые** (Cyprinidae). Донской обыкновенный пескарь *Gobio brevicirris* в самом водохранилище очень редок. Попадает в него из притоков. Единично отмечается близ устьевых участков отдельных рек (Малая Голубая, Донская Царица, Чир и др.). Белопёрый пескарь *Romanogobio tanaiticus* является самым обычным видом в русловой части верхнего участка водохранилища и смежного с ним участка Дона. Ниже отмечается значительно реже, как и другие реофильные виды (елец Данилевского *Leuciscus danilewskii*, жерех *Aspius aspius*, подуст *Chondrostoma variable*, голавль *Squalius cephalus*, белоглазка *Ballerus sapa*, донской ёрш *Gymnocephalus acerina*). Некоторые исследователи допускают в водоёме наличие обыкновенного ельца *L. leuciscus* (Лапицкий, 1970; Лужняк, 2010). В наших сборах он никогда не отмечался ни в водохранилище, ни в вышерасположенном участке Дона в границах Волгоградской и Воронежской областей.

Золотой карась *Carassius carassius* и линь *Tinca tinca* в водохранилище встречаются исключительно редко. В основном в сильно заросших участках пойменных озёр верхней части водоёма. Чаше они отмечаются в бассейне рек, впадающих в водохранилище.

Верховка *Leucaspius delineatus* широко распространена в водохранилище. Держится, как правило, в мелководной прибрежной зоне в зарослях макрофитов. Видимо, в силу проблем с идентификацией иногда выпадала из списка видов рыб водоёма (Лапицкий, 1970; Бандура и др., 2000).

Быстрянка *Alburnoides bipunctatus* в водохранилище указывалась только Доманевским (1964), что, видимо, ошибочно. Важно отметить, что в Донском бассейне до середины прошлого века её присутствие, если и отмечалось, то лишь единичными экземплярами и только в Северском Донце и один раз в Хопре (Шандиков, Гончаров, 2008; Гладких и др., 2013а). На фоне фаунистических изысканий последних десятилетий достоверность указания этого вида для бассейна Дона (Завьялов и др., 2007; Лужняк, 2010) без подтверждающих материалов вызывает сомнение (Иванчев и др., 2013).

В ряде ранних работ (Сыроватская, 1953; Лапицкий, 1970) и в отдельных более поздних (Воловик, Чихачёв, 1998; Лужняк, 2010) для Цимлянского водохранилища вместе с плотвой, одним из

самых массовых видов, указывалась и тарань. Сыроватская (1953), очевидно, плотвой называла тугорослую пойменную форму, а таранью — крупную водохранилищную, осваиваемую промыслом, хотя такое разделение и в первые годы существования водохранилища некоторые исследователи ставили под сомнение (Дрягин, Галкин, 1954). Согласно современным данным по филогении рода *Rutilus* (Levin et al., 2017), в бассейне Дона представлена понто-каспийская клада, пригодным названием для которой является *Rutilus lacustris* — серушка. Тарань рассматривается как её полупроходная форма (Дехта, 2014; Levin et al., 2017).

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* был впервые обнаружен в 2002 г. в нижней части водохранилища, куда он проник со смежного участка Дона (Хоружая, Архипов, 2002). В последующие годы он широко расселился по водоёму, где в настоящее время встречается от плотины ГЭС до устья р. Донская Царица. Кроме того, чебачок был отмечен в прудах Цимлянского рыбноводного завода в 2008 г., а также в притоках водохранилища (р. Цимла выше х. Воробьёв в 2007 г. и в р. Курмоярский Аксай до пос. Ленина в 2016 г.). Интересно, что этот вид с конца 1990-х гг. стал встречаться и в бассейне верхнего Дона (Сарычев, 2007), откуда расселился вниз по течению. Позже он был выявлен на участке реки между устьями рек Красивая Меча и Воронеж (Гладких и др., 2013а; Иванчева и др., 2014). Обследование Дона в границах Воронежской области в 2016 и 2020 гг. выявило присутствие чебачка ещё ниже по течению — в районе г. Лиски, а также в озёрах Стародонье (Острогожский район) и Кошарка (Лискинский район) (наши данные).

Особую группу в водохранилище составляют сравнительно малочисленные проходные формы шемаи *Alburnus leobergi*, рыба *Vimba vimba* и вырезуба *Rutilus frisii*. Единично отмечавшиеся в водоёме в первые годы его существования они постепенно сформировали в нём самовоспроизводящиеся популяции. На нерест шемая и рыбец поднимаются в донские притоки, включая водотоки бассейна водохранилища — Чир и Иловлю. Ближайшей нерестовой рекой вырезуба является Медведица (Красная книга ..., 2017).

**Вьюновые** (Cobitidae). Вьюн *Misgurnus fossilis* — широко распространённый, но крайне редко встречаемый вид из-за малодоступности для облова применяемыми орудиями лова предпочитаемых им биотопов. Характерен для пойменных водоёмов, зачастую сильно заросших макрофитами. Отмечался в бассейне рек Есауловский Аксай и Иловля, в Волго-Донском судоходном канале, займищных озёрах верхнего участка водохранилища у г. Калач-на-Дону и х. Рюмино-Красноярский.

Балтийская шиповка *Sabanejewia baltica* предпочитает проточные биотопы с твёрдым грунтом;

отмечается только в верхнем участке водохранилища, а также в его притоках Чир и Иловля. Из щиповок рода *Cobitis* в ранних работах для бассейна Дона в соответствии с принятой Бергом (1949) системой упоминался лишь один вид — обыкновенная щиповка *C. taenia* (Троицкий, Цунникова, 1988; Сарычев, 2007). Согласно современной таксономии, здесь обитают азовская *C. tanaitica* и сибирская *C. melanoleuca* щиповки (Васильева, Лужняк, 2013); встречаются в бассейне Дона и полиплоидные щиповки, визуально сходные с обыкновенной щиповкой, от которой они дифференцируются лишь на основе генетических данных (Васильева, Васильев, 1998). Присутствие полиплоидных особей в Цимлянском водохранилище пока не подтверждено.

**Усатые гольцы** (Nemacheilidae). Усатого гольца *Barbatula barbatula* в составе ихтиофауны водохранилища указывал только Доманевский (1964). Характерные для этого относительно холодолюбивого вида рыб небольшие речки с постоянным течением и родниковой подпиткой в бассейне этого водоёма отсутствуют. Ближайшие известные к нему водотоки, где усатый голец встречается в настоящее время (реки Арчеда и Берёзовая — бассейн р. Медведица, Растеряевка и Кумылга — притоки р. Хопёр), значительно удалены от водохранилища.

**Налимовые** (Lotidae). Налим *Lota lota* в водохранилище редок. Изредка отмечается в его верховье, куда попадает со смежного участка Дона. Численность в последние годы снижается. Если в 2005 г. только в апреле в неводных уловах ниже станицы Голубинская было отмечено ~ 100 экз., то в 2010-х гг. при сопоставимой частоте ловов неводом — единичные особи за год.

**Колюшковые** (Gasterosteidae). Малая южная колюшка *Pungitius platygaster* в бассейне водохранилища обнаружена только в реках Аксай Курмоярский и Солоная (Красная книга ..., 2017). Эти находки маркируют верхнюю границу распространения вида в Донском бассейне. Трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* указывалась для водоёма только в первые годы его существования.

**Иглобые** (Syngnathidae). Рыба-игла *Syngnathus abaster* в водохранилище — абориген. На момент зарегулирования Дона и в первый год существования водоёма широко в нём отмечалась. В настоящее время в водохранилище многочисленна и встречается выше по р. Дон до устья р. Медведица.

**Головешковые** (Odontobutidae). Ротан-головешка *Percottus glenii* впервые был пойман в водохранилище на верхнем участке у г. Калач-на-Дону в 2013 г. (Вехов и др., 2014). До этого в последние десятилетия он регулярно отмечался в вышерасположенных левобережных озёрах Дона, куда, очевидно, попал из Хопра: в его низовьях ротан встречался уже в конце 1990-х гг. (наши данные). Первые же его находки в этой реке были сделаны чуть раньше,

выше по течению в Воронежской области (Давыденко, 1995). Таким образом, 300-километровый участок реки между устьем Хопра и г. Калач-на-Дону ротан преодолел за 10–15 лет. Впервые же в Донском бассейне этот вид был отмечен в 1980-е гг. в Липецкой области (Сарычев, 2007). В результате постепенного расселения вниз по Дону в последние годы встречался до с. Гремяче Воронежской области (Гладких и др., 2013а). В 2020 г. отмечен ещё южнее — в оз. Стародонье Острогожского района (наши данные).

**Бычковые** (Gobiidae). В первые годы существования Цимлянского водохранилища в нём были отмечены только кругляк *Neogobius melanostomus*, песочник *N. fluviatilis*, цуцик *Proterorhinus nasalis* и звёздчатая пуголовка *Benthophilus stellatus*. Помимо последнего вида, описанного в XIX в. из Дона у Воронежа, позднее из низовьев реки и Цимлянского водохранилища был описан ещё один вид *B. durrelli*, которого ряд авторов включают в синонимию *B. stellatus* (Васильева, Лужняк, 2013). В 1969–1971 гг. по результатам учёта молоди рыб, попадающей в оросительную систему, водозабор которой расположен в левобережье на расстоянии ~ 70 км от плотины, были выявлены в массовом количестве ещё три вида бычков — головач *Ponticola gorlap*, гонец *Babka gymnotrachelus* и бычок Книповича *Knipowitschia longicaudata* (Верзин, Гламазда, 1975). Первый вид, как было позже выяснено, оказался вселенцем, попавшим в водохранилище из Волги через Волго-Донской канал (Болдырев, 2002). Другие же два, по нашему мнению, в силу малочисленности на этом участке реки перед зарегулированием и на начальном этапе существования водохранилища, по-видимому, оказались не замеченными. Эти мелкие виды в условиях речного режима отсутствуют на русловых участках, заселяя относительно глубоководные, имеющие постоянное сообщение с рекой пойменные озёра и крупные затоны. В этом случае для гонца определяющим является наличие илистых грунтов с примесью ракушечника, а для бычка Книповича — отсутствие течения. Оба вида ещё до зарегулирования Дона довольно высоко отмечались в реке. Гонец указывался для его притоков — Аксая и Северского Донца. Последний впадает в Дон на расстоянии 218 км от устья и менее 100 км от плотины. Бычок Книповича встречался в бассейне Западного Маныча, а по Дону — до станицы Кочетовская (179 км от устья) (Троицкий, 1961; Шандиков, Гончаров, 2008). В пользу изначального присутствия в водохранилище гонца и бычка Книповича может свидетельствовать указание на сомнительно высокую долю песочника в питании хищных видов рыб в водоёме в 1960-е гг. (Тюняков, 1967; Дронов, 1974). Вероятно, она завышалась как раз за счёт неидентифицируемых гонца и бычка Книповича. Последние в большей степени, чем песочник, осваивают от-

**Таблица 2.** Динамика пересадок производителей некоторых видов рыб рыбоподъёмником Цимлянского гидроузла, экз/шлюзование

Вид	Годы					
	1955–1964	1965–1974	1975–1984	1985–1994	1995–2004	2005–2014
Проходная сельдь	3.4	1.8	0.5	31.8	227.1	2167.6
Лещ	418.1	152.9	8.5	14.9	22.4	3.9
Чехонь	510.9	100.4	42.3	15.3	14.4	2.4
Плотва	12.1	5.3	6.5	16.2	233.7	32.1
Густера	6.9	95.1	20.8	9.7	70.9	6.9
Карась серебряный			0.6	70.5	17.5	6.2
Синец	38.6	51.2	7.0	8.2	0.4	
Бёрш	38.4	63.9	1.8	4.5	0.1	
Судак	24.2	15.8	9.0	9.4	13.6	6.0
Шемай	0.002	0.6	2.0	11.5	11.5	5.7
Рыбец	0.3	0.1	0.7	1.5	1.6	1.4
Сазан	9.7	0.1	0.1	0.1	0.1	0.03
Сом	2.8	2.8	0.8	0.3	0.2	0.02
Вырезуб			0.003	0.2	0.1	0.003

крытую глубоководную часть водохранилища, где располагаются основные места нагула бёрша *Sander volgensis* и сома *Silurus glanis*. Это обуславливает более высокую составляющую именно этих видов бычков в их питании (Болдырев, 2007).

Представители бычковых широко расселены по водохранилищу. Песочник и кругляк предпочитают плотные грунты и чаще встречаются в прибрежье. Гонец и пуголовка заселяют преимущественно заиленные участки в открытой части водоёма. Типичными биотопами цуцика являются заросшие мягкими макрофитами и нитчатými водорослями заливы и пойменные озёра. Головач встречается на разных грунтах. Если песочник и цуцик отмечаются в верхнем Дону до Тульской области (Иванчев и др., 2013), то головач, гонец и пуголовка в настоящее время выше водохранилища неизвестны. Кругляк, как выяснилось в последние годы, встречается в Дону до деревни. Кривоборье Воронежской области (Гладких и др., 2013б).

Пелагический бычок Книповича в водохранилище обычен как в прибрежных мелководьях, так и в открытой акватории нижних плёсов. На верхнем участке (уже в районе г. Калач-на-Дону) редок и только в отдельные годы единично отмечается выше по течению до хутора Рюмино-Красноярский в крупных пойменных озёрах. Имеются требующие подтверждения указания на присутствие в водоёме бычка-бубыря *K. caucasica*, морфологически схожего с бычком Книповича (Kottelat, Freyhof, 2007; Дирипаско и др., 2011).

Бычок-ширман *Ponticola syrman* в Азово-Черноморском бассейне обычен для низовьев рек. В Дону его распространение ограничено нижним

70-километровым участком; указания на присутствие в водохранилище и выше (Бандура и др., 2000; Иванчев и др., 2013), видимо, ошибочны.

**Работа рыбоподъёмника.** В 1953–1955 гг. был запущен в эксплуатацию расположенный в теле гидроузла рыбоподъёмник. Для чехони *Pelecus cultratus*, синца *Ballerus ballerus*, бёрша, сазана *Cyprinus carpio* и сома объёмы пересадок (табл. 2) отражают динамику промысловых уловов этих видов в Цимлянском водохранилище, период роста которых сменился постепенным спадом. У проходных шемаи, рыбаца и вырезуба пик пересадок пришёлся на 1980–1990-е гг., когда в водохранилище уже были сформированы их самовоспроизводящиеся популяции. Пересадки и уловы плотвы, наоборот, имеют тенденцию нарастания. Это можно объяснить тем, что численность отдельных видов на относительно изолированном участке нижнего Дона (между плотинами Цимлянской ГЭС и Николаевским гидроузлом) во многом определяется их скатом из водохранилища. За период работы рыбоподъёмника из нижнего в верхний бьеф плотины пропущено только производителей 19.3 млн экз., почти 2/3 которых составляют чехонь, лещ *Abramis brama* и сельдь.

**Объекты аквакультуры.** Цимлянское водохранилище активно используется для пастбищного рыбоводства. За период существования водоёма в него выпущено 1.46 млрд экз. искусственно полученной молоди 12 видов, включая аборигенных (табл. 3). Почти 3/4 из них приходится на толстолобиков – белого *Hypophthalmichthys molitrix* и пёстроного *H. nobilis*. Доля первого из этих видов значительно выше. Его первая партия была выпу-

**Таблица 3.** Объёмы выпуска объектов аквакультуры в Цимлянское водохранилище и р. Дон в границах Волгоградской области (за исключением водоёмов Волго-Донского канала), млн экз.

Вид	Возраст, лет	Годы							Всего
		1953–1959	1960–1969	1970–1979	1980–1989	1990–1999	2000–2009	2010–2019	
Белый амур	0+		0.0002			5.6	52.4	35.2	93.2
Чёрный амур	0+			1.3	1.6				2.9
Белый и пёстрый толстолобики	0+		14.8	168.9	252.8	230.2	240.7	102.0	1009.4
	1+		0.001	0.7	1.7	21.0			23.4
Сазан	0+	1.4	114.6	91.9	47.1	1.5	32.5	37.9	326.9
	1+					6.0			6.0
Вырезуб	0+						0.2	1.3	1.5
Шемая	0+							0.4	0.4
Стерлядь	0+							0.2	0.2
Всего		1.4	129.4	262.8	303.2	264.3	325.8	177.0	1463.9

щена в водохранилище в 1963 г. На втором и третьем местах по объёмам вселения находятся сазан и белый амур *Stenopharyngodon idella*. Последний вид, после небольших пробных партий в 1963, 1991–1992 гг., с 1998 г. стали выпускать ежегодно.

Ещё одним объектом аквакультуры является чёрный амур *Mylopharyngodon piceus*. В период 1974–1988 гг. в водоём было выпущено 2.9 млн экз. его молоди. Позже эти работы были свёрнуты. Отдельные особи чёрного амура отмечаются в водохранилище до настоящего времени. В верхнем участке водоёма с 2011 по 2016 гг. были зарегистрированы поимки пяти крупных экземпляров массой 36–50 кг. Самой большой из них была 22-летняя особь длиной 135 см, выловленная в 2012 г. По-видимому, это и есть те рыбы, которые были выпущены молодь в конце 1980-х гг. Интересно, что в июне 2016 г. на этом же участке был пойман чёрный амур массой всего 8 кг. Эта особь могла попасть в Дон из какого-либо рыбоводного хозяйства. В последние десятилетия налажен в небольших объёмах выпуск молоди таких малочисленных видов, как вырезуб, шемая и стерлядь (табл. 3).

Ещё несколько видов рыб в связи с их единичной встречаемостью и отсутствием в силу биологических особенностей перспектив к натурализации не включены в итоговый список видов водоёма. Отдельные особи веслоноса *Polyodon spathula* массой 0.3 (2015 г.) и 7 кг (2018 г.), отмеченные в верхнем участке водохранилища, могли попасть в него из любого прудового хозяйства.

Сходное происхождение, видимо, имеют несколько особей африканского сома *Clarias gariepinus* массой 0.9–4.0 кг, пойманные летом 2019 г. в районе г. Калач-на-Дону, и 1 экз. пангасиуса *Pangasianodon hypophthalmus* массой 0.5 кг, выловленный в том же году близ станицы Хорошёвская. Представителей харациновых (Characidae), очевидно, периодически выпускают аквариумисты, а азовская глосса *Platichthys flesus*, как и китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis*, случайно заносятся кораблями, поднимающимися из Азовского моря (Хоружая, Архипов, 2002). Случаи поимок в Цимлянском водохранилище пиленгаса *Planiliza haematocheila*, указывавшегося для этого водоёма в конце 1990-х гг. (Воловик, Чихачёв, 1998), нам не известны. К объектам неудавшейся акклиматизации также относятся: каспийская минога *Caspiomyzon wagneri*, выпущенная в количестве 51.1 тыс. экз. в Дон у г. Калача-на-Дону в 1931–1933 гг. ещё до зарегулирования его Цимлянской плотиной; рипус *Coregonus albula*, 2.3 млн личинок которого были выпущены в водохранилище в 1953 г. (Дрягин и др., 1954); три вида североамериканских буффало – большеротый *Ictiobus cyprinellus*, малоротый *I. bubalus* и чёрный *I. niger* (Бандура и др., 2000). Молодь буффало в небольших объёмах выпускал в водоём Цимлянский рыбоводный завод в 1983 г. (1.2 млн экз. массой 14 г) и в 1985 г. (1.9 млн экз. массой 10.8 г). Натурализации не произошло, и уже во второй половине 1980-х гг. случаи их поимки были большой редкостью.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бандура В.И., Архипов Е.М., Яковлев С.В. 2000. Видовой состав рыб Цимлянского водохранилища // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока европейской части России. Ч. 1. Волгоград: Изд-во ВолГУ. С. 66–74.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–925.
- Богоуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Болдырев В.С. 2002. Видовой состав бычков (Gobiidae) в Волгоградском и Цимлянском водохранилищах // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 98–105.
- Болдырев В.С. 2007. Роль бычков (Gobiidae) в питании хищных рыб Цимлянского и Волгоградского водохранилищ // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоёмов”. Волгоград. С. 28–35.
- Болдырев В.С. 2017. Проходные осетровые (Acipenseridae, Actinopterygii) р. Дон выше Цимлянского гидроузла // Поволж. экол. журн. № 1. С. 32–45. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-32-45>
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1998. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская шиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 604–614.
- Васильева Е.Д., Лужняк В.А. 2013. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 272 с.
- Верзин Ю.Н., Гламазда В.В. 1975. Динамика попадания молоди рыб в Генераловскую оросительную систему из Цимлянского водохранилища // Тр. ВО ГосНИОРХ. Вып. 9. С. 160–168.
- Вехов Д.А. 2013. Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus* s. lato // Науч.-тех. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО. Вып. 19. С. 5–38.
- Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах европейской части России. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 116–145.
- Воловик С.П., Чихачёв А.С. 1998. Антропогенные преобразования ихтиофауны Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 7–22.
- Гладких К.К., Делицына Л.Ф., Карнов Н.А. 2013а. Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования в бассейне Верхнего Дона на водных объектах Воронежской области и сопредельных территорий // Тр. Хопер. гос. заповедника. Вып. 8. С. 3–45.
- Гладких К.К., Делицына Л.Ф., Сарычев В.С., Иванчев В.П. 2013б. Бычок-круляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) на Верхнем Дону // Матер. V Междунар. науч. конф. “Современные проблемы зоологии и паразитологии”. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ. С. 40–48.
- Давыденко В.В. 1995. Круглоротые и рыбы // Позвоночные животные Хоперского заповедника: рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие (аннотированные списки видов). М.: Б. и. С. 5–9.
- Дехта В.А. 2014. О таксономическом положении плотвы (тарани) *Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758 (Cyprinidae) бассейна Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 76–90.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. 2011. Рыбы Азовского моря / Под ред. Богоуцкой Н.Г. Бердянск: Изд-во Интер-М, 288 с.
- Доманевский Л.Н. 1964. Некоторые особенности межвидовых отношений щуки и основных видов рыб в Цимлянском водохранилище // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 1. С. 71–79.
- Дронов В.Г. 1974. Некоторые данные по питанию сома Цимлянского водохранилища // Тр. ГосНИОРХ. Т. 8. С. 176–182
- Дрягин П.А., Галкин Г.Г. 1954. Распределение рыб в Цимлянском водохранилище в 1952 г. // Изв. ВНИОРХ. Т. 34. С. 122–133.
- Дрягин П.А., Галкин Г.Г., Сорокин С.М. 1954. Состав рыб в Цимлянском водохранилище и преобразование его // Там же. Т. 34. С. 115–121.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В. и др. 2007. Рыбы севера Нижнего Поволжья. Кн. I. Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во СаратовГУ, 208 с.
- Иванчев В.П., Сарычев В.С., Иванчева Е.Ю. 2013. Миноги и рыбы бассейна Верхнего Дона // Тр. Окск. гос. природ. биосфер. заповедника. Вып. 28. 275 с.
- Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П., Сарычев В.С. 2014. Распространение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в бассейне Верхнего Дона // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 7. № 2. С. 40–46.
- Исаев А.И., Карнова Е.И. 1989. Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Агропромиздат, 255 с.
- Карабанов Д.П. 2013. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Науч. книга, 179 с.
- Костин В.В. 2014. Экологическая зональность изъятия стока и скат рыб через Цимлянскую ГЭС // Матер. докл. V Всерос. конф. «Поведение рыб». Кострома: Костром. печат. дом. С. 113–118.
- Красная книга Волгоградской области. 2017. Т. 1. Животные. Воронеж: Издат-Принт, 216 с.
- Лапицкий И.И. 1970. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. ВО ГосНИОРХ. Т. 4. 279 с.
- Лужняк В.А. 2010. Материалы по ихтиофауне бассейна Среднего Дона // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 782–789.
- Сарычев В.С. 2007. Рыбы и миноги Липецкой области. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ, 115 с.

- Сыроватская Н.И. 1953. Создание запасов ценных рыб в Цимлянском водохранилище // Рыб. хоз-во. № 10. С. 29–34.
- Троицкий С.К. 1961. Биология и рыбохозяйственное значение бычка *Knipowitschia longicaudata* в кубанских лиманах // Тр. АзНИИРХ. Вып. 4. С. 124–130.
- Троицкий С.К., Цунникова Е.П. 1988. Рыбы бассейнов Нижнего Дона и Кубани. Ростов н/Д.: Кн. изд-во, 110 с.
- Тюняков В.М. 1967. Биология и промысел берша Цимлянского водохранилища // Тр. ВО ГосНИОРХ. Т. 3. С. 90–106.
- Федоров А.В., Афонюшкина Е.В., Алфеев К.М. 1965. Материалы по миграциям рыб в Верхнем Дону // Работы Рыбохоз. лаб. ВоронежГУ. Сб. 3. С. 34–64.
- Хоружая В.В., Архипов Е.М. 2002. Амурский чебачок – *Pseudorasbora parva* (Schlegel) и речная камбала – *Pleuronectes flesus luscus* (Pall.) Цимлянского водохранилища // Рыбоводство и рыболовство. № 3–4. С. 8–9.
- Шандиков Г.О., Гончаров Г.Л. 2008. Редкие виды рыб бассейна Северского Донца северо-восточной Украины // Вестн. Харьков. нац. ун-та. Сер. биол. Вып. 8. № 828. С. 65–90.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 12/2019).
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Levin B.A., Simonov E.P., Ermakov O.A. et al. 2017. Phylogeny and phylogeography of the roaches, genus *Rutilus* (Cyprinidae), at the Eastern part of its range as inferred from mtDNA analysis // Hydrobiologia. V. 788. № 1. P. 33–46. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2984-3>

УДК 597.5

## О НАХОЖДЕНИИ ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ ТРАХИНОИДНЫХ РЫБ – *CHRIONEMA FURUNOI* (PERCOPHIDAE) И *PARAPERCS COMPRESSA* (PINGUIPEDIDAE) – В ЮЖНО-КИТАЙСКОМ МОРЕ

© 2021 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

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

<sup>2</sup>Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 04.06.2020 г.

После доработки 10.07.2020 г.

Принята к публикации 10.07.2020 г.

Перкофовая рыба *Chrionema furunoi*, ранее известная из вод Южной Японии и Северо-Восточного Тайваня, впервые обнаружена в Южно-Китайском море у берегов Вьетнама. Редкий вид парапериговых рыб, *Parapercis compressa*, ранее известный только по голотипу от о. Сумбава (Малые Зондские о-ва), найден в Южно-Китайском море между о. Калимантан и полуостровом Малакка. Приведены детальные морфологические описания и иллюстрации новых экземпляров. Составлена таблица для определения видов рода *Chrionema*.

**Ключевые слова:** Percomorpha, Trachinoidei, *Chrionema furunoi*, *Parapercis compressa*, морфология, новые находки, тропическая Западная Пацифика.

DOI: 10.31857/S004287522101015X

Настоящее сообщение посвящено новым находениям двух редких видов трахиноидных рыб из семейств Percophidae и Pinguipedidae в Западной тропической Пацифике. *Chrionema furunoi* (Percophidae) до сих пор считался эндемиком вод Южной Японии и прилегающего северо-восточного побережья Тайваня (Nakabo, 2002; <https://www.tbn.org.tw>. Version 05/2020), тогда как *Parapercis compressa* (Pinguipedidae) был известен только по голотипу, пойманному в водах Индонезии (Randall, 2008). Новые находки этих видов позволяют не только существенно расширить представления об ареалах этих видов, но и уточнить пределы их морфологической изменчивости, что особенно актуально для *P. compressa*, описанного по единственному экземпляру.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованный материал хранится в коллекции Института океанологии РАН, Москва (ИО РАН). Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым для группы (Cantwell, 1964; Iwamoto, Staiger, 1976; Randall, 2008). Последний, разделённый до основания луч считался как 1½. Маленькие чешуи в основании вертикальных плавников считались как 0.5. Подсчёт преддорсальных чешуй начинался от заднего края черепа, в счёт включена последняя раздвоенная че-

шуйка перед основанием первого луча *ID*. Счётные признаки, различающиеся на разных сторонах тела одной и той же рыбы, разделены знаком “/”. В тексте использованы следующие сокращения: *ID*, *IID*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно первый и второй спинные, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *LL*, *LL-D*, *LL-A*, *preD*, *crep* – соответственно число чешуй в боковой линии, между боковой линией и началом *IID* и *A*, преддорсальных чешуй и чешуй вокруг хвостового стебля; *sp*, *br*, *pbr* – соответственно число жаберных тычинок в наружном ряду на первой жаберной дуге и лепестков ложножабры; *SL* – стандартная длина; *lc*, *wc* – соответственно длина и максимальная высота головы; *H*, *h* – соответственно наибольшая и наименьшая высота тела; *w* – ширина тела на уровне оснований *P*; *lcp* – длина хвостового стебля; *aID*, *aIID*, *aV*, *aA*, *iD* – соответственно первая и вторая преддорсальная, преанальная, преанальная и интердорсальная длина; *IP*, *IV*, *IC* – соответственно длина *P*, *V* и *C*; *hID*, *hIID*, *hA* – соответственно длина наибольшего колючего и ветвистого луча *D* и наибольшего ветвистого луча *A*; *ID*, *IID*, *IA* – соответственно длина основания колючего и мягкого *D* и *A*; *ao* – длина рыла; *oo* – горизонтальный диаметр глаза; *io* – ширина межглазничного промежутка; *lmx* – длина верхней челюсти; НИС, НПС – соответственно научно-исследовательское и научно-промысловое судна;



Рис. 1. *Chrionema furunoi* ИО РАН № 3621, *SL* 152 мм, общий вид: а – сбоку, б – сверху.

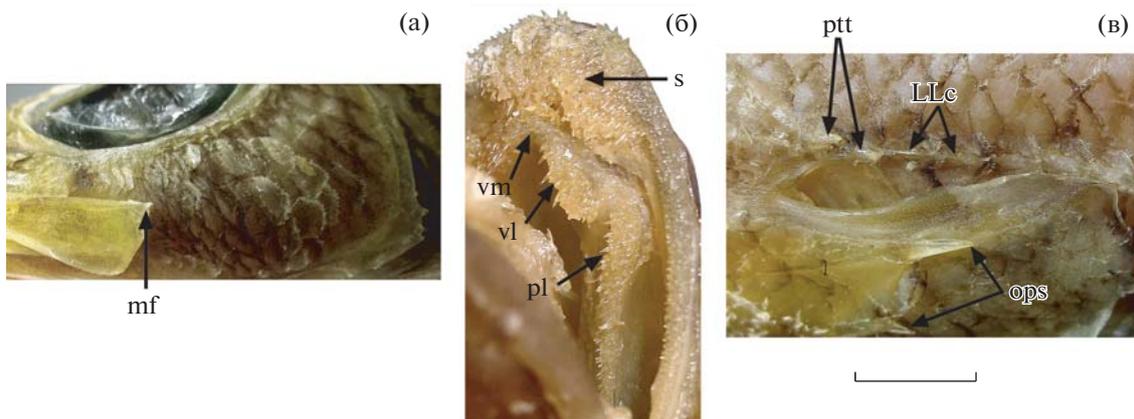


Рис. 2. *Chrionema furunoi* ИО РАН № 3621, детали строения: а – пластинка maxillare, щека и праеорперкулум; б – озубленные крыши рта, в – область верхнего края жаберного отверстия. mf – кожный вырост maxillare, LLc – килеватые передние чешуи LL, ops – оперкулярные шипы, pl – нёбная лента зубов, ptt – посттемпоральные шипы, s – симфизная площадка зубов на праемахилларе; vm, vl – соответственно медиальная и латеральная группы зубов vomer. Масштаб (линейка общая): 5 мм.

ст. – океанографическая станция; BSKU – биологический факультет Университета Коти (Япония).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Chrionema furunoi* Okamura et Yamachi, 1982

(рис. 1, 2)

Материал. ИО РАН № 3621, 1 экз. *SL* 152 мм (рис. 1), ~ 10°–15° с.ш. ~ 110° в.д., НПС “Одиссей”, рейс 1/84, трал № 70.

О п и с а н и е. *ID* VI, *IID* 17, *A* 25, *P* 21, *VI* + 5; *LL* 69, *LL-D* 6.5, *LL-A* 6.0, *preD* 15, *crep* 16; *sp. br* 4 + 16, *pbr* 15.

Тело дорсовентрально уплощённое, голова большая, 2.9 раза в *SL*; максимальная высота тела, приходящаяся на затылок, 8 раз содержится в *SL*. Рыло в 1.15 раза превышает диаметр глаза; межглазничный промежуток очень узкий (6.5 раза в диаметре глаза), мостовидный. Ноздри поровидные. Нижняя челюсть выступает вперёд, верхняя

оканчивается посередине промежутка между передним краем зрачка и серединой глаза. Верхнезадний угол пластинки maxillare с очень короткой кожей мочкой (рис. 2а). На симфизе праемахиллария широкая площадка прижатых назад игловидных зубов, назад переходящая в полосу мелких щетинковидных зубов, самые внутренние из которых немного крупнее более наружных (рис. 2б). На симфизе dentalia два ряда игловидных зубов, далее назад переходящих в полосу мелких щетинковидных зубов, в самом внутреннем ряду замещающихся на заметно более длинные, игловидные. Озубление симфиза dentalia и наружные зубные ряды праемахиллария на большей части их длины видны при закрытом рте. На сошнике и нёбных костях полосы мелких игловидных зубов, заметно увеличенных в размере в самом внутреннем ряду. Боковые крылья головки сошника, несущие зубные скопления, заметно выступают в ротовую полость, в промежутке между ними на вершине головки сошника имеется ряд из трёх игловидных зубов, соединяющих правое и левое зубные скопления (рис. 2б). Праеорперкулум с 3/4 шипиками в угловой части (рис. 2а). Ореперкулум с двумя сильными расходящимися шипами (верхний почти в полтора раза длиннее) (рис. 2в). Верхний край suboperculum оканчивается шипом. Задний край posttemporale с двумя небольшими шипами (рис. 2в). Первые две–три чешуи LL с резким срединным килем, но без шипа (рис. 2в).

Спинные плавники далеко разобщены, величина интердорсального промежутка равна длине основания ID, прижатые назад колючки ID далеко не достигают начала PD. Концы части колючек и ветвистых лучей ID и PD обломаны, из-за чего с уверенностью установить длину наибольших из них невозможно. Конец прижатого к телу P достигает вертикали основания второго луча A. Длина V составляет около двух третей длины вентроанального промежутка; наибольший луч этого плавника – третий. С усечённый. Анус расположен вблизи начала A. Чешуя на туловище почти полностью облетела, но хорошо сохранилась на голове. На верхней поверхности головы чешуя циклоидная, вперёд заходит за линию, соединяющую передние края глаз, но не доходит до вершин восходящих отростков праемахиллария, не переходит на боковые стороны рыла, так что большая часть его поверхности голая. Щека от вертикали переднего края зрачка и жаберная крышка полностью покрыты чешуей; чешуя ктеноидная, сохранилась только в передней половине щеки (рис. 2а). На вентральной поверхности головы чешуйный покров полностью отсутствует. На истмусе чешуя редуцирована в размерах, вросла в кожу, между основаниями V и на основании P хорошо развита. Отдельные сохранившиеся чешуи LL ктеноидные (рис. 2в), кроме них отдельные цик-

лоидные чешуйки сохранились у основания A. LL образует плавный изгиб на уровне конца P.

Измерения, в % SL: lc 34.2, wc 17.1, H 12.5, h 4.6, lcp 7.2, aID 36.2, aIID 51.3, aV 23.7, aA 49.3, iD 10.9, lP 16.5, lV 14.5, lC 15.1, hA 6.6, lD 10.9, ao 9.9, oo 8.6, io 1.3, lmx 13.8.

Окраска. Общий фон окраски фиксированного экземпляра светлый, желтоватый, чисто-белый на груди и брюхе; края чешуйных карманов тёмные, намного более интенсивно окрашенные посередине боков, где эта пигментация образует узкие косые тёмные линии, перемежающиеся с плохо отграниченными тёмными пятнами неправильной формы (числом до восьми). На боках головы нечёткие поперечные и диагональные тёмные полосы; вершина рыла, крыша черепа за глазами и нижняя губа темнее фона остающейся части головы. Ротовая полость, включая зубные ленты челюстей, целиком светлая (рис. 2б). Перепонка между лучами ID, PD и A сохранилась плохо, но по меньшей мере была пигментирована между первой и второй колючками ID. PD, по-видимому, с продольными рядами пятнышек. Конец C затемнён. P с пятью широкими поперечными тёмными полосами. V и A не пигментированы.

Замечания. Изученный экземпляр не имеет значимых отличий от рыб из вод Японии (Okamura, Yamachi, 1982; Masuda et al., 1985; Nakabo, 2002). Для вьетнамского экземпляра характерны несколько более длинные P по сравнению с популяциями из более северных акваторий (как у голотипа, происходящего из зал. Тоса, так и у экземпляра из вод Тайваня, изображенного на веб-ресурсе Taiwan Biodiversity Network: <https://www.tbn.org.tw>. Version 05/2020, их концы не заходят за вертикаль начала A). Также впервые для рода *Chrionema* Gilbert, 1905 отмечается наличие кожной мочки на пластинке maxillare, хотя бы и крошечной (рис. 2а). Характерными признаками *C. furunoi* являются наличие поперечных полос на P и сочетание на боках тела узких косых тёмных линий и пятен. По окраске вьетнамский экземпляр хорошо соответствует голотипу этого вида (BSKU № 12430), изученному мною по фотографии. Виды рода *Chrionema* могут быть разделены на две группы по степени очешуенности головы, числу лучей A и числу sp. br. К группе видов, имеющих развитый чешуйный покров головы, малое число лучей A (18) и большое число sp. br (25–30), принадлежат *C. squamentum* (Ginsburg, 1955), *C. squamiceps* Gilbert, 1905 и *C. pallidum* Parin, 1990 с разобщёнными локальными ареалами (Карибское море, Гавайские о-ва, хребет Сала-и-Гомес). Возможные пути образования таких ареалов рассматривались ранее (Прокофьев, 2019). Другую группу представляют виды (*C. furunoi*, *C. chlorotania* McKay, 1971 и *C. chryseres* Gilbert, 1905) с частично перекрывающимися ареалами в Индо-Па-

цифике, характеризующиеся почти голым рылом и полностью бесчешуйной нижней поверхностью головы, большим числом *A*, но меньшим — *sp. br* (соответственно 23–28 и 20–24). Вероятно, эти группы являются естественными, и все виды второй группы представлены в Западной Пацифике. По сравнению с другими западнотихоокеанскими видами, у *C. furunoi* меньше чешуй в *LL* (67–78 против 78–89) и больше лучей в *A* (25–28 против 23–26, как правило, 24 или 25) (Iwamoto, Staiger, 1976; Okamura, Yamachi, 1982; Nakabo, 2002). По особенностям пигментации рта *C. furunoi* соответствует *C. chryseres*, а по степени развития чешуи на верху головы занимает промежуточное положение между этим видом и *C. chlorotaenia* (см. ниже определительную таблицу).

До сих пор вид был известен только от берегов Южной Японии (к югу от Кумано Нада): как в тихоокеанских водах, так и в водах Восточно-Китайского моря, — и с хребта Кюсю-Палау (Okamura, Yamachi, 1982; Masuda et al., 1985; Shinohara et al., 2001; Nakabo, 2002), а также от северо-восточного побережья о. Тайвань (Восточно-Китайское море) (<https://www.tbn.org.tw>. Version 05/2020). Для Вьетнама и Южно-Китайского моря в целом он указывается впервые. Ранее уже отмечалось, что ряд видов, считавшихся ранее эндемичными или субэндемичными (южнояпонскими) для района залива Тоса и хребта Кюсю-Палау, оказались представленными в водах присвалового участка побережья Центрального и Южного Вьетнама к югу от 10° с.ш. (Prokofiev, 2014).

Со времени последней ревизии рода *Chironema* (Iwamoto, Staiger, 1976) прошло более 40 лет, за которые были добавлены два новых вида и отмечены (Парин, 1990) некоторые сложности с разграничением видов *C. chlorotaenia* и *C. chryseres*. Поэтому я считаю целесообразным предложить новую таблицу для определения видов рода *Chironema*, составленную на основании непосредственного изучения экземпляров видов *C. chlorotaenia*, *C. chryseres* и *C. pallidum* из коллекции ИО РАН и ряда литературных источников (Iwamoto, Staiger, 1976; Okamura, Yamachi, 1982; Щербачев и др., 1986; Парин, 1990; Vañón et al., 2001; Nakabo, 2002).

**1(2)** *LL* 50–58; Западная Атлантика (Карибское море и Флоридский пролив) ..... *C. squamentum*

**2(1)** *LL* > 60; Индо-Пацифика на восток до хребта Сала-и-Гомес и Юго-Восточная Атлантика ..... 3

**3(4)** *LL* 60–78 ..... 5

**4(3)** *LL* 78–89 [большая часть рыла и вся нижняя поверхность головы не покрыты чешуей; *A* 23–26; *sp. br* 21–24] ..... 9

**5(6)** Большая часть рыла и вся нижняя поверхность головы не покрыты чешуей; *A* 25–28; *sp. br* 20; грудной плавник с поперечными тёмными полосами, на боках тела тёмные пятна и узкие косые

полосы; воды Южной Японии, Тайваня и Вьетнама ..... *C. furunoi*

**6(5)** Голова почти полностью покрыта чешуёй (её нет только на губах, подбородке, жаберной перепонке и на узкой полосе перед глазом); *A* 18; *sp. br* 25–30; грудной плавник без поперечных полос; на боках только округлые или неправильной формы пятна, иногда (*C. pallidum*) плохо выраженные ..... 7

**7(8)** Во втором спинном плавнике 14–15 (обычно 15) лучей; хребет Сала-и-Гомес ..... *C. pallidum*

**8(7)** Во втором спинном плавнике 16 лучей; Гавайские о-ва ..... *C. squamiceps*

**9(10)** Зубные полосы на праемахилларе и верхняя губа с интенсивно-чёрной пигментацией; чешуя на дорсальной поверхности головы вперёд не заходит за линию, соединяющую передний край глаз; Индо-Вест-Пацифика на восток до Японии и Австралии, Юго-Восточная Атлантика (банка Вальдивия) ..... *C. chlorotaenia*

**10(9)** Зубные полосы на праемахилларе не пигментированы, верхняя губа лишь немного затемнена; чешуя на дорсальной поверхности головы вперёд почти достигает задних ноздрей; Тихий океан от Южной Японии и Тайваня до Гавайских о-вов и хребта Сала-и-Гомес ..... *C. chryseres*

#### *Parapercis compressa* Randall, 2008

(рис. 3)

Материал. ИО РАН № 3622, 1 экз. *SL* 90 мм, 01° с.ш. 107° в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7248, проба 105, трал Сигсби, глубина ~60 м, время траления 21.30–21.50, 6.03.1975 г.

Описание. *IDV*, *IID* 21½, *A* 18½, *P* 17, *VI* + 5; *LL* 55, *LL-D* 4, *LL-A* 12, *preD* 8, *crsp* 23; *sp. br* 3 + 10, *pbr* 16.

Тело заметно сжато с боков на всем протяжении, его ширина на уровне оснований *P* в 1.3 раза меньше наибольшей высоты; голова 3.75 раза в *SL*, слабо уплощённая, её максимальная ширина в 1.6 раза меньше длины и в 1.1 раза меньше наибольшей высоты. Длина рыла равняется диаметру глаза, 3.7 раза в длине головы. Передняя ноздря с коротким треугольным клапаном, задняя открывается простой порой. Нижняя челюсть слабо выступает вперёд, верхняя оканчивается на вертикали переднего края зрачка. На симфизе праемахиллария с каждой стороны по одному загнутому клыковидному зубу, за которым следует ряд конических зубов, более крупных в задней половине ряда. На симфизе dentalia между двумя сильными загнутыми клыковидными зубами (более крупными, чем на праемахиллария) расположено четыре зуба, позади клыка зубы сидят в один ряд, в задней части ряда они заметно крупнее. На сошнике поперечный ряд из восьми сильных кониче-



Рис. 3. *Parapercis compressa*, ИО РАН № 3622, *SL* 90 мм, общий вид: а – сбоку, б – сверху.

ских зубов; нет зубов на нёбных костях. Праеоперкулум несёт около 18 коротких притуплённых шипиков по свободному краю, лучше выраженных над перегибом кости; субоперкулум с 8–10 слабо выраженными шипиками, большей частью не выступающими за задний край кости; свободный край интероперкулум гладкий. Оперкулум с одним плоским шипом, не достигающим конца оперкулярной лопасти на 1.5 своей длины. Оперкулярная лопасть хорошо выражена, треугольная, узкая. Сеть вторичных пор на голове слабо развита; в супраорбитальном канале пять простых пор; имеется корональная пора. Инфраорбитальный сенсорный канал с короткими простыми вентральными ответвлениями в передней половине lacrimalе (широкие) и в заглазничной части (узкие); темпоральный канал открывается серией немногочисленных вторичных пор, супратемпоральная комиссура с единственным срединным передним ответвлением и множественными простыми задними ветвями. Нижнечелюстные поры простые, по четыре с каждой стороны, подбородочные поры широко расставлены и соединены низким поперечным кожным гребешком. Четыре нижние преоперкулярные поры простые, две верхние открываются серией вторичных пор на коротких задних ответвлениях. На щеке шесть рядов чешуй.

*ID* и *IID* соединены, перепонка между последним колючим и первым ветвистым лучом с неглубокой выемкой, верхний край перепонки расположен на уровне первой трети длины первого мягкого луча. Наибольший колючий луч *ID* – четвёртый. Концы прижатых назад *P* едва не достигают концов *V*, конец прижатого к брюху *V* достигает промежутка между третьим и четвёртым лучами *A*. Наибольший луч *V* – четвёртый. С усечённый, его

верхняя лопасть совершенно не выражена. Анус расположен у начала *A*. Чешуя повсеместно ктеноидная, включая область щеки, жаберную крышку, истмус, основание *P* и предорсальный участок тела; ктении очень мелкие.

Измерения, в % *SL*: *lc* 26.7, *wc* 16.7, *H* 18.9, *h* 8.9, *w* 14.4, *lcp* 12.2, *aID* 26.7, *aIID* 35.6, *aV* 25.6, *aA* 44.4, *lP* 18.9, *lV* 22.2, *lC* 16.7, *hID* 6.7, *hIID* 13.3, *hA* 12.2, *ao* 7.2, *oo* 7.2, *io* 3.1, *lmx* 10.6.

Окраска. Экземпляр полностью депигментирован, лишь на *C* прослеживается серия поперечных тёмных полос, нижняя половина *C* выглядит темнее верхней (за счёт меланофорного крапа, различного только при большом увеличении).

Замечания. Изученный экземпляр хорошо соответствует признакам голотипа этого вида (Randall, 2008), за исключением полного отсутствия у него верхней лопасти *C*, хорошо развитой у голотипа и единственного ранее известного экземпляра этого вида. Это отличие нельзя объяснить онтогенетической изменчивостью, поскольку изученный экземпляр и голотип имеют близкие размеры (*SL* соответственно 90 и 87 мм), однако оно вряд ли имеет существенное значение. К сожалению, особенности пигментации не могут быть сравнены из-за её практически полной утраты у описываемого экземпляра. *P. compressa* принадлежит к комплексу видов “*P. somaliensis*”, характеризующемуся большим разнообразием в Индо-Вест-Пацифике (Randall, 2008; Прокофьев, 2010), но хорошо отличается от всех видов сильно сжатым с боков телом (ширина в 1.3 раза меньше высоты против 1.1 раза) и полным отсутствием циклоидных чешуй где-либо на голове и теле. Новый экземпляр подтверждает диагностическую значимость пер-

вого признака и отсутствие какой-либо связи его с деформацией или аномалией. Голотип этого вида был пойман при тралении на глубине 40–60 м у южного берега о. Сумбава (Малые Зондские о-ва). Новый экземпляр был добыт с тех же глубин в южной части Южно-Китайского моря между о. Калимантан и полуостровом Малакка, что существенно расширяет известный ареал вида.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые находения документируют присутствие *Chrionema furunoi* и *Parapercis compressa* в ихтиофауне Южно-Китайского моря. Поимка *C. furunoi* в акватории Вьетнама существенно расширяет известный ареал этого вида к югу. Подобно ряду других элиторальных видов с преимущественно японскими ареалами (Prokofiev, 2014), *C. furunoi* представляет собой северо-западно-тихоокеанский элемент в ихтиофауне Южно-Китайского моря, принадлежащего к Тропическому региону Индийско-Западнотихоокеанской подобласти. Присутствие таких видов в водах Центрального и Южного Вьетнама связывают с притоком вод Североэкваториального течения через Лусонский пролив во время зимнего муссона (Prokofiev, 2014). *P. compressa*, напротив, является тропическим видом, возможно, лишь краем ареала заходящим в южную часть Южно-Китайского моря. Отсутствие сколько-нибудь существенных морфологических отличий новых экземпляров от ранее известных свидетельствует об отсутствии изолирующих барьеров в пределах известных ареалов обоих видов. Обнаружение у исследованного экземпляра *C. furunoi* маленького кожного выроста на пластинке maxillare (рис. 2а) позволяет предполагать, что этот вырост вторично отсутствует у представителей этого рода (по сравнению с крупным выростом у видов близкого рода *Bembrops* Steindachner, 1876). Сходные пропорции тела нового экземпляра и голотипа *P. compressa* подтверждают, что необычно сильное для парперковых сжатие тела с боков у этого вида является не аномалией, а видоспецифичной особенностью.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Вьетнама выполнялось в рамках темы государственного задания № 0109-2018-

0076, изучение морфологии и систематики рыб Мирового океана – темы государственного задания № 0149-2018-0009. Статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Парин Н.В. 1990. Перкофовые рыбы (Percophidae) с подводного хребта Сала-и-Гомес (юго-восточная часть Тихого океана) // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 1. С. 1–12.
- Прокофьев А.М. 2010. Два новых вида рыб из семейств Muraenidae (Anguilliformes) и Mugiloididae (Perciformes) из вод Вьетнама // Там же. Т. 50. № 5. С. 603–612.
- Прокофьев А.М. 2019. Новый вид серрановых окуней рода *Pseudogramma* из Индийского океана (Serranidae) // Там же. Т. 59. № 3. С. 350–354. <https://doi.org/10.1134/S0042875219030184>
- Щербачев Ю.Н., Парин Н.В., Пахорук Н.В., Пиотровский А.С. 1986. Мезобентальные и мезобентопелагические рыбы некоторых подводных поднятий в западной тропической части Индийского океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 121. С. 195–214.
- Bañón R., Armesto A., Garabana D. 2001. First record of *Chrionema chlorotaenia* (Perciformes, Percophidae) from the southeastern Atlantic // Cybium. V. 25. № 3. P. 278–280.
- Cantwell G.E. 1964. A revision of the genus *Parapercis* family Mugiloididae // Pac. Sci. V. 18. № 3. P. 239–280.
- Iwamoto T., Staiger J.C. 1976. Percophid fishes of the genus *Chrionema* Gilbert // Bull. Mar. Sci. V. 26. № 4. P. 488–498.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. 1985. The fishes of the Japanese Archipelago. Pt. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press, i-xxii + 437 p.
- Nakabo T. 2002. 297. Percophidae duckbills // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1065–1068.
- Okamura O., Yamachi F. 1982. *Chrionema furunoi* Okamura et Yamachi // Fishes of the Kyushu-Palau Ridge and Tosa Bay. The intensive research of unexploited fishery resources on continental slopes. Tokyo: Jpn Fish. Res. Conserv. Assoc. P. 254–257.
- Prokofiev A.M. 2014. *Erythrocles microceps* (Emmelichthyidae) in the waters of Vietnam // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 781–785.
- Randall J.E. 2008. Six new sandperches of the genus *Parapercis* from the western Pacific, with description of a neotype for *P. maculata* (Bloch et Schneider) // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 19. P. 159–178.
- Shinohara G., Endo H., Matsuura K. et al. 2001. Annotated checklist of the deepwater fishes from Tosa Bay, Japan // Monographs Nat. Sci. Mus. Tokyo. № 20. Deep-sea fauna and pollutants in Tosa Bay. P. 283–343.

УДК 597.58.591.5

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES MENTELLA* (SEBASTIDAE) В ГРЕНЛАНДСКОМ МОРЕ

© 2021 г. О. В. Карамушко<sup>1, \*</sup>, Й. Ш. Христиансен<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН – ММБИ КНЦ РАН, Мурманск, Россия

<sup>2</sup>Арктический университет Норвегии, Тромсё, Норвегия

<sup>3</sup>Академический университет Обо, Турку, Финляндия

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

Поступила в редакцию 29.01.2020 г.

После доработки 06.02.2020 г.

Принята к публикации 06.02.2020 г.

В результате ихтиологических исследований, выполненных на шельфе Северо-Восточной Гренландии в 2002–2017 гг., обнаружены новые районы обитания окуня-клювача *Sebastes mentella*. Показано, что распространение сеголеток не ограничивается европейским шельфом, а простирается гораздо дальше к западу, на глубоководную часть пролива Фрама. Молодь окуня-клювача постоянно встречается у Северо-Восточной Гренландии, где ветви Гольфстрима достигают её шельфа, а также далее к югу в район формирования кругового течения в восточной части Гренландского и западной части Норвежского морей. По-видимому, данная циклоническая система и холодное Гренландское течение представляют собой неотъемлемую часть нагульного и миграционного пути личинок, молоди и подростков особей окуня-клювача в район его воспроизводства на европейском шельфе, а также в море Ирмингера.

**Ключевые слова:** окунь-клювач *Sebastes mentella*, миграции, Гренландское море, Северо-Восточная Гренландия.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010100

В результате многолетних исследований биологии окуня-клювача *Sebastes mentella* сложилось мнение, что выростные районы личинок и ранней молоди его норвежско-баренцевоморской популяции находятся на европейском шельфе Норвежского и Гренландского морей между Скандинавским п-овом и архипелагом Шпицберген (Мельников, 2013). Ареал окуня-клювача на этой акватории выходит далеко за пределы шельфа и ограничивается линией от побережья северной части о-ва Западный Шпицберген до юго-восточной окраины шельфа о-ва Ян-Майен и далее приблизительно до м. Густав-Хольм, чуть южнее зал. Кангердлугсуак Юго-Восточной Гренландии (Мельников, 2013, 2016; Melnikov, 2016; Мельников, Глубоков, 2017).

Однако в ряде работ приведённые границы ареала окуня-клювача заметно различаются. В одних случаях показаны только основные районы распределения, которые практически не выходят за пределы европейского шельфа (Nedreaas, 1995; Saborido-Rey, Nedreaas, 2000), а в других у побережья Гренландии северная граница доходит до зал. Скорсбисунн, что приблизительно на 700 км се-

вернее м. Густав-Хольм (Cadrin et al., 2009). В некоторых работах указывается распределение окуня-клювача ещё севернее – вдоль изобаты 500 м до траверза м. Мари-Вальдемар в Северо-Восточной Гренландии (Cadrin et al., 2010; Planque et al., 2013; Saha et al., 2017) и даже значительно обширнее (Roques et al., 2001). Имеются данные, что в Северо-Восточной Атлантике окунь-клювач распространён до Бискайского залива (Павлов, 1992; Древетняк, 1999), а также противоречивые сведения, когда в одной и той же работе карты распространения видов рода *Sebastes* в районе Северо-Восточной Гренландии единственного для этих мест окуня-клювача существенно различаются (Garabana, 2005).

В 2002–2017 гг. при выполнении ихтиологических исследований на шельфе Северо-Восточной Гренландии были обнаружены новые районы обитания окуня-клювача, расположенные за пределами установленной ранее области распространения вида (Мельников, 2016), которая у Гренландии простирается до границы между юго-восточным и северо-восточным побережьем (Møller et al., 2010). При этом некоторые исследователи не до-

**Таблица 1.** Параметры степенного уравнения, описывающего зависимость длина—масса окуня-клювача *Sebastes mentella* из разных районов арела

Район	Коэффициент		Расчётная длина особи <i>TL</i> массой 8 г	Источник информации
	<i>a</i>	<i>b</i>		
Баренцево и Норвежское моря	0.00656	3.184	9.32	Берестовский и др., 1989
Море Ирмингера	0.00780	3.160	8.97	Павлов, 1992
Море Ирмингера, побережье юго-восточной Гренландии	0.01270	2.977	8.71	Wilhelms, 2013

пускают возможности расширения ареала окуня-клювача в направлении Гренландии даже при потеплении климата (Hollowed et al., 2013).

В настоящей работе представлены сведения о поимках окуня-клювача на шельфе Северо-Восточной Гренландии обсуждаются вероятные пути переноса сеголеток и миграций молоди.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Молодь окуня-клювача собрана в 2002–2017 гг. в ходе проведения экспедиционных исследований ихтиофауны фьордов, прибрежных вод и прилегающего шельфа Восточной Гренландии по программе Арктического университета Норвегии TUNU–MAFIG (Marine fishes of northeast Greenland – diversity and adaptation). Лов вели с борта НИС “Хельмер Хансен” (RV Helmer Hanssen) мелкочейным донным тралом Campelen-1800/96 NOFI (ячей в кутовой части 10 мм) и пелагическим тралом Harstad (ячей в кутовой части 4 мм); скорость траления соответственно 2.5 и 3.0 узла. Траления пелагическим тралом выполняли над большими глубинами прол. Фрама (2608–3182 м) в слое 20–47 (в среднем 30.7 ± 6.3) м от поверхности. Всего в девяти рейсах у Гренландии и о-ва Ян-Майен выполнено 92 траления и в уловах 14 из них обнаружен окунь-клювач.

Основная задача исследований заключалась в количественной оценке биоразнообразия рыбной части сообществ и в большинстве случаев в процессе работ определяли только массу рыб. Поэтому длину окуня-клювача рассчитывали на основе зависимости длина—масса<sup>1</sup>, описываемой степенной функцией, используя следующее уравнение:

$$x = \sqrt[b]{\frac{y}{a}}$$

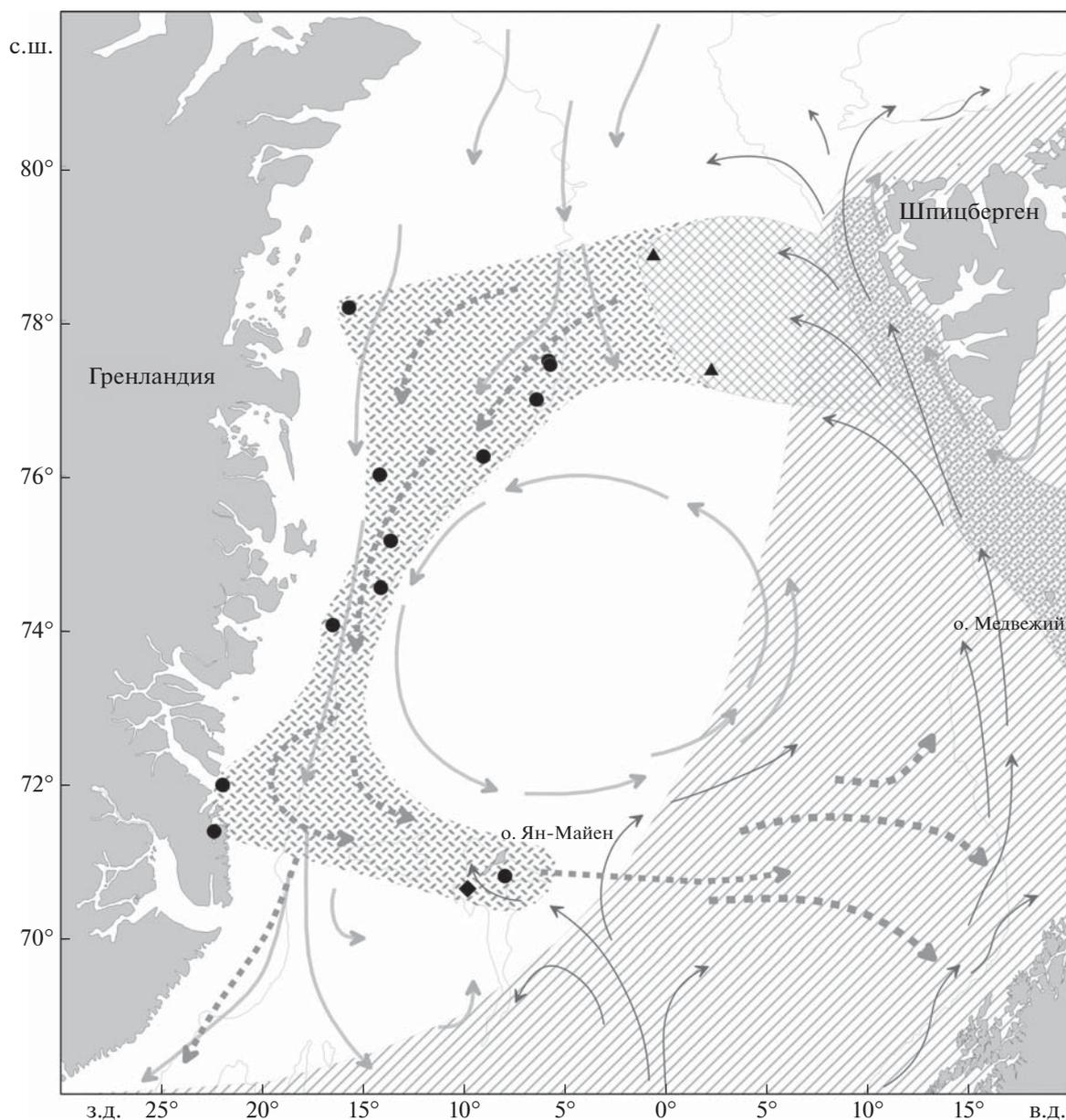
<sup>1</sup> Когда уловы состояли из нескольких визуально близких по длине рыб, определяли их среднюю массу с последующим расчётом длины. Мы допускаем такой вариант вычисления, так как в работе рассматривается расширение ареала вида, а размерный состав — всего лишь сопутствующая информация.

где *x* — общая длина (*TL*), см; *y* — масса рыбы, г; *a* и *b* — коэффициенты. В расчётах приняты значения коэффициентов *a* и *b* уравнения степенной зависимости длина—масса, полученные непосредственно для норвежско-баренцевоморской популяции окуня-клювача (Берестовский и др., 1989). Именно эти показатели оказались максимально близки к фактическим данным, полученным нами у Северо-Восточной Гренландии. Например, расчётная длина особи *TL* 9.5 см и массой 8 г составила 9.3 см (табл. 1). Кроме того, по данным генетического анализа, особи, собранные в прол. Фрама и на шельфе Северо-Восточной Гренландии, принадлежат к норвежско-баренцевоморской популяции (Andrews et al., 2019).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2017 г. на двух станциях над большими глубинами в средней части прол. Фрама в уловах пелагического трала были обнаружены сеголетки окуня-клювача (рис. 1, табл. 2). На расположенной южнее станции (77°13'37" с.ш. 02°08'41" в.д.) над глубинами 3178–3182 м при глубине траления 34.4 ± 4.5 м и температуре воды 5.4–5.6°C за 24 мин были пойманы 40379 сеголеток общей массой 23.42 кг. Их длина варьировала в пределах 36–50 (44 ± 0.3) мм, коэффициент вариации — 6.1%; модальную группу (31%) составляли особи *TL* 44–45 мм (рис. 2). На этой же станции была зарегистрирована молодь пикши *Melanogrammus aeglefinus TL* 117 мм и массой 12 г., информация о которой частично отражена в атласе морских рыб арктического региона (Mecklenburg et al., 2018). На более северной станции (78°31'49" с.ш. 00°23'01" з.д.) над глубиной 2608–2609 м при глубине траления 26.4 ± 5.3 м и температуре воды 0.5–1.2°C за 20 мин были пойманы 615 сеголеток общей массой 0.554 кг.

Расстояние этих двух станций до традиционного района распространения сеголеток окуня-клювача с глубиной до 1000 м составляет соответственно 203 и 212 км (110 и 115 миль). Таким образом, наши данные свидетельствуют, что область распространения сеголеток окуня-клювача не ограничивается европейским шельфом, а простирается гораздо дальше к западу.



**Рис. 1.** Распространение и вероятные пути переноса сеголеток и миграций молоди (.....) норвежско-баренцевоморской популяции окуня-клевача *Sebastes mentella* в системе тёплых (→) и холодных (←) течений континентального склона Северо-Восточной Гренландии: прежние представления об ареале вида (▨) (Мельников, 2016) и о районах распространения сеголеток (▩) (Мельников, 2013), а также новый район распространения молоди, открытый в 2002–2017 гг. (▧), и сеголеток, открытый в 2017 г. (▤). Станции, где были обнаружены: (▲) – сеголетки в 2017 г., (●) – молодь в 2002–2017 гг., (◆) – особи  $TL \leq 44$  см в 1981–2007 гг. (Weineroither et al., 2011).

Более крупные особи окуня-клевача впервые были обнаружены нами на шельфе Северо-Восточной Гренландии в начале октября 2002 г. В период исследований они встречались практически на всей акватории, но в 2005, 2007 и 2013 гг. в уловах отсутствовали. Самая северная точка поймки в пределах гренландского шельфа находится в районе банки Бельгика на траверзе о-ва Сто-

рёен, самая южная – в Карсберг-фьорде. Только на самых южных станциях окунь-клевач встречался в непосредственной близости от побережья. Глубины, на которых выполнены резуль- тивные донные траления, составляли 211–509 м, температура придонных вод от  $-0.1$  до  $+4.9^\circ\text{C}$  (табл. 2). В уловах на шельфе Северо-Восточной Гренландии у о-ва Ян-Майен отмечены особи  $TL$

Таблица 2. Поимки окуня-клювача *Sebastes mentella* у Северо-Восточной Гренландии о-ва Ян-Майен

Район	Год	Номер станции	Координаты			Глубина лова, м	Температура, °С	Число рыб, экз.	Масса, г		Длина (TL), см	
			с.ш.	з.д.	в.д.				общая	средняя	расчётная	фактическая
Гренландский шельф	2002	1265	76°59'31"	06°25'19"		400–508	1.2–1.4	3	380	126.7	22.2	
		1273	78°10'15"	15°44'48"		342–360	0.5	1	228	228.0	26.7	
	2003	900	73°01'15"	16°18'47"		500–509	0.8–0.9	1	288	288.0	28.7	
		1	72°00'45"	21°01'43"		351–358	1.5	1	36	36.0	14.9	
	2010	3	71°23'35"	22°24'29"		293–332	0.6	1	16	16.0	11.6	
		1312	74°33'02"	14°08'19"		294–300	4.8–4.9	7	86	12.3		8.0–12.5
		1321	75°09'17"	13°38'26"		211–213	0.7–0.8	2	36	18.0	12.0	
	2015	1339	76°14'32"	09°03'27"		280–282	1.7–1.8	6	114	19.0		12.2–13.5
		1350	77°28'00"	05°50'47"		375–385	0.2–0.3	2	164	82.0	19.4	
	2017	1353	77°28'58"	05°49'40"		376–386	0.2–0.5	9	604	67.1	18.2	
1338		76°00'26"	14°07'21"		349–351	–0.1–0.0	1	8	8.0		9.5	
1278		77°13'37"		02°08'41"	29–47	5.4–5.5	40379	23420	0.6		3.6–5.0	
Прол. Фрама	2003	1381	78°31'49"	00°23'01"		20–34	0.5–1.1	615	554	0.9	4.7	
		902	70°40'17"	08°13'32"		303		1	66	66.0	18.1	
Район о-ва Ян-Майен	1981–2007*	1–52					214				26–44	

Примечание. \* Данные Вайнерройтера с соавторами (Weinroither et al., 2011).

8.0–28.7 см; максимальные размеры наблюдались только в 2002–2003 гг. (26.7–28.7 см), а в другие годы длина рыб не превышала 19.4 см. Максимальная масса составила 288 г.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Среди арктических рыб, обычно наблюдаемых у Северо-Восточной Гренландии, в 2002–2017 гг. обнаружены и виды, ареал которых по современным представлениям ограничивается склоном европейского шельфа и ближайшими сопредельными районами: окунь-клювач, мойва *Mallotus villosus*, треска *Gadus morhua*, синяя зубатка *Anarhichas denticulatus*. Из них наиболее часто встречался окунь-клювач, хотя в прибрежных и сопредельных водах Северо-Восточной Гренландии этот вид, как, впрочем, и другие представители рода *Sebastes*, ранее не отмечался (Møller et al., 2010; Мельников, 2016; Melnikov, 2016). Судя по материалам, собранным нами в этом районе, окунь-клювач, по-видимому, является здесь хотя и не многочисленным, но постоянно присутствующим видом.

Обнаружение сеголеток окуня-клювача в средней части прол. Фрама также не соответствует традиционным представлениям о районах их распространения. Предшествующими исследованиями установлено, что область расселения сеголеток приурочена к шельфовой зоне и прилегающему району с глубинами  $\leq 1000$  м (Melnikov, 2016; Saha et al., 2017), а сама область расселения молоди *TL* 5–20 см шире, чем у рыб старшего возраста (Древетняк, 1999). Очевидно, сеголетки окуня-клювача оказались в прол. Фрама вдали от шельфовой зоны благодаря одной из ветвей Западно-Шпицбергенского течения, отклоняющейся к западу в направлении Гренландии. Удивительно, что плотность их распределения в приповерхностном слое была чрезвычайно высока по сравнению с приведёнными в литературе данными. Так, например, в 1976–1992 гг. концентрация сеголеток норвежско-баренцевоморской популяции окуня-клювача не превышала 107 экз/ч траления (Древетняк, 1995), тогда как в 2017 г. в прол. Фрама она составляла 1.8–100.9 тыс. экз/ч траления. У нас нет данных, до какой глубины от поверхности распределялись сеголетки, хотя известно, что особи *TL* 28–67 мм встречаются в слое 0–100 м (Павлов, 1992). Сеголетки окуня-клювача питаются относительно мелкими ракообразными (Dolgov, Drevetnyak, 1995), для чего используют зрение, поэтому наиболее плотные концентрации молоди, возможно, были приурочены к верхнему 50-метровому слою.

В результате дальнейшего пассивного переноса в западном направлении молодь достигает гренландского шельфа, где через определённое время опускается в придонные слои. Массовое

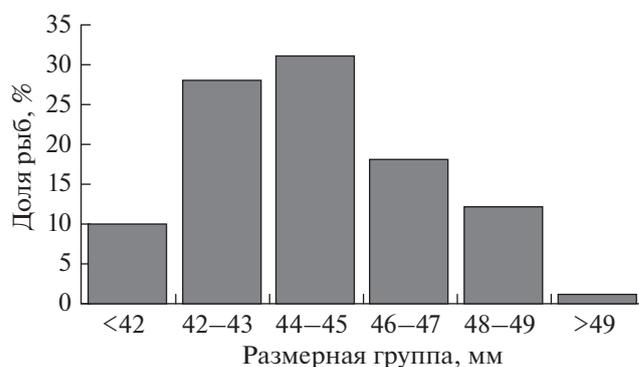


Рис. 2. Размерный состав (*TL*) сеголеток окуня-клювача *Sebastes mentella* в прол. Фрама, сентябрь 2017 г.

оседание происходит на 2-м году жизни или несколько позже (Древетняк, 1995). То, что сеголетки окуня-клювача достигают гренландского шельфа, теперь не вызывает сомнений, поскольку в течение многих лет молодь встречалась в этом районе (табл. 2, рис. 1) и, по данным генетического анализа, она относится к норвежско-баренцевоморской популяции (Andrews et al., 2019). Молодь окуня-клювача (за исключением 2 экз.) была заметно меньшего размера, чем особи в начале созревания, длина которых в пределах ареала составляет 26–30 см (Древетняк, 1999; Древетняк et al., 2004; Мельников и др., 2010, Филина и др., 2017). В то же время рано созревающие особи могут массово (50%) становиться половозрелыми уже при *TL* 29 см (Мельников, Глубоков, 2017).

Молодь окуня-клювача норвежско-баренцевоморской популяции встречается на глубине до 700 м (Древетняк, 1999), поэтому глубины, на которых были отловлены особи у Северо-Восточной Гренландии (211–509 м), соответствуют общему представлению о батиметрическом распространении вида на данном этапе онтогенеза. А вот минимальная температура, при которой встречалась молодь в районе исследований, оказалась отрицательной ( $-0.1^{\circ}\text{C}$ ), тогда как в Норвежском и Баренцевом морях этот показатель не бывает ниже  $0.5^{\circ}\text{C}$  (Древетняк et al., 2004).

Перенос сеголеток к северо-восточному шельфу и склону Гренландии, а также последующее распределение молоди окуня-клювача на обширной акватории данного района и к югу от него позволяют предположить, что дальнейшая миграция особей может проходить как минимум в двух направлениях. Часть особей может продолжать движение вдоль Восточной Гренландии и через Датский пролив попадать в море Ирмингера, а часть рыб по круговому течению к северу от о-ва Ян-Майен возвращаться на шельф и континентальные склоны Норвежского и Баренцева морей. Первое направление миграции подтвер-

ждается генетическим сходством окуня-клювача из районов северной части Норвежского моря и из пелагической группы моря Ирмингера (Stefansson et al., 2009; Строганов и др., 2009; Мельников, 2013), а это, несомненно, указывает на возможность такого проникновения. Относительно второго направления мы пока можем лишь предполагать, что именно так и происходит; для получения достоверной подтверждающей информации необходимо провести сравнительные генетические исследования окуня-клювача из районов шельфа о-ва Ян-Майен и из верхних слоёв пелагиали Норвежской и Лфотенской котловин.

Подобные переносы и миграции не являются исключительным событием для данного вида: перенос молоди далеко за пределы области обитания взрослой части популяции наблюдается и в Северо-Западной Атлантике, где по достижении половой зрелости особи постепенно возвращаются на акваторию воспроизводства (Мельников, 2005).

Следует также отметить, что кроме окуня-клювача прибрежные районы Гренландии могут играть определённую роль в формировании поколений и других промысловых видов рыб баренцево-морских популяций. Так, у Гренландии в 2013 г. была отмечена молодь синей зубатки (Карамушко и др., 2017), атлантической трески и мойвы (Christiansen et al., 2016), а также молодь пикши, обнаруженная нами в сентябре 2017 г. над глубоководными районами в 200 км к западу от границы европейского шельфа. Ранее считалось, что глубоководный прол. Фрама между архипелагом Шпицберген и Гренландией является барьером в распространении рыб (Briggs, 1974), но данные, полученные на шельфе и верхнем участке континентального склона, указывают на то, что в действительности проникновение окуня-клювача и других видов к Северо-Восточной Гренландии имеет место и, возможно, данный район является традиционной акваторией при формировании поколений.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность экипажу НИС “Helmer Hanssen” за многолетнюю безукоризненную работу и помощь в период проведения экспедиционных исследований.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берестовский Е.Г., Анисимова Н.А., Денисенко С.Г. и др. 1989. Зависимость между размерами и массой тела некоторых беспозвоночных и рыб северо-восточной Атлантики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 23 с.
- Древетняк К.В. 1999. Биология и промысел окуня-клювача норвежско-баренцево-морской популяции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Карамушко О.В., Биркьедал И., Христиансен Й.Ш., Лингхаммар А. 2017. Первая поимка молоди синей зубатки *Anarhichas denticulatus* на континентальном склоне Северо-Восточной Гренландии // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 475–480. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040051>
- Мельников С.П. 2005. Биологические основы регулирования промысла окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в пелагиали Северной Атлантики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 25 с.
- Мельников С.П. 2013. Окунь-клювач *Sebastes mentella* Атлантического и Северного ледовитого океанов (популяционная структура, биология, промысел): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 49 с.
- Мельников С.П. 2016. О дифференциации запасов окуня-клювача *Sebastes mentella* Атлантического и Северного ледовитого океанов // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 2. С. 189–202.
- Мельников С.П., Глубоков А.И. 2017. Направления внутривидовой дифференциации окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Атлантического океана и сопредельных вод // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 66–75.
- Мельников С.П., Строганов А.Н., Шибанов В.Н. 2010. Популяционно-генетические исследования окуня-клювача *Sebastes mentella* моря Ирмингера // Тр. ВНИРО. Т. 149. С. 237–248.
- Павлов А.И. 1992. Биология, состояние запаса и промысел окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в море Ирмингера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Строганов А.Н., Ленесевич Ю.М., Мельников С.П. 2009. Биолого-генетическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpenidae) открытой части Норвежского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 333–340.
- Филина Е.А., Рольский А.Ю., Бакай Ю.И. и др. 2017. Особенности репродуктивного цикла самок окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastes) // Там же. Т. 57. № 1. С. 89–95. <https://doi.org/10.7868/S0042875216060047>
- Andrews A.J., Christiansen J.S., Bhat S. et al. 2019. Boreal marine fauna from the Barents Sea disperse to Arctic Northeast Greenland // Sci. Rept. V. 9. P. 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42097-x>
- Briggs J.C. 1974. Marine zoogeography. N.Y.: McGraw-Hill, 475 p.
- Cadrin S., Bernreuther M., Danielsdottir A.K. et al. 2009. Mechanisms and consequences of life cycle diversity of beaked redfish, *Sebastes mentella* // ICES CM 2009/H:01. Copenhagen: ICES Headquarters, 36 p.
- Cadrin S.X., Bernreuther M., Danielsdottir A.K. et al. 2010. Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 8. P. 1617–1630. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq046>
- Christiansen J.S., Bonsdorff E., Birkjedal I. et al. 2016. Novel biodiversity baselines outpace models of fish distribution in Arctic waters // Sci. Nature. V. 103. № 1–2. P. 103–108. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1332-9>

- Dolgov A.V., Drevetnyak K.V.* 1995. Feeding of young *Sebastes mentella* Travin in the Barents and Norwegian seas // Proc. 6-th IMR–PINRO Symp. Bergen, Norway. P. 129–132.
- Drevetnyak K.V.* 1995. Distribution and abundance of young *Sebastes mentella* in the Barents and Norwegian seas in 1991 and 1992 // *Ibid.* P. 219–228.
- Drevetnyak K.V., Nedreaas K.H., Kluev A.* 2004. Spatial migration pattern of deep-sea redfish (*Sebastes mentella* Travin) of the Norwegian-Barents population from survey data // ICES Ann. Sci. Conf. CM 2004/K:31. Copenhagen: ICES Headquarters, 28 p.
- Garabana D.* 2005. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) in the North Atlantic: species and stock discrimination using traditional and geometric morphometrics: Ph. D. Thesis Univ. Vigo: Univ. Vigo, 306 p.
- Hollowed A.B., Planque B., Loeng H.* 2013. Potential movement of fish and shellfish stocks from sub-Arctic to the Arctic Ocean // *Fish. Oceanogr.* V. 22. № 5. P. 355–370. <https://doi.org/10.1111/fog.12027>
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al.* 2018. Marine fishes of the Arctic Region. V. 1. Akureyri, Iceland: CAFF, 454 p.
- Melnikov S.P.* 2016. Intraspecific structure of beaked redfish *Sebastes mentella* of the Atlantic and Arctic oceans // *J. Ichthyol.* V. 56. № 1. P. 52–71. <https://doi.org/10.1134/S0032945216010082>
- Møller P.R., Nielsen J.G., Knudsen S.W. et al.* 2010. A checklist of the fish fauna of Greenland waters // *Zootaxa. Ser. Monograph.* V. 2378. № 1. 84 p. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2378.1>
- Nedreaas K.H.* 1995. Short note on abundance of *Sebastes mentella* in the 0-group and youngfish surveys as indicator of recruitment overfishing // Proc. 6-th IMR–PINRO Symp. Bergen, Norway. P. 215–218.
- Planque B., Kristinsson K., Astakhov A. et al.* 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // *Aquat. Liv. Resour.* V. 26. № 4. P. 293–306. <https://doi.org/10.1051/alr/2013062>
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L.* 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example // *Mol. Ecol.* V. 10. № 1. P. 149–165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01195.x>
- Saborido-Rey F., Nedreaas K.H.* 2000. Geographic variation of *Sebastes mentella* in the Northeast Arctic derived from morphometric approach // *ICES J. Mar. Sci.* V. 57. № 4. P. 965–975. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0703>
- Saha A., Johansen T., Hedeholm R. et al.* 2017. Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure // *Evol. Appl.* V. 10. № 1. P. 77–90. <https://doi.org/10.1111/eva.12429>
- Stefansson M.O., Reinert J., Sigurðsson T. et al.* 2009. Depth as a potential driver of genetic structure of *Sebastes mentella* across the North Atlantic Ocean // *ICES J. Mar. Sci.* V. 66. № 4. P. 680–690. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp059>
- Weineroither R.M., Nedreaas K.H., Uiblein F. et al.* 2011. The marine fishes of Jan Mayen Island, NE Atlantic – past and present // *Mar. Biodiv.* V. 41. № 3. P. 395–411. <https://doi.org/10.1007/s12526-010-0055-y>
- Wilhelms I.* 2013. Atlas of length-weight relationships of 93 fish and crustacean species from the North Sea and the North-East Atlantic // *Thünen Working Paper.* № 12. 551 p. [https://doi.org/10.3220/WP\\_12\\_2013](https://doi.org/10.3220/WP_12_2013)

## НОВЫЕ НАХОДКИ МОРСКИХ РЫБ В ВОДАХ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

© 2021 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

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

<sup>2</sup>Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 23.05.2019 г.

После доработки 09.08.2019 г.

Принята к публикации 13.08.2019 г.

Приведены новые данные по распространению семи видов рыб из семейств Argentinidae, Scorpaenidae, Serpolidae, Pinguipedidae и Tetraodontidae. Впервые для фауны Вьетнама отмечены *Argentina kagoshimae*, *Hoplosebastes armatus*, *Owstonia kamoharai* и *O. tosaensis*. Виды *Owstonia sibogae* и *Tylerius spinosissimus*, ранее известные для этой страны только из Тонкинского залива, впервые указаны для Южного Вьетнама. Указание для Вьетнама *Parapercis diplospilus* основано на ошибочной идентификации молоди *P. alboguttata*. Для *Owstonia kamoharai* впервые описаны своеобразные кожные структуры на дорсальной поверхности головы.

**Ключевые слова:** Teleostei, фаунистика, кожные структуры *Owstonia*, Южно-Китайское море, Вьетнам.

DOI: 10.31857/S0042875221010148

Вьетнам характеризуется исключительным разнообразием наземной и морской фауны. Береговая линия этой страны протягивается на 3260 километров, а исключительная экономическая зона занимает более миллиона квадратных километров акватории. Рыболовство играет важную роль в культуре и экономическом развитии Вьетнама. Тем не менее морская ихтиофауна Вьетнама остается слабоизученной – страна представляет собой наименее исследованный регион Юго-Восточной Азии. В самых последних перечнях видов число морских рыб Вьетнама оценивается в 1600 видов (Nguyen, Tran, 1994; Nguyen H., Nguyen N., 1994; Nguyen et al., 1995, 1997; Nguyen, 1999), что представляется в значительной мере заниженным. Для сравнения: в то же самое время для Южно-Китайского моря в целом было отмечено 3365 видов рыб (Randall, Lim, 2000). Большинство этих видов может ожидать и в фауне Вьетнама. С 2000-х гг. был опубликован ряд сообщений о новых находках и описаний новых видов в разных научных статьях, однако в целом наши знания о видовом разнообразии морских рыб Вьетнама пополняются гораздо медленнее, чем это требуется для целей сохранения и рационального использования морских биоресурсов. Для сбора новых материалов, в особенности с глубин более 200 м и на скальных грунтах, требуются гораздо большие усилия. Помимо множества новых для фауны страны находок такие исследования, несомненно, позволят описать ряд видов, новых для науки.

В настоящей работе сообщается о четырех видах рыб, ранее не отмечавшихся в фауне Вьетнама, уточнено распространение в водах Вьетнама ещё двух видов, один вид исключен из состава ихтиофауны этой страны.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран донным креветочным тралом с шириной раскрытия 6 м с борта местного деревянного траулера или получен из уловов местных рыбаков в рыболовных портах залива Нячанг. На месте экземпляры фиксировали 6–8%-ным формалином, затем они были доставлены в Москву и переведены в 70–75%-ный этанол для постоянного хранения и последующего изучения. Описанный материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва (ИО РАН). Методика изучения соответствует общепринятой для конкретных групп (Cohen, 1958; Hubbs, Lagler, 1958; Nakabo, 2002; Smith-Vaniz, Johnson, 2016).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### Семейство ARGENTINIDAE

#### *Argentina kagoshimae* Jordan et Snyder, 1902

(рис. 1a)

М а т е р и а л. ИО РАН, 7 экз. SL (стандартная длина) 120–163 мм, Вьетнам, зал. Нячанг, рыб-

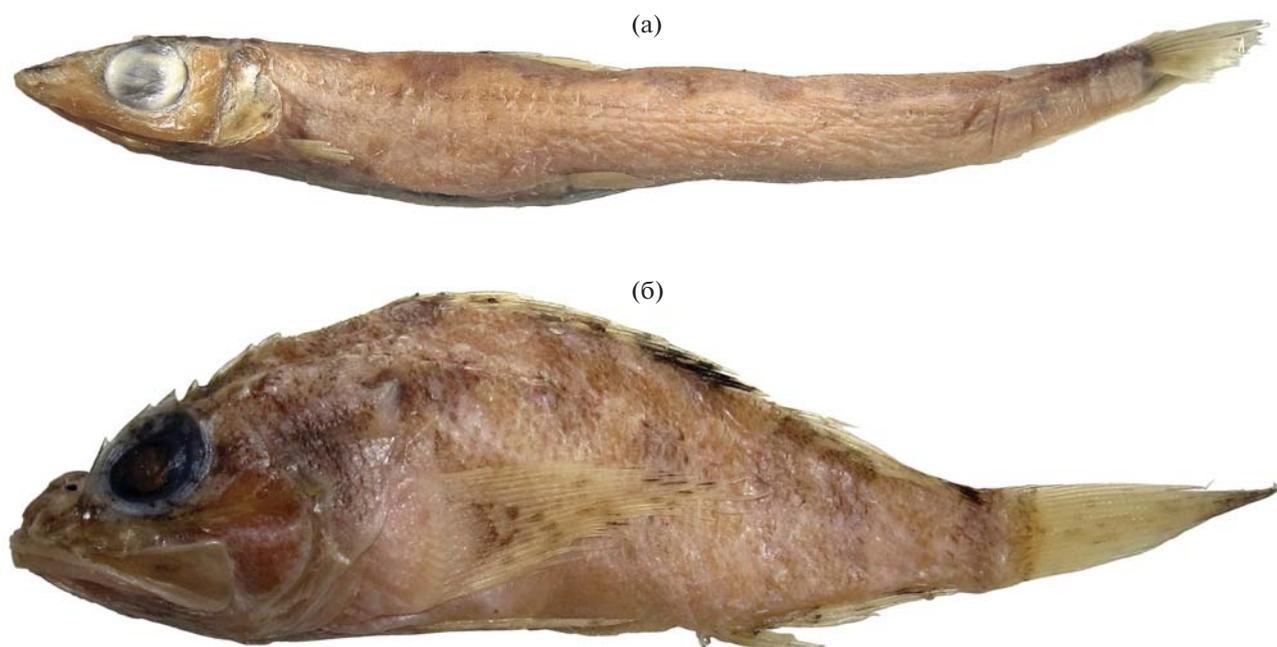


Рис. 1. *Argentina kagoshimae* SL 163 мм, Вьетнам, Нячанг (Cang Ca Vinh Luong) (а) и *Hoplosebastes armatus* SL 63 мм, Вьетнам, Нячанг (Cho Ca Be) (б).

ный порт в бухте Няфу (Cang Ca Vinh Luong), уловы близнецовых тралов, сборы 2009 и 2012 гг., коллектор А.М. Прокофьев.

**З а м е ч а н и я.** Изученный материал полностью соответствует имеющимся описаниям данного вида (Jordan, Snyder, 1902; Matsubara, 1943; Cohen, 1958; Natooka, 2002). Вид был ранее известен от тихоокеанского побережья Японии, из зал. Тояма в Японском море и из Восточно-Китайского моря и Тайваньского пролива (о-ва Пенгху) (Cohen, 1958; Natooka, 2002; Chen, 2004). В Южно-Китайском море ранее был отмечен только в его северной части (у берегов Южного Тайваня) (Shao et al., 2008). Для фауны Вьетнама указывается впервые. Вид сравнительно обычен (как прилов) в промысловых уловах близнецовыми тралами.

#### Семейство SCORPAENIDAE

##### *Hoplosebastes armatus* Schmidt, 1929

(рис. 1б)

**М а т е р и а л.** ИО РАН, 3 экз. SL 60–63 мм, Вьетнам, зал. Нячанг, рыбный рынок Бэ (Cho Ca Be), 24.05.–19.06.2005 г., коллектор А.М. Прокофьев.

**З а м е ч а н и я.** Распространение этого северо-западнотихоокеанского вида в водах Южно-Китайского моря недостаточно выяснено. Для вод Вьетнама он ранее не отмечался (Nguyen, 1999). Посс (Poss, 1999) указал, что данный вид досто-

верно отмечен на юг только до Гонконга и Тайваня; он был включен в список рыб Южно-Китайского моря (Randall, Lim, 2000), однако в более позднем списке рыб северной части Южно-Китайского моря у берегов Тайваня (Shao et al., 2008) он не упомянут. Наиболее южные достоверные находки в водах Тайваня приходятся на о-ва Пенгху в Тайваньском проливе (Chen, 2004). Однако нахождение экземпляров в зал. Нячанг свидетельствует о том, что данный вид широко распространен в водах Южно-Китайского моря.

#### Семейство CEPOLIDAE

##### *Owstonia kamoharai* Endo, Liao et Matsuura, 2015

(рис. 2)

**М а т е р и а л.** ИО РАН, 3 экз. SL 2 10–233 мм, Вьетнам, зал. Нячанг, рыбный порт в бухте Няфу (Cang Ca Vinh Luong), уловы близнецовых тралов, сборы 2012 г., коллектор А.М. Прокофьев.

**З а м е ч а н и я.** Вид был описан из вод Южной Японии (Endo et al., 2015), позже был обнаружен в Арафурском море и у берегов Западной Австралии на юг до 18° ю.ш. (Smith-Vaniz, Johnson, 2016). Возможно, подобно ряду других видов рыб — *Gymnothorax minor* (Temminck et Schlegel, 1846), *Parascombrops yamanouei* Schwarzahns, Prokofiev et Ho, 2017, *Stalix histrio* Jordan et Snyder, 1902, — *O. kamoharai* имеет антиэкваториальный ареал в Северо-Западной Пацифике на юг до Южно-Китайского

моря и в водах Северной и Западной Австралии (Schwarzhan, Prokofiev, 2007).

Для видов рода *Owstonia* (sensu Smith-Vaniz, Johnson, 2016) характерно наличие папилл в ямке, расположенной за вершинами восходящих отростков праемахиллярия, число, форма и расположение которых может иметь диагностическое значение (Smith-Vaniz, Johnson, 2016. Figs. 13, 14). У *O. kamoharai* эти папиллы очень малы, в числе двух пар, расположенных друг за другом. Помимо этих папилл вся дорсальная поверхность головы между глазами (от вершин восходящих премаксиллярных отростков до переднего края эпаксиальных мышц) сплошь покрыта очень мелкими беспорядочно сидящими папиллами (рис. 2б). Ранее такие папиллы у видов *Owstonia* описаны не были. Функциональное значение этих структур не выяснено.

В остальном изученные рыбы от берегов Вьетнама хорошо соответствуют ранее опубликованным описаниям этого вида (Endo et al., 2015; Smith-Vaniz, Johnson, 2016). Тёмная пигментация в передней части *D* у наименьшего экземпляра *SL* 210 мм представлена черноватыми метками на перепонках между всеми колючими и передними мягкими лучами до перепонки между третьим и четвёртым мягким лучом включительно. У экземпляра *SL* 225 мм мелкое неяркое скопление черноватого пигмента имеется только на перепонке между третьим колючим и первым мягким лучами, а у самой большой рыбы (*SL* 233 мм) тёмная пигментация *D* совершенно отсутствует. Разреженность чешуи на щеке у вьетнамских экземпляров (рис. 2в) выражена примерно в той же степени, как изображено для голотипа этого вида (Endo et al., 2015. Fig. 3), или несколько меньшая.

Помимо *O. kamoharai* в зал. Нячанг, Ванфонг и прилегающей акватории побережья Вьетнама встречено ещё два вида данного рода – *O. sibogae* (Weber, 1913) и *O. tosaensis* Kamohara, 1934 (рис. 3). Первый вид, широко распространённый в тропической Западной Пацифике, уже был указан для вод Вьетнама (Тонкинский зал.: Smith-Vaniz, Johnson, 2016). Вид *O. tosaensis*, ранее известный из вод Японии, Тайваня, Филиппин и Западной Австралии (Smith-Vaniz, Johnson, 2016), в фауне Вьетнама отмечен впервые. Дорсальная поверхность головы у этих видов гладкая, без множественных папилл (рис. 3в).

**Семейство PINGUIPEDIDAE**

***Parapercis alboguttata* (Günther, 1872)**

*Parapercis alboguttata*: Prokofiev, 2008. P. 877. Fig. 1.

*Parapercis diplospilus* (non Gomon, 1980): Prokofiev, 2008. P. 879. Figs. 3a, 3b.

М а т е р и а л. См. работу: Prokofiev, 2008.

З а м е ч а н и я. Указание на присутствие в водах Вьетнама *P. diplospilus*, описанного из моря



(a)



(б)



(в)

**Рис. 2.** *Owstonia kamoharai* *SL* 225 мм, Вьетнам, Нячанг (Cang Ca Vinh Luong): а – общий вид, б – кожные папиллы межглазничного промежутка, в – строение ргаеореперкулум и расположение чешуи на боках головы. Масштаб: 5 мм.

Висаян (Филиппины) (Gomon, 1980), основано на ошибочной идентификации мальков *P. alboguttata*. Молодь этого вида резко отличается от взрослых рыб пропорциями и пигментацией, что послужило причиной ошибки в определении. В частности, у фиксированных мальков *P. alboguttata* всегда сохраняется пара супротивных чёрных пятен в основании *C*, как правило, совершенно отсутствующая (по крайней мере, на фиксированном материале) у взрослых рыб. Таким образом, *P. diplospilus* должен быть исключен из списков ихтиофауны Вьетнама.



Рис. 3. *Owstonia sibogae* SL 97 мм (а) и *O. tosaensis* SL 205 мм (б, в), Вьетнам, Нячанг (Cang Ca Vinh Luong): а, б – общий вид, в – межглазничный промежуток. Масштаб: 5 мм.

Семейство TETRAODONTIDAE

*Tylerius spinosissimus* (Regan, 1908)

(рис. 4)

Материал. ИО РАН, 25 экз. SL 30–105 мм, Нячанг–Няфу, рынок, траления мористее

зал. Нячанг и Ванфонг, сборы 2007 и 2009 гг., коллектор А.М. Прокофьев.

З а м е ч а н и я. Известен по разрозненным находкам в Индо-Вест-Пацифике от Красного моря и Южной Африки (побережье Наталья) до Новой Каледонии, Тайваня и Южной Японии (Окина-



Рис. 4. *Tylerius spinosissimus* SL 90 мм, Вьетнам (зал. Ванфонг).

ва), проникает в восточную часть Средиземного моря (Hardy, 1984; Matsuura, Tyler, 1997; Fricke et al., 2016; Matsuura et al., 2018). В водах Вьетнама ранее указывался только для Тонкинского залива (Nguyen, 1999). По моим данным, вид обычен как прилов при тралениях близнецовыми тралами мористее заливов Нячанг и Ванфонг. При тралениях в самом заливе этот вид не встречался и, по-видимому, он тяготеет к открытому морю и, по меньшей мере, длительное время может находиться в пелагиали.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при частичной поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026. Изучение ихтиофауны Вьетнама выполнялось в рамках темы государственного задания № 0109-2018-0076, таксономические исследования – темы государственного задания № 0149-2018-0009.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Chen C.-H. 2004. Checklist of the fishes of Penghu // FRI Spec. Publ. № 4. P. 1–174.
- Cohen D.M. 1958. A revision of the fishes of the subfamily Argentininae // Bull. Florida State Mus. (Biol. Sci.). V. 3. № 3. P. 93–173.
- Endo H., Liao Y.-C., Matsuura K. 2015. *Owstonia kamoharai* (Perciformes: Cepolidae), a new bandfish from Japan // Ichthyol. Res. V. 63. № 1. P. 31–38.
- Fricke R., Golani D., Appelbaum-Golani B., Zajonz U. 2016. New record of the spiny pufferfish, *Tylerius spinosissimus* (Regan, 1908), from Israel, Gulf of Aquaba, Red Sea (Actinopterygii: Tetraodontiformes: Tetraodontidae) // Acta Ichthyol. Piscat. V. 46. № 2. P. 115–118.
- Gomon J.R. 1980. *Parapercis diplospilus* (Pisces: Mugiloididae), a new species from the Philippine Islands // Proc. Biol. Soc. Wash. V. 93. № 4. P. 989–996.
- Hardy G.S. 1984. *Tylerius*, a new generic name for the Indo-Pacific pufferfish, *Spheroides spinosissimus* Regan, 1908 (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) and comparisons with *Amblyrhynchotes* (Bibron) Duméril // Bull. Mar. Sci. V. 35. № 1. P. 32–37.
- Hatooka K. 2002. 86. Argentinidae argentines // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 283 всего страниц или одна? Hubbs C.L. Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. № 26. 213 p.
- Jordan D.S., Snyder J.O. 1902. A review of the salmonoid fishes of Japan // Proc. US Natl. Mus. V. 24. P. 567–593.
- Matsubara K. 1943. Ichthyological annotations from the depth of the Sea of Japan. I–VII // J. Shigenkagaku Kenkyusyo. V. 1. P. 37–82.
- Matsuura K., Tyler J.C. 1997. Tetraodontiform fishes, mostly from deep waters, of New Caledonia // Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. V. 174. P. 173–208.
- Matsuura K., Katayama E., Yoshino T. 2018. A record of *Tylerius spinosissimus* (Tetraodontidae) from Okinawajima Island, Japan // Jnp. J. Ichthyol. V. 65. № 2. P. 145–150.

- Nakabo T.* 2002. Introduction to Ichthyology // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. xxi–xlii.
- Nguyen H.P.* 1999. Checklist of marine fishes in Vietnam. V.V. Hochiminh: Agricult. Publ. House, 305 p.
- Nguyen H.P., Nguyen N.T.* 1994. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. II. Hanoi: Sci. Tech. Publ. House, 269 p.
- Nguyen H.P., Tran H.L.* 1994. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. I. Hanoi: Sci. Tech. Publ. House, 115 p.
- Nguyen H.P., Le T.P., Nguyen N.T. et al.* 1995. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. III. Hanoi: Sci. Tech. Publ. House, 606 p.
- Nguyen H.P., Nguyen N.T., Nguyen P.D., Do T.N.N.* 1997. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. IV. Hanoi: Sci. Tech. Publ. House, 423 p.
- Poss S.G.* 1999. Scorpaenidae Scorpionfishes (also, lionfishes, rockfishes, stingfishes, stonefishes, and waspfishes) / Eds. Carpenter K.E., Niem V. // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Part 2 (Mugilidae to Carangidae). Rome: FAO, P. 2291–2352.
- Prokofiev A.M.* 2008. Sandperches (Mugiloididae: Parapercis) of Nha Trang Bay, South China Sea, Vietnam // *J. Ichthyol.* V. 48. № 10. P. 876–890.
- Randall J.E., Lim K.K.P.* 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // *Raffles Bull. Zool. Suppl.* № 8. P. 569–667.
- Schwarzhans W.W., Prokofiev A.M.* 2017. Reappraisal of *Synagrops* Günther, 1887 with rehabilitation and revision of *Parascombrops* Alcock, 1889 including description of seven new species and two new genera (Perciformes: Acropomatidae) // *Zootaxa.* V. 4260. № 1. P. 1–74.
- 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.
- Smith-Vaniz W.F., Johnson G.D.* 2016. Hidden diversity in deep-water bandfishes: review of *Owstonia* with descriptions of twenty-one new species (Teleostei: Cepolidae: Owstoniinae) // *Zootaxa.* V. 4187. № 1. P. 1–103.

УДК 597.553.2.574.32.591.16

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* (SALMONIDAE) В ОЗЕРЕ ТОККО (СЕВЕРНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

© 2021 г. С. С. Алексеев<sup>1,2,\*</sup>, В. П. Самусенок<sup>1,3</sup>, А. Л. Юрьев<sup>1,3</sup>, А. Н. Матвеев<sup>1,3</sup>, М. Ю. Пичугин<sup>1,4</sup>, В. С. Хлыстов<sup>3</sup>, Н. Б. Коростелев<sup>1,2</sup>, Е. А. Мишарина<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

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

<sup>3</sup>Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

<sup>4</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: alekseyev@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2020 г.

После доработки 30.04.2020 г.

Принята к публикации 04.05.2020 г.

По материалам 1997–2019 гг. изучены морфология, рост, питание, размножение и раннее развитие арктических гольцов из оз. Токко (бассейн р. Олёкма, Северное Забайкалье). В озере отмечены крупная, мелкая и карликовая формы, различающиеся по темпу роста. В последние годы первая исчезла, вторая стала малочисленной, численность третьей значительно возросла; резко сократилась доля старых особей карликовой и мелкой форм. Карликовая форма отличается по морфологии от морфологически близких друг к другу крупной и мелкой. В 1997–2001 гг. летом крупная форма питалась рыбой, мелкая – преимущественно амфибиотическими насекомыми (куколками Chironomidae), карликовая – ими же и бентосом. В настоящее время мелкая перешла к ихтиофагии, карликовая – преимущественно к планктофагии. Карликовая форма нерестится с конца июля до середины августа на каменистых участках подводного берегового склона при температуре воды 5.0–6.5°C; икра развивается до конца ноября–начала декабря при снижении температуры до 3.0–3.5°C. Мелкая форма, по нуждающимся в уточнении данным, нерестится поздней осенью, а некоторые особи – одновременно с карликовой. Полученные данные свидетельствуют о значительной, но неполной репродуктивной изоляции карликовой и мелкой форм. Предполагается, что в настоящее время в связи с антропогенным воздействием, вызвавшим изменения в структуре популяции, степень их интрогрессивной гибридизации возросла.

**Ключевые слова:** арктический голец *Salvelinus alpinus*, симпатрические формы, морфология, размножение, летний нерест, репродуктивная изоляция, питание, раннее развитие, температура воды, Забайкалье, Якутия.

DOI: 10.31857/S0042875221010021

Арктический голец *Salvelinus alpinus* s. l. является важным объектом изучения ранних этапов видообразования благодаря необычайно высокой изменчивости и широкому распространению на его ареале озёрных пучков симпатрических форм (Johnson, 1980; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen et al., 2003; Klemetsen, 2013). Симпатрические формы арктического гольца, как правило, осваивают разные биотопы и пищевые ресурсы (Malmquist et al., 1992; Adams et al., 1998; Alekseyev et al., 2002; Noakes, 2008; Knudsen et al., 2010; Алексеев и др., 2014; Маркевич, Есин 2018), а также расходятся по особенностям размножения, что приводит к формированию репродуктивной изоляции (Snorrason, Skúlason, 2004;

Wilson et al., 2004; Gordeeva et al., 2015; Алексеев и др., 2019; Alekseyev et al., 2019). Однако эволюция каждого пучка имеет свою специфику, и даже в сходных по условиям озёрах они могут различаться по числу, экологической специализации, фенотипическим характеристикам и степени обособленности форм (Mocetti et al., 2019). Сравнительные исследования таких пучков позволяют прояснить механизмы формообразования и потому имеют высокую актуальность (Woods et al., 2012; Skoglund et al., 2015; Hooker et al., 2016; Doenz et al., 2019; Knudsen et al., 2019).

В забайкальской части ареала арктического гольца известен ряд горных озёр с симпатрическими формами (Савваитова и др., 1981; Алексеев

и др., 1997, 2014, 2019; Alekseyev et al., 2002, 2009a, 2009b, 2013, 2019; Самусёнок и др., 2006), одним из которых является оз. Токко (Алексеев и др., 1999). В нём отмечены три формы гольца, у которых изучали рост (Алексеев, 2001), питание (Самусёнок, 2000; Alekseyev et al., 2002), меристические признаки (Алексеев и др., 2000б), проводили анализ изменчивости микросателлитных локусов (Gordeeva et al., 2015) и полногеномный анализ однонуклеотидных полиморфизмов (Single Nucleotide Polymorphism – SNP) (Jacobs et al., 2020). Однако морфоэкологические данные о гольцах оз. Токко, полученные в результате анализа материала, собранного в 1997–2001 гг., устарели, так как в последующий период в популяции оз. Токко произошли значительные изменения. В начале 2010-х гг. недалеко от озера была проложена автомобильная дорога, повысившая его доступность для рыбаков, что повлекло нарушение популяционной структуры и соотношения форм гольца. Кроме того, нет сведений об их размножении и развитии, о питании в разные сезоны, не проводился анализ пластических признаков. Для восполнения этих пробелов в 2013–2019 гг. мы провели углублённое морфоэкологическое изучение гольцов этого озера.

Цель настоящей работы – на основе многолетних данных описать рост, морфологию, питание, размножение и раннее развитие форм арктического гольца из оз. Токко для выяснения механизмов формообразования у гольцов Забайкалья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

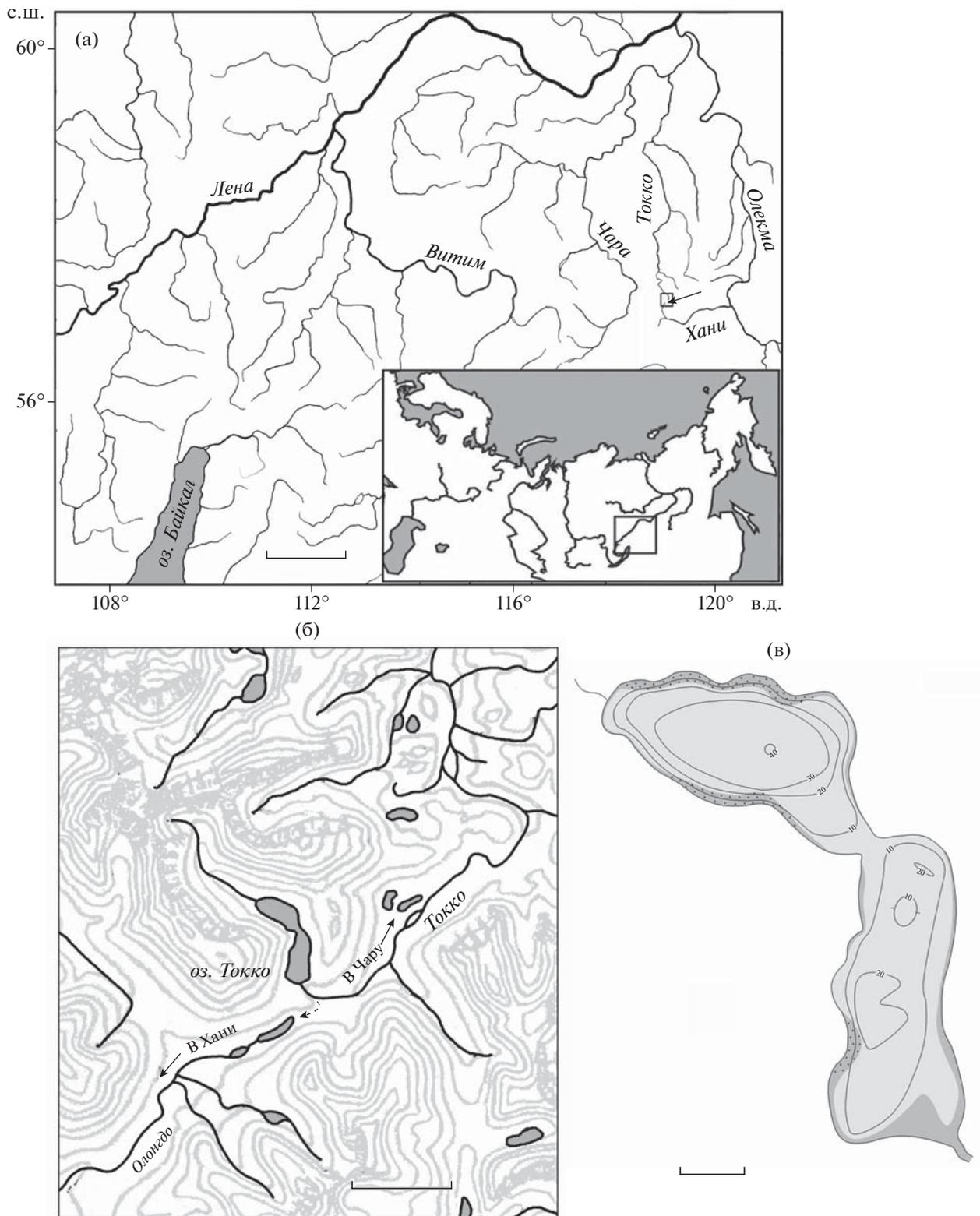
Озеро Токко (57°11' с.ш. 119°41' в.д., 1.8 × 0.4 км, площадь поверхности 0.63 км<sup>2</sup>, расположено на высоте 1360 м над уровнем моря, бассейн Олёкмы – правого притока Лены) находится в забайкальской части ареала арктического гольца в отрогах хребта Удокан на территории Республики Саха (Якутия) вблизи границы с Забайкальским краем (рис. 1а, 1б). Состоит из двух котловин – южной (глубиной до 25.5 м) и северной (40.5 м), соединённых узкой (80 м) мелкой (5 м) перемычкой (рис. 1в). Берега каменистые, безлесые; склоны северного и южного берега северной котловины и западного берега южной котловины крутые, покрыты уходящими под воду каменистыми осыпями. Из южной части озера в сторону двух отделённых невысоким сквозным водоразделом озёр в истоке р. Олонгдо (приток р. Хани, впадающей в Олёкму) вытекает р. Токко, которая затем резко поворачивает на север, течёт по длинной долине и впадает в другой приток Олёкмы – р. Чара. Направление выхода р. Токко, структура водораздела с р. Олонгдо, а также наличие у гольцов оз. Токко и гольцов из бассейна р. Хани общего митохондриального гаплотипа, не отмеченного в других озёрах бассейна Чары за пределами верхов-

вий бассейна Токко (Alekseyev et al., 2009a), свидетельствуют в пользу того, что оз. Токко ранее соединялось с р. Олонгдо, т.е. принадлежало к бассейну Хани, но затем его сток был перехвачен примыкающей долиной притока Чары (рис. 1б).

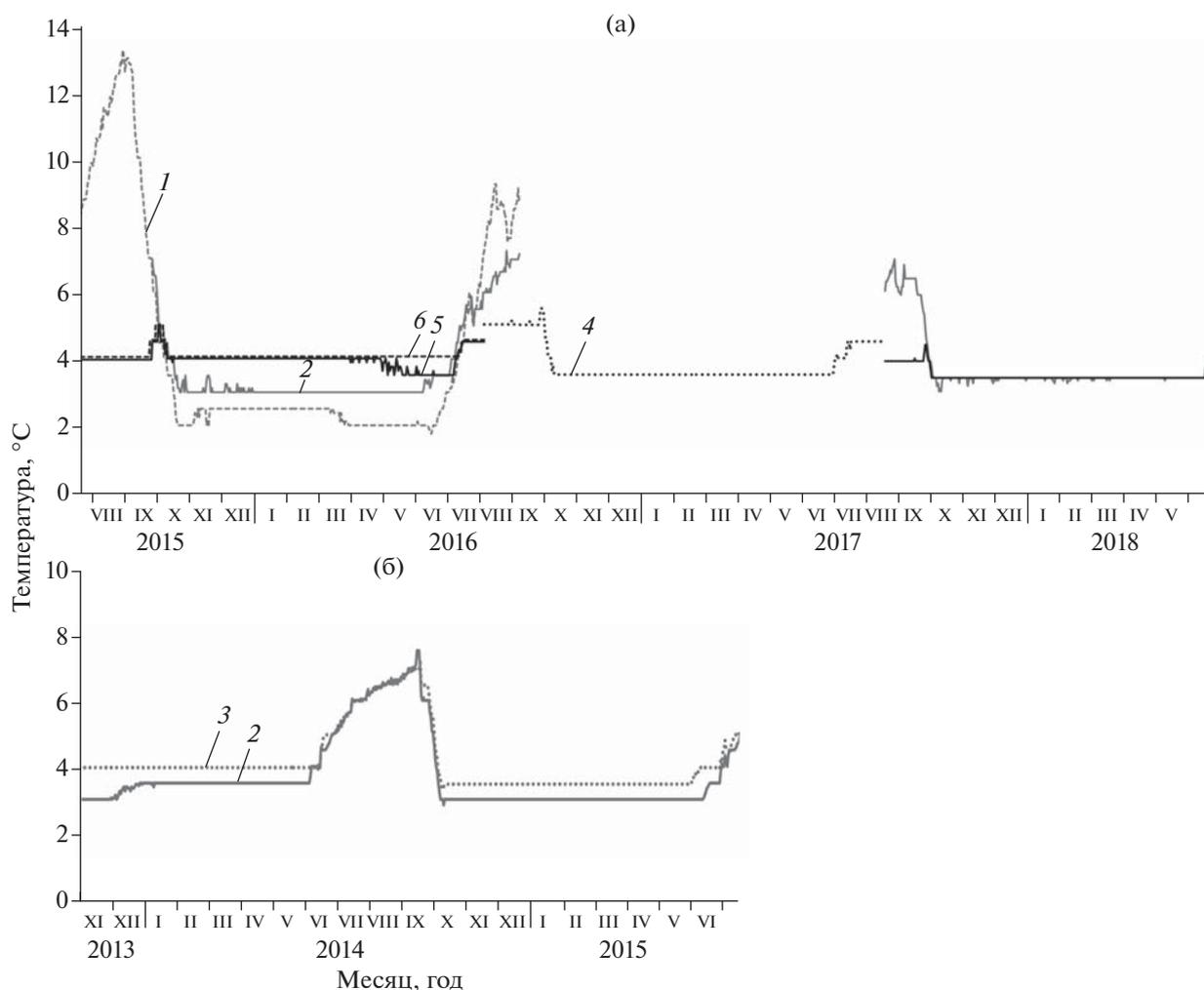
Карту глубин составляли с использованием двухлучевого ультразвукового эхолота и GPS-приёмника. Для определения температурного режима озера в 2013–2018 гг. выставляли автономные регистраторы температуры – в южной акватории на глубины 10 и 16 м, в северной – 5, 10, 20, 30 и 40 м. Температуру фиксировали каждые 2–6 ч. Благодаря большой высоте над уровнем моря оз. Токко весьма холодноводное. В северной акватории максимальная среднесуточная температура воды во время летне-осеннего пика варьирует от 4.5°C на глубине 40 м до 9–13°C (в разные годы) на глубине 5 м, при этом на глубине 10 м и более она никогда не превышает 7.5°C. В подлёдный период наблюдается обратная термическая стратификация, при которой температура воды последовательно увеличивается от 2.0–2.5°C на 5 м до 4°C на 30–40 м (рис. 2а). Температурный режим более мелководной южной акватории на глубине 10–16 м сходен с таковым северной на соответствующих глубинах (рис. 2б). По нашим данным, в южной акватории вода в октябре и апреле имеет рН 8.36, общую минерализацию 1 мг/л, электропроводность 2 мкСм/см, прозрачность по диску Секки 2.2–2.5 м; в северной акватории в апреле – соответственно 7.95, 0 мг/л, 4 мкСм/см, 2.5 м. Озеро освобождается ото льда в июне, замерзает в начале–середине октября, толщина льда достигает 1.00–1.25 м. Из рыб, помимо арктического гольца, в нём обитает обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus*.

Гольцов отлавливали в 1997–2001 и 2013–2019 гг. в июне (1999), июле (1997, 2013, 2015), августе (1999, 2001, 2013–2018), сентябре–октябре (2013), ноябре (2014, 2019) и апреле (2019) донными жабберными сетями с ячейёй 10, 14, 16, 18, 20, 22, 25, 30, 35 мм, которые выставляли перпендикулярно берегу вдоль градиента глубины или параллельно ему на одной глубине. Для сетей с ячейёй 18 и 20 мм рассчитывали уловы карликовой формы на единицу промыслового усилия (число экземпляров на 1 м<sup>2</sup> сети за ночь (~ 12 ч)) на разных глубинах.

Часть рыб в поле подвергали биологическому анализу в свежем состоянии, часть замораживали или фиксировали 4%-ным формалином и обрабатывали позднее в лаборатории. Измеряли длину по Смитту (*FL*), определяли массу, пол, стадию зрелости (Правдин, 1966), плодовитость, диаметр зрелых ооцитов. Коэффициент зрелости (КЗ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к полной массе рыбы. Для коррекции изменений длины и массы замороженных и фиксированных рыб, использованных при изучении размерных



**Рис. 1.** Географическое положение оз. Токко (а), предполагаемое направление его древнего стока (--->) (б) и карта глубин озера (в): (—) — изобаты, (■) — камни, (□) — ил, (•••) — нерестилища карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus*. Масштаб: а — 100 км, б — 2 км, в — 200 м.



**Рис. 2.** Сезонные изменения среднесуточной температуры воды на разных глубинах оз. Токко (по данным автономных регистраторов температуры): а – северная часть озера (среднесуточные значения вычислены по 4–6 измерениям), б – южная часть озера (среднесуточные значения по 12 измерениям); глубина, м: 1 – 5, 2 – 10, 3 – 16, 4 – 20, 5 – 30, 6 – 40.

показателей и роста, вводили поправки, определённые на основании измерения и взвешивания части особей до и после заморозки–разморозки ( $n = 70$ ) и фиксации формалином ( $n = 50$ ). В этих выборках вычисляли отношение длины (массы) каждой особи в свежем состоянии к её длине (массе) после разморозки или фиксации, индивидуальные значения этого отношения усредняли и таким образом получали поправочные коэффициенты, на которые умножали длину (массу) рыб, не обработанных в поле. Эти коэффициенты составили для длины ( $FL$ ), измеренной после разморозки,  $-1.021$ , после фиксации в формалине в течение 2–3 недель  $-1.019$ , для массы – соответственно  $1.019$  и  $1.015$ .

Возраст определяли по отолитам, у гольцов крупной формы – также по срезам лучей спинного плавника (Alekseyev et al., 2009б). Расчёт параметров уравнения Бергаланфи (в допущении, что

$t_0 = 0$ ) проводили с использованием программы FISAT II, версия 1.2.2.

Для морфологического анализа использовали только фиксированных формалином особей. Оценивали 10 меристических признаков (для разных признаков от 126 до 171 экз.) (Алексеев и др., 2000б) и 27 промеров тела ( $n = 295$ ) (Алексеев и др., 2014; Alekseyev et al., 2002). Также определяли индекс длины наибольшей жаберной тычинки (в % длины головы ( $c$ ),  $n = 137$ ), при этом в связи с выраженным отрицательным аллометрическим ростом жаберных тычинок у гольцов крупных размеров (Alekseyev et al., 2002) использовали только рыб  $FL < 32$  см. Определяли величину различий (коэффициент различия Майра  $CD$  (Maug, 1963), показатель сходства  $r_{zh}$  (Животовский, 1979)) и значимость различий средних по  $t$ -критерию Стьюдента между формами гольцов по счётным признакам. Проводили анализ главных ком-

понент (АГК) по девяти счётным признакам (число ветвистых лучей в брюшном плавнике не использовали, так как у всех особей, за исключением одной, оно оказалось одинаковым), по абсолютным значениям 27 промеров и по преобразованным по уравнению аллометрической зависимости значений признака от  $FL$  логарифмам 26 промеров (все кроме  $FL$ ) (Reist, 1985). Использовали стандартизованные данные, собственные векторы вычисляли по вариационно-ковариационной матрице, длина собственного вектора равнялась корню квадратному из собственного значения. В АГК по абсолютным значениям признаков включены гольцы всех размеров, полученные скаттеры представляют онтогенетические каналы (Mina et al., 1996) особей в пространстве морфометрических признаков, иллюстрирующие изменения формы тела в онтогенезе. В АГК по преобразованным логарифмам промеров проанализированы не связанные с аллометрическими эффектами различия пропорций тела двух форм гольца в интервале перекрывания их размеров ( $FL$  13–24 см). Преобразование проводили к  $FL$  18.5 см (средняя длина включённых в этот анализ особей) с использованием вычисленных отдельно для каждой формы аллометрических коэффициентов. По этим же данным проведён дискриминантный анализ (ДА) для идентификации сомнительных экземпляров. Вычисления выполняли в программе StatSoft STATISTICA, версия 12.

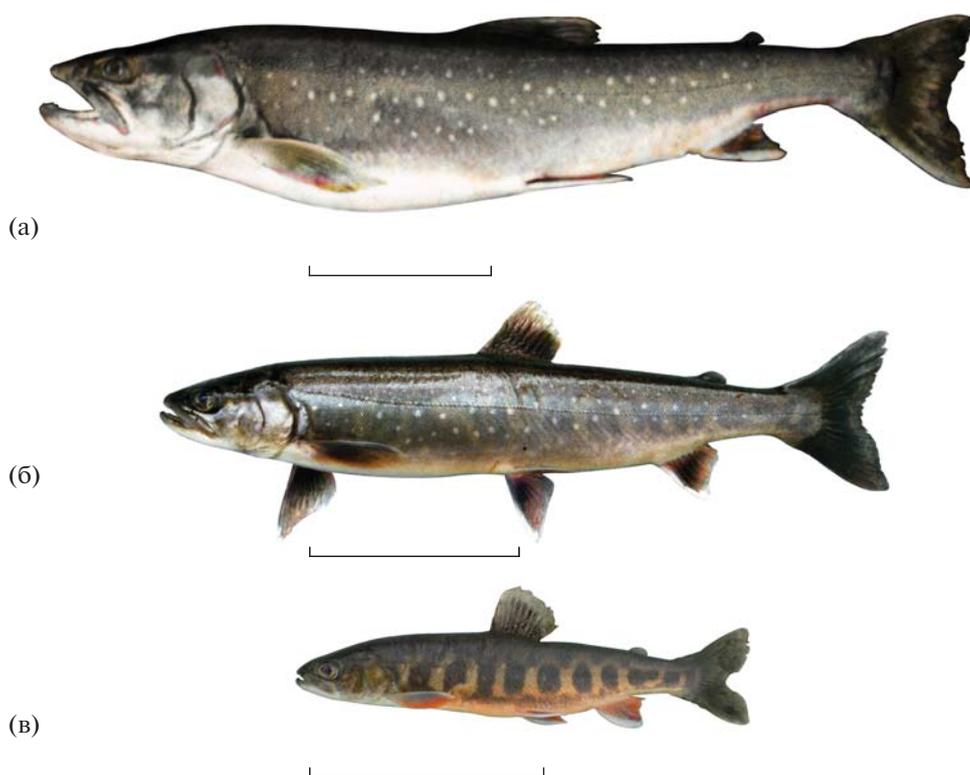
При анализе питания ( $n = 1045$ ) определяли долю массы отдельных компонентов пищи (% общей массы пищевого комка) и частоту их встречаемости в желудках (ЧВ, % числа питавшихся рыб в выборке), индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰) рассчитывали как отношение массы пищевого комка к массе рыбы (Методическое пособие ..., 1974). Для изучения кормовой базы отбирали пробы макрозообентоса дночерпателем Петерсена и планктонные пробы сетью Джеди (малые модели). По нашим данным, зоопланктон озера небогат в видовом и продукционном отношении. Зарегистрированы три вида коловраток (Rotifera), ветвистоусые *Bosmina* cf. *longispina* и веслоногие *Cyclops scutifer*. Наивысшие продукционные показатели (от 40–80 мг/м<sup>3</sup> в августе–октябре до 4 мг/м<sup>3</sup> в апреле) регистрируются на глубинах 20–40 м. Основу численности (50–97%) и биомассы (92–99%) зоопланктона во все сезоны составляет *C. scutifer*. Доля *B. longispina* даже в период максимального количественного развития планктонных ракообразных, которое достигается в начале осени, после чего их численность постепенно снижается до второй половины подлёдного периода, не превышает 2.0% общей биомассы и 2.5% численности.

В составе макрозообентоса озера зарегистрированы гидры (Hydra), нематоды (Nematoda), амфиподы (Amphipoda), личинки ручейников (Trichoptera) и хирономид (Chironomidae), планарии (Planariidae), двустворчатые моллюски (Bivalvia) и олигохеты (Oligochaeta), среди них только нематоды, хирономиды и олигохеты (редко моллюски) отмечены на глубинах > 20 м. Биомасса бентоса увеличивается с глубиной и в северной котловине в августе на отметках 15, 20 и 40 м составляет 1.9, 3.6 и 4.5 г/м<sup>2</sup>, в ноябре на 35 м – 4.3 г/м<sup>2</sup>, в апреле на 15 и 20 м – 4.5 и 10.3 г/м<sup>2</sup>; в южной на 10–15 м в августе 1.4–1.7 г/м<sup>2</sup>, в ноябре – 4.6 г/м<sup>2</sup>, в апреле – 1.5–5.6 г/м<sup>2</sup>. Личинки хирономид доминируют среди бентосных беспозвоночных, составляя в пробах со всех глубин 76–100% совокупной массы и 64–99% численности организмов макрозообентоса, эти показатели возрастают от конца лета к весне в соответствии с динамикой годового цикла хирономид.

Для изучения раннего онтогенеза ежегодно в 2016–2019 гг. сухим способом осеменяли икру 12–20 текучих карликовых самок спермой 15–20 текучих карликовых самцов. Икру в талом льду транспортировали в с. Чара, где инкубировали 37–55 сут в холодильнике при 4.5–6.0°C. Затем икру во льду перевозили в лабораторию кафедры ихтиологии МГУ (5 сут при ~1°C), где при температуре 5–7°C (2016, 2018–2019 гг.) и 6–8°C (2017 г.) проводили её дальнейшую инкубацию и подраживание свободных эмбрионов как описано ранее (Алексеев и др., 2019). Помимо этого часть икры, собранной в 2019 г., инкубировали в холодном режиме: после короткой (9 сут) предварительной инкубации при 4.5–4.8°C и транспортировки в лабораторию во льду (в течение 2 сут) развитие продолжалось до вылупления и 1 мес после него при 2°C, далее при 5–7°C. Фиксировали время развития от оплодотворения до появления пигмента в глазах, вылупления и от вылупления до заполнения воздухом плавательного пузыря и начала смешанного питания. Для определения выживаемости икры на разных глубинах в 2016 г. по 25 икринок после осеменения поместили в перфорированных ёмкостях в озеро в толщу воды на глубины 5, 10, 20 и 30 м, а через 1 мес провели учёт погибшей и выжившей икры.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Состав уловов и внешние различия форм гольца.* В озере обнаружены три различающиеся по размерам и внешнему виду формы арктического гольца, обозначенные в соответствии с принятой ранее классификацией (Алексеев и др., 2000б, Alekseyev et al., 2002; Gordeeva et al., 2015) как карликовая, мелкая и крупная (рис. 3). В распределении по длине тела гольцов из объединённой вы-



**Рис. 3.** Формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко: а – крупная, б – мелкая, в – карликовая. Масштаб: 10 см.

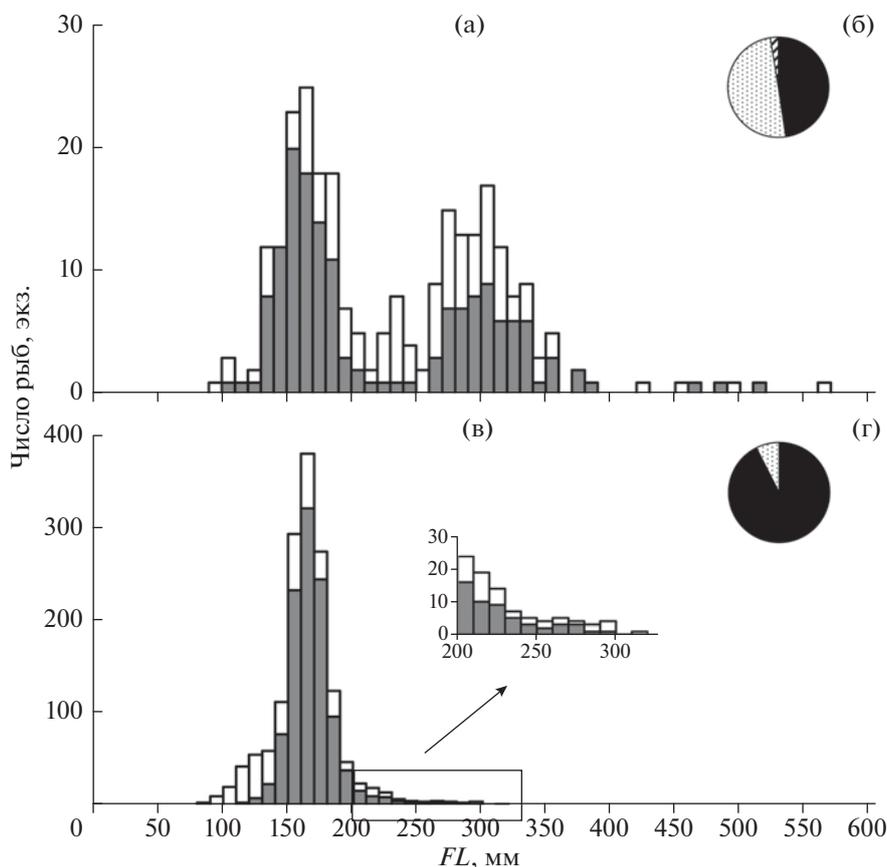
борки 1997–2001 гг. имелись соответствующие этим формам три модальные группы зрелых особей (рис. 4а). В уловах тех лет численность карликовой и мелкой форм была примерно одинаковой, крупная форма была малочисленна (рис. 4б). В уловах 2013–2019 гг. мелкая форма стала редка, численность карликовой резко возросла, крупная форма отсутствовала (рис. 4в, 4г).

Карликовые гольцы имеют плотное, обычно довольно высокое тело, большую (чаще закруглённую или закруглённо-коническую) голову, большие глаза, большой рот (но верхняя челюсть не достигает вертикали заднего края глаза), короткий хвостовой стебель, длинные плавники. Спина тёмная, бока серые или оливковые, с хорошо выраженными мальковыми полосами. Брюшко и низ головы светлые, спинной и хвостовой плавники серые, остальные – желтовато-серые. В период нереста развивается брачная окраска, наиболее выраженная у самцов. Мальковые полосы становятся более контрастными, бока и брюшко приобретают жёлтый, а у некоторых самцов розовый или оранжевый оттенок, парные и анальный плавники становятся ярче, у наиболее ярко окрашенных самцов они красные с белыми первыми лучами. Самки окрашены бледнее.

Гольцы мелкой формы при сходных размерах отличаются более прогонистым телом, относительно меньшей и более низкой, обычно конической, головой, меньшим диаметром глаза, более короткими челюстями и плавниками, более длинным хвостовым стеблем. По мере роста челюсти удлиняются, у наиболее крупных экземпляров верхняя заходит за вертикаль заднего края глаза. Окраска большинства особей в летних выборках тусклая, серая или серебристо-серая, но отмечены и ярко окрашенные зрелые рыбы с жёлтыми или красно-оранжевыми боками, красно-серыми грудными, брюшными и анальным плавниками с белыми первыми лучами. У большинства мелких гольцов имеются мальковые полосы, но менее заметные, чем у карликовых.

Гольцы крупной формы имеют прогонистое тело, большую коническую голову с большим ртом и заходящей за вертикаль заднего края глаза верхней челюстью, плавники средней длины, неяркую серебристо-серую окраску. Внешне они в целом сходны с гольцами мелкой формы. Все пойманные особи были самцами.

Визуальная идентификация части рыб вызвала затруднения. Все ювенильные особи *FL* от 8 до 13–14 см были внешне сходны и ещё не имели характерных черт взрослых гольцов разных форм.



**Рис. 4.** Распределения арктических голецов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко с разным состоянием гонад в 1997–2001 (а, б) и 2013–2019 (в, г) гг. по длине (*FL*) (а, в) и соотношение трёх форм в уловах (б, г): (□) – особи с гонадами I, I–II и II стадий зрелости, (■) – особи с гонадами II–III, III, IV, V и VI–II стадий; (■) – карликовая форма, (▨) – мелкая, (▩) – крупная. Особи *FL* < 13 см и сомнительные при расчёте долей не использованы.

Большая их часть была поймана в 2013–2019 гг. и, очевидно, в основном являлась молодью численно доминирующих голецов карликовой формы. Среди остальных рыб не удалось идентифицировать ~4% (1997–2001 г.) и 6% (2013–2019 гг.) голецов небольших размеров (*FL* 17–24 см). Из них 56 экз. были подвергнуты ДА, в котором в качестве обучающей выборки использованы 52 карликовых (*FL* 13–23 см) и 44 мелких (*FL* 17–24 см) голец; 15 сомнительных голецов были классифицированы как карликовые и 41 – как мелкие. Из них соответственно десять и пять не укладывались в пределы варьирования размеров голецов в соответствующих возрастных группах той формы, к которой были отнесены по результатам ДА, и были оставлены нами в сомнительных, остальные для дальнейших анализов объединены с карликовой или с мелкой формой. Апостериорная классификация обучающей выборки выявила лишь одно несоответствие априорной визуальной идентификации – один мелкий голец был классифицирован как карликовый и также отнесён нами

к сомнительным. К ним же причислены не включённые в ДА неидентифицированные голецы,

**Размеры, возраст и рост.** Гольцы карликовой формы (включая их предполагаемую молодёжь) в уловах за все годы имели *FL* 8–23 см, мелкой – 17–39 см, крупной – 43–57 см; массу соответственно – 5–114, 42–510 и 700–1500 г; возраст – 2–14, 4–17 и 12–18 лет. Три формы различаются по темпу роста (рис. 5). У карликовой формы в 1997–2001 гг. не отмечено увеличения размеров после 6 лет; в эти годы были довольно обычны старые особи в возрасте 10–14 лет (33%). Асимптотическая длина ( $L_{\infty}$ ) составляла  $16.9 \pm 0.31$  см, коэффициент замедления роста ( $k$ )  $0.50 \pm 0.16$ . В 2013–2019 гг. рост хотя и замедлялся после 5 лет по достижении *FL*  $\approx 16$  см, но продолжался и в старшем возрасте, увеличилась асимптотическая длина ( $18.7 \pm 0.33$  см) и снизился коэффициент  $k$  ( $0.38 \pm 0.04$ ), максимальный возраст уменьшился на 2 года, и старые особи (10–12 лет) стали исключительно редки (0.4%). У мелкой формы по данным за все годы рост замедляется после 9 лет при *FL*  $\approx 30$  см,  $L_{\infty}$  составляет  $36.2 \pm 1.75$  см,  $k = 0.18 \pm$

$\pm 0.04$ . Как и у карликовой формы, в уловах 2013–2019 гг. практически отсутствовали старые особи: возраст всех рыб, за исключением одной 11-летней, не превышал 8 лет, в то время как 37% мелких гольцов в уловах этой формы 1997–2001 гг. имели возраст 10–17 лет. Гольцы крупной формы имели высокий темп роста и были представлены старыми особями.

**Морфология.** Карликовая форма отличается от мелкой и крупной бóльшим числом жаберных тычинок и меньшим – чешуй в боковой линии, пилорических придатков и позвонков, по которым отмечены наименьшие значения показателя сходства Животовского и наибольшие – коэффициента различия Майра. Все признаки сильно трансгрессируют. Различия по счётным признакам между мелкой и крупной формами не выявлены (табл. 1). При АГК по меристическим признакам кластеры карликовой и мелкой форм в пространстве ГК1 и ГК2 частично перекрываются, сомнительные особи оказываются внутри или вблизи области их перекрывания, гольцы крупной формы – в кластере мелкой (рис. 6). Наибольшую положительную нагрузку на ГК1, по которой выявляются основные различия между формами, имеет число жаберных тычинок, наибольшие отрицательные – число чешуй, пилорических придатков и позвонков.

Мелкая форма имеет короткие жаберные тычинки: длина наибольшей тычинки у особей  $FL < 32$  см была сходной в разные годы и составляла 6.0–10.5 ( $8.0 \pm 0.14$ )%  $c$  ( $n = 46$ ). У карликовой формы в выборках 1997–2001 гг. тычинки были также короткими – 7.1–11.6 ( $8.8 \pm 0.17$ )%  $c$  ( $n = 39$ ), а в выборках 2013–2019 гг. индекс их длины увеличился до 9.2–12.3 ( $10.6 \pm 0.09$ )%  $c$  ( $n = 53$ ). В результате среднее значение превысило условную верхнюю границу средних значений у короткотычинковых арктических гольцов Забайкалья (9%), приблизившись к их нижней границе у длиннотычинковых (11%) (Alekseyev et al., 2002), и появились заметные различия между карликовыми и мелкими гольцами по соотношению числа и относительной длины жаберных тычинок (рис. 7).

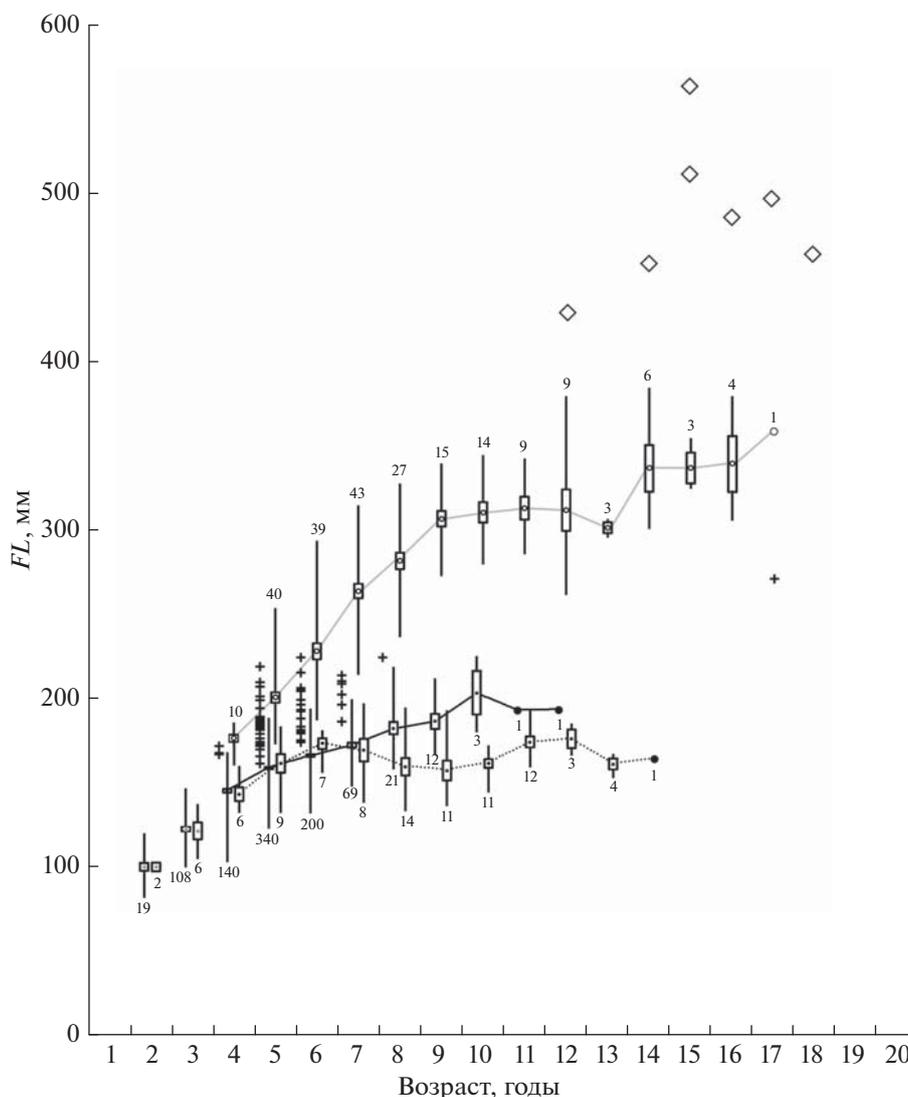
При АГК 27 абсолютных промеров тела гольцов из выборок как 1997–2001 гг. (рис. 8а), так и 2013–2019 гг. (рис. 8б) карликовая и мелкая формы образуют разные онтогенетические каналы, т.е. у них имеются различия в пропорциях тела, не связанные с аллометрическим ростом его частей и разными размерами двух форм. При этом в 1997–2001 гг. каналы разделяются уже в области небольших размеров, а в 2013–2019 гг. сближены и частично перекрываются. Неидентифицированная молодь мелкого размера ( $FL 8–13$  см) вписывается в канал карликовой формы, крупная форма – в канал мелкой, сомнительные особи

располагаются в районе соприкосновения двух каналов (рис. 8).

Различия карликовых и мелких гольцов близких размеров ( $FL < 24$  см) выявляются также при АГК преобразованных по уравнению аллометрии логарифмов 26 промеров (рис. 9). Кластеры двух форм различаются в пространстве первых двух ГК с небольшим перекрыванием, сомнительные особи занимают среднее положение. Основные различия наблюдаются по ГК1, наибольшие нагрузки на неё имеют длина и высота головы (на уровнях затылка и глаза), длина рыла, верхнечелюстной кости, высота верхней челюсти, высота непарных и длина парных плавников.

**Размножение.** У карликовой формы некоторые самцы впервые созревают в возрасте 3, самки – 4 лет, возраст массового (>50%) созревания – соответственно 4 и 5 лет. Минимальная длина участвующих в нересте самцов 11.5 см, масса 13.5 г, самок – 13.5 см, 21.5 г. Нерест ежегодный, летний. В конце июня большинство самок и самцов имеют гонады IV стадии зрелости, в начале II декады июля появляются текущие самцы, в конце июля – текущие самки. Интенсивный нерест происходит в течение 15–20 сут, примерно с 25 июля по 15 августа. Он начинается во время подъёма температуры воды до  $\sim 5.5^\circ\text{C}$  на глубине 10 м и  $\sim 5.0^\circ\text{C}$  на глубине 20 м и продолжается до достижения температуры  $\sim 6.5^\circ\text{C}$  на 10 м. В этот период происходит быстрое изменение соотношения в уловах доли преднерестовых и отнерестившихся самок при относительно стабильной доле текущих ( $\sim 20\%$ ), во второй половине августа текущие самки уже встречаются единично (рис. 10а). Среди самцов с начала II декады июля до второй половины августа преобладают текущие особи (рис. 10б). В сентябре–ноябре текущие или преднерестовые карликовые гольцы не отмечены, за исключением одного самца с гонадами IV стадии зрелости, пойманного в конце октября, и одного текущего самца, пойманного в ноябре. Гонады у всех остальных особей находились на II–III стадии зрелости. У самок в ноябре КЗ 1.5–3.5 (2.3)% ( $n = 40$ ), у самцов – 0.2–0.6 (0.4)% ( $n = 42$ ). К апрелю КЗ у самок увеличивается до 2.0–6.7 (4.4)% ( $n = 37$ ), гонады у некоторых из них достигают III стадии зрелости. К июлю–августу у преднерестовых самок (стадия IV) КЗ достигает в среднем 12–14% (табл. 2). В апреле у большинства самцов гонады находятся на III, у некоторых – на IV стадии зрелости, КЗ 1.0–5.3 (3.7)% ( $n = 45$ ). Далее созревание гонад происходит без увеличения их массы: в июле–августе у преднерестовых и начинающих течь самцов КЗ 1.8–5.4 (3.3)% ( $n = 22$ ).

Основные нерестилища расположены вдоль северного и южного берегов северной акватории на подводных участках крутых береговых склонов, сложенных до глубины 15–23 м камнями и



**Рис. 5.** Темп роста ( $FL$ ) трёх форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко – средние значения (●, ○, ●), пределы варьирования (|) и удвоенная ошибка среднего (□): (●—●) и (—●—) – карликовая форма в 1997–2001 и 2013–2019 гг., (—○—) – мелкая форма, 1997–2019 гг., (●) – неидентифицированная молодь, предположительно карликовой формы, в возрастных группах 2 и 3 года, справа – 1997–2001 гг., слева – 2013–2019 гг., (◇) – крупная форма, (+) – сомнительные особи. Цифрами указано число особей.

крупными каменными блоками (рис. 1в). Средние уловы производителей в пределах каменистой зоны составили на этих участках 0.90–1.16 экз/м<sup>2</sup> сети за ночь. В южной акватории таких пригодных для нереста площадей значительно меньше: большой каменистый участок дна, прилегающий к истоку р. Токко, и его продолжение вдоль восточного берега находятся на слишком малой глубине (<5 м). Тем не менее нерест, хотя и с меньшей интенсивностью (уловы 0.42–0.64 экз/м<sup>2</sup>), происходит на ограниченном участке у западного берега, где камни покрывают дно до глубины 16 м. Нерестовая активность начинается в сумерках (примерно

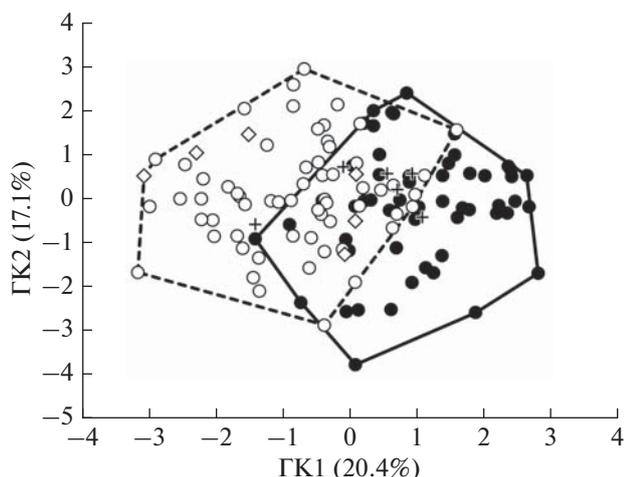
в 21:30–22:00 ч): в это время на нерестилищах отмечается резкое возрастание уловов.

По результатам обловов сетями, выставившимися во время нереста в северной акватории на разные глубины параллельно (рис. 11а) и перпендикулярно (рис. 11б) северному берегу, производители карликовой формы отсутствуют вблизи берега на глубине 1–2 м, начинают попадаться на глубине ~5 м, их численность в уловах возрастает до глубины 20 м, т.е. примерно до границы камней и ила; далее в глубину постепенно снижается до ~32 м, а в центральной части северной акватории (глубина 35–40 м) резко падает до 0.16 экз/м<sup>2</sup>. В центральной части южной акватории на глуби-

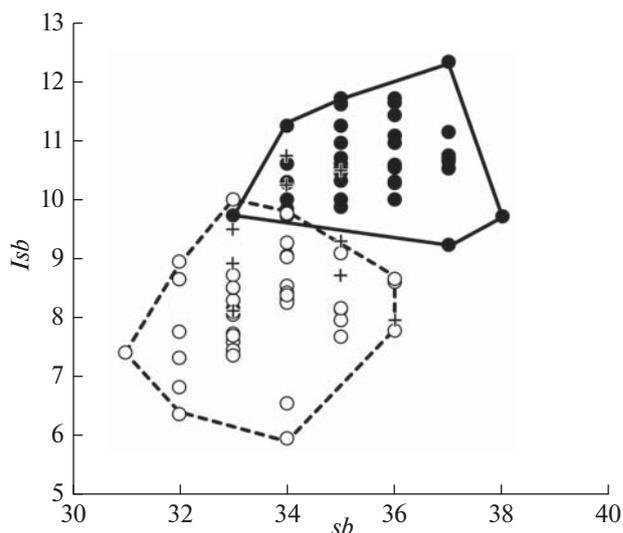
**Таблица 1.** Меристические признаки арктических голецов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко и нагрузки собственных векторов на первую главную компоненту

Признак	Формы голецов						$r_{zh}$	CD			Значимость различий средних по $t$ -критерию			Нагрузки собственных векторов на ГК1
	1 – карликовая $n = 60^1$		2 – мелкая $n = 60^2$		3 – крупная $n = 6^3$			1–2	1–3	2–3	1–2	1–3	2–3	
	$\frac{\lim}{M \pm m}$	$\sigma$	$\frac{\lim}{M \pm m}$	$\sigma$	$\frac{\lim}{M \pm m}$	$\sigma$		$\sigma$						
<i>sb</i>	$\frac{32-38}{35.6 \pm 0.15}$	1.30	$\frac{31-37}{33.6 \pm 0.14}$	1.23	$\frac{31-37}{33.8 \pm 0.83}$	2.04	0.740	0.78	0.52	0.07	***	**	–	0.222
<i>rb1</i>	$\frac{10-13}{11.8 \pm 0.08}$	0.60	$\frac{11-13}{11.9 \pm 0.07}$	0.55	$\frac{11-12}{11.7 \pm 0.21}$	0.52	0.992	0.03	0.13	0.17	–	–	–	0.001
<i>rb2</i>	$\frac{10-12}{11.1 \pm 0.07}$	0.54	$\frac{10-12}{11.0 \pm 0.06}$	0.45	$\frac{11-12}{11.2 \pm 0.17}$	0.41	0.991	0.10	0.04	0.16	–	–	–	0.033
<i>D</i>	$\frac{9-10}{9.3 \pm 0.07}$	0.51	$\frac{9-11}{9.5 \pm 0.07}$	0.54	$\frac{9-10}{9.3 \pm 0.21}$	0.52	0.981	0.18	0.00	0.17	–	–	–	–0.226
<i>A</i>	$\frac{7-9}{7.6 \pm 0.07}$	0.53	$\frac{7-9}{7.7 \pm 0.07}$	0.58	$\frac{7-8}{7.7 \pm 0.21}$	0.52	0.988	0.14	0.08	0.06	–	–	–	–0.234
<i>P</i>	$\frac{12-13}{12.3 \pm 0.06}$	0.48	$\frac{11-13}{12.4 \pm 0.07}$	0.56	$\frac{12-13}{12.2 \pm 0.17}$	0.41	0.974	0.08	0.19	0.26	–	–	–	0.067
<i>V</i>	$\frac{8-8}{8.0}$	0.00	$\frac{8-9}{8.0 \pm 0.02}$	0.13	$\frac{8-8}{8.0}$	0.00	0.992	0.13	0.00	0.13	–	–	–	–
<i>ll</i>	$\frac{119-134}{125.3 \pm 0.29}$	2.79	$\frac{124-136}{129.2 \pm 0.31}$	2.68	$\frac{128-134}{131.0 \pm 0.93}$	2.28	0.740	0.71	1.13	0.37	***	***	–	–0.337
<i>pc</i>	$\frac{31-47}{39.1 \pm 0.36}$	3.03	$\frac{36-52}{42.1 \pm 0.48}$	3.84	$\frac{37-48}{43.5 \pm 2.40}$	4.80	0.877	0.43	0.56	0.16	***	**	–	–0.352
<i>vert.</i>	$\frac{62-65}{63.9 \pm 0.09}$	0.66	$\frac{63-65}{64.4 \pm 0.08}$	0.59	$\frac{64-66}{64.5 \pm 0.34}$	0.84	0.891	0.47	0.43	0.05	***	*	–	–0.381
Среднее							0.917	0.31	0.31	0.16				

**Примечание.** *sb* – число жаберных тычинок на 1-й дуге; *rb1*, *rb2* – число жаберных лучей слева и справа; *D*, *A*, *P*, *V* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *ll* – число чешуй в боковой линии, включая последние одну–три мелкие чешуи на заднем крае чешуйного покрова без отверстий сейсмоэсортного канала; *pc* – число пилорических придатков, *vert.* – число позвонков, ГК1 – главная компонента 1; для *sb*, *pc*  $n = 71$ , для *ll*  $n = 92$ ; для *sb*  $n = 78$ , для *ll*  $n = 73$ , для *pc*  $n = 65$ ; для  $n = 4$ ,  $M \pm m$  – среднее значение и его ошибка,  $\lim$  – пределы варьирования показателя,  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение;  $r_{zh}$  – показатель сходства Животовского (при вычислении значения  $ll$  сгруппированы в классы по два,  $pc$  – по три),  $CD$  – коэффициент различия Майра. Различия средних по  $t$ -критерию достоверны при  $p$ : \* < 0.05, \*\* < 0.01, \*\*\* < 0.001; “–” –  $p > 0.05$ .



**Рис. 6.** Распределение арктических гольцов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (девять меристических признаков): (●) – карликовая форма, (○) – мелкая, (◇) – крупная, (+) – сомнительные особи.



**Рис. 7.** Двумерное распределение арктических гольцов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко по числу жаберных тычинок (*sb*) и индексу длины наибольшей жаберной тычинки (*lsb*, % *с*), 2013–2019 гг., особи *FL* < 30 см; обозначения см. на рис. 6.

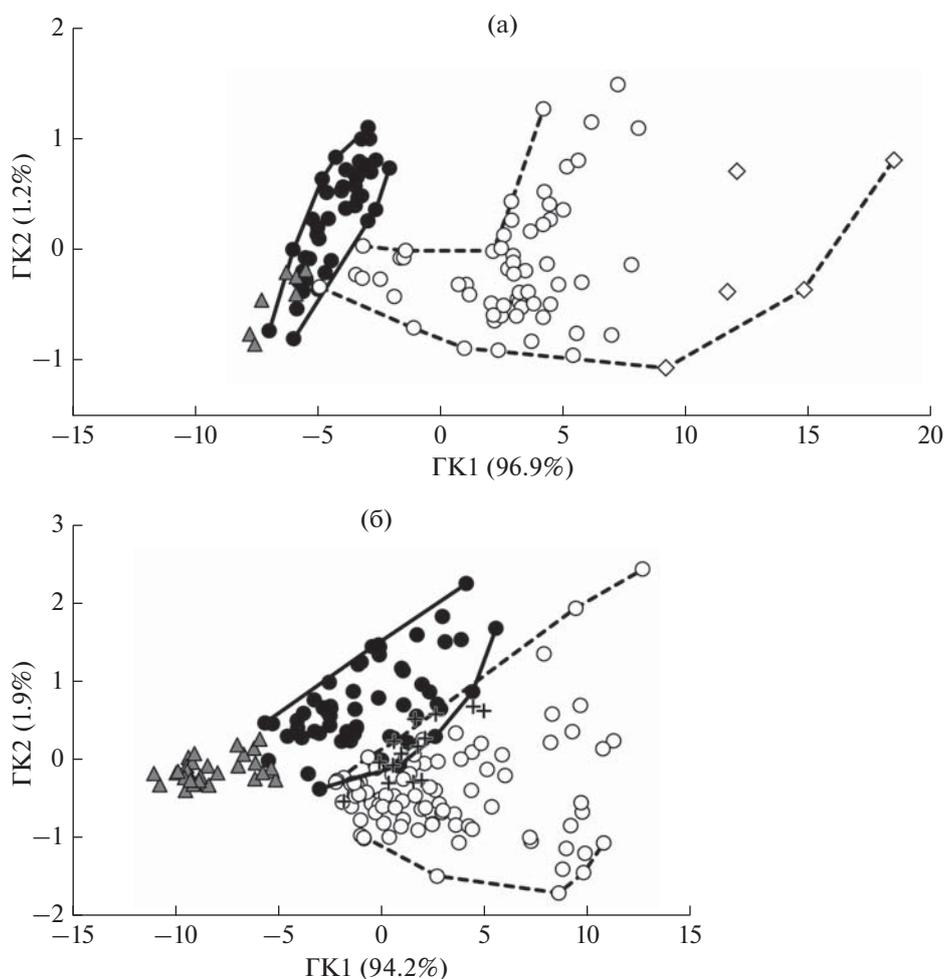
не 10–24 м уловы составили 0.04–0.06 экз/м<sup>2</sup>. Распределение по глубине не участвующей в нересте молоди имеет противоположную тенденцию. Её численность наиболее высока у берега на глубине ~1–7 м и на глубине 35–40 м, а наиболее низка – на 10–20 м (рис. 11). Можно заключить, что нерест происходит на камнях берегового склона на глубине от 5 м до нижней границы их распространения (15–23 м), наиболее интенсивно – на 10–20 м.

Соотношение самцов и самок на нерестилищах примерно равное, в отдельные годы незначительно преобладают последние. Средняя абсолютная плодовитость самок варьируют в разные годы в пределах 66–85 шт., средняя относительная – 1.2–1.7 шт/г. Икра крупная, средний диаметр зрелых ооцитов 4.8–5.2 мм (табл. 2); диаметр набухшей икры 5.1–6.8 мм. Почти 90% производителей на нерестилищах составляют самцы в возрасте 4–6 лет (наиболее многочисленны 5-летние) и самки в возрасте 5–7 лет (наиболее многочисленны 6-летние) (табл. 3).

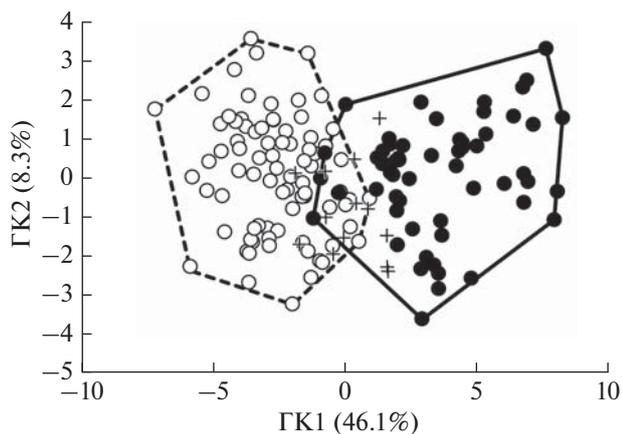
После нереста большая часть карликовых гольцов перемещается с нерестилищ на мягкие грунты – в глубоководную зону и на илистые прибрежные участки в районе впадения речки, у перемычки и в южной части озера. В ноябре в южной акватории на нерестовом участке на глубине до 14–15 м уловы были нулевыми, ниже границы камней на глубине 16–19 м составили 0.21 экз/м<sup>2</sup>, а в центральной части акватории на глубине 20–22 м – 0.75 экз/м<sup>2</sup>. В северной акватории на нерестилищах на глубине >7 м уловы достигали 0.32 экз/м<sup>2</sup>, но в основном были меньше. В апреле в южной акватории в районе нерестилища улов сети, выставленной на глу-

бину 6–16 м, составил 0.37 экз/м<sup>2</sup>, ~2/3 рыб были пойманы у нижней границы каменистой зоны и за её пределами. В центральной части лов проводили на меньшей глубине, чем в ноябре (16 м), уловы были ниже – 0.21 экз/м<sup>2</sup>. На нерестилищах северной акватории уловы на глубине ~7–15 м составили 0.09–0.32 (в среднем 0.23) экз/м<sup>2</sup>. И в ноябре, и в апреле в самой глубокой части озера на глубине 35–40 м присутствовали взрослые карликовые гольцы (0.08–0.11 экз/м<sup>2</sup>).

Сведения о размножении мелкой формы крайне ограничены. Впервые отдельные самцы и самки созревают в возрасте 5 и 6 лет при *FL* > 19 см и массе >68 г. Более 50% половозрелых самцов отмечены в возрастных группах ≥10 лет, самок – ≥8 лет, однако возраст массового созревания нуждается в уточнении в связи с малочисленностью особей старших возрастных групп в выборках и наличием пропускающих нерест рыб. Нерест не ежегодный, его сроки до конца не ясны, поскольку за все годы не было поймано ни одной текущей самки. В летних выборках разных лет многие самки половозрелого возраста имели незрелые гонады и, видимо, пропускали нерест текущего года, у части из них в полости тела имелись остаточные икринки (диаметром ≤5.8 мм) от предыдущего нереста. Остальные в июле–августе имели созревающие гонады III и III–IV стадий зрелости с икрой диаметром 2.9–4.4 мм. В сентябре и в конце октября пойманы две самки с гонадами IV стадии (диаметр икры 4.5–4.9 мм); в ноябре – текущий самец. Всё это указывает на то, что нерест происходит поздней осенью, хотя попытки обнаружить его в



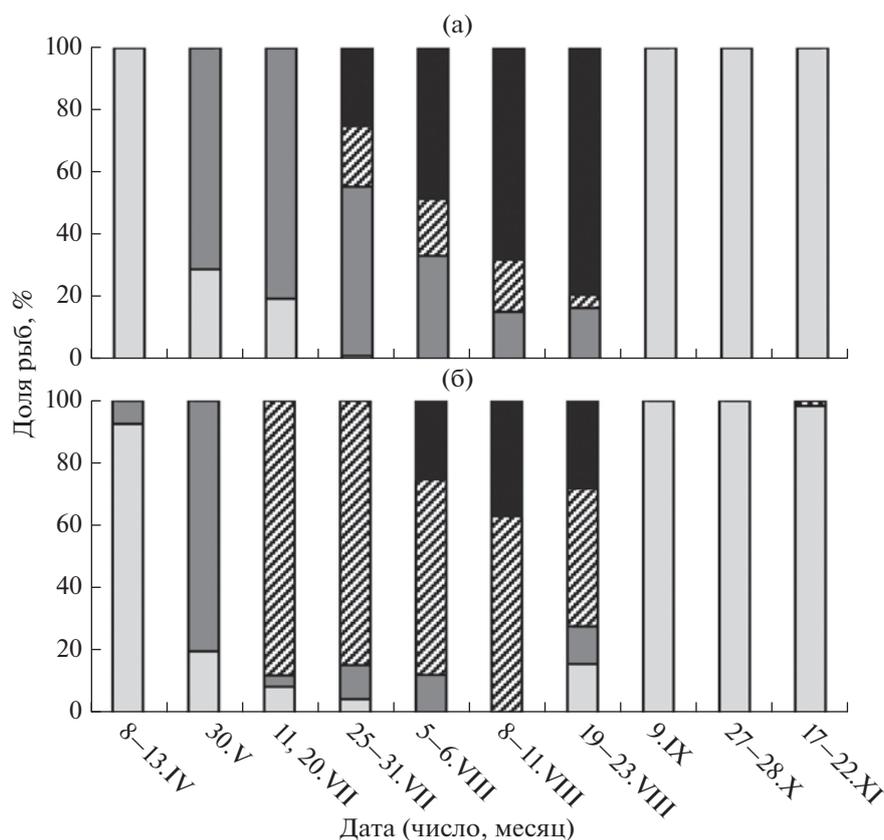
**Рис. 8.** Распределение гольцов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (абсолютные значения 27 промеров тела): а – 1997–2001 гг., б – 2013–2019 гг.; онтогенетические каналы: (—) – карликовая форма, (-----) – мелкая и крупная формы; (▲) – молодь FL 8–13 см, предположительно карликовой формы; ост. обозначения см. на рис. 6.



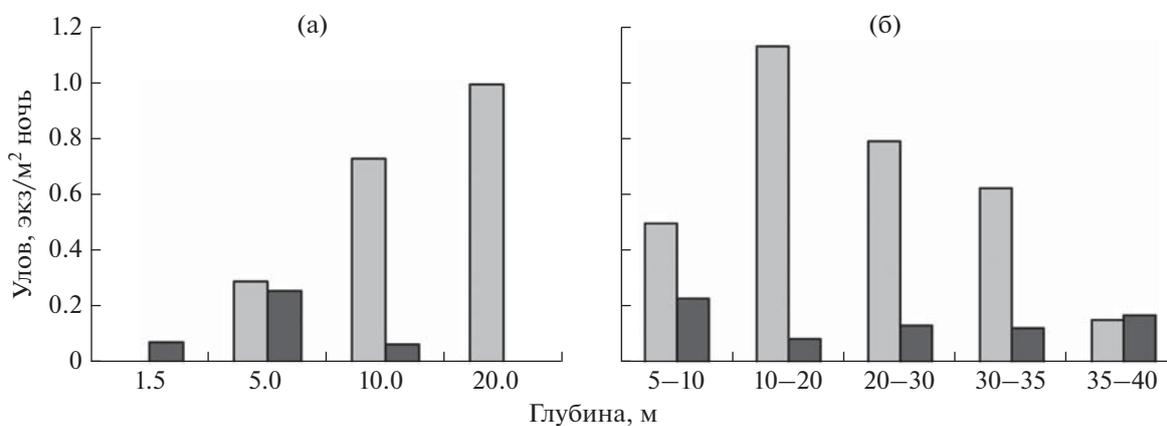
**Рис. 9.** Распределение арктических гольцов *Salvelinus alpinus* из оз. Токко (особи FL 13–24 см) в пространстве первых двух главных компонент (ГК1, 2) (преобразованные по уравнению аллометрии логарифмы 26 промеров тела); обозначения см. на рис. 6.

октябре–ноябре пока не увенчались успехом. Однако в начале августа 2019 г. во время нереста карликовой формы на её нерестилище пойманы две преднерестовые самки с гонадами IV и IV–V стадий со зрелой икрой диаметром 5.1 и 5.6 мм, одна недавно отнерестившаяся самка и три текущих самца. Таким образом, некоторые мелкие гольцы нерестятся (возможно, только в последние годы) в августе, в одно время и в одних местах с карликовой формой. В апреле свидетельств нереста мелкой формы, как и нереста карликовой, не обнаружено. Средняя абсолютная плодовитость мелкой формы примерно в четыре раза больше, чем карликовой, относительная плодовитость и размер икры такие же (табл. 2).

Среди сомнительных гольцов имелись два текущих самца и одна преднерестовая самка, пойманные в августе, одна преднерестовая самка, пойманная в конце октября, и текущий са-



**Рис. 10.** Сезонные изменения соотношения участвующих в нересте текущего года самок (а) и самцов (б) карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* с разным состоянием гонад в уловах из оз. Токко, по данным 1997–2019 гг.: (□) – созревающие особи (стадии зрелости гонад II–III, III, III–IV), (▒) – преднерестовые (стадия IV) (▨) – текущие (стадия V), (■) – отнерестившиеся (стадия VI–II).



**Рис. 11.** Уловы карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в оз. Токко на разных глубинах в период нереста в сети, выставленные параллельно (а) и перпендикулярно (б) берегу, по данным 2015 и 2018 гг.: (□) – взрослые особи, участвующие в нересте (стадии зрелости гонад III, IV, V, VI), (■) – молодь (I, II стадии).

мец, пойманный в ноябре. Все три пойманных в ноябре текущих самца (карликовый, мелкий и сомнительный) попались в 2019 г. на нерестовом участке карликовой формы в северной ак-

ватории и имели сходные небольшие размеры – FL 21.0–22.5 см. Данных о размножении крупной формы нет, предположительно она нерестилась осенью, подобно крупным гольцам из других за-

**Таблица 2.** Репродуктивные параметры зрелых самок карликовой и мелкой форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко

Годы	Длина (FL), мм	Масса, г	Плодовитость		Диаметр зрелых ооцитов, мм	Коэффициент зрелости, %
			абсолютная, шт.	относительная, шт/г		
Карликовая форма						
1997–2001	140–198	30–74	40–131	1.2–2.3	4.7–4.9	–
	167 (28)	49 (28)	85 (28)	1.7 (28)	4.8 (3)	
2013	146–195	36–67	48–98	1.1–2.7	4.2–5.7	9.0–16.7
	162 (22)	45 (22)	71 (22)	1.6 (22)	4.9 (25)	13.0 (22)
2015	142–194	30–72	45–134	1.1–2.4	4.3–6.0	7.7–18.0
	166 (47)	49 (47)	84 (47)	1.7 (47)	5.2 (47)	13.9 (38)
2018	150–184	42–72	44–98	0.8–1.9	4.4–5.9	8.7–18.1
	168 (28)	54 (28)	66 (28)	1.2 (28)	5.0 (30)	13.1 (28)
2019	156–198	36–71	46–139	0.7–2.4	4.4–5.8	7.1–19.9
	177 (52)	56 (52)	75 (52)	1.4 (52)	5.0 (55)	12.3 (54)
1997–2019	140–198	30–74	40–139	0.7–2.7	4.2–6.0	7.1–19.9
	169 (177)	51 (177)	77 (177)	1.5 (177)	5.0 (160)	13.0 (142)
Мелкая форма						
1997–2019	218–335	117–360	193–560	0.8–2.5	4.5–5.6	9.2–16.0
	271 (9)	219 (9)	326 (9)	1.6 (9)	5.0 (4)	12.2 (8)

**Примечание.** Над чертой – пределы варьирования показателя; под чертой – за скобками среднее значение, в скобках – число особей. Приводятся длина и масса самок, у которых определяли плодовитость.

**Таблица 3.** Возрастной состав производителей карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* на нерестилищах в оз. Токко в 2013–2018 гг., %

Пол	Число рыб, экз.	Возраст, годы							
		3	4	5	6	7	8	9	10–12
Самцы	288	3.5	21.2	45.1	19.8	7.6	1.4	1.0	0.3
Самки	268	–	1.9	34.0	42.5	13.4	5.2	2.2	0.7

байкальских озёр (Малое Леприндо, Леприндо-кан, Кирылта-4).

**Раннее развитие.** Помещённая в озеро икра карликовой формы развивалась в течение 1 мес на глубинах 10–30 м практически без отхода (погибла одна икринка), на глубине 5 м погибло >80% икры. Таким образом, зона эффективного нереста начинается на глубине между 5 и 10 м.

В естественных условиях на глубине 10–20 м икра карликовой формы развивается примерно 1 мес при температуре 5–7°C, следующий месяц или чуть дольше – при её падении до 3°C (10 м) – 3.5°C (20 м), затем при этой температуре подо льдом до вылупления. В лаборатории развитие от оплодотворения до вылупления при температуре 6–8°C продолжалось 2.5 мес, при 5–7°C –

2.9–3.4 мес, при 2°C – 4.3–4.5 мес (табл. 4); вылупление наблюдали соответственно во второй половине октября, в ноябре и во второй половине декабря. С учётом этих данных можно полагать, что в природе оно происходит в конце ноября–начале декабря. В тёплых сериях воздух в плавательном пузыре появлялся через 1.8–2.8 мес после вылупления, переход на смешанное питание наблюдали примерно в это же время (1.9–2.6 мес). При кормлении мелкими планктонными рачками он происходил незадолго до или примерно одновременно с заполнением пузыря, а при кормлении более крупным кормом (личинки хирономид) – вскоре после него. Молодь, которая развивалась в холодном режиме, после вылупления лежала на боку, её развитие было очень медленным (желточный мешок

**Таблица 4.** Условия инкубации и продолжительность развития икры и предличинок карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в экспериментальных условиях в 2016–2019 гг.

Фаза инкубации и развития	Тёплая инкубация								Холодная инкубация	
	2016		2017		2018		2019		2019	
	Возраст, сут	<i>t</i> , °C	Возраст, сут	<i>t</i> , °C	Возраст, сут	<i>t</i> , °C	Возраст, сут	<i>t</i> , °C	Возраст, сут	<i>t</i> , °C
Предварительная инкубация*	0–37	5–6	0–49	5–6	0–46	5–6	0–55	4.5–4.8	0–9	4.5–4.8
Транспортировка*	38–42	1	50–54	1	47–51	1	56–60	1	10–11	1
Инкубация в лаборатории*	43–91	5–7	55–77	6–8	52–103	5–7	61–102	5–7	12–138	2
Появление пигмента в глазу*	–	5–7	–	6–8	45	5–7	–	5–7	–	–
Вылупление*	88–91	5–7	77	6–8	101–103	5–7	101–102	5–7	131–138	2
Появление воздуха в плавательном пузыре у 100% особей**	53–56	5–7	85	6–8	66	5–7	68	5–7	140	–
Переход на смешанное питание 50% особей ** (объект питания)	66–69 (Ch)	5–7	80 (D, Os)	6–8	72 (D)	5–7	57 (D)	5–7	85–86 (Ch)	5–7

**Примечание.** Возраст: \* от оплодотворения, \*\* от вылупления; объекты питания: Ch – личинки Chironomidae, D – *Daphnia*, Diaptomus, Os – Ostracoda.

практически не уменьшался) и в течение месяца после вылупления бóльшая часть её погибла. Единичные выжившие особи были переведены в воду с температурой 5–7°C и в возрасте 2.8 мес приняли вертикальное положение и перешли на смешанное питание (табл. 4).

**Питание.** Гольцы крупной формы были специализированными хищниками, рыба (только молодь гольца полной длиной (*TL*) до 95 мм, 1–2 экз. в одном желудке) составляла почти 99% массы их пищевого комка (табл. 5). Истинная трофическая специализация мелких гольцов в летний период 1997–2001 гг. практически полностью маскировалась сезонными видами корма – массово появляющимися в толще воды и на поверхности амфибиотическими насекомыми постларвальных стадий развития (преимущественно куколками, субимаго и имаго хирономид и ручейников) и в значительно меньшей степени наземными членистоногими. На втором месте в питании стояла рыба, найденная в желудках примерно 1/4 мелких гольцов и составлявшая в июне–июле 27–29% массы их пищевого комка. Она встречалась у особей *FL* > 22 см, чаще всего у наиболее крупных и старых. Преимущественно потреблялся обыкновенный гольян (*TL* 57–65 мм, от 1 до 7 экз. в одном желудке), реже особи собственного вида *TL* ≤ 150 мм (40.9% длины тела хищника). В одном из желудков обнару-

жена бурозубка *Sorex* sp. (Insectivora: Soricidae). В начале лета в желудках часто встречался зообентос, но его доля по массе была невелика; роль зоопланктона в питании была незначительна.

После исчезновения крупной формы и ослабления пищевой конкуренции внутри мелкой формы в результате снижения её численности мелкая форма заняла освободившуюся нишу ихтиофага. В 2013–2019 гг. рыба (исключительно обыкновенный гольян) стала доминирующим компонентом питания мелких гольцов (табл. 6) и встречалась в желудках особей всех размеров начиная с самых маленьких рыб в выборках (*FL* 17 см). Наиболее интенсивно рыбную пищу потребляли летом и в начале осени, когда доступность жертв возрастала: в июле–сентябре в желудках отмечали до 6–7 экз. гольяна, средние индексы наполнения желудков в это время наиболее высоки – 122–139‰. Переход на рыбное питание сопровождался резким снижением привлекательности для мелких гольцов прочих групп пищевых объектов, даже куколок амфибиотических насекомых в период их массового вылода. Тем не менее отдельные особи в середине лета специализировались на сборе попавших на водное зеркало наземных членистоногих. Пищедобывательная активность заметно уменьшалась в подлёдный период: доля особей с пустыми желуд-

ками возрастала, а показатель накормленности снижался, особенно сильно к весне.

В 1997–2001 гг. во время вылова амфибиотических насекомых в июне–июле они безоговорочно преобладали и в питании карликовой формы. На втором месте по массе в её рационе находился зообентос, а в августе он стал для неё основным видом корма. Зоопланктон наравне с зообентосом играл заметную роль в питании карликовых гольцов только в июне (табл. 5). Эти данные дают основание предполагать их преимущественную специализацию к бентосному типу питания в месяцы, когда отсутствуют сезонные пищевые компоненты (сентябрь–май).

В последнее десятилетие вслед за прекращением хищничества со стороны крупной формы, снижением конкуренции со стороны мелкой формы и увеличением конкуренции внутри самой карликовой формы её пищевые предпочтения существенно изменились. В 2013–2019 гг. в июле, как и прежде, в их питании преобладали куколки хирономид, а с августа по ноябрь пищевые комки карликов  $FL < 18$  см в основном или целиком составляли находившиеся на пике развития планктонные ракообразные. Они же преобладали в питании рыб большей длины в октябре–ноябре (табл. 7). В пищевом поведении карликов обеих размерных категорий прослеживалась явная приверженность к сбору самых крупных и хорошо заметных, хотя и намного более редких, ветвистых *B. longispina*. Лишь в месяцы, когда численность босмины снижается очень сильно, роль доминантов в этой группе пищевых объектов может переходить к циклопам *C. scutifer*. Организмы зообентоса явно утратили былую доминирующую роль, которая ненадолго восстанавливалась в питании карликовых гольцов  $FL < 18$  см лишь ближе к завершению подлёдного периода, когда сильно падает численность зоопланктона. В это время карликовые гольцы  $FL > 18$  см почти полностью переходили на питание рыбой, тогда как у особей  $FL < 18$  см рыба во все месяцы встречалась очень редко. Отдельные особи всех размеров, но преимущественно  $FL > 18$  см, в период нереста поедали собственную икру.

Таким образом, основным кормом карликовых гольцов в настоящее время стал зоопланктон, при этом в питании наиболее крупных особей существенную роль играет рыба. Несомненно, что именно с переходом к планктофагии связано удлинение у карликовой формы жаберных тычинок в 2013–2019 гг. по сравнению с 1997–2001 гг.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Токко входит в число водоёмов в пределах забайкальской части ареала арктического гольца, в которых обитают или ранее обитали три

формы этого вида. На протяжении последних 10–15 лет пучок форм этого озера разделил общую судьбу популяций гольца из тех озёр Забайкалья, которые в результате развития инфраструктуры региона стали доступны для населения. В таких озёрах из-за неконтролируемого вылова более крупные и гастрономически ценные формы гольца полностью уничтожаются или становятся редки, а малоценные карликовые, если они имелись, достигают высокой численности, не сдерживаемой конкуренцией и каннибализмом со стороны других форм (Алексеев и др., 2000а; наши данные). Исчезновение крупной формы гольца в оз. Токко, изменения численности и размерно-возрастной структуры мелкой и карликовой форм явились прямым следствием неконтролируемого вылова, возросшего в результате прокладки по соседству с озером автомобильной дороги, ведущей к золотонному прииску. Ещё одним результатом этого строительства стало уничтожение небольшой популяции арктического гольца в оз. Лёша, расположенном в 4 км от оз. Токко в непосредственной близости от дороги. В нём голец отмечался нами в 1997–2013 гг., но не был обнаружен в 2018–2019 гг.

Исчезнувшая крупная форма из оз. Токко была представлена в уловах старыми особями, генетически (Gordeeva et al., 2015) и морфологически сходными с гольцами мелкой формы. Возможно, она имела эпигенетическую природу и выщеплялась из мелкой путём горизонтальных (в течение жизни) или вертикальных (в потомстве) трансформаций (Adams, 1999), хотя на ограниченном материале горизонтальные трансформации мелкой формы в крупную не выявлены (Alekseyev et al., 2009б). Сейчас среди гольцов в оз. Токко практически отсутствуют те старшие возрастные группы, в которых ранее отмечались особи крупной формы, т.е. гольцы вообще не доживают до возраста, в котором могли происходить такие трансформации. Карликовая и мелкая формы значительно различаются по результатам анализа изменчивости микросателлитных локусов ( $F_{ST} = 0.284$ ,  $R_{ST} = 0.242$ ; Gordeeva et al., 2015) и полногеномного SNP-анализа ДНК методом ddRADseq (Double-Digest Restriction site-Associated DNA sequencing) ( $F_{ST} = 0.223$ ; Jacobs et al., 2020). Их фенотипическая дифференциация не столь велика, как в озёрах Даватчан (Алексеев, Пичугин, 1998; Пичугин, 2009) и Камканда (Алексеев и др., 2014), и в последние годы различия по пластическим признакам имеют тенденцию к снижению; встречаются промежуточные особи. Несмотря на ограниченность данных о размножении гольцов мелкой формы, есть основания считать, что большинство их нерестится поздней осенью, примерно на 3 мес позже карликовой формы, но некоторые – летом совместно с ней. В свою очередь отдельные самцы карликовой формы созревают в ноябре, в период

Таблица 5. Питание карликовой, мелкой и крупной форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в 1997–2001 гг.

Компонент пищи и другие показатели	Карликовая форма				Мелкая форма		Крупная форма	
	FL < 18 см		FL > 18 см		Июль	Август		
	Июнь	Июль	Август	Июнь–август			Июнь	Август
<b>Зоопланктон</b>	<b>17.8/40.5</b>	<b>1.5/33.3</b>	<b>6.7/40.0</b>	<b>7.7/36.4</b>	–	<b>0.3/4.4</b>	<b>0.1/5.7</b>	–
<b>Макрозообентос:</b>	<b>17.9/56.7</b>	<b>24.1/75.0</b>	<b>72.8/25.0</b>	<b>6.1/54.6</b>	<b>5.1/86.2</b>	<b>1.4/24.6</b>	–	< <b>0.1/20.0</b>
– Chironomidae (личинки)	6.4/46.0	24.1/75.0	72.8/25.0	4.0/36.4	4.4/82.8	0.7/20.3	–	<0.1/20.0
– прочие	11.5/13.5	–	–	2.1/18.2	0.7/20.7	0.7/10.1	–	–
<b>Амфибиотические насекомые постларвальных стадий:</b>	<b>62.8/100.0</b>	<b>74.4/100.0</b>	<b>8.2/40.0</b>	<b>62.3/63.6</b>	<b>65.2/96.6</b>	<b>51.9/97.1</b>	<b>83.7/97.1</b>	<b>1.3/100.0</b>
– Chironomidae (куколки)	18.8/81.1	74.4/100.0	6.5/40.0	10.5/45.5	49.4/96.6	51.9/97.1	83.3/97.1	1.2/100.0
– Trichoptera (субимаго)	42.4/48.7	–	–	51.8/36.4	15.1/62.1	–	–	–
– прочие	1.6/5.4	–	1.7/5.0	–	0.7/31.0	<0.1/4.2	0.4/22.9	0.1/40.0
<b>Наземные членистоногие:</b>	<b>0.2/10.8</b>	–	<b>5.2/5.0</b>	<b>0.9/9.1</b>	<b>2.9/82.8</b>	<b>6.2/53.6</b>	<b>0.2/8.6</b>	< <b>0.1/20.0</b>
– Нутеллергера	<0.1/2.7	–	0.9/5.0	0.9/9.1	1.2/72.4	0.6/23.2	–	–
– Coleoptera	<0.1/2.7	–	0.7/5.0	–	0.1/27.6	3.0/30.4	–	–
– прочие	<0.1/5.4	–	3.6/5.0	–	1.6/72.4	2.6/33.3	–	–
<b>Рыба:</b>	<b>0.6/2.7</b>	–	–	<b>23.0/9.1</b>	<b>26.7/34.5</b>	<b>28.7/20.3</b>	<b>15.8/20.0</b>	<b>98.7/100.0</b>
– <i>S. alpinus</i>	–	–	–	–	7.8/3.5	24.2/7.3	5.5/5.7	98.7/100.0
– <i>Phoxinus phoxinus</i>	–	–	–	23.0/9.1	16.5/20.7	1.3/1.5	7.4/5.7	–
– переваренная	0.6/2.7	–	–	–	2.4/10.3	3.2/10.1	2.9/8.6	–
<b>Прочие</b>	<b>0.7/5.4</b>	–	<b>7.1/20.0</b>	–	<b>0.1/41.4</b>	<b>11.5*/15.9*</b>	<b>0.2/2.9</b>	–
Число рыб, экз.	37	12	26	14	29	69	38	5
Доля пустых желудков, %	0	0	23.1	21.4	0	0	7.9	0
Индекс наполнения желудков, ‰	4.6–310.3	0.9–79.7	<0.1–157.1	0.1–336.7	25.9–259.1	<0.1–191.8	0.1–220.0	23.5–197.8
	76.0	24.2	20.2	100.3	96.7	20.2	62.2	70.3

**Примечание.** Здесь и в табл. 6–7: до черты – доля массы пищевого комка, ‰; после черты – частота встречаемости, ‰; числа питавшихся рыб в выборке; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение; \*11.3% массы составляет бурозубка (*Sorex sp.*), найденная в одном желудке (частота встречаемости – 1.5%).

Таблица 6. Питание мелкой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в 2013–2019 гг.

Компонент пищи и другие показатели	Июль	Август–сентябрь	Октябрь–ноябрь	Апрель
<b>Зоопланктон (<i>Bosmina longispina</i>)</b>	<b>1.0/3.5</b>	<b>0.1/9.1</b>	<b>6.7/25.0</b>	<b>1.1/40.0</b>
<b>Макрозообентос:</b>	–	–	<b>65.1/25.0</b>	<b>0.7/20.0</b>
– Chironomidae (личинки)	–	–	–	0.7/20.0
– Sialidae (личинки)	–	–	65.1/25.0	–
<b>Амфибиотические насекомые постларвальных стадий (куколки Chironomidae)</b>	<b>0.8/20.7</b>	<b>&lt;0.1/4.6</b>	–	–
<b>Наземные членистоногие:</b>	<b>10.4/13.8</b>	–	–	–
– Hymenoptera	1.2/10.3	–	–	–
– Coleoptera	2.2/10.3	–	–	–
– прочие	7.0/10.3	–	–	–
<b>Рыба:</b>	<b>87.8/82.8</b>	<b>99.9/86.4</b>	<b>27.5/25.0</b>	<b>98.2/40.0</b>
– <i>Phoxinus phoxinus</i>	75.1/55.2	91.2/72.7	27.5/25.0	24.6/20.0
– переваренная	12.7/27.6	8.7/22.7	–	73.6/20.0
<b>Прочие</b>	<b>&lt;0.1/3.5</b>	–	<b>0.7/25.0</b>	–
Число рыб, экз.	31	28	8	8
Доля пустых желудков, %	6.5	21.4	50.0	37.5
Индекс наполнения желудков, ‰	<u>0.4–422.7</u>	<u>0.1–300.0</u>	<u>1.0–116.0</u>	<u>0.2–54.4</u>
	122.2	138.6	44.6	12.0

предполагаемого нереста мелкой. На основании всех этих данных можно полагать, что карликовая и мелкая формы генетически обусловлены, имеют высокую, но не полную степень репродуктивной изоляции и между ними происходит интрогрессивная гибридизация. Отмеченные в последние годы случаи летнего созревания гольцов мелкой формы и увеличение доли промежуточных особей с высокой вероятностью указывают на происходящее ослабление репродуктивных барьеров и усиление гибридизации в результате резкого изменения численного соотношения форм под антропогенным воздействием.

Гольцы карликовой формы из оз. Токко – треть известная забайкальская популяция с редким для арктических гольцов летним нерестом. Ранее летний нерест был описан у карликовых гольцов из озёр Даватчан (Алексеев и др., 2000а; Павлов, Осин, 2008) и Большое Леприндо (Алексеев и др., 2000а, 2019), а за пределами Забайкалья – у карликовых гольцов из оз. Тунэрндэ в бассейне Алдана (Алексеев, Кириллов, 2001), мелких гольцов из оз. Лабанкыр в бассейне Индигирки (Савваитова, 1991); пучеглазки из оз. Лама, бассейн Пясины (наши данные), крупных гольцов из оз. Аттерзее, Австрия (Buresch, 1925), крупных бентофагов из оз. Тингваллаватн, Исландия (Sandlund et al., 1992), карликовых из оз. Сирдальсватн,

Норвегия (Hesthagen et al., 1995). В отличие от Даватчана и Большого Леприндо в оз. Токко карликовые гольцы нерестятся не в профундальной зоне на илу, а в сублиторальной на камнях берегового склона. Возможность летнего нереста на прибрежном каменном субстрате, обеспечивающем оптимальные условия развития отложенной икры, определяется расположением на большей высоте и, как следствие, большей холодноводностью оз. Токко по сравнению с озёрами Даватчан и Большое Леприндо, находящимися соответственно на высоте 1101 м и 978 м над уровнем моря. Уже на глубине 10 м температура воды в оз. Токко в летне-осенний период не превышает 7.5°C, а на глубине 20 м – 5°C, что ниже верхнего предела температуры (~8°C) для нормального развития икры арктического гольца (Swift, 1965; Jungwirth, Winkler, 1984; Gillet, 1991). В озёрах Даватчан и Большое Леприндо температура воды на каменистых участках подводного берегового склона во второй половине лета–начале осени слишком высока для её успешного развития. Показательно, что в нашем эксперименте по инкубации икры в озере, который проводился во время максимального прогрева воды, на глубине 10 м и более наблюдалась практически 100%-ная выживаемость икры. С другой стороны, холодная инкубация в лаборатории при 2°C привела к физиологическо-

Таблица 7. Питание карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Токко в 2013–2019 гг.

Компонент пищи и другие показатели	FL < 18 см						FL > 18 см		
	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Апрель	Июль–сентябрь	Отябрь–ноябрь	Апрель
<b>Зоопланктон:</b>	<b>13.8/15.1</b>	<b>74.6/78.7</b>	<b>95.7/78.3</b>	<b>100.0/100.0</b>	<b>96.9/99.2</b>	<b>30.1/53.5</b>	<b>25.6/47.1</b>	<b>59.2/64.7</b>	<b>0.8/40.0</b>
– <i>Bosmina longispina</i>	0.3/1.2	27.2/60.7	95.7/78.3	100.0/100.0	44.1/44.5	14.8/31.0	16.7/23.5	56.5/47.1	0.7/40.0
– <i>Cyclops scutifer</i>	13.5/15.1	47.4/63.0	–	–	52.8/71.4	15.3/36.2	8.9/35.3	2.7/23.5	0.1/10.0
<b>Макрозообентос:</b>	<b>11.1/12.3</b>	<b>2.7/6.7</b>	–	–	<b>3.1/6.7</b>	<b>66.5/56.9</b>	<b>&lt;0.1/5.9</b>	<b>31.5/29.4</b>	<b>3.0/20.0</b>
– Chironomidae (личинки)	3.0/6.9	2.7/6.7	–	–	3.1/6.7	66.5/56.9	<0.1/5.9	31.4/29.4	0.4/10.0
– Sialidae (личинки)	6.7/1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
– прочие	1.4/4.1	–	–	–	–	–	–	0.1/5.9	2.6/10.0
<b>Амфибиотические насекомые постларвальных стадий:</b>	<b>70.1/85.0</b>	<b>0.9/19.1</b>	<b>0.3/17.4</b>	–	–	–	<b>21.5/47.1</b>	–	–
– Chironomidae ( куколки)	68.8/82.2	–	0.3/17.4	–	–	–	21.5/47.1	–	–
– прочие	1.3/2.8	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>Наземные членистоногие:</b>	<b>0.6/4.1</b>	–	–	–	–	–	<b>3.3/11.8</b>	–	–
– Нутелюптера	0.1/1.4	–	–	–	–	–	2.6/11.8	–	–
– Coleoptera	0.3/1.4	–	–	–	–	–	0.7/5.9	–	–
– прочие	0.2/1.4	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>Рыба:</b>	<b>1.8/1.4</b>	–	–	–	–	<b>3.1/5.2</b>	<b>19.4/11.8</b>	<b>9.3/11.8</b>	<b>96.2/50.0</b>
– <i>Phoxinus phoxinus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	48.3/10.0
– переваренная	1.8/1.4	–	–	–	–	3.1/5.2	19.4/11.8	9.3/11.8	47.9/50.0
<b>Икра <i>S. alpinus</i></b>	–	<b>21.8/3.4</b>	–	–	–	–	<b>30.2/5.9</b>	–	–
<b>Прочие</b>	<b>2.6/4.1</b>	–	<b>4.0/13.0</b>	–	–	<b>0.3/3.5</b>	–	–	–
Число рыб, экз.	184	151	59	30	123	112	33	21	27
Доля пустых желудков, %	60.3	41.1	61.0	0	3.3	48.2	48.5	19.1	63
Индекс наполнения желудков, ‰	0.1–205.6	0.7–758.9	0.1–163.6	7.0–402.2	0.4–167.1	0.1–36.6	0.2–215.1	0.9–168.7	0.2–173.9
	13.0	45.7	21.2	118.3	15.2	5.6	35.7	46.2	32.6

му недоразвитию эмбрионов и их гибели после вылупления, т.е. карликовые гольцы из оз. Токко адаптированы к эмбриональному развитию в температурном интервале 3–8°C.

Арктические гольцы – холодноводные рыбы с приспособленным к низкой температуре эмбриогенезом. Наиболее низкотемпературный режим развития икры обеспечивается осенним нерестом, типичным для этого вида. Весенне- и летне-нерестующие формы редки и встречаются только симпатрично с осенненерестующими, от которых, очевидно, и происходили независимо в разных озёрах. Полагаем, что и в оз. Токко в ходе эволюции карликовых гольцов имело место смещение сроков нереста с осени на лето и что они произошли от осенненерестующей мелкой или крупной формы.

Различная пищевая специализация форм из оз. Токко – ещё один из многочисленных примеров трофического полиморфизма у арктического гольца, считающегося одним из основных факторов возникновения озёрных пучков форм. В озёрах североευропейской части ареала арктического гольца наиболее распространённым сочетанием симпатрических форм считается сосуществование более мелкой (по нашей классификации – карликовой) придонной формы-бентофага и более крупной (по нашей классификации – мелкой) пелагической формы-планктофага или полифага (Henricson, Nyman, 1976; Hindar, Jonsson, 1982; Klemetsen et al., 1997; Woods et al., 2013). Карликовые планктофаги в континентальной Северной Европе не отмечены, в Исландии крайне редки (Woods et al., 2013). Известны случаи симпатрии двух бентофагов (Nilsson, Filipsson, 1971; Jonsson, Skúlason, 2000), планктофага и хищника (Nilsson, 1955; Fraser et al., 1998), бентофага, планктофага (или полифага) и хищника (Adams et al., 1998; Smalås et al., 2013; Knudsen et al., 2019), двух бентофагов, планктофага и хищника (Sandlund et al., 1992).

В Забайкалье планктофаги и бентофаги встречаются и среди карликовых, и среди мелких гольцов. Планктоноядные формы обитают во многих озёрах, бентосоядные встречаются реже. Широкому распространению планктофагии способствует большое число жаберных тычинок, значительно превышающее их число у североευропейских гольцов, которое, возможно, было унаследовано от планктоноядных предков, населявших крупные ледниково-подпрудные палеоозёра Забайкалья, существовавшие во время плейстоценовых оледенений. Специализированные планктофаги и бентофаги симпатричны только в оз. Камканда (Алексеев и др., 2014), при этом в двух озёрах – Большой Намаркит и Светлинское – обитают по две планктоноядные формы (Алексеев и др., 1997; Самусёнок и др., 2006). Наиболее же широко распространены, несмотря на современную низкую численность и

исчезновение в ряде озёр, крупные хищные формы; обычным вариантом является сосуществование в одном озере такой формы с карликовым или мелким планктофагом, бентофагом или полифагом, либо с двумя формами.

Вызванные нарушением естественной структуры популяции изменения пищевых спектров карликовых и мелких гольцов в оз. Токко свидетельствуют о лабильности пищевых предпочтений, по крайней мере, некоторых форм арктического гольца, отсутствию у них жёстко закреплённой пищевой специализации и их способности адаптироваться к меняющимся условиям окружающей среды путём смены этой специализации. Такого рода долгосрочные и, что показательно, противоположные наблюдавшимся у карликовой формы из оз. Токко изменения произошли у арктического гольца из оз. Уиндермир (Великобритания), который после вселения в озеро питающейся планктоном плотвы *Rutilus rutilus* перешёл от планктофагии к бентофагии (Corrigan et al., 2011). Даже такие высокоспециализированные планктофаги, как крайне многотычинковые карликовые гольцы из оз. Большое Леприндо (Забайкалье), всегда потреблявшие исключительно зоопланктон (99–100% массы пищевого комка), в период замутнения воды в 2001 г. в результате катастрофического схода селя в озеро включили в свой рацион организмы зообентоса и куколок хирономид (Алексеев и др., 2013). Эти примеры, а также случаи сезонной смены питания с зоопланктона на зообентос, как у карликовых гольцов из ещё одного забайкальского озера Даватчан (Алексеев и др., 2000а) или из оз. Аттерзее (Австрия) (Brenner, 1980), показывают, что трофический статус разных форм арктического гольца должен определяться на основе всесезонных наблюдений и контролироваться на основе многолетних данных.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны С.Г. Афанасьеву (Востсибрыбцентр), Б.Э. Богданову (ЛИН СО РАН), В.В. Булдыгерову (ВостСибНИИГиМС), Р.С. Андрееву, А.В. Исаеву, [И.Б. Книжину], В.К. Помазкину, Д.Б. Салманову, Д.В. Черкашину, И.Г. Хорошеву (ИГУ), Н.В. и А.С. Алексеевым, В.В., М.М. и Е.М. Пичугиным (МГУ), Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН) за помощь в сборе материала; А.А. Янюку (ИГУ) за помощь в обработке материалов по питанию; И.В. Самусёнку (ИГУ) за помощь в подготовке иллюстраций; М.В. Мине (ИБР РАН) и анонимным рецензентам за ценные замечания по тексту рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00092) и в рамках раздела государственного зада-

ния ИБР РАН № 0108-2019-0007, ИПЭЭ РАН № 0109-2019-0005.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2001. Возраст и рост симпатрических и аллопатрических группировок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья // Тр. каф. зоологии позвоночных ИГУ. Т. 1. С. 66–90.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и её значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 465–480.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю. 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и её морфологические отличия от симпатрических форм // Там же. Т. 38. № 3. С. 328–337.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Там же. Т. 37. № 5. С. 588–602.
- Алексеев С.С., Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю. и др. 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // Там же. Т. 39. № 1. С. 48–56.
- Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю. и др. 2000а. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озер водораздела рек Куанда и Чара (северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977–1999 гг.) // Бюл. МОИП. Сер. биол. Т. 105. Вып. 4. С. 22–41.
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусёнок В.П. 2000б. Разнообразие гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 293–311.
- Алексеев С.С., Гордеева Н.В., Матвеев А.Н. и др. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье // Там же. Т. 54. № 4. С. 387–412.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875214040018>
- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В. и др. 2019. Репродуктивные стратегии и происхождение парапатрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // Там же. Т. 59. № 4. С. 430–447.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040015>
- Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 4. С. 578–562.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В. 2018. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 2. Симпатрическая внутриозерная диверсификация (экологические черты и эволюционные механизмы с примерами из различных групп рыб) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 292–312.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875218030074>
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Павлов Д.А., Осинев А.Г. 2008. Размножение и развитие карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 102–119.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 324 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А. 1991. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 5–20.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. 1981. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ. С. 119–166.
- Самусёнок В.П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 19 с.
- Самусёнок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др. 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 616–629.
- Adams C.E. 1999. Does the underlying nature of polymorphism in the Arctic charr differ across the species? // Proc. 8–9-th ISACF workshops on Arctic char / Ed. Kircheis F.W. ISACF Inform. Ser. № 7. Orono: Univ. Maine. P. 61–69.
- Adams C.E., Fraser D., Huntingford F.A. et al. 1998. Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland // J. Fish Biol. V. 52. P. 1259–1271.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00970.x>
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N. et al. 2002. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. V. 64. № 1–3. P. 97–114.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-017-1352-8\\_8](https://doi.org/10.1007/978-94-017-1352-8_8)
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009a. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>
- Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. 2009b. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross sections growth layers // Environ. Biol. Fish. V. 86. P. 487–505.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-009-9548-6>

- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P. et al. 2013. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 792–803.  
https://doi.org/10.1134/S0032945213100020
- Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Gordeeva N.V. et al. 2019. Reproductive strategies of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) forms in Kiryalta lakes, Transbaikalia, Russia // Hydrobiologia. V. 840. P. 113–136.  
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3894-y
- Brenner T. 1980. The arctic charr, *Salvelinus alpinus salvelinus*, in the prealpine Attersee, Austria // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 765–772.
- Buresch R. 1925. Studien am Seesaibling mehrerer Alpenseen // Z. Fisch. V. 23. P. 99–109.
- Corrigan L.J., Winfield I.J., Hoelzel A.R., Lucas M.C. 2011. Dietary plasticity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in response to long-term environmental change // Ecol. Freshw. Fish. V. 20. P. 5–13.  
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00446.x
- Doenz C.J., Krähenbühl A.K., Walker J. et al. 2019. Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation // Proc. Roy. Soc. V. 286B: 20191992.  
https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1992
- Fraser D., Adams C.E., Huntingford F.A. 1998. Trophic polymorphism among Arctic charr *Salvelinus alpinus* L., from Loch Ericht, Scotland // Ecol. Freshw. Fish. V. 7. P. 184–191.
- Gillet C. 1991. Egg production in an Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) brood stock: effects of temperature on the timing of spawning and the quality of eggs // Aquat. Liv. Resour. V. 4. P. 109–116.  
https://doi.org/10.1051/alr:1991010
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. 2015. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. P. 96–115.  
https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014
- Henricson J., Nyman L. 1976. The ecological and genetical segregation of two sympatric species of dwarfed char (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) // Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. № 55. P. 15–37.
- Hesthagen T., Hindar K., Jonsson B., Ousdal J.Ø. 1995. Effects of acidification on normal and dwarf arctic charr *Salvelinus alpinus* in a Norwegian lake // Biol. Conserv. V. 74. P. 115–123.  
https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00020-5
- Hindar K., Jonsson B. 1982. Habitat and food segregation in dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet lake, western Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. P. 1030–1045.
- Hooker O.E., Barry J., Van Leeuwen T.E. et al. 2016. Morphological, ecological and behavioural differentiation of sympatric profundal and pelagic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Loch Dughail Scotland // Hydrobiologia. V. 783. P. 209–221.  
https://doi.org/10.1007/s10750-015-2599-0
- Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko A. et al. 2020. Parallelism in eco-morphology and gene expression despite variable evolutionary and genomic backgrounds in a Holarctic fish // PLoS Genet. V. 16. № 4. e1008658.  
https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008658
- Johnson L. 1980. Arctic charr // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 15–98.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58. P. 605–638.  
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x
- Jonsson B., Skulason S. 2000. Polymorphic segregation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from Vatnshlidarvatn, a shallow Icelandic lake // Biol. J. Linn. Soc. V. 69. P. 55–74.
- Jungwirth M., Winkler H. 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*) // Aquaculture. V. 38. P. 315–327.  
https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90336-3
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 781–791.  
https://doi.org/10.1134/S0032945213100044
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrøsvatn, northern Norway // Nord. J. Freshw. Res. V. 73. P. 13–23.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshwat. Fish. V. 12. P. 1–59.  
https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
- Knudsen R., Primicerio R., Amundsen P.-A., Klemetsen A. 2010. Temporal stability of individual feeding specialization may promote speciation // J. Animal Ecol. V. 79. № 1. P. 161–168.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01625.x
- Knudsen R., Eloranta A., Siwertsson A. et al. 2019. Introduction of *Mysis relicta* (Mysida) reduces niche segregation between deep-water Arctic charr morphs // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 245–260.  
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3953-4
- Malmquist H.J., Snorrason S.S., Jonsson B. et al. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland: ecological correlates of morphological specialization // J. Animal Ecol. V. 61. P. 21–35.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge, USA: Harvard Univ. Press, 797 p.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu. 1996. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Mocchetti P., Siwertsson A., Kjaer R. et al. 2019. Contrasting patterns in trophic niche evolution of polymorphic Arctic charr populations in two subarctic Norwegian lakes // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 281–299.  
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3969-9
- Nilsson N.-A. 1955. Studies on the feeding habits of trout and char in north Swedish lakes // Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. V. 36. P. 162–225.

- Nilsson N.-A., Filipsson O.* 1971. Characteristics of two discrete populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in a north Swedish lake // *Ibid.* V. 51. P. 90–108.
- Noakes D.L.G.* 2008. Charr truth: sympatric differentiation in *Salvelinus* species // *Environ. Biol. Fish.* V. 83. P. 7–15. <https://doi.org/10.1007/s10641-008-9379-x>
- Reist J.D.* 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data // *Can. J. Zool.* V. 63. P. 1429–1439.
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M. et al.* 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // *Oikos.* V. 64. P. 305–351. <https://doi.org/10.2307/3545056>
- Skoglund S., Siwertsson A., Amundsen P.-A., Knudsen R.* 2015. Morphological divergence between three Arctic charr morphs – the significance of the deep-water environment // *Ecol. Evol.* V. 5. № 15. P. 3114–3129. <https://doi.org/10.1002/ece3.1573>
- Smalås A., Amundsen P.-A., Knudsen R.* 2013. Contrasting life history strategies of sympatric Arctic charr morphs, *Salvelinus alpinus* // *J. Ichthyol.* V. 53. № 10. P. 856–866. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100111>
- Snorrason S.S., Skúlason S.* 2004. Adaptive speciation in northern freshwater fishes // *Adaptive speciation* / Eds. Dieckmann U. et al. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 210–228.
- Swift D.R.* 1965. Effect of temperature on mortality and rate of development of the eggs of the Windermere char (*Salvelinus alpinus*) // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 22. № 4. P. 913–917.
- Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S. et al.* 2004. Population genetic structure of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 1129–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02149.x>
- Woods P.J., Skúlason S., Snorrason S.S. et al.* 2012. Intraspecific diversity in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Iceland. I. Detection using mixture models // *Evol. Ecol. Res.* V. 14. P. 973–992.
- Woods P.J., Young D., Skúlason S. et al.* 2013. Resource polymorphism and diversity of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a series of isolated lakes // *J. Fish Biol.* V. 82. P. 569–587. <https://doi.org/10.1111/jfb.12011>

УДК 597.585.4.591.5

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ РОГАТКОВЫХ РОДА *TRIGLOPS* (COTTIDAE) В ЯПОНСКОМ МОРЕ

© 2021 г. О. И. Пушина<sup>1</sup>, В. В. Панченко<sup>2</sup>, \*, М. И. Бойко<sup>1</sup>, А. И. Галеев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

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

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

Поступила в редакцию 25.10.2019 г.

После доработки 07.11.2019 г.

Принята к публикации 07.11.2019 г.

Выявлено, что южная граница ареала большеглазого триглопса *Triglops scepticus* проходит в районе 37°23' с.ш. Подтверждено расположение южной границы ареала триглопса Джордена *T. jordani* в водах Южной Кореи, а остроносого *T. pingelii* – в северокорейских. В российских водах Японского моря триглопс Джордена встречается на глубинах 14–230 м при температуре –1–13.8°C, остроносый – соответственно 30–424 м и –0.3–9.7°C, большеглазый – 57–586 м и 0.3–4.3°C; в тёплый период концентрации несколько сдвинуты в сторону мелководья, в холодный – в сторону глубоководья. Длина и масса тела одноразмерных особей повышаются со степенью глубоководности видов. Триглопс Джордена достигает длины 20 см, остроносый – 23 см и большеглазый – 26 см. У все трёх видов самки достигают больших размеров; у триглопсов Джордена и остроносого они доминируют в популяции, а у большеглазого триглопса выше доля самцов. В северо-западной части Японского моря большеглазый и остроносый триглопсы являются планктофагами, потребляющими в основном гипериид и эвфаузиид, а триглопс Джордена – нектобентофагом, в питании которого доминируют мизиды и мелкие креветки. В весенне-летний период средние величины суточных рационов взрослых особей триглопсов Джордена, остроносого и большеглазого составляют соответственно 3.3, 2.4 и 1.8% массы тела. Биомасса видов рода *Triglops* в российской зоне Японского моря составляет ~2.1 тыс. т.

**Ключевые слова:** триглопс Джордена *Triglops jordani*, остроносый триглопс *T. pingelii*, большеглазый триглопс *T. scepticus*, распределение, концентрации, размеры, состав пищи, суточный рацион, биомасса, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875221010161

Рыбы рода *Triglops* (Cottidae) широко распространены в северо-западной части Тихого океана (Линдберг, Красюкова, 1987; Pietsch, 1993; Amaoka et al., 1995; Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014; Fricke et al., 2019; Froese, Pauly, 2019). В Японском море обитают три представителя этого рода: триглопс Джордена *Triglops jordani*, остроносый *T. pingelii* и большеглазый *T. scepticus* триглопсы. В российских водах Японского моря они являются обычными видами (Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007), далее на юг встречаются до п-ова Корея (Mori, 1952; Сон Ён Хо, 1986; Kim, Yoon, 1992).

В настоящее время триглопсов добывают в незначительном количестве в качестве прилова при промысле других более ценных гидробионтов. Между тем в некоторых районах обитания виды рода *Triglops* образуют скопления, которые могут успешно осваиваться промышленностью. Так, в

тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Камчатки большеглазый триглопс входит в тройку наиболее массовых промысловых видов рогатковых (Орлов, Токранов, 2008). Биология этих рыб изучена недостаточно. Первые данные о размерно-возрастных характеристиках, сроках нереста и плодовитости триглопсов приведены в работе Паракецова (1962). Позднее были довольно подробно исследованы их размерно-половой состав и питание у побережья Камчатки (Токранов 1991, 1995), а также особенности распределения у Юго-Восточной Камчатки и в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов (Токранов, Orlov, 2008; Токранов, Орлов, 2009). В этих районах общими с Японским морем являются остроносый и большеглазый триглопсы. По российским водам Японского моря имеются в основном фрагментарные сведения о распределении представителей этого рода (Вдовин, Зуенко, 1997; Калчугин,

1998; Ким Сен Ток, 2001, 2004; Соломатов, 2008; Панченко, Зуенко, 2009; Панченко и др., 2016) и питания большеглазого триглопса (Ким Сен Ток, 2001; Пушина, 2005).

Цель настоящей работы – на основании обобщения имеющихся у авторов данных уточнить границы ареалов, охарактеризовать сезонное батиметрическое и пространственное распределение, размерно-половую структуру, питание, а также оценить уровень запасов рогатковых рода *Triglops* в российских водах Японского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы донных траловых съёмок и контрольных тралений, выполненных ТИНРО в российских водах Японского моря в разные сезоны 1984–2016 гг. Проанализированы данные 8459 тралений на шельфе и материковом склоне российской зоны Японского моря на глубинах от 2 до 935 м, из которых 3727 сопровождалось измерением придонной температуры воды. Привлечены также результаты совместных работ с учёными Национального института исследований рыбного хозяйства Республики Корея (National Institute of Fisheries Science) у япономорского побережья Южной Кореи на НИС “Тамгу–5”, “Тамгу–20” и “Тамгу–21”. По этому району мы располагаем данными по 129 тралениям на глубинах 70–400 м, полученными в 14 съёмках в июне–ноябре 1999–2017 гг.

Основная масса тралений ниже 5-метровой изобаты выполнена донными тралами с мягким грунтопом, длиной верхней подборы от 20 до 69 м (горизонтальное раскрытие от 13 до 38 м) и ячеей в кутце от 10 до 30 мм. Скорость тралений составляла 1.5–4.5 (в среднем 2.6) узлов. На меньших глубинах орудием лова служил донный трал с длиной верхней подборы 14.6 м (горизонтальное раскрытие 6 м), а также модифицированный в ТИНРО бим-трал (Вдовин и др., 2009) с ячейей в кутце 10 мм и горизонтальным раскрытием 3 м; скорость траления 1.3–3.4 (2.4) узлов. Для получения сравнимых результатов при использовании тралов разных конструкций уловы рыб пересчитывали на плотность по формуле:  $P = B/S$ , где  $P$  – плотность, т/км<sup>2</sup>;  $B$  – улов, т;  $S$  – площадь траления, км<sup>2</sup>; коэффициенты уловистости при пересчёте на плотность не вводили.

Деление на гидрологические сезоны принято по классификации Зуенко (1994): зима – январь–февраль, весна – март–апрель, лето – июнь–сентябрь, осень – ноябрь–декабрь; май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь – между летним и осенним. Первая половину мая мы относим к весеннему сезону, вторую – к летнему; первую половину октября – к летнему, вторую – к осеннему. Поскольку батиметрическое

распределение триглопсов в зимний, весенний и осенний периоды оказалось сходным, эти данные были объединены.

Измерили длину по Смитту (*FL*) 14543 особей триглопса Джордена, 16892 – остроносого и 5817 – большеглазого триглопсов, из них с определением пола соответственно 2059, 2405 и 1719 экз., индивидуальной массы – 672, 300 и 305 экз.

Материал на питание (357 желудков большеглазого триглопса, 106 – остроносого и 44 – триглопса Джордена) собран в водах Приморья в апреле–августе. Обработку проб вели в соответствии с “Методическим пособием ...” (1974). Величину суточного рациона оценивали по методу Новиковой (1949) в модификации Чучукало и Напазакова (1999) путём определения продолжительности переваривания исходной (восстановленной) массы пищевых объектов в зависимости от температуры придонного слоя воды. Средние величины рационов видов и соотношение в них компонентов вычислены с учётом биомассы исследованных размерных групп и их вклада в общее потребление.

Анализ пространственного распределения выполнен с помощью программного пакета CHARTMASTER методом сплайн-аппроксимации.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Северные границы ареалов рассматриваемых видов располагаются значительно выше Японского моря, а южные проходят по его акватории: у материкового побережья южная граница ареала большеглазого и остроносого триглопсов находится в водах Северной Кореи (Mori, 1952; Сон Ён Хо, 1986), триглопса Джордена – в северной части вод Республики Корея (Kim, Yoon, 1992). Полученные нами при работе с южнокорейскими учёными данные о распространении триглопсов Джордена и остроносого соответствуют литературным: на акватории Южной Кореи, недалеко от её северной границы, отмечены четыре одиночных поимки особей триглопса Джордена *FL* 15.5–16.2 см на глубинах 135–163 м, тогда как остроносый триглопс в южнокорейских водах в уловах отсутствовал. Имеющиеся у нас данные по распределению большеглазого триглопса позволяют расширить южную зону его обитания. В октябре 2016 г. при тралении в япономорских водах Республики Корея у 37°23′ с.ш. на глубине 147 м при температуре воды у дна 1.6°C были отмечены две особи этого вида *FL* 16.5 и 17.1 см. Следовательно, южная граница ареала большеглазого триглопса располагается не в водах Северной Кореи, как считалось ранее, а несколько ниже северной оконечности Южной Кореи.

**Таблица 1.** Частота встречаемости рассматриваемых видов рода *Triglops* в российских водах Японского моря в зависимости от придонной температуры, %

Вид	Температура, °С																			
	≤ 0	0.01–0.20	0.21–0.40	0.41–0.60	0.61–0.80	0.81–1.00	1.01–1.20	1.21–1.40	1.41–1.60	1.61–1.80	1.81–2.00	2.01–2.20	2.21–2.50	2.51–3.00	3.01–4.00	4.01–5.00	5.01–7.00	7.01–10.00	10.01–14.00	>14
<i>T. jordani</i>	11.5	6.1	6.5	3.6	2.5	8.4	7.1	17.7	24.5	44.3	45.2	43.4	38.9	43.3	35.3	44.9	45.7	22.3	12.1	0
<i>T. pingelii</i>	9.0	6.1	7.7	6.4	13.4	21.9	41.4	40.3	49.5	35.8	38.9	31.3	20.2	23.0	3.5	1.3	1.3	2.2	0	0
<i>T. scepticus</i>	0	0	4.1	7.3	16.2	23.4	33.9	28.0	22.4	18.8	13.9	9.0	8.5	8.2	1.4	3.8	0	0	0	0
Число тралений	78	33	169	357	439	342	292	293	277	240	144	144	129	122	142	80	75	92	146	133

По данным Соломатова (2008), в северо-западной части Японского моря триглопс Джордена входит в состав элиторальной группировки, обитающей на глубинах 20–300 м, но в основном тяготеющей к шельфовой зоне; остроносый триглопс – элиторально-мезобентальной группировки, придерживающейся шельфа и верхнего отдела материкового склона, а большеглазый – мезобентально-элиторальной группировки, предпочитающей материковый склон. Наши данные в целом подтверждают отнесение этих представителей рода *Triglops* к указанным группировкам: в российских водах Японского моря триглопс Джордена был отмечен нами в диапазоне глубин 14–230 м, остроносый – 30–424 м, большеглазый – 57–586 м.

Предпочитаемый батиметрический диапазон обитания триглопса Джордена в течение всего года располагался в пределах глубин 55–120 м; в тёплый период наибольшее плотности скоплений отмечены на 80–100 м, а в холодный – ниже 100-метровой изобаты (рис. 1а). Сезонные различия обусловлены выходом части особей на относительно небольшие глубины, подверженные наибольшим сезонным колебаниям температуры. В тёплый период минимальная глубина обнаружения триглопса Джордена в интенсивно прогреваемой мелководной зоне составила 14 м, тогда как в холодный период он избегал охлаждённых вод на глубинах <22 м.

У остроносого триглопса различия в сезонном распределении выражены в меньшей степени: сходными оказались не только максимальные (411 м в тёплый период и 424 м в холодный) и предпочитаемые, но и минимальные глубины обитания (30 и 35 м) (рис. 1б). Во все сезоны основные скопления рыб отмечены в диапазоне глубин 150–250 м с той лишь разницей, что в холодный период они несколько смещались в сторону глубоководья.

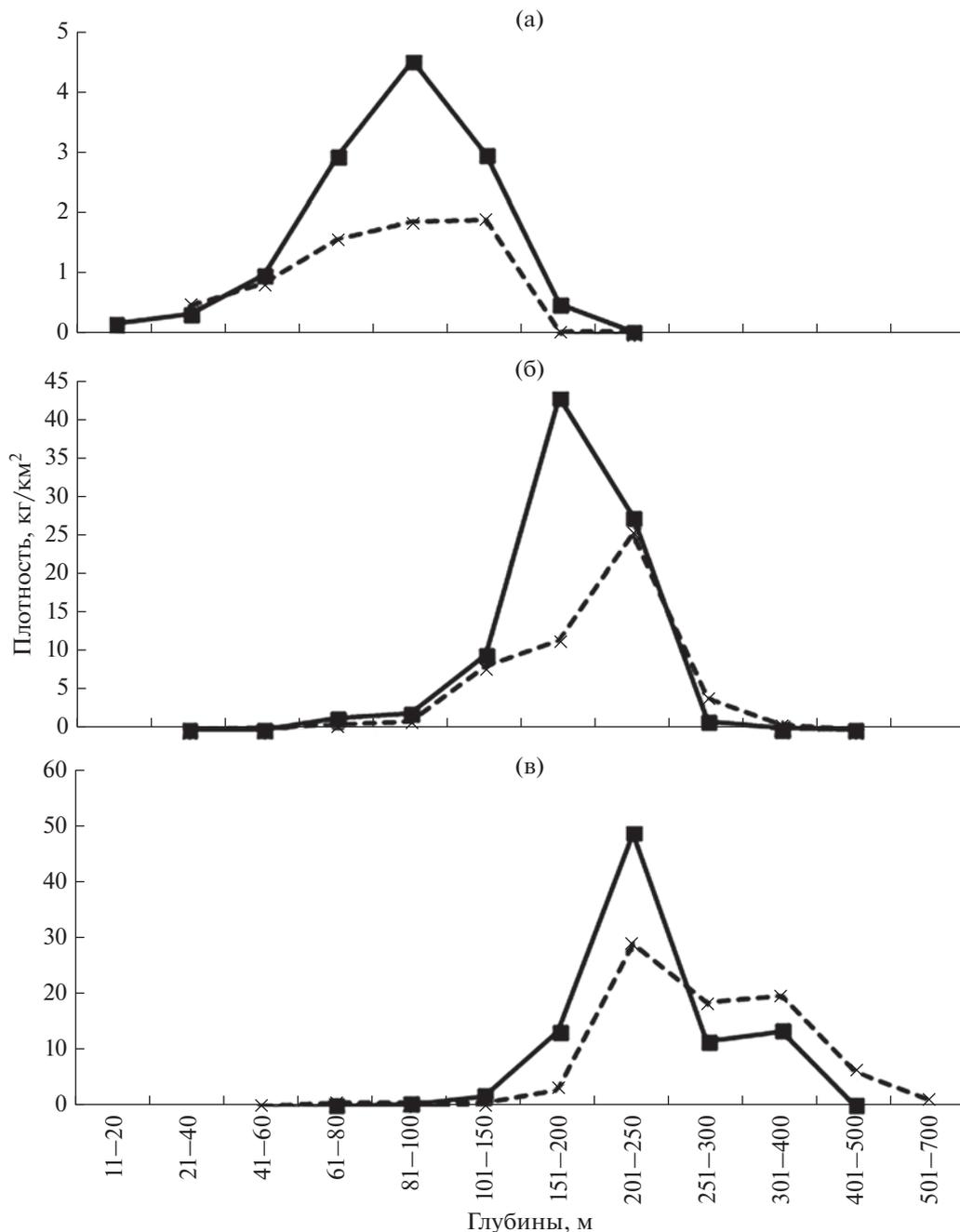
Батиметрический диапазон обитания большеглазого триглопса в тёплый период составил 72–471 м, в холодный – 57–586 м, т.е. летом он был несколько меньшим, особенно со стороны глубоководья. Некоторые различия наблюдались и в

глубинах предпочтения: в течение года величина уловов была наибольшей в диапазоне 200–250 м, однако в холодный период в отличие от тёплого значительные скопления формировались и в прилегающих глубоководных диапазонах (рис. 1в).

Таким образом, сезонные батиметрические различия у рассматриваемых видов выражены слабо. Отличие состоит в некотором смещении предпочитаемых глубин в сторону мелководной зоны в тёплый период. Все три вида в течение всего года обитают в основном в нижней части шельфа и в верхнем отделе материкового склона, где гидрологический режим не претерпевает значительных изменений и сохраняется стабильная слабоположительная температура (Зуенко, 1994, 2008).

В тралениях, проведённых с измерением фоновых показателей, придонная температура варьировала в пределах –1.8...22.6°C. Триглопс Джордена, обитающий на относительно небольших глубинах, подверженных значительному сезонному колебанию температуры, является самым эвритермным: в уловах он отмечен в температурном диапазоне –1.0...13.8°C (табл. 1). Остроносый триглопс обитает при температуре –0.3...9.7°C. Наиболее стенотермен глубоководный большеглазый триглопс, отмеченный только при положительных фоновых значениях – 0.3–4.3°C. Наибольшая частота встречаемости первого вида наблюдалась при температуре 1.6–7.0°C, второго – 1.0–2.2°C, третьего – 0.8–1.7°C. В тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки у остроносого и большеглазого триглопсов предпочитаемый диапазон температуры близок (Орлов, Токранов, 2008; Tokranov, Orlov, 2008; Токранов, Орлов, 2009).

Пространственное распределение исследуемых видов в российских водах Японского моря различается. Скопления наиболее мелководного триглопса Джордена наблюдались, как правило, лишь на юге района – в зал. Петра Великого и в прилегающих водах Северного Приморья (рис. 2а), что объясняется наличием здесь обширного шельфа. В пределах этой зоны выделяются два центра плотности: один локализован в



**Рис. 1.** Средние плотности исследованных видов рода *Triglops* в разных диапазонах глубин в российских водах Японского моря в тёплый (—■—) и в холодный (---×---) периоды: а — триглопс Джордена *T. jordani*, б — остроносый триглопс *T. pingelii*, в — большеглазый триглопс *T. szepticus*.

западной, другой — в восточной части зал. Петра Великого. Обусловлено это прохождением в центральной части залива, у  $132^\circ$  в.д., зоны раздела циркуляции вод (Зуенко, 2008). Сходная картина пространственного распределения отмечена здесь и для других рыб, в частности, для представителя семейства Cottidae — нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Вдовин и др., 1994; Панченко и др., 2020). Подобная зал. Петра Великого и даже

более обширная шельфовая зона расположена и на севере района, в Татарском проливе, однако скопления триглопса Джордена, в особенности у материкового побережья, здесь не наблюдали. Объяснить это можно особенностями гидрологии: в Татарском проливе, в особенности в его западной части, за счёт зимней конвекции формируется подповерхностный слой вод с пониженной темпе-

ратурой и солёностью, нередко сохраняющийся даже летом (Зуенко, 2008).

Повышенными концентрациями остроносого триглопса характеризовалась обширная зона центральной части материкового побережья (рис. 2б). Помимо этого, как и у триглопса Джордена, скопления формировались и на юге района – в зал. Петра Великого и прилегающей части Северного Приморья. Однако, возможно, за счёт предпочтения остроносому триглопсом более глубоководной зоны снижение его уловов в районе 132° в. д. не наблюдалось. Выраженный спад плотности между южным и центральным районами прослеживался восточней 134° в.д. Разрыв в распределении рыб, в том числе представителей Cottidae, связанный с системой вергенций вод (Яричин, Покудов, 1982), отмечался в этом районе и ранее (Калчугин, 1998; Соломатов, 2008). Минимальные уловы остроносого триглопса на предпочитаемых глубинах наблюдались в Татарском проливе у западного побережья Сахалина.

Районы повышенных концентраций большеглазого триглопса у материкового побережья отмечены в центральной области, однако располагались они несколько выше, чем у остроносого триглопса; далее на север плотность постепенно уменьшалась (рис. 2в). Помимо скоплений с материковой стороны значительные концентрации большеглазого триглопса отмечены у юго-западного побережья Сахалина. Формирование в Татарском проливе у островного побережья более плотных, чем со стороны материка, скоплений этого вида может быть обусловлено тем, что юго-западное побережье Сахалина находится под воздействием тёплого Цусимского течения, проникающего вдоль Японских о-вов и заносящего тёплые субтропические водные массы (Зуенко, 2008). Видимо, большеглазый триглопс более остальных представителей рода избегает расположенных северней выхолаженных и распреснённых вод. В Татарском проливе этот вид отмечался лишь до 49° с.ш., хотя и севернее располагаются глубины его обитания, в том числе и предпочитаемые на остальной акватории. Триглопсы же остроносый и Джордена в Татарском проливе, хотя и не образовывали концентраций, отмечались практически на всей его акватории. Возможно, для большеглазого триглопса в большей степени, чем для других описываемых видов, имеет значение наличие стабильных не только температурных, но и других фоновых условий. В данном случае речь может идти о неблагоприятном для него понижении солёности в кутовой части пролива. Фоновые условия в этом районе неблагоприятны для обитания и многих других видов гидробионтов, в том числе для представителей семейства рогатковых – пёстрого получешуйника *Hemilepidotus gilberti* и двурогого бычка *Enophrys diceraus* (Панченко, Пушина, 2018, 2019).

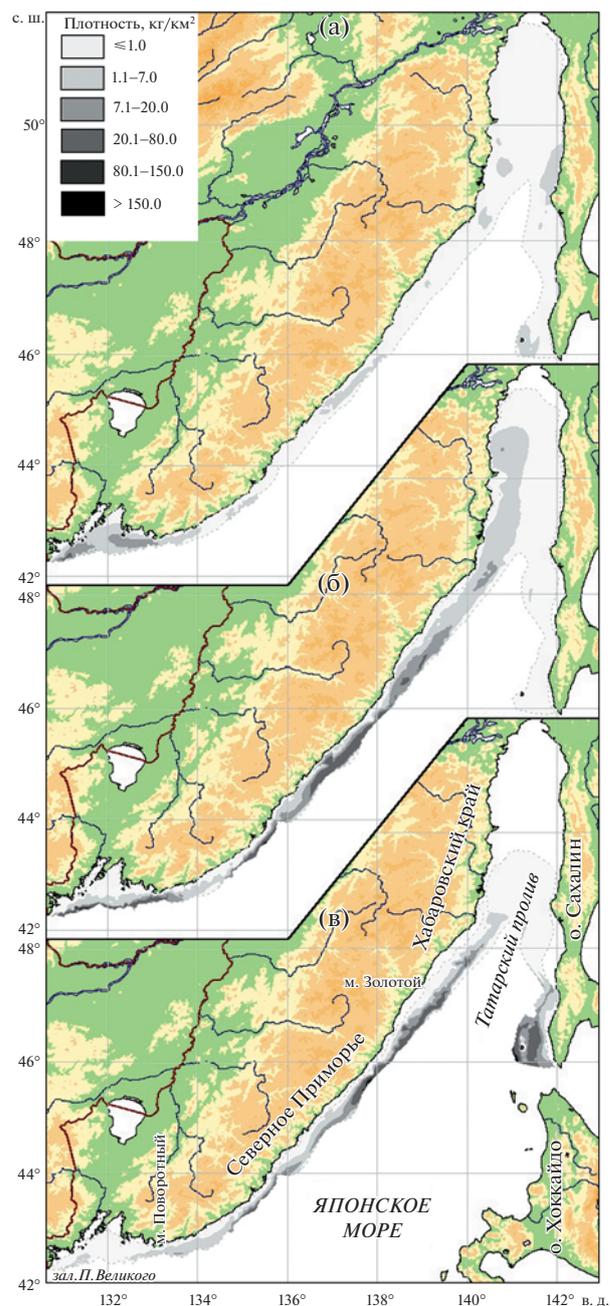


Рис. 2. Пространственное распределение исследованных видов рода *Triglops* в российских водах Японского моря: а – триглопс Джордена *T. jordani*, б – остроносый триглопс *T. pingelii*, в – большеглазый триглопс *T. szepticus*.

В наших уловах встречены особи триглопса Джордена FL 4–20 см, преобладала размерная группа 14–15 см; остроносого – соответственно 6–23 см и 17–18 см, большеглазого – 9–26 см и 20–22 см (рис. 3). Таким образом, предельные достигаемые размеры повышались со степенью глубоководности видов. Подобное мы отмечали и для других родов семейства рогатковых (Панченко,

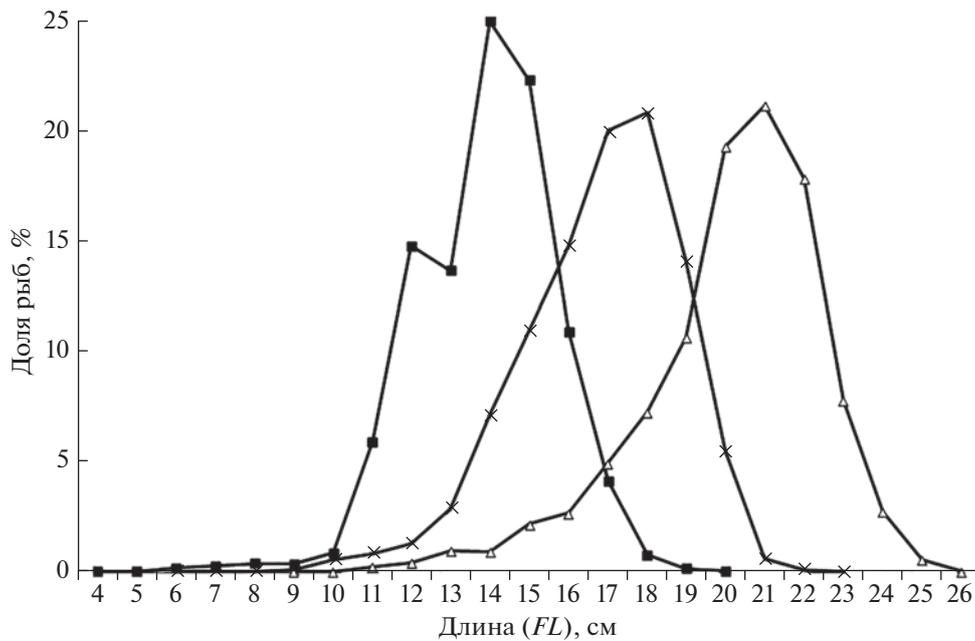


Рис. 3. Размерный состав триглопса Джордена *T. jordani* (—■—), остроносого триглопса *T. pingelii* (—×—) и большеглазого триглопса *T. scepcticus* (—△—) в уловах донного трала в российских водах Японского моря.

Пушина, 2004; Панченко, 2012). Логично, что у видов мелкого размера и половая зрелость наступает при меньшей длине, чем у крупноразмерных. По данным Паракецова (1962), триглопс Джордена достигает половой зрелости при  $FL$  11–12 см, остроносый — 12–14 см, большеглазый — 16–18 см.

По нашим данным, связь между длиной ( $FL$ , см) и массой ( $W$ , г) триглопса Джордена описывается степенной зависимостью  $W = 0.0389 \times FL^{2.3317}$  ( $R^2 = 0.7799$ ), остроносого —  $W = 0.0110 \times FL^{2.8675}$  ( $R^2 = 0.6415$ ), большеглазого —  $W = 0.0025 \times FL^{3.4871}$  ( $R^2 = 0.8838$ ). Из представленных аллометрических зависимостей видно, что среди одноразмерных особей трёх видов ( $FL > 11$  см, на основе которых по большей части и выведены зависимости) наименьшую массу имеет триглопс Джордена, наибольшую — большеглазый триглопс, а остроносый занимает промежуточную позицию. Следовательно, масса тела одноразмерных рыб также повышается с возрастанием степени глубоководности видов.

Длина промеренных с определением пола особей триглопса Джордена варьировала в пределах 6–20 см, остроносого — 10–22 см, большеглазого — 14–26 см. Для многих видов семейства Cottidae характерен половой диморфизм, проявляющийся, в частности, в различии размеров самцов и самок (при этом у одних видов большей длины достигают самки, у других — самцы) и соотношении полов. Например, в прикамчатских водах в популяциях остроносого, большеглазого и вильчатого *T. forficatus* триглопсов самки достигают больших раз-

меров, чем самцы; в целом по численности они преобладают, хотя среди мелких рыб до определённых размеров доминируют самцы (Токранов, 1995). По нашим данным, в Японском море у трёх изученных видов предельные размеры самок также превышают таковые самцов: у триглопса Джордена —  $FL$  20 против 17 см (рис. 4а), у остроносого триглопса — 22 против 20 см (рис. 4б) (очевидно, что промеренные без определения пола три особи  $FL$  23 см также были самками), у большеглазого — 26 против 25 см (рис. 4в). Однако соотношение полов у этих видов различалось. У триглопсов Джордена и остроносого доля самок в уловах составляла соответственно 76 и 77%. Различие состояло в том, что у триглопса Джордена доминирование самок проявлялось во всех размерных группах (хотя среди особей  $FL \leq 14$  см оно выражено в меньшей степени), тогда как у остроносого среди рыб  $FL \leq 15$  см соотношение полов оказалось близко 1 : 1. У большеглазого триглопса, наоборот, в целом доминировали самцы. Доля их в уловах составила 76%. Наибольшей (85%) она была среди рыб  $FL$  19–21 см; в следующих размерных группах доля самцов постепенно уменьшалась вплоть до полного их отсутствия среди рыб предельного размера. У мелких особей  $FL \leq 16$  см соотношение полов приближалось 1 : 1. Таким образом, у молоди большеглазого и остроносого триглопсов соотношение полов приблизительно равное. Возможно, и у триглопса Джордена среди не попавших в выборку особей  $FL \leq 6$  см соотношение полов значительно не различается.

Поскольку уловистость мелкоразмерных рыб использованными орудиями лова меньше, чем более крупных особей, можно полагать, что при достоверном учёте молоди общая доля самцов и самок в популяциях оказалась бы ближе, чем в анализируемых уловах. Однако несомненно, что и в этом случае сохраняется преобладание в японских водах у триглопсов Джордена и остроносого самок, а у большеглазого — самцов.

В трофологическом отношении к настоящему времени наиболее изучен большеглазый триглопс. В прибрежных водах Камчатки он является бентомакропланктофагом: потребляет в основном эвфаузиид (*Euphausiacea*) и пелагических амфипод (*Hyperiidia*) зимой (Токранов, 1991; Чучукало, 2006). В других районах ареала этот вид питается преимущественно зоопланктоном как в тёплый (Wakabayashi, 1986; Mito et al., 1999; Пушина, 2005), так и в холодный период года (Ким Сен Ток, 2001). Остроносый триглопс — нектобентофаг, использующий в прикамчатских водах главным образом мизид (*Mysidacea*) и молодь креветок (*Pandalidae*, *Hippolytidae*, *Crangonidae*) (Токранов, 1991; Чучукало, 2006). О питании триглопса Джордена известно лишь, что в декабре на тихоокеанском шельфе Хоккайдо основным кормом ему служат мизиды и креветки (*Macrura*), второстепенными — амфиподы (*Amphipoda*), изоподы (*Isopoda*) и многощетинковые черви (*Polychaeta*) (Nishikawa et al., 2000).

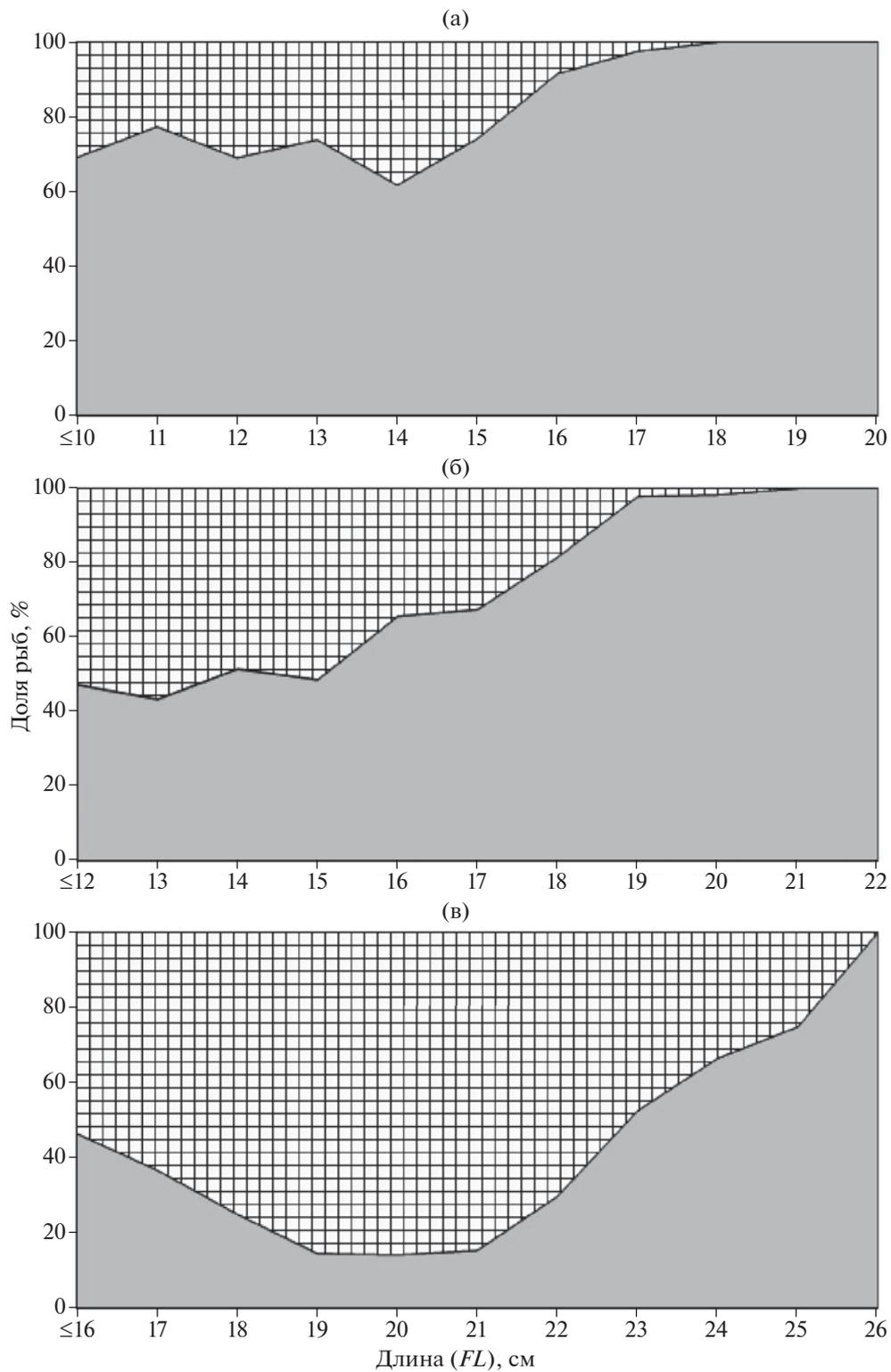
По нашим наблюдениям, в северо-западной части Японского моря большеглазый и остроносый триглопсы являются планктофагами. В весенне-летний период >90% рациона первого вида и >85% второго составляют гиперииды *Themisto japonica* и эвфаузииды рода *Thysanoessa*, при этом в пище самого глубоководного большеглазого триглопса выше доля гипериид, а остроносого — эвфаузиид (табл. 2). Кроме того, важную роль в питании молоди первого вида играют веслоногие ракообразные (*Copepoda*, преимущественно *Calanus glacialis* и *Metridia pacifica*), а у взрослых особей второго — мизиды (в основном *Hemiacanthomysis dimorpha*). В размерно-возрастной изменчивости состава пищи большеглазого триглопса в исследуемом районе прослеживаются те же тенденции, что и в прикамчатских водах летом (Токранов, 1991): доминирование копепод в желудках молоди *FL* 8–10 см сменяется преобладанием эвфаузиид у более крупной *FL* 11–15 см, однако с увеличением размеров взрослых рыб *FL* 16–25 см доля этих ракообразных в рационе постепенно сокращается, уступая место гипериидам. Некоторое снижение потребления эвфаузиид по мере роста происходит и у взрослого остроносого триглопса, но главные изменения в его пищевом спектре связаны с замещением мизид, составляющих значительную

часть рациона особей *FL* 11–15 см, гипериидами у более крупных *FL* 16–20 см.

Несмотря на ограниченный материал по питанию триглопса Джордена, а также различия в районах и сезонах сбора проб, полученные нами данные оказались довольно близки к таковым японских авторов (Nishikawa et al., 2000). Как и на шельфе Хоккайдо, в северо-западной части Японского моря основными компонентами рациона взрослых особей этого вида являются придонные ракообразные — мизиды (в основном *Inusitatomysis insolita*, *Xenacanthomysis pseudomacropsis*) и креветки рода *Eualus* (в сумме 76.2%), второстепенными — полихеты, амфиподы и эвфаузииды. Хотя в желудках наиболее крупных рыб *FL* 16–20 см и доминирует зоопланктон (преимущественно гиперииды), трофический статус триглопса Джордена определяют особенности питания преобладающей в уловах группы *FL* 11–15 см (рис. 3), характеризуя его как нектобентофага.

Сезонная динамика пищевого спектра взрослых особей менее всего выражена у большеглазого триглопса, основная масса которого в процессе миграций не покидает материковый склон. От весны к лету в его рационе несколько повышается доля эвфаузиид (с 34.5 до 49.6%), но гиперииды остаются практически на одном уровне (51.0–52.6%) (рис. 5а). В то же время смещение основных концентраций остроносого триглопса с верхней части склона на шельф сопровождается резким падением доли гипериид в его пище (с 68.1% в апреле–мае до 2.7% в июне–августе) и значительным ростом эвфаузиид (с 31.9 до 82.9%) и отчасти мизид (до 11.8%) (рис. 5б). В рационе постоянно обитающего на шельфе триглопса Джордена с апреля по август преобладают мизиды (68.8–50%), но летом их доля (как и суммарная доля второстепенных кормовых организмов) заметно сокращается за счёт активного потребления креветок (до 42.4%) (рис. 5в).

Сведений об интенсивности питания триглопсов крайне мало. Известно, что у побережья Камчатки индексы наполнения желудков большеглазого и остроносого триглопсов летом выше, чем зимой (Токранов, 1991), а суточный рацион остроносого *FL* 10–20 см в июле составляет 2.8% массы тела (Чучукало, 2006). По нашим наблюдениям, кормовая активность взрослых особей рассматриваемых видов находится в обратной зависимости от степени их глубоководности. В весенне-летний период наибольшую среднюю величину суточного рациона имеет триглопс Джордена (3.3% массы тела), за ним в порядке уменьшения этого показателя следуют остроносый (2.4%) и большеглазый (1.8%) (табл. 2). Интенсивность питания триглопсов в июне–августе в 2.0–3.3 раза выше, чем в апреле–мае (рис. 6).

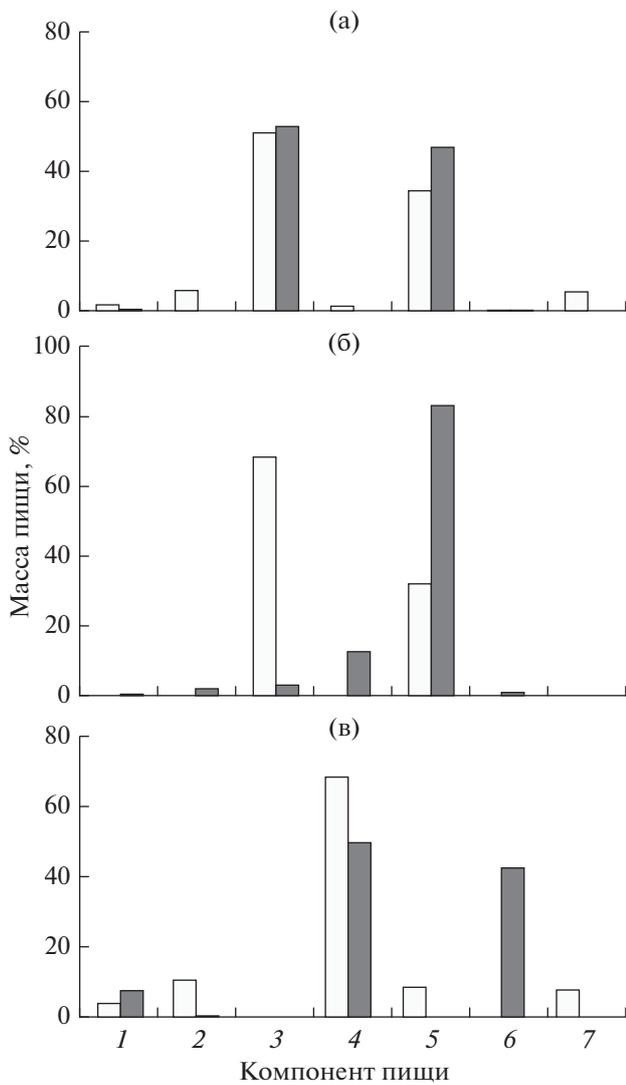


**Рис. 4.** Соотношение размерных групп самцов (▨) и самок (■) исследованных видов рода *Triglops* в российских водах Японского моря: а – триглопс Джордена *T. jordani*, б – остроносый триглопс *T. pingelii*, в – большеглазый триглопс *T. scepticus*.

**Таблица 2.** Состав пищи исследованных видов рода *Triglops* в северо-западной части Японского моря (апрель–август), % массы

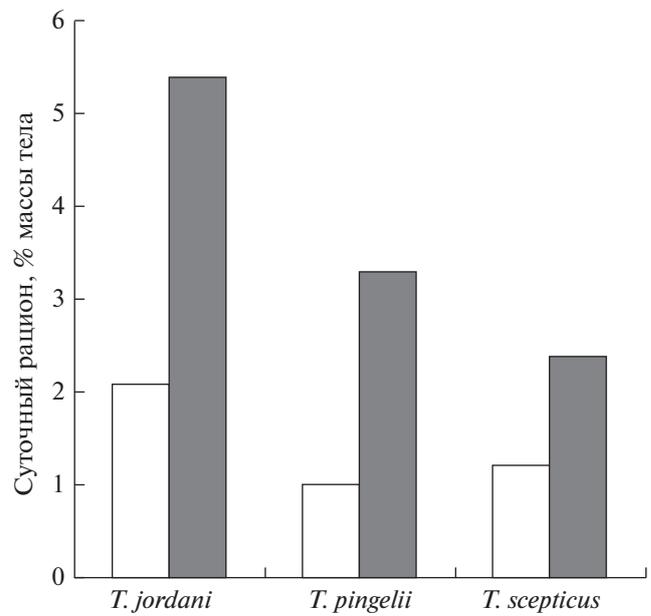
Компонент пищи и другие показатели	<i>T. szepticus</i>					<i>T. pingeli</i>			<i>T. jordani</i>		
	FL, см					FL, см			FL, см		
	8–10	11–15	16–20	21–25	в среднем	11–15	16–20	в среднем	11–15	16–20	в среднем
Polychaeta	–	1.2	1.1	0.8	1.0	0.5	–	0.2	5.8	0.9	5.5
Polynoidae gen. sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	3.6	–	3.4
<i>Nothria</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	2.2	–	2.1
<i>Polychaeta varia</i>	–	1.2	1.1	0.8	1.0	0.5	–	0.2	–	0.9	+
Copepoda	70.7	15.7	–	–	0.3	–	–	–	1.5	13.1	2.1
<i>Calanus glacialis</i>	35.4	4.9	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–
<i>Neocalanus plumchrus</i>	–	4.9	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–
<i>Bradyidius pacificus</i>	–	2.5	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Metridia pacifica</i>	35.3	3.4	–	–	0.1	–	–	–	1.5	13.1	2.1
Isopoda	9.2	6.2	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–
Amphipoda	18.3	19.1	48.6	59.7	55.0	3.6	36.5	23.8	5.7	66.2	8.9
<i>Jassa falcata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5.6	0.3
<i>Dulichia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	0.9	0.6	5.0	5.6	5.0
<i>Anonyx nugax</i>	–	–	0.6	5.4	3.6	–	–	–	–	–	–
<i>Paroediceros lynceus</i>	–	5.1	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–
Gammaridea varia	9.1	1.7	–	0.1	0.1	1.3	0.1	0.5	0.7	–	0.7
<i>Primno macropa</i>	–	–	2.0	0.7	1.1	–	–	–	–	–	–
<i>Themisto japonica</i>	9.2	12.3	46.0	53.5	50.1	2.3	35.5	22.7	–	55.0	2.9
Mysidacea	–	–	0.8	0.6	0.6	26.7	2.0	11.5	59.5	–	56.2
<i>Hemiacanthomysis dimorpha</i>	–	–	–	–	–	20.9	–	8.0	9.9	–	9.4
<i>Inusitatomysis insolita</i>	–	–	–	–	–	0.8	0.1	0.4	20.9	–	19.7
<i>Xenacanthomysis pseudomacropsis</i>	–	–	–	–	–	5.0	1.9	3.1	28.7	–	27.1
Mysidacea varia	–	–	0.8	0.6	0.6	–	–	–	–	–	–
Euphausiacea	–	54.0	45.2	37.7	40.7	67.2	61.5	63.7	4.0	15.2	4.7
<i>Euphausia pacifica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	4.0	10.6	4.4
<i>Thysanoessa inermis</i>	–	54.0	36.5	30.4	33.0	–	–	–	–	–	–
<i>Th. longipes</i>	–	–	8.7	7.3	7.7	67.2	61.5	63.7	–	4.6	0.3
Decapoda	1.8	0.7	0.1	0.3	0.2	2.0	–	0.8	21.1	–	20.0
<i>Eualus fabricii</i>	–	–	–	0.2	0.1	–	–	–	15.1	–	14.3
<i>E. macilentus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	6.0	–	5.7
<i>Crangon dalli</i>	–	–	–	–	–	2.0	–	0.8	–	–	–
<i>Mezocrangon intermedia</i>	–	–	0.1	0.1	0.1	–	–	–	–	–	–
Decapoda larvae	1.8	0.7	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Cephalopoda	–	–	3.6	–	1.3	–	–	–	–	–	–
Chaetognatha	–	2.5	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Прочие	–	0.6	0.6	0.9	0.8	–	–	–	2.4	4.6	2.6
Средний суточный рацион, % массы тела	3.8	3.5	2.0	1.7	1.8	3.8	1.9	2.4	3.7	1.1	3.3
Число желудков, шт.	10	15	185	147	357	42	64	106	27	17	44
Доля пустых желудков, %	–	6.7	14.6	10.2	12.0	2.4	25.0	16.0	14.8	41.2	25.0

**Примечание.** “+” – доля компонента < 0.1%, “–” – компонент отсутствует.



**Рис. 5.** Состав пищи исследованных видов рода *Triglops* в северо-западной части Японского моря в апреле–мае (□) и июне–августе (■): а – большеглазый триглопс *T. scepticus* FL 16–25 см, б – остроносый триглопс *T. pingeli* FL 11–20 см, в – триглопс Джордена *Triglops jordani* FL 11–15 см. Компонент пищи: 1 – Polychaeta, 2 – Gammaridea, 3 – Nupereida, 4 – Mysidacea, 5 – Euphausiacea, 6 – Decapoda, 7 – прочие.

По данным учётных траловых съёмок ТИНРО, в последние 10 лет у материкового побережья российской зоны Японского моря биомасса видов рода *Triglops*, рассчитанная с использованием коэффициента уловистости 0.3–0.4, составляет в среднем 1.50 тыс. т. Наибольший вклад здесь вносит триглопс остроносый (0.66 тыс. т), за которым следуют большеглазый (0.44 тыс. т) и Джордена (0.18 тыс. т). У западного побережья Сахалина среднее значение биомассы представителей рода *Triglops* составляет 0.63 тыс. т. Основу запаса здесь составляет большеглазый триглопс (0.58 тыс. т), при незначительной биомассе триглопсов Джордена



**Рис. 6.** Средняя величина суточного рациона триглопса Джордена *Triglops jordani* FL 11–15 см, остроносого триглопса *T. pingelii* FL 11–20 см и большеглазого триглопса *T. scepticus* FL 16–25 см в северо-западной части Японского моря в апреле–мае и июне–августе; обозначения см. на рис. 5.

(0.04 тыс. т) и остроносого (0.01 тыс. т). Таким образом, общая биомасса видов рода *Triglops* в российской зоне Японского моря составляет ~2.1 тыс. т.

**ВЫВОДЫ**

1. Южная граница ареала большеглазого триглопса проходит не в водах Северной Кореи, как считалось ранее, а в водах Южной Кореи в районе 37°23' с.ш. Южная граница ареала триглопса Джордена также находится в япономорских водах Южной Кореи, а остроносого – в северо-корейских водах.

2. В российских водах Японского моря триглопс Джордена встречается в диапазоне глубин 14–230 м, остроносый – 30–424 м, большеглазый – 57–586 м; во все сезоны глубины распространения каждого из них значительно не различаются. Предпочитаемый диапазон первого вида располагается на глубинах 55–120 м, второго – 150–250 м, третьего – 200–400 м. В тёплый период в пределах глубин предпочтения концентрации несколько сдвинуты в сторону мелководья, в холодный – в сторону глубоководья.

3. Максимальные размеры особей повышаются со степенью глубоководности видов. Триглопс Джордена достигает FL 20 см, остроносый – 23 см и большеглазый – 26 см. Среди особей одинакового размера масса тела также выше у более глубоководных видов.

4. Триглопс Джордена, обитающий и на относительно небольших, подверженных значительному сезонному колебанию температуры глубинах, — самый эвритермный; остроносый триглопс занимает промежуточное положение, глубоководный большеглазый триглопс — стенотермный. Первый отмечается в температурном диапазоне  $-1.0...13.8^{\circ}\text{C}$ , второй в диапазоне  $-0.3...9.7^{\circ}\text{C}$ , третий —  $0.3-4.3^{\circ}\text{C}$ . Триглопс Джордена предпочитает температуру  $1.6-7.0^{\circ}\text{C}$ , остроносый —  $1.0-2.2^{\circ}\text{C}$ , большеглазый —  $0.8-1.7^{\circ}\text{C}$ .

5. У всех трёх видов в результате полового диморфизма самки достигают больших размеров. У триглопсов Джордена и остроносого они и доминируют в популяции, тогда как у большеглазого триглопса выше доля самцов.

6. В северо-западной части Японского моря большеглазый и остроносый триглопсы являются планктофагами, потребляющими в основном гипериид и эвфаузиид, а триглопс Джордена — нектобентофагом, в питании которого доминируют мизиды и мелкие креветки. В весенне-летний период средние величины суточных рационов взрослых особей триглопсов Джордена, остроносого и большеглазого составляют соответственно 3.3, 2.4 и 1.8% массы тела. Интенсивность питания триглопсов в июне—августе в 2.0—3.3 раза выше, чем в апреле—мае.

7. По данным учётных траловых съёмок ТИНРО, биомасса видов рода *Triglops* в российской зоне Японского моря составляет ~2.1 тыс. т. В целом основу биомассы составляет большеглазый триглопс, далее следует остроносый, затем — триглопс Джордена.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность сотрудникам ТИНРО П.В. Калчугину, А.Н. Вдовину, Д.В. Измятинскому и Д.В. Антоненко за помощь в сборе материала, Л.Л. Будниковой за определение видовой принадлежности гаммарид.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И. 1997. Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 152—176.

Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Афанасьева Н.И. и др. 1994. Пространственно-временная изменчивость распределения нитчатого шлемоносца в заливе Петра Великого // Экология. № 4. С. 53—59.

Вдовин А.Н., Мизюркин М.А., Пак А. 2009. Возможности использования бим-трала для прямых учётов гидробионтов // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 1(37). С. 150—160.

Зуенко Ю.И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 20—39.

Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.

Калчугин П.В. 1998. Распределение рогатковых (*Cottidae*) у северного Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 82—88.

Ким Сен Ток. 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593—604.

Ким Сен Ток. 2004. Сезонные особенности вертикальной структуры ихтиоценов западносахалинского шельфа и островного склона // Там же. Т. 44. № 1. С. 77—88.

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

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.

Новикова Н.С. 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вестн. МГУ. № 9. С. 107—111.

Орлов А.М., Токранов А.М. 2008. Особенности распределения и динамика уловов некоторых потенциально промысловых видов рогатковых рыб (*Cottidae*) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Матер. Междунар. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Новосибирск: Агрос. С. 173—178.

Панченко В.В. 2012. Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnoscanthus* (*Cottidae*) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 234—247.

Панченко В.В., Зуенко Ю.И. 2009. Распределение бычков семейства *Cottidae* в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 4 (40). С. 750—763.

Панченко В.В., Пущина О.И. 2004. Биологическая характеристика керчаковых рыб рода *Muohoccephalus* (*Cottidae*) зал. Петра Великого Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 120—153.

Панченко В.В., Пущина О.И. 2018. Распределение и некоторые черты биологии пёстрого лучешейника *Hemilepidotus gilberti* (*Cottidae*) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 439—449. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040148>

Панченко В.В., Пущина О.И. 2019. Распределение и некоторые черты биологии двурогого бычка *Enophrus dicercaus* (*Cottidae*) в российских водах Японского моря // Там же. Т. 59. № 2. С. 163—173. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020176>

Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Там же. Т. 56. № 3. С. 264—283. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030152>

- Панченко В.В., Матвеев А.А., Панченко Л.Л. 2020. Сезонное распределение нитчатого шлемоносца *Gymnoscopus pistilliger* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Там же. Т. 60. № 2. С. 174–182. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020174>
- Паракецов И.А. 1962. О некоторых защитных приспособлениях у разных популяций и видов тихоокеанских подкаменщиков (Cottidae) // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 42. С. 146–154.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пущина О.И. 2005. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 142. С. 246–269.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соломатов С.Ф. 2008. Состав и многолетняя динамика донных ихтиоценов северного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Сон Ён Хо. 1986. О распределении рыб в прибрежных водах Восточного моря // Тр. Вонсан. ин-та рыб. хозяйства Восточного моря. № 1. С. 132–150.
- Токранов А.М. 1991. Особенности питания рогатковых рыб рода *Triglops* Reinhardt (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 5. С. 46–52.
- Токранов А.М. 1995. Размерно-половая структура рогатковых рыб рода *Triglops* (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 134–136.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2009. Особенности распределения и динамика уловов рогатковых рыб рода *Triglops* Reinhardt, 1830 (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Докл. IX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 125–140.
- 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.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 483 с.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В. 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Глава 1. Рыбообразные и рыбы. Класс Cephalaspidomorpha – 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.
- Яричин В.Г., Покудов В.В. 1982. Формирование структурных особенностей гидрофизических полей и течений в северной глубоководной части Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 96. С. 86–95.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd, 391 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds.). 2019. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp.Version 06/2019>)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. Fishbase. World Wide Web electronic publication. ([www.fishbase.de/search.php.Version 04/2019](http://www.fishbase.de/search.php.Version 04/2019))
- Kim I.-S., Yoon C.-H. 1992. Synopsis of the Family Cottidae (Pisces: Scorpaeniformes) from Korea // Kor. J. Ichthyol. V. 4. № 1. P. 54–79.
- Mito K., Nishimura A., Yanagimoto T. 1999. Ecology of groundfishes in the Eastern Bering Sea, with emphasis on food habits // Dynamics of the Bering Sea / Eds. Loughlin T.R., Ohtani K. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program. P. 537–580.
- Mori T. 1952. Check-list of the fishes of Korea // Mem. Hanyo Univ. Agric. V. 1. № 3. P. 1–228.
- Nishikawa J., Sonoda T., Sakurai I. et al. 2000. Diets of demersal fishes and macrobenthos in the coastal water off Tomakomai, Hokkaido // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 66. № 1. P. 33–43.
- Pietsch T.W. 1993. Systematics and distribution of cottid fishes of the genus *Triglops* Reinhardt (Teleostei: Scorpaeniformes) // Zool. J. Linn. Soc. V. 109. № 4. P. 335–393.
- Tokranov A.M., Orlov A.M. 2008. Patterns of distribution and catch dynamics of sculpins of the genus *Triglops* (Cottidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Marine biodiversity and biore-sources of the North-Eastern Asia: book and abstracts. Jeju, Korea: Cheju Nat. Univ. P. 129–132.
- Wakabayashi K. 1986. Interspecific feeding relationships on the continental shelf of the eastern Bering Sea, with special reference to yellowfin sole // Bull. N. Pacif. Fish. Comm. V. 47. P. 3–30.

## ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *SCORPAENOPSIS PAPUENSIS* (SCORPAENIDAE)

© 2021 г. Н. Г. Емельянова<sup>1</sup>, Д. А. Павлов<sup>1</sup>, \*

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

\*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.02.2020 г.

После доработки 27.02.2020 г.

Принята к публикации 03.03.2020 г.

Исследовали строение гонад, морфологию ооцитов, подвижность сперматозоидов после активации и их ультраструктуру у особей *Scorpaenopsis papuensis*. Ооциты имеют стебельки, прикрепляющиеся к стромальному стержню, расположенному в центре каждого из двух обособленных яичников. Распределение ооцитов по диаметру свидетельствует о непрерывном типе оогенеза и порционном икрометании. В гипертрофированном мочевом пузыре самцов обнаружены сперматозоиды ( $0.005\text{--}0.011 \times 10^9$  в мл). Сперматозоиды, взятые из семенников, сохраняют высокую скорость поступательных движений в течение, по крайней мере, 13 мин после активации. По форме сперматозоидов *Sc. papuensis* существенно не отличается от представителей подотряда Scorpaenoidei с внешним осеменением. Углубление в основании ядра сперматозоида отсутствует, проксимальная и дистальная центриоли расположены ортогонально друг к другу.

**Ключевые слова:** *Scorpaenopsis papuensis*, Scorpaenoidei, половой дихроматизм, ооциты, сперматозоиды, ультраструктура.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010082

Скорпеновидные рыбы (Scorpaenoidei) включают около 500 видов, распространённых в тропических, субтропических и умеренных водах, но главным образом в Индо-Пацифике (Fricke et al., 2020). Несмотря на то что эти рыбы широко известны, поскольку представляют опасность из-за наличия ядовитых желёз в основании лучей плавников, а также повсеместно содержатся в морских аквариумах, биология большинства видов остаётся неисследованной. Достаточно полно описана биология некоторых промысловых видов семейства Sebastidae, видов того же семейства и семейства Synanceiidae, являющихся объектами аквакультуры, а также представителей подсемейства Pteroinae в связи с инвазией в прибрежные зоны Северо-Западной Атлантики, Карибских о-вов и Мексиканского залива (Kwik, 2011; Santhanam, 2019). В ряде тропических регионов в связи с интенсивным промыслом и изъятием из экосистемы крупных хищных рыб скорпеновидные рыбы являются конечным звеном трофической цепи. При этом многие виды обитают в прибрежных зонах с биотопами, особенно подверженными деградации вследствие антропогенного воздействия и глобального изменения климата. В связи с этим исследование их репродуктивных характеристик является особенно актуальным для сохранения биоразнообразия сложившихся биотопов.

Биология размножения представителей многих таксономических групп, редко используемых в качестве объектов промысла или аквариумного бизнеса, остаётся неизвестной. Одна из таких групп – род *Scorpaenopsis* (Scorpaenidae: Scorpaeninae), включающий 28 валидных видов (Froese, Pauly, 2019). Объект нашей работы – *Scorpaenopsis papuensis*. Вид распространён в Тихом океане от Индонезии и Филиппин до о-вов Общества, к северу от о-вов Рюкю, к югу от Большого Барьерного Рифа и Фиджи (Froese, Pauly, 2019). Рыбы достигают максимальной длины (*TL*) 250 мм (Myers, 1999), по другим данным, не более *SL* 195 мм и редко превышают 170 мм (Randall, Eschmeyer, 2001). Обитают в районах коралловых рифов и на каменистых участках на глубине до 40 м (Myers, 1999), а также в эстуариях и лагунах, часто среди водорослей, покрывающих твёрдый грунт (Kuiter, Topozuka, 2001). Являются хищниками-засадчиками с покровительственной окраской тела, ведут одиночный образ жизни (Allen, Erdmann, 2012). При освещении голубым или ультрафиолетовым светом тело излучает красный цвет; биолюминисценция может использоваться для внутривидовой коммуникации и обеспечения покровительственной окраски (Sparks et al., 2014).

Цель работы – исследовать особенности биологии размножения *Sc. papuensis*, включая строение гонад, состав и морфологию ооцитов и ультраструктуру сперматозоидов. Последний показатель значительно варьирует в разных таксономических группах (Jamieson, 1991; Mattei, 1991) и может быть использован для уточнения родственных отношений скорпеновидных рыб, которые остаются во многом неясными (Smith, Wheeler, 2004; Smith et al., 2018).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала выполнен на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Вьетнам) в марте 2015 и апреле 2017 гг. Особей *Sc. papuensis* отлавливали в прибрежной зоне залива Нячанг Южно-Китайского моря и в течение нескольких часов живыми доставляли в лабораторию. Вид идентифицировали по определителю рода *Scorpaenopsis* Индо-Пацифики (Randall, Eschmeyer, 2001). Биологический анализ проведён на наркотизированных (MS-222) особях.

Самцы ряда видов рыб подотряда Scorpaenoidei обладают гипертрофированным мочевым пузырём, в содержимом которого обнаружены сперматозоиды (Павлов, Емельянова, 2007, 2013, 2019; Pavlov, Emel'yanova, 2010; Емельянова, Павлов, 2020). Длину ( $K$ ) и ширину ( $k$ ) наполненного мочевого пузыря самцов и самок измеряли с помощью электронного штангенциркуля. Объём мочевого пузыря ( $V$ ) рассчитывали по формуле для сплюснутого сфероида:  $V = \pi/6 \times K^2 \times k$ . Концентрацию сперматозоидов в мочевом пузыре определяли в камере Горяева после разведения его содержимого в 10 раз.

Для анализа размерного состава ооцитов использовали фрагменты свежих гонад, помещённые в физиологический раствор. Изображения клеток получали с помощью микроскопа Nikon Eclipse E-200 и видекамеры. Диаметр ооцитов измеряли с использованием программы ImageJ, ооциты диаметром <50 мкм не учитывали. Для световой микроскопии фрагменты яичников фиксировали в жидкости Буэна; дальнейшая гистологическая обработка проведена общепринятыми методами с окрашиванием гематоксилин–эозином (Роскин, Левинсон, 1957).

Подвижность сперматозоидов одного из самцов регистрировали посредством компьютерного анализа (Павлов, 2006). На предметное стекло наносили мазок спермы, взятой из измельчённого семенника, после чего сперму активировали каплей морской воды и накрывали покровным стеклом. Для видеозаписи использовали микроскоп Nikon Eclipse E-200 (объектив  $\times 40$ , окуляр  $\times 10$ ),

видеокамеру и компьютер. Видеозапись подвижности сперматозоидов (в течение 13 мин при 25°C) начинали через 1 мин после активации спермы с периодичностью 2 мин, сохраняя 16 кадров, соответствующих перемещению клеток в течение 0.5 с. Скорость перемещения сперматозоидов по реальной криволинейной траектории (VCL) и прямолинейной (между начальной и конечной точками) траектории (VSL) определяли при помощи программы ImageJ, модуль MTrack2.

Для электронной микроскопии зафиксированы фрагменты семенников трёх самцов. Фиксатор – смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере при pH 7.4 с добавлением хлористого натрия (2.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхоксида осмия. Дальнейшую обработку для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) проводили по общепринятым методам (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в сканирующем электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для получения изображений использовали цифровую камеру ES-500W (“Gatan”, США) и программу Digital Micrograph.

Измерения сперматозоидов проведены на их изображениях (СЭМ) посредством программы ImageJ. Для описания формы головки и средней части сперматозоида использовали четыре индекса:  $HL/HW$  – отношение длины головки к её ширине,  $MPW/MPL$  – отношение ширины средней части к её длине,  $HL/MPL$  – отношение длины головки к длине средней части,  $HW/MPW$  – отношение ширины головки к ширине средней части (Павлов, Емельянова, 2018). Статистический анализ проведён с помощью программы GraphPad Prism 5.03.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Размер рыб, половой дихроматизм и строение внутренних органов

Биологические показатели рыб приведены в табл. 1. Самки представлены особями с яичниками II, II–III ( $TL$  116–150 мм,  $n = 5$ ) и IV ( $TL$  140–170 мм,  $n = 5$ ) стадий зрелости. Семенники самцов имели IV стадию зрелости. Соотношение длина ( $TL$ , см) – масса тела ( $W$ , г) для рыб обоих полов аппроксимировано уравнением:  $W = 0.0155 TL^{3.0466}$ ,  $R^2 = 0.972$ .

В окончании колючей части спинного плавника самцов (включающей 11 колючих лучей) име-

Таблица 1. Биологические показатели исследованных особей *Scorpaenopsis papuensis*

Пол	Число рыб, экз.	Длина, мм		Масса, г			ГСИ, %
		<i>TL</i>	<i>SL</i>	<i>W</i>	<i>w</i>	<i>g</i>	
Самки	10	116–170	95–134	23–74	21–69	0.03–0.94	0.14–1.60
		144 (16)	118 (12)	53 (15)	48 (14)	0.47 (0.31)	0.91 (0.49)
Самцы	11	134–217	109–182	40–188	34–178	0.01–0.16	0.02–0.10
		172 (25)	142 (21)	98 (46)	90 (45)	0.06 (0.04)	0.06 (0.03)

**Примечание.** *TL* – полная длина, *SL* – стандартная длина, *W* – общая масса, *w* – масса тела без внутренностей, *g* – масса гонад, ГСИ – гонадосоматический индекс, % *w*; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и (в скобках) – среднее квадратическое отклонение.

ется тёмное пятно. Пятно смещено к верхней кромке плавника, а его расположение варьирует у разных особей: между лучами 7–8 (рис. 1а), 6–10 (рис. 1б) или 7–9 (рис. 1в). В колючей части спинного плавника всех самок пятно отсутствует (рис. 1г, 1д). У особей обоих полов тёмные размытые пятна могут присутствовать в верхней передней и задней областях мягкой части спинного плавника (включающей последний (12-й) колючий луч и 9 членистых).

У самцов небольшие семенники лежат в ретростральной части полости тела, а удлинённые семяпроводы разделены на всём протяжении и сливаются непосредственно перед генитальным отверстием (рис. 1е). Гипертрофированный мочевой пузырь занимает среднюю и каудальную часть полости тела. Семяпроводы лежат на поверхности мочевого пузыря. Объём мочевого пузыря самцов *TL* 145–190 мм составляет 4.1–5.4 мл ( $n = 4$ ). В мочевых пузырях обнаружены зрелые сперматозоиды, концентрация которых составила  $0.005–0.011 \times 10^9$  в мл ( $n = 3$ ). Яичники самок полностью обособлены, а яйцеводы сливаются непосредственно перед половым отверстием (рис. 1ж). Объём мочевого пузыря самок *TL* 116–150 мм варьирует в пределах 0.04–0.80 (в среднем 0.46) мл ( $n = 4$ ).

#### Размерный состав и морфология ооцитов

Гонадосоматический индекс (ГСИ) самок с яичниками II и II–III стадий зрелости составляет 0.14–0.67 (0.48)% ( $n = 5$ ), с яичниками IV стадии – 1.08–1.60 (1.33)% ( $n = 5$ ). В яичниках IV стадии зрелости доминируют превителлогенные ооциты диаметром до 100 мкм (рис. 2). Среди клеток диаметром 100–150 мкм практически все ооциты, кроме единичных, наиболее мелких, вступили в период вителлогенеза. Доля ооцитов, завершивших вителлогенез, диаметром 400–500 мкм является наименьшей.

Яичники имеют экзовариальную полость. В центре каждого яичника находится стромальный стержень из соматической ткани, к которому при-

крепляются стельки половых клеток (рис. 3). Стельки, включающие соединительную ткань и кровеносные сосуды, удлиняются по мере увеличения диаметра ооцитов. Превителлогенные ооциты прилегают к стромальному стержню, а старшая генерация представлена заполненными желтком ооцитами с ядром в центре, локализуемыми по периферии герминативной части яичника. Яйценосные пластинки не выражены. Нативные ооциты, извлечённые из яичника, не распадаются на отдельные клетки, а остаются в компактных группах, соединённых основаниями стельков.

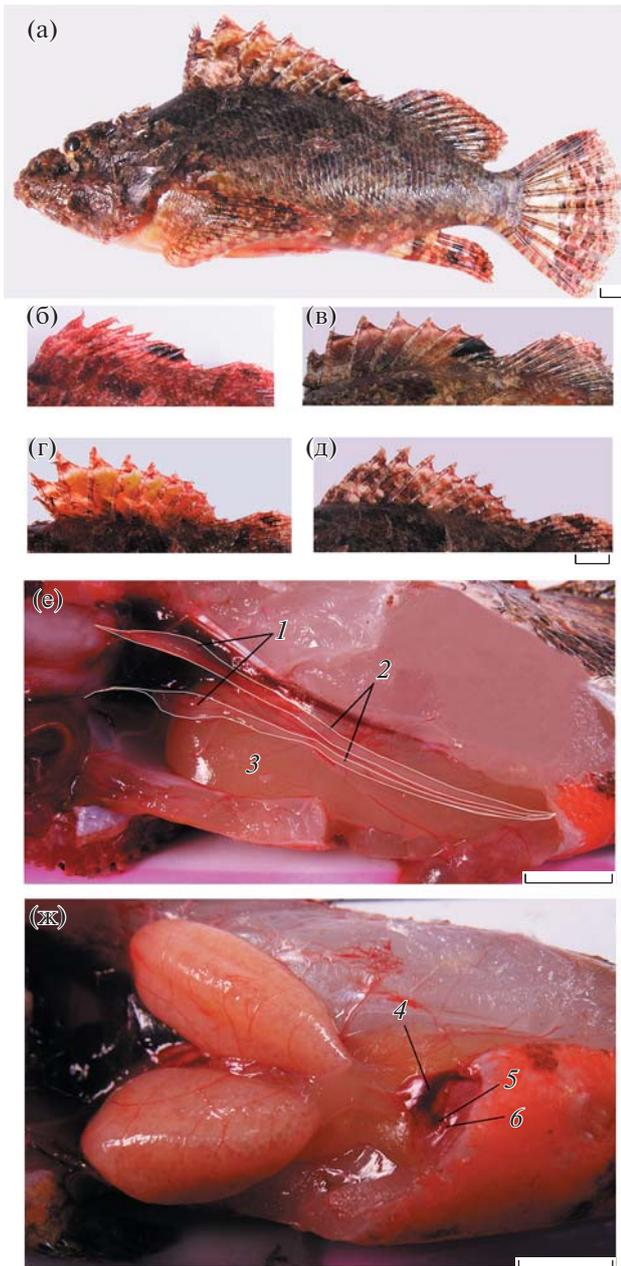
#### Подвижность сперматозоидов после активации

Средняя скорость перемещения сперматозоидов по реальной криволинейной траектории и по прямолинейной траектории (между начальной и конечной точками) через 1 мин после активации составляет соответственно 38.8 и 27.4 мкм/с (рис. 4); через 13 мин – 22.2 и 12.6 мкм/с. Через 30 мин после активации высокую подвижность сохраняют ~ 20% сперматозоидов.

#### Ультраструктура сперматозоидов

Сперматозоиды *Sc. papuensis* имеют головку округлой формы, умеренно развитую среднюю часть и жгутик (рис. 5а). По данным СЭМ, длина головки составляет в среднем 1.76 мкм, ширина – 1.87 мкм ( $n = 11$ ). Относительные размеры головки и средней части, характеризующие форму сперматозоидов, приведены в табл. 2.

Головка сперматозоида окружена ядерной мембраной, не содержащей пор, и плазмалеммой. Хроматиновый материал головки плотно упакован. В нём иногда встречаются небольшие полости со светлым матриксом. Углубление в основании ядра, в цитоплазме которого обычно находится центриольный комплекс, отсутствует. Проксимальная и дистальная центриоли расположены под основанием головки и лежат ортогонально друг к другу; проксимальная центриоль



**Рис. 1.** *Scorpaenopsis papuensis*: а – самец TL 209 мм, IV стадия зрелости гонад; б–д – колючая часть спинного плавника (б – самец TL 164 мм, IV стадия; в – самец TL 163 мм, IV; г – самка TL 143 мм, II; д – самка TL 136 мм, II–III); е – мочеполовая система самца TL 158 мм, IV (контуры семенников и семяпроводов обведены); ж – яичники самки TL 140 мм, IV; 1 – семенники, 2 – семяпроводы, 3 – мочевого пузырь, 4–6 – анальное, половое и мочевого отверстия. Масштаб: 10 мм.

торцом обращена к боковой поверхности дистальной (рис. 5б). В цитоплазме средней части обычно заметны два–пять сечений митохондрий (рис. 5в). Митохондрии имеют, как правило, округлую форму и матрикс средней плотности.

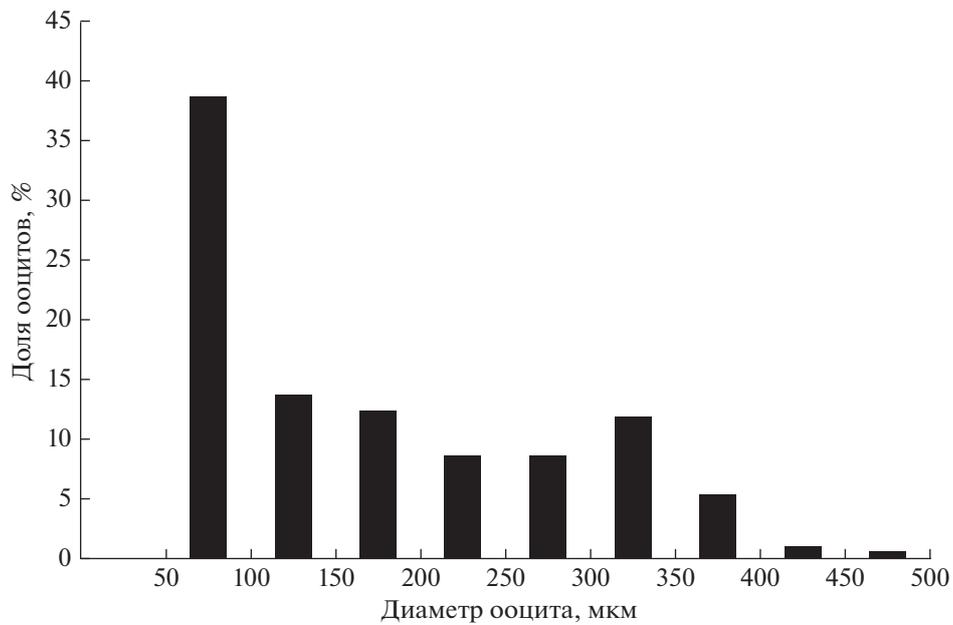
Цитоплазматический канал, в котором расположена начальная часть жгутика, имеет небольшое расширение каплевидной формы. Аксонема жгутика построена по классической схеме и состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных ( $9 \times 2 + 2$ ). Микротрубочки аксонемы электропрозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика.

## ОБСУЖДЕНИЕ

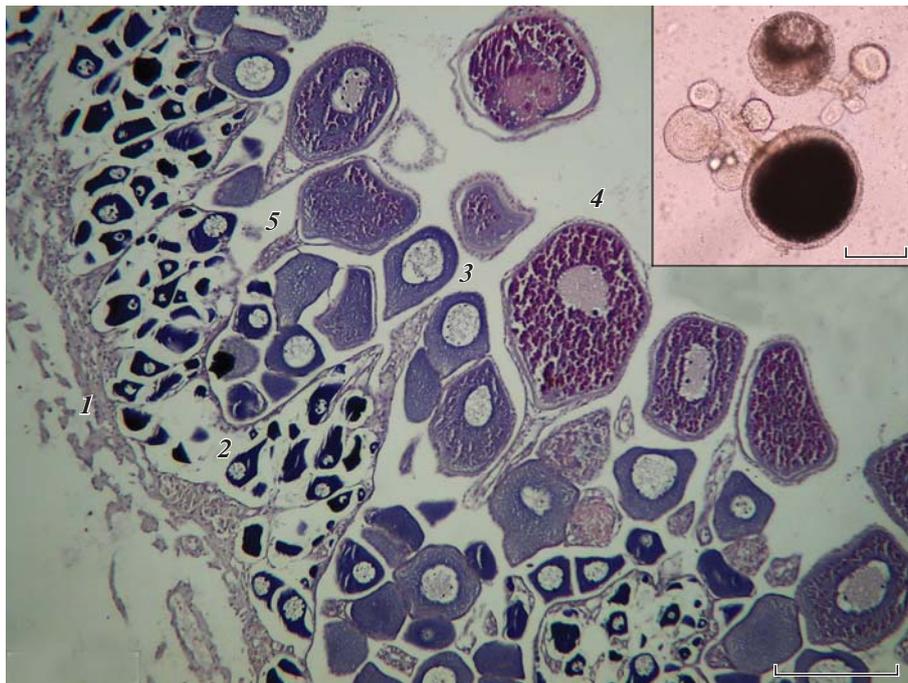
Из шести самок, отловленных в марте 2015 г., лишь одна имела яичники IV стадии зрелости и высокий ГСИ (1.6%). Можно предположить, что наиболее мелкая самка (TL 116 мм) является неполовозрелой, а более крупные особи с гонадами II и II–III стадий зрелости достигли половой зрелости, но не размножаются в марте. Все самки, собранные в апреле 2017 г., имели гонады IV стадии зрелости, что предполагает их участие в размножении.

В соответствии с диагностическими признаками (Myers, 1999) особи *Sc. papuensis* имеют пурпурное пятно в окончании колючей части спинного плавника. Вместе с тем на иллюстрациях, приведённых в FishBase (Froese, Pauly, 2019), такое пятно выглядит тёмным, а у части особей отсутствует. Мы обнаружили половой дихроматизм *Sc. papuensis*: наличие тёмного пятна у самцов и отсутствие у самок. При этом как половой дихроматизм, так и половой диморфизм в целом не свойственны представителям подотряда Scorpaenoidei, за исключением различий в темпе роста и длине самцов и самок, например, у видов родов *Sebastes* (Lenarz, Wyllie Echeverria, 1991; Love et al., 2002), *Pterois* (Edwards et al., 2014), *Dendrochirus* (Павлов, Емельянова, 2019), *Scorpaena* (Куцын и др., 2019) и *Inimicus* (Емельянова, Павлов, 2020).

Уникальное для костистых рыб строение яичников с яйценосной стромой, расположенной в центре гонады, и ооцитами, развивающимися на стебельках, а после овуляции включающимися в желеобразную массу (cystovarian type II-3) (Takano, 1989 – цит. по: Koya, Muñoz, 2007), описано у ряда видов подотряда Scorpaenoidei из разных таксономических групп: *Scorpaena notata*, *Scorpaenopsis possi*, *Sebastapistes cyanostigma* (Scorpaenidae: Scorpaeninae) (Muñoz et al., 2002a; Павлов, Емельянова, 2007; Muñoz, 2010; Pavlov, Emel'yanova, 2010), *Dendrochirus brachypterus*, *D. zebra*, *Pterois miles*, *P. volitans* (Scorpaenidae: Pteroinae) (Fishelson, 1978; Pavlov, Emel'yanova, 2010; Morris et al., 2011), *Helicolenus dactylopterus* (Sebastidae: Sebastinae) (Koya, Muñoz, 2007; Muñoz, 2010), *Synanceia horrida* (Synanceiidae: Synanceiinae) (Емельянова, Павлов, 2020). Такое же строение яичников обнаружено и у *Sc. papuensis*. Судя по распределению ооцитов в яичниках половозрелых самок, этому виду свой-



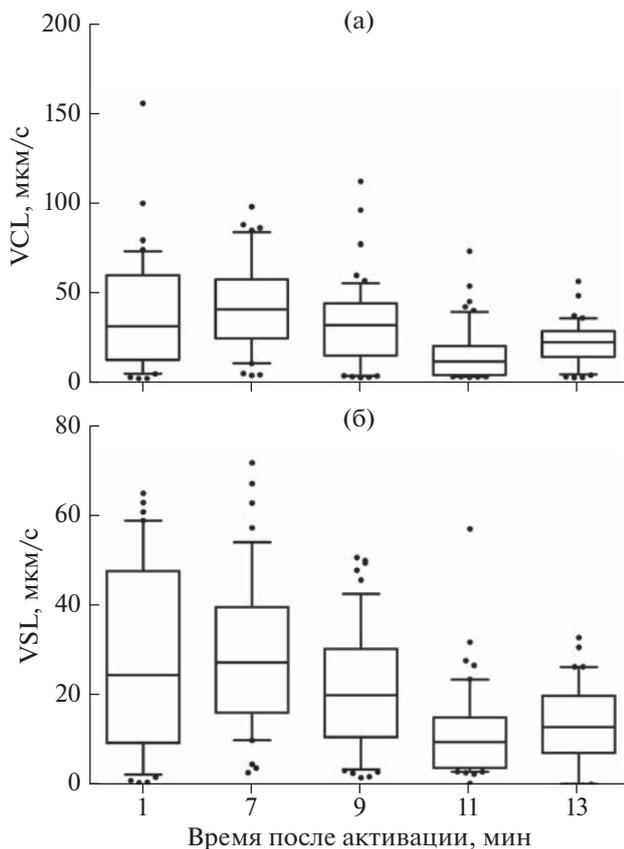
**Рис. 2.** Распределение ооцитов (число ооцитов 212) по диаметру у самки *Scorpaenopsis papuensis* TL 170 мм, IV стадия зрелости гонад, гонадосоматический индекс 1.4%.



**Рис. 3.** Фрагмент яичника самки *Scorpaenopsis papuensis* (TL 170 мм, стадия зрелости гонад IV, гонадосоматический индекс 1.4%) и ооциты *in vivo* (на врезке): 1 – строма, 2 – превителлогенный ооцит, 3 – вителлогенный ооцит в начале накопления желточных включений, 4 – заполненный желтком ооцит, 5 – стебельк. Масштаб: 200 мкм.

ствен непрерывный тип оогенеза с порционным икрометанием. Такой тип размножения тропических рыб семейства Scorpaenidae сопровождается низкими значениями ГСИ самок с яичниками IV стадии зрелости: 1.08–1.60% у *Sc. papuensis* (насто-

ящая статья), 0.89–1.05% у *Sc. possi* и 1.30–1.61% у *Sebastapistes cyanostigma* (Павлов, Емельянова, 2007; Pavlov, Emel'yanova, 2010). Тем не менее ГСИ нескольких самок *D. zebra* с таким же типом икрометания и яичниками близкими к овуляции



**Рис. 4.** Скорость перемещения сперматозоидов самца *Scorpaenopsis rapuensis* (TL 190 мм, IV стадия зрелости гонад, гонадосоматический индекс 0.1%) в зависимости от времени после активации: а – по реальной траектории (VCL); б – между начальной и конечной точками (VSL). Каждый бокс включает 5 горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); (•) – значения за пределами 10 и 90% данных.

(IV–V стадия зрелости) превысил 8% (Павлов, Емельянова, 2019). Такие самки обычно отсутствуют в уловах скорпеновых рыб с мелкими (диаметром ~1 мм) овулирующими ооцитами, по-

**Таблица 2.** Морфологические параметры сперматозоидов *Scorpaenopsis rapuensis* ( $n = 11$ )

Показатель	lim	$M$	$\sigma$
HL/HW	0.80–1.03	0.94	0.07
MPW/MPL	1.73–2.82	2.05	0.34
HL/MPL	2.14–3.65	2.66	0.47
HW/MPW	1.23–1.59	1.38	0.12
Длина жгутика, мкм	21.45–39.1	30.7	5.7

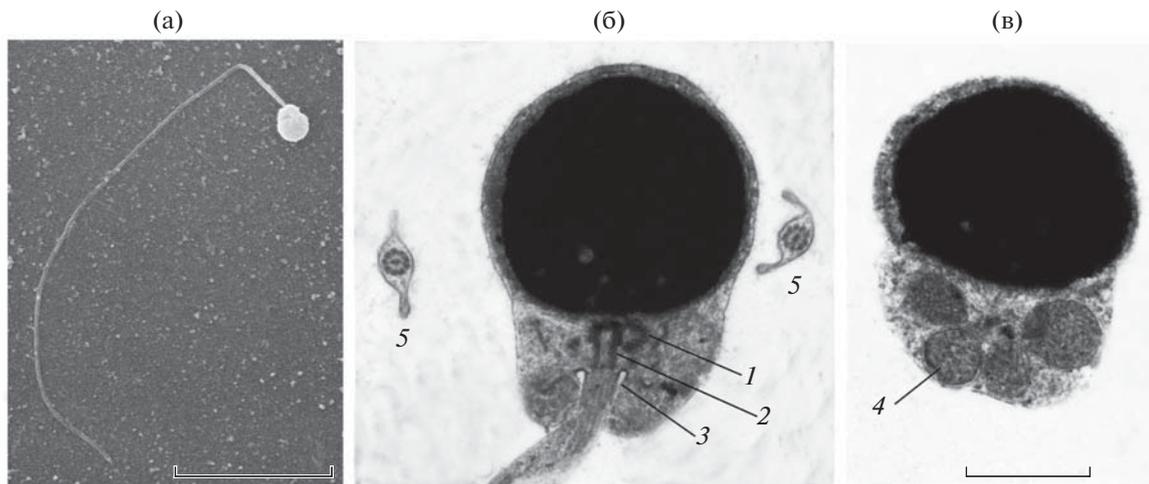
**Примечание.** lim – пределы варьирования показателя,  $M$  – среднее значение,  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение; HL – длина головки, HW – ширина головки, MPL – длина средней части, MPW – ширина средней части.

скольку их гидратация и переход к овуляции происходят очень быстро (возможно, на протяжении нескольких часов).

Половозрелые самцы *Sc. rapuensis* имеют гипертрофированный мочевой пузырь, в котором обнаружены зрелые сперматозоиды. Их концентрация меньше, чем в мочевом пузыре *D. zebra* (Павлов, Емельянова, 2019) – 0.005–0.011 против 0.015–0.202  $\times 10^9$  в мл. Роль гипертрофированного мочевого пузыря самцов рыб отряда Scorpaeniformes в размножении (включая непосредственное участие в осеменении), а также путь проникновения сперматозоидов в мочевой пузырь неоднократно обсуждались (Черняев, 1979; Павлов, Емельянова, 2007, 2013, 2019; Pavlov, Emel'yanova, 2010; Емельянова, Павлов, 2020), но пока остаются неясными.

В соответствии с оценкой подвижности сперматозоидов рыб, принятой для компьютерного анализа спермы, сперматозоиды с VCL > 20 мкм/с и VSL > 3 мкм/с являются полностью подвижными (Lahnsteiner et al., 1996; Павлов, 2006). Через 13 мин после активации сперматозоидов *Sc. rapuensis* средние значения этих показателей выше и, таким образом, сперматозоиды способны к осеменению. Продолжительность поступательного перемещения сперматозоидов *Sc. rapuensis* близка к таковой, отмеченной у взятых из мочевого пузыря половых клеток *Sc. possi* ( $\geq 15$  мин) и *S. cyanostigma* (12–15 мин), но сперматозоиды, полученные из семенников, перемещались в течение 5–6 мин (Павлов, Емельянова, 2007; Pavlov, Emel'yanova, 2010). В целом продолжительность подвижности сперматозоидов после активации у видов семейства Scorpaenidae существенно больше, чем у многих морских рыб (за исключением представителей семейств Sparidae, Labridae и отряда Anguilliformes, сперматозоиды которых остаются подвижными до 15–20 мин). Вместе с тем начальная скорость перемещения сперматозоидов ряда промысловых морских рыб (*Hippoglossus hippoglossus*, *Gadus morhua*, *Merluccius merluccius*, *Scophthalmus maximus*, *Thunnus thynnus*) существенно больше, чем у скорпеновых: через 1 мин после активации от 70 до >200 мкм/с (Cosson et al., 2008). Продолжительная фертильность сперматозоидов рыб семейства Scorpaenidae, очевидно, связана с особым способом соединения гамет. Предполагается, что сперматозоиды вымётываются внутрь кладки ооцитов, представляющей собой полую слизистую плавающую трубочку, образованную двумя слоями ооцитов. В результате последующего смыкания концов трубочки сперма удерживается внутри кладки, повышая вероятность контакта между гаметами (Morris et al., 2011; Павлов, Емельянова, 2013).

Ультраструктура сперматозоидов скорпеновидных рыб описана у небольшого числа видов



**Рис. 5.** Ультраструктура сперматозоидов *Scorpaenopsis papuensis*: а – общий вид сперматозоида (сканирующая электронная микроскопия, СЭМ); б, в – головка сперматозоида (трансмиссионная электронная микроскопия, ТЭМ); 1 – проксимальная центриоль, 2 – дистальная центриоль, 3 – расширение цитоплазматического канала, 4 – митохондрия, 5 – поперечные срезы жгутиков. Масштаб: а – 10; б, в – 1 мкм.

(Muñoz et al., 2002b; Vila et al., 2007, 2010; Павлов, Емельянова, 2007, 2018; Sàbat et al., 2009; Емельянова, Павлов, 2020). По форме головки и средней части сперматозоида *Sc. papuensis* существенно не отличается от исследованных ранее видов семейств Scorpaenidae (роды *Scorpaena*, *Sebastapistes*, *Scorpaenopsis*, *Parascorpaena*, *Dendrochirus*) и Synanceiidae (роды *Synanceia* и *Inimicus*), сравнение параметров сперматозоидов которых приведено ранее (Павлов, Емельянова, 2018; Емельянова, Павлов, 2020). При этом по отношению длины головки к её ширине ( $HL/HW = 0.94$ ) *Sc. papuensis* приближается не с представителем того же рода *Sc. possi* ( $HL/HW = 0.87$ ), а с видами *Scorpaena notata* ( $HL/HW = 0.93$ ) и *S. horrida* ( $HL/HW = 0.91$ ). В целом индекс  $HL/HW$  у представителей семейства Sebastidae с внутренним осеменением (роды *Sebastes*, *Sebasticus*, *Helicolenus*) существенно больше, чем у видов с внешним осеменением. Например, у *Helicolenus dactylopterus*, характеризующегося внутренним осеменением и выметыванием желеобразной кладки на ранних стадиях эмбриогенеза (Коуа, Muñoz, 2007),  $HL/HW$  составляет  $\approx 2.6$ – $3.6$  (Vila et al., 2010. Figs. 1F, 2D). Удлиненная головка ряда видов рыб с внутренним осеменением является приспособлением к проникновению в среду с вязким содержимым (Jamieson, 1991; Mattei, 1991; Burns, Weitzman, 2005; Frehlick et al., 2006). Таким образом, по форме головки сперматозоида представители семейства Synanceiidae обближаются с видами семейства Scorpaenidae и обособлены от видов семейства Sebastidae, что не соответствует последней филогенетической схеме (Smith et al., 2018), построенной на основе большого числа морфологических и молекулярных признаков. Согласно этой схеме мо-

нофилетическое семейство Synanceiidae представляет собой обособленную кладу, а представители Scorpaenidae и Sebastidae входят в состав большой сестринской клады (названной Scorpaenidae), причём виды последнего семейства рассматриваются как наиболее продвинутые.

По ультраструктуре сперматозоидов *Sc. papuensis* отличается от всех исследованных видов подотряда Scorpaenoidei полным отсутствием углубления в основании головки, в котором обычно располагается центриольный комплекс, и наличием расширения цитоплазматического канала (в котором расположена базальная часть жгутика) своеобразной каплевидной формы. Аналогичное расширение отмечено только у *Parascorpaena picta* (Павлов, Емельянова, 2018), но оно занимает значительно большую площадь, имеет форму неправильного треугольника, а на его плазмалемме локализируются электроплотные частицы, не отмеченные у других видов. Ортогональное расположение проксимальной и дистальной центриолей в сперматозоиде *Sc. papuensis* свойственно также *D. zebra* и *Inimicus sinensis* (Павлов, Емельянова, 2018; Емельянова, Павлов, 2020). Такая же взаимная локализация центриолей отмечена и у *S. horrida*, хотя в части клеток наблюдается латеральное смещение проксимальной центриоли и её локализация под острым углом к дистальной (Павлов, Емельянова, 2018). Эта изменчивость может быть связана с незавершённостью формирования сперматозоидов из сперматид у части клеток, что отмечено для *H. dactylopterus* (Vila et al., 2010). Анализ проведённого ранее сравнения ультраструктуры сперматозоидов скорпеновидных рыб (Павлов, Емельянова, 2018) показал, что по числу сечений митохондрий в средней части сперматозоида

*Sc. papuensis* имеет сходство с *D. zebra*, *S. cyanostigma* и *S. notata*, а по длине жгутика — с *S. horrida*, *S. cyanostigma* и представителем того же рода (*Sc. possi*). Накопление данных по ультраструктуре сперматозоидов скорпеновидных рыб позволит более точно выявить специфику таксономических групп разного ранга.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем признательность Во Тхи Ха и Динь Тхи Хай Йен (Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра) за помощь в сборе материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования профинансированы Российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (Нячанг, Вьетнам).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2020. Некоторые данные по репродуктивной биологии *Inimicus sinensis* (Synbranchiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 318–327. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030108>
- Куцын Д.Н., Скуратовская Е.Н., Чеснокова И.И. 2019. Размерно-возрастная структура, рост и созревание морского ерша *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) из вод юго-западного Крыма (Чёрное море) // Там же. Т. 59. № 6. С. 651–656. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060067>
- Павлов Д.А. 2006. Метод оценки качества спермы рыб // Там же. Т. 46. № 3. С. 384–392.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2007. Особенности биологии размножения двух видов тропических рыб семейства Scorpaenidae // Там же. Т. 47. № 3. С. 347–360.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2013. Переход к живорождению в отряде Scorpaeniformes: краткий обзор // Там же. Т. 53. № 1. С. 69–86. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010116>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2018. Сравнительный анализ морфологии сперматозоидов у трёх видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Там же. Т. 58. № 2. С. 201–214. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020091>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2019. Биологическая характеристика *Dendrochirus zebra* (Cuvier, 1829) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) из залива Нячанг Южно-Китайского моря // Биология моря. Т. 45. № 2. С. 75–85. <https://doi.org/10.1134/S0134347519020104>
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Уикли Б. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.
- Черняев Ж.А. 1979. Размножение и развитие большоголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Дyb.) оз. Байкал // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 6 (119). С. 1053–1067.
- Allen G.R., Erdmann M.V. 2012. Reef fishes of the East Indies. V. I–III. Tropical Reef Research. Perth, Australia: Univ. Hawaii Press, 1260 p.
- Burns J.R., Weitzman S.H. 2005. Insemination in ostariophysan fishes // Viviparous fishes / Eds. Uribe M.C., Grier H.J. Homestead, Florida: New Life Publ. P. 107–134.
- Cosson J., Groison A.L., Suquet M. et al. 2008. Studying sperm motility in marine fish: an overview on the state of the art // J. Appl. Ichthyol. V. 24. № 4. P. 460–486. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01151.x>
- Edwards M.A., Frazer T.K., Jacoby C.A. 2014. Age and growth of invasive lionfish (*Pterois* spp.) in the Caribbean Sea, with implications for management // Bull. Mar. Sci. V. 90. № 4. P. 953–966. <https://doi.org/10.5343/bms.2014.1022>
- Fishelson L. 1978. Oogenesis and spawn-formation in the pigmy lion fish *Dendrochirus brachypterus* (Pteroidae) // Mar. Biol. V. 46. P. 341–348.
- Frehlick L.J., Eirín-López J.M., Prado A. et al. 2006. Sperm nuclear basic proteins of two closely related species of Scorpaeniform fish (*Sebastes maliger*, *Sebastobius* sp.) with different sexual reproduction and the evolution of fish protamines // J. Exp. Zool. V. 305A. P. 277–287.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/ 2020)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. (<http://www.fishbase.org>. Version 08/2019)
- Jamieson B.G.M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge, UK: Cambr. Univ. Press, 319 p.
- Koya Y., Muñoz M. 2007. Comparative study on ovarian structures in scorpaenids: possible evolutionary process of reproductive mode // Ichthyol. Res. V. 54. P. 221–230. <https://doi.org/10.1007/s10228-006-0394-7>
- Kuiter R.H., Tonozuka T. 2001. Pictorial guide to Indonesian reef fishes. Pt. 1. Eels–Snappers, Muraenidae–Lutjanidae. Zoonetics, Australia. Perth, Australia: University of Hawai'i Press, 302 p.
- Kwik J.T.B. 2011. The biology and ecology of small tropical scorpaenoids inhabiting shallow coastal habitats in Singapore: Ph. D. Thesis. Singapore: Nat. Univ. Singapore, 219 p. (<http://scholarbank.nus.sg/handle/10635/31654>)
- Lahnsteiner F., Berger B., Weismann T., Patzner R.A. 1996. Motility of spermatozoa of *Alburnus alburnus* (Cyprinidae) and its relationship to seminal plasma composition and sperm metabolism // Fish Physiol. Biochem. V. 15. P. 167–179.
- Lenarz W.H., Wyllie Echeverria T. 1991. Sexual dimorphism in *Sebastes* // Environ. Biol. Fish. V. 30. № 1–2. P. 71–80.
- Love M.S., Yoklavich M., Thorsteinson L. 2002. The rockfishes of the Northeast Pacific. Berkeley: Univ. Calif. Press, 406 p.
- Mattei X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implication in fishes // Can. J. Zool. V. 69. № 12. P. 3038–3055. <https://doi.org/10.1139/z91-428>
- Morris J.A. Jr., Sullivan C.V., Govoni J.J. 2011. Oogenesis and spaw formation in the invasive lionfish, *Pterois miles* and *Pterois volitans* // Sci. Mar. V. 75. № 1. P. 147–154. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n1147>

- Muñoz M. 2010. Reproduction in Scorpaeniformes // Reproduction and sexuality in marine fishes: patterns and processes / Ed. Cole K.S. Berkeley, Los Angeles: Univ. Calif. Press. P. 65–87.
- Muñoz M., Casadevall M., Bonet S. 2002a. The ovarian morphology of *Scorpaena notata* shows a specialized mode of oviparity // J. Fish Biol. V. 61. № 4. P. 877–887. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01849.x>
- Muñoz M., Casadevall M., Bonet S. 2002b. Testicular structure and semicyclic spermatogenesis in a specialized ovuliparous species: *Scorpaena notata* (Pisces, Scorpaenidae) // Acta Zool. V. 83. № 3. P. 213–219. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2002.00114.x>
- Myers R.F. 1999. Micronesian reef fishes: a comprehensive guide to the coral reef fishes of Micronesia. Barrigada, Guam: Coral Graphics, 522 p.
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G. 2010. Reproductive biology of species from the family Scorpaenidae and transition from oviparity to viviparity in the southern and northern Percomorpha // Viviparous Fishes II / Eds. Uribe M.C., Grier H.J. Homestead, Florida: New Life Publ. P. 89–105.
- Randall J.E., Eschmeyer W.N. 2001. Revision of the Indo-Pacific scorpionfish genus *Scorpaenopsis*, with descriptions of eight new species // Indo-Pac. Fish. № 34. 79 p.
- Sabat M., Lo Nostro F., Casadevall M., Muñoz M. 2009. A light and electron microscopic study on the organization of the testis and the semicyclic spermatogenesis of the genus *Scorpaena* (Teleostei, Scorpaenidae) // J. Morphol. V. 270. № 6. P. 662–672. <https://doi.org/10.1002/jmor.10707>
- Santhanam R. 2019. Biology and ecology of venomous marine scorpionfishes. London: Acad. Press, 312 p.
- Smith W.L., Wheeler W.C. 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data // Mol. Phylogen. Evol. V. 32. № 2. P. 627–646. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.006>
- Smith W.L., Everman E., Richardson C. 2018. Phylogeny and taxonomy of flatheads, scorpionfishes, sea robins, and stonefishes (Percomorpha: Scorpaeniformes) and the evolution of the lachrymal saber // Copeia. V. 106. № 1. P. 94–119. <https://doi.org/10.1643/CG-17-669>
- Sparks J.S., Schelly R.C., Smith W. et al. 2014. The covert world of fish biofluorescence: a phylogenetically widespread and phenotypically variable phenomenon // PLoS One. V. 9. № 1. Article e83259. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083259>
- Vila S., Muñoz M., Sabat M., Casadevall M. 2007. Annual cycle of stored spermatozoa within the ovaries of *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (Teleostei, Scorpaenidae) // J. Fish Biol. V. 71. № 2. P. 596–609. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01525.x>
- Vila S., Sabat M., Muñoz M., Casadevall M. 2010. Spermiogenesis particularities of a sperm storage species: *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae) // Sci. Mar. V. 74. № 4. P. 687–704. <https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n4697>

УДК 597.553.2.639.371.12

## ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* ПРИ ВЫПУСКЕ МОЛОДИ В РАЗНОМ ВОЗРАСТЕ НА ПРИМЕРЕ РЕКИ КОЛА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

© 2021 г. М. Ю. Алексеев<sup>1</sup>, \*, А. В. Зубченко<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

\*E-mail: mal@pinro.ru

Поступила в редакцию 16.01.2020 г.

После доработки 27.03.2020 г.

Принята к публикации 13.05.2020 г.

Представлены результаты сравнительного анализа эффективности искусственного воспроизводства атлантического лосося *Salmo salar* в р. Кола при выпуске молоди в 3-летнем (1980–2002 гг.) и годовалом (2003–2017 гг.) возрасте. После перехода рыболовных заводов на выпуск годовиков качественные показатели анадромных лососей искусственного происхождения достоверно не изменились. Величина промыслового возврата от выпущенных годовиков стала несколько меньше, чем от трёхлеток, но сохраняется на удовлетворительно высоком уровне. Рекомендовано уменьшить объём выпуска во избежание переуплотнения молоди, равномерно распределять её по наиболее подходящим для адаптации выростным участкам, отбирать производителей в маточное стадо в соответствии с исторически сложившейся субпопуляционной структурой.

**Ключевые слова:** атлантический лосось *Salmo salar*, искусственное воспроизводство, годовики и трёхлетки, промысловый возврат, структура популяции, р. Кола.

DOI: 10.31857/S004287522101001X

Ихтиофауна р. Кола, протекающей по самой густонаселённой территории Мурманской области, испытывает значительное антропогенное воздействие (загрязнение среды обитания, высокий уровень незаконного лова). В первую очередь это касается наиболее ценного ресурса – атлантического лосося *Salmo salar*, численность которого уже более 80 лет поддерживается за счёт искусственного воспроизводства.

Программы по искусственному воспроизводству широко используются для восстановления сокращающихся популяций (Черницкий, Лоенко, 1990; Seddon et al., 2007; Kostow, 2009). В то же время, являясь достаточно эффективным инструментом поддержания запасов атлантического лосося, заводское разведение не лишено серьёзных недостатков. К ним, в первую очередь, относятся инбридинг, ослабленный естественный отбор и непреднамеренная доместикация. Это ведёт к сокращению генетического разнообразия популяций, накоплению новых вредных мутаций, низкой приспособленности заводских рыб к речным условиям после выпуска, и в результате – к снижению репродуктивного успеха (Алтухов, 2004;

Jonsson, Jonsson, 2006; Araki, Schmid, 2010; Christie et al., 2014; Jonsson et al., 2019).

У анадромных лососей р. Кола эти недостатки проявились в смещении сроков нерестовой миграции, уменьшении длины и массы рыб, снижении доли самок в нерестовом стаде и возрастании доли особей младших возрастов (Белоусов, 1978; Салмов, 1981; Вшивцев, 1990; Зубченко и др., 2003). У молоди атлантического лосося, выпускаемой в трёхлетнем возрасте (2+) в процессе доместикации в условиях рыболовного завода, вырабатываются и закрепляются специфические отклонения в развитии, а также поведенческие реакции, существенно, а с определённого момента необратимо, отличающие её от диких сверстников (Алексеев и др., 2007; Орлов, 2007).

Для предупреждения и минимизации негативных тенденций потребовалось отслеживание тенденций в динамике количественных и качественных характеристик молоди и производителей атлантического лосося для внесения необходимых корректив в режим эксплуатации запаса, а также меры по его сохранению, включая биотехнику заводского воспроизводства (Зубченко и др., 2003;

Алексеев и др., 2007, 2017а). В отношении популяции лосося, населяющего р. Кола, исследования стали возможными благодаря мечению выпускаемой молодежи и полному учёту анадромных мигрантов на рыбоучётном заграждении (РУЗ), ежегодно устанавливаемом на период нерестового хода. В начале XXI в. рыболовными заводами было рекомендовано выпускать молодь атлантического лосося в возрасте годовика (1.). За прошедшее десятилетие на нерест вернулись анадромные мигранты нескольких поколений, выпущенных с заводов в годовалом возрасте, что позволяет сделать первые оценки последствий перехода на ранний выпуск.

Цель работы – сравнить эффективность искусственного воспроизводства атлантического лосося р. Кола при выпуске молодежи в разном возрасте – трёхлеток и годовиков. Задачи исследования: обобщить многолетние промыслово-биологические данные, провести сравнительный анализ состава анадромных мигрантов естественного и заводского происхождения, оценить величины промыслового возврата.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные, собранные в 2003–2017 гг. на РУЗ, устанавливаемом на р. Кола приблизительно в 25 км от устья (рис. 1), и фондовые материалы ПИПРО за 1980–2002 гг. У производителей естественного и заводского происхождения измеряли массу и длину по Смитту (*FL*), определяли пол и возраст (Мартынов, 1987), отслеживали динамику нерестового хода. Сравнивали биологические характеристики мигрирующих на нерест лососей естественного и заводского происхождения в разные периоды: когда выпускали трёхлеток (1980–2002 гг.) и годовиков (2003–2017 гг.).

С учётом мозаичной возрастной структуры, присущей атлантическому лососю, для облегчения расчётов данные по численности нерестовых мигрантов каждой возрастной группы были размещены в матрице напротив года нереста их родителей. Сопоставляя многолетние данные по численности поколений, образующих маточное стадо, и произведённого ими потомства были получены соответствующие коэффициенты промыслового возврата применительно к естественной и искусственно выращенной частям популяции. Дополнительно на основе данных об объёме ежегодно выпускаемой рыболовной продукции оценивали коэффициенты возврата от молодежи.

Производителей атлантического лосося заводского происхождения идентифицировали по ампутированному жировому плавнику. Молодь, выпускаемую в возрасте 2+, метили полностью. С переходом на выпуск годовиков метили часть мо-

лоди: по информации, содержащейся в отчётах Мурманского филиала Главрыбвода, непомеченными остаётся ~40% молодежи. При расчётах мы вносили соответствующие поправки.

Эффективность искусственного воспроизводства оценивали по двум основным показателям: количественному и качественному. Под первым обычно подразумевают долю лососей заводского происхождения в нерестовом стаде (Казаков, 1982). Дополнительно использовали следующие критерии: возврат от одного производителя, из числа отобранных в маточное стадо, возврат от одной самки, возврат от икры (суммарной абсолютной плодовитости использованных самок) и возврат от выпущенной рыболовным заводом молодежи. Качественные критерии характеризуют соотношение полов, сезонных рас, доли рыб разного морского и речного возраста, динамику нерестового хода. Все характеристики приведены в сравнении с аналогичными показателями лососей, полученных в результате естественного воспроизводства. Достоверность различий определяли по *t*-критерию Стьюдента для малых выборок при  $p < 0.05$  (Лакин, 1968).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении состояния нерестового стада атлантического лосося р. Кола уже неоднократно было отмечено, что у производителей заводского происхождения смещены сроки нерестовой миграции в сравнении с дикими лососями (Вшивцев, 1990; Зубченко и др., 2003). По нашим данным, пик нерестового хода лососей заводского происхождения в период выпуска их трёхлетками наблюдался в среднем примерно на две декады позже, чем у диких лососей (рис. 2а). Различия в динамике нерестового хода диких и заводских производителей сохраняются и при выпуске молодежи в возрасте годовика, но графики, описывающие этот процесс, выглядят менее смещёнными (рис. 2б). И в первом, и во втором случаях анадромная миграция заводских лососей завершается раньше из-за отсутствия среди них рыб осенней биологической группы. В естественной части популяции осенние рыбы составляют небольшую долю, и их миграция продолжается до октября. Наиболее вероятной причиной запоздалого нерестового хода лососей заводского происхождения является несовершенство физиологических механизмов, обеспечивающих импринтинг, или запечатление в долговременной памяти молодежи запаха, вида, звука и других отличительных особенностей родной реки. Это вынуждает затрачивать больше времени на выбор оптимального пути миграции. Замечено, что при искусственном воспроизводстве уровень стрейнга у лососёвых рыб возрастает (Салменкова, 2016).

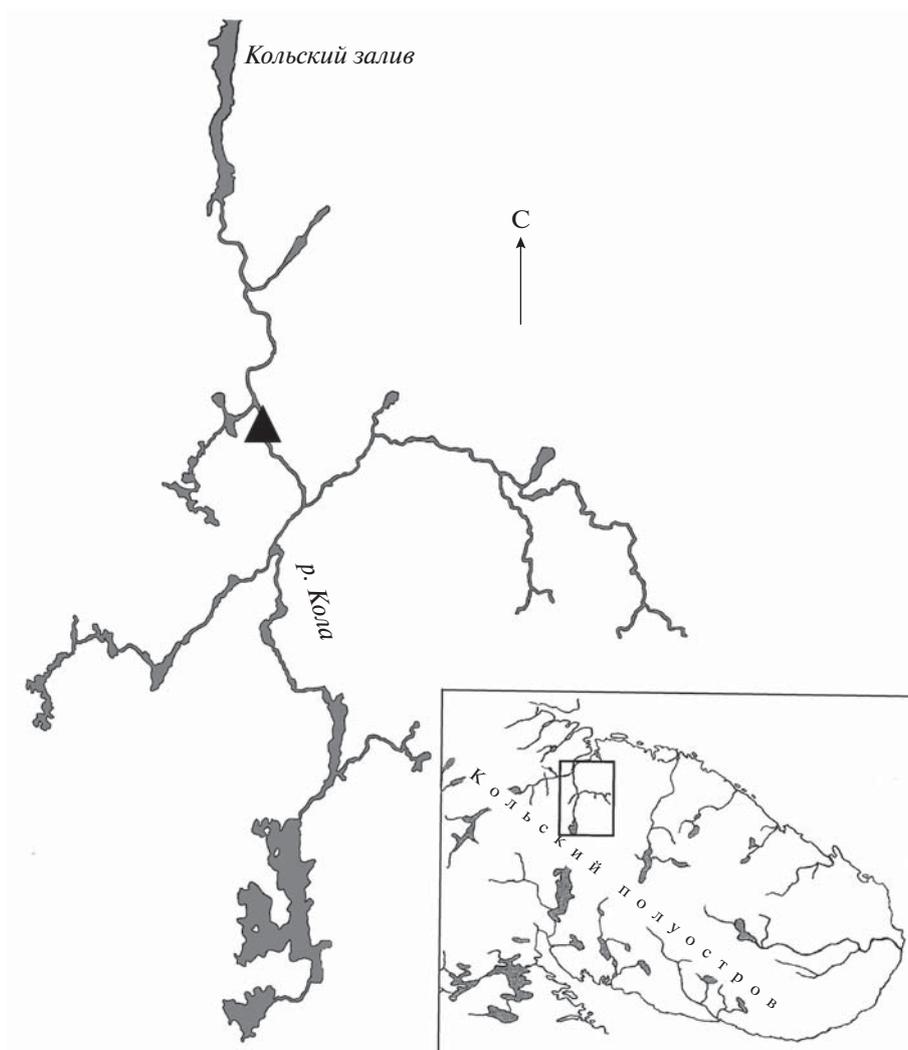
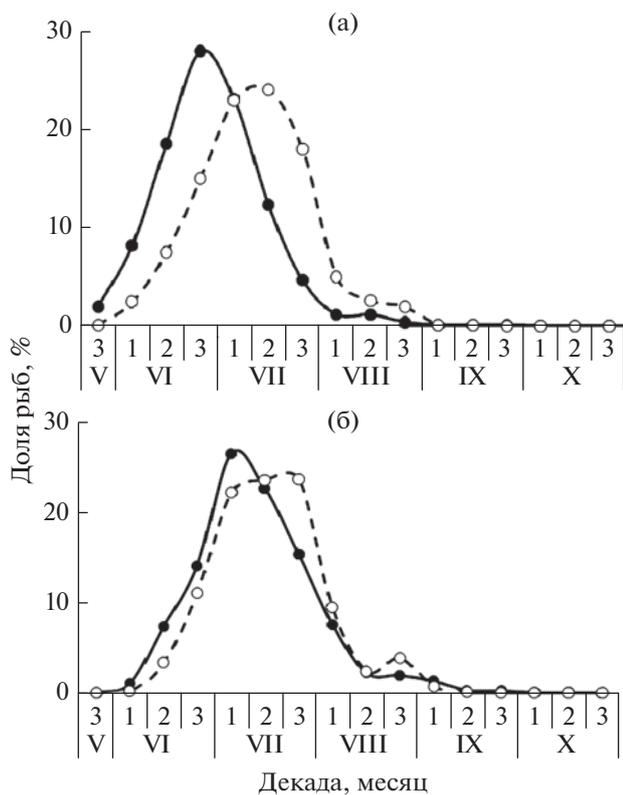


Рис. 1. Схема р. Кола и расположение рыбоучётного заграждения (▲).

Общий возраст атлантического лосося складывается из числа лет, проведённых в реке (обычно от 2 до 5 лет) и в море (1–4 года). По этой причине возрастная структура нерестового стада мозаична и состоит из множества различных возрастных комбинаций (групп), число которых может достигать 20 и более (с учётом повторно нерестующих особей). В первый период наблюдений таких комбинаций в естественной части популяции в среднем было 13 (при варьировании от 10 до 17), а в заводской – 8 (3–11); в течение второго периода – соответственно 11 (6–13) и 9 (6–11). Повторно нерестующих особей во всех случаях не учитывали в силу их редкой встречаемости.

При рассмотрении многолетней динамики возрастной структуры становится очевидной тенденция к уменьшению разнообразия возрастов в естественной части популяции, тогда как среди лососей заводского происхождения этот показате-

ль остаётся относительно стабильным (рис. 3). В этой связи есть все основания предполагать, что нивелирование разницы в разнообразии возрастных групп у диких и заводских рыб есть результат более чем 80-летних рыболовных работ на этой реке, что оказывает негативное влияние на генетическое разнообразие популяции. В естественной части нерестового стада преобладают рыбы в возрасте 2+1+, 2+2+, 3+1+, 3+2+, 3+3+, 4+1+, 4+2+ и 4+3+; реже встречаются возрастные комбинации 5+1+, 5+2+ и 3+4+. Повторно нерестующие особи и рыбы в возрасте 4+4+, 5+3+, 6+1+, 6+2+ регистрируются в улове редко и не каждый год. Среди нерестовых мигрантов искусственно воспроизводимой части популяции присутствуют рыбы тех же возрастов, что и среди диких рыб, но отдельные возрастные комбинации (например, 5+1+, 5+2+, 3+4+, 4+3+) год от года выпадают, а самые редкие не встречаются совсем.



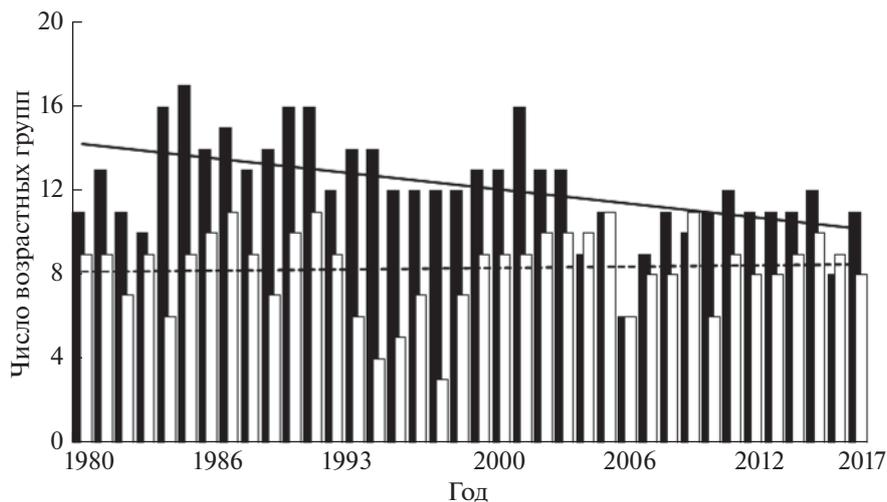
**Рис. 2.** Динамика нерестового хода атлантического лосося *Salmo salar* в р. Кола по средневзвешенным декадным данным: а – 1980–2002 гг., б – 2003–2017 гг.; (—●—) – дикие, (-○-) – заводского происхождения.

По сравнению с 1945–1950 гг. (Азбелев, 1960) к настоящему времени в р. Кола из воспроизводства совершенно выпали рыбы в возрасте 5SW (от английского “sea winter” – 5 лет морского нагула), ста-

ли редкостью рыбы в возрасте 4SW и заметно сократилась численность рыб 3SW. В 1945–1950 гг. доля тинды (1SW) в нерестовом стаде варьировала в пределах 19.3–39.9% (Азбелев, 1960); в 1969–1973 гг. она увеличилась до среднего уровня 52.4% (Бакштанский и др., 1980). В 1980–2002 гг. относительная численность тинды среди лососей естественного происхождения составляла 65%, а среди заводских – 76% (рис. 4а). При этом доля лососей возрастов 2SW и 3SW среди диких особей была больше, чем в искусственно воспроизводимой части популяции ( $p < 0.05$ ), а производители в возрасте 4SW заводского происхождения встречались единично. В 2003–2017 гг. картина принципиально не изменилась (рис. 4б). Возрастная структура лососей естественного и заводского происхождения не претерпела значимых изменений ( $p < 0.05$ ). В этот период в уловах не было заводских производителей в возрасте 4SW.

Ранее уже отмечалось (Зубченко и др., 2003), что дикие и заводские лососи различаются по длине и массе. С переводом рыбоводных предприятий на выпуск годовиков ситуация не изменилась (табл. 1). Более того, и в естественной, и в воспроизводимой частях популяции наблюдается тенденция снижения показателей длины и массы рыб в большинстве возрастных групп.

Обычное соотношение полов в естественных, не подверженных негативному антропогенному воздействию популяциях атлантического лосося, близко к равному. В 1980–2002 гг. доля самок в нерестовом стаде лосося р. Кола только трижды приближалась к уровню 50% (рис. 5а) и в среднем была существенно больше ( $p < 0.05$ ) среди диких особей – 35 (18–48) против 23 (9–38)% у рыб заводского происхождения. В 2003–2017 гг. доля самок в естественной части популяции дважды



**Рис. 3.** Динамика числа возрастных групп в нерестовом стаде атлантического лосося *Salmo salar* естественного (■) и заводского (□) происхождения и их тренды (—) и (- -) в р. Кола, 1980–2017 гг.

превысила 50%, тогда как среди нерестовых мигрантов заводского происхождения только один раз (рис. 5б). В среднем этот показатель у диких рыб по-прежнему был выше ( $p < 0.05$ ), чем у заводских – 36 (19–55) против 26 (7–56)%. Сопоставимые величины были получены ранее и для периода 1997–2001 гг. – соответственно 33.3 и 24.2% (Зубченко и др., 2003). Столь заметные различия, по-видимому, связаны с наблюдаемым процессом омоложения, поскольку преобладание в нерестовом стаде особей с одним морским годом нагула, представленных в основном самцами, вызывает снижение относительной численности самок в стаде в целом.

На основании анализа промыслово-биологических данных за более ранний период (1958–1977 гг.) Салмов (1981) выявил более чем двукратное достоверное снижение доли самок в нерестовом стаде, которое, по его мнению, обусловлено негативным воздействием заводского воспроизводства и промысла. Однако связывать негативные изменения основных популяционных характеристик только с деятельностью рыбоводных предприятий, по нашему мнению, не совсем корректно, поскольку аналогичные тенденции наблюдаются и у диких лососей, населяющих географически близко расположенные реки Ура, Западная Лица (Алексеев, 2004) и Тулома (Самохвалов, 2015). Окончательное объяснение этому явлению до настоящего времени не найдено. В какой-то мере это связано с промыслом (Zubchenko et al., 1993) и браконьерством. Например, Алтухов (2004. С. 48) отмечает, что “в популяциях, испытывающих систематическое промысловое воздействие, количество мелких, рано созревающих самцов резко возрастает”. В то же время не всё так однозначно. Например, численность лососей 1SW в ряде баренцево-морских рек Кольского п-ова возросла после окончания в 1989 г. норвежского дрейфтерного промысла, базировавшегося в основном на лососях, ко-

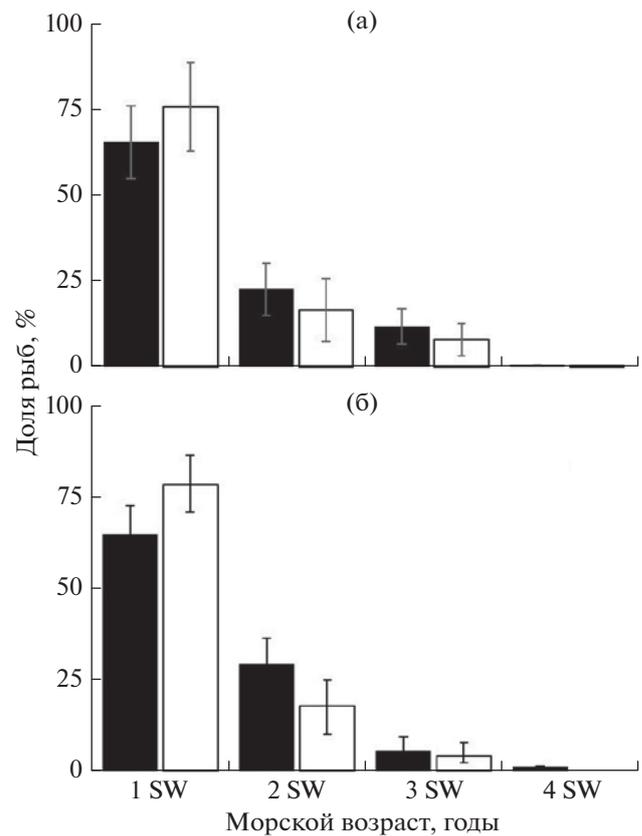


Рис. 4. Соотношение особей атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения с разным возрастом морского нагула в нерестовом стаде р. Кола: а – 1980–2002 гг., б – 2003–2017 гг.; обозначения см. на рис. 3.

торые провели в морских водах более одного года (Jensen et al., 1999).

Тем не менее, рыбоводные процедуры, не учитывающие особенности биологии лосося, спо-

Таблица 1. Длина и масса атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения с разным возрастом морского нагула в нерестовом стаде р. Кола в период выпуска трёхлетней (1980–2002 гг.) и годовалой (2003–2017 гг.) молоди

Морской возраст, годы	Дикие		Заводские	
	Длина ( <i>FL</i> ), см	Масса, кг	Длина ( <i>FL</i> ), см	Масса, кг
1SW	$59 \pm 2$	$2.2 \pm 0.2$	$57 \pm 3$	$2.0 \pm 0.2$
	$59 \pm 2$	$2.4 \pm 0.2$	$58 \pm 2$	$2.2 \pm 0.3$
2SW	$81 \pm 3$	$5.6 \pm 0.6$	$79 \pm 4$	$5.2 \pm 0.5$
	$78 \pm 6$	$5.6 \pm 0.1$	$78 \pm 1$	$5.6 \pm 0.1$
3SW	$94 \pm 3$	$9.1 \pm 0.6$	$92 \pm 3$	$8.7 \pm 0.4$
	$91 \pm 9$	$8.8 \pm 0.9$	$88 \pm 2$	$8.3 \pm 0.9$
4SW	$106 \pm 4$	$12.0 \pm 1.0$	$100 \pm 3$	$11.0 \pm 0.7$
	$103 \pm 2$	$12.0 \pm 1.0$	–	–

Примечание. Над чертой – 1980–2002 гг., под чертой – 2003–2017 гг.

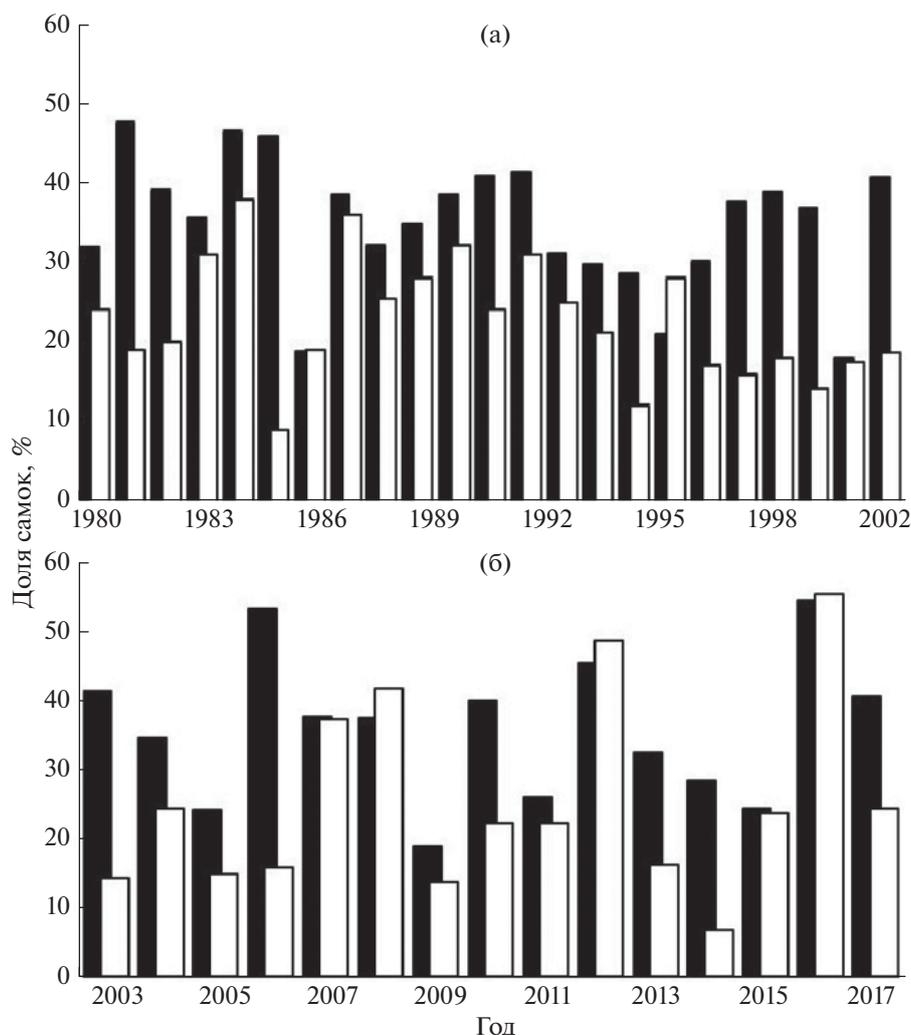


Рис. 5. Доля самок среди нерестовых мигрантов атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения: а – 1980–2002 гг., б – 2003–2017 гг.; обозначения см. на рис. 3.

способны нарушить сложную наследственную структуру популяций (Никаноров и др., 1989; Алтухов, 2004; Jonsson, Jonsson, 2006; Fraser, 2008; Christie et al., 2014). Для отбора половых продуктов рыбодоводы отсаживают рыб без учёта возраста, размеров, экстерьера. Например, в 1990 г. для получения потомства были использованы производители шести возрастных групп, хотя в нерестовом стаде их насчитывалось 16 (Zubchenko, 1994). В 2000–2001 г. для взятия половых продуктов были использованы самки семи и самцы двух возрастных групп, тогда как в нерестовом стаде их было 16 (Зубченко и др., 2003). По мнению Алтухова (2004. С. 52), “эти процессы порождаются игнорированием в хозяйственной деятельности исторически сложившейся субпопуляционной структуры. Даже рыбодоводная практика, преследующая, казалось бы, благородную цель – искусственное воспроизводство биологических ресурсов, – мо-

жет приводить к нежелательным последствиям. ... Этот процесс инадаптивен и может привести к необратимой деградации популяций даже после прекращения соответствующего воздействия”.

Выводы Алтухова (2004) в полной мере касаются и показателей промыслового возврата (табл. 2). В популяции рыб, находящейся в состоянии динамического равновесия, многолетнее соотношение числа потомков одной генерации к числу родителей близко к единице. Такое соотношение соблюдается у естественной части популяции атлантического лосося р. Кола: в 1980–2002 гг. оно составило 1.1 (0.2–5.3). В отличие от этого в части популяции заводского происхождения от одного использованного производителя при выпуске трёхлеток возвращаются 9.5 (0.4–32.6) рыб, а при выпуске годовиков – 4.1 (1.4–8.0) рыб. От одной отнерестившейся самки при естественном воспроизводстве возвращаются в среднем 6.9 (0.9–26.5)

**Таблица 2.** Показатели промыслового возврата атлантического лосося *Salmo salar* естественного и заводского происхождения в р. Кола в период выпуска трёхлетней (1980–2002 гг.) и годовалой (2003–2017 гг.) молоди

Показатель	Тип воспроизводства, период (годы)		
	естественное 1980–2017	искусственное	
		1980–2002	2003–2017
Доля рыб в нерестовом стаде, %	83.0–88.5	17.0	11.5
Коэффициент возврата, %:			
– от маточного стада	1.1	9.5	4.1
– от 1 самки	6.9	19.2	8.0
– от числа молоди	7–10	1.2	0.3

лососей, тогда как в части популяции, полученной в условиях заводского воспроизводства, этот показатель составил при выпуске трёхлетней молоди 19.2 (0.9–65.3), при выпуске годовиков – 8.0 (2.9–16.0).

Иная картина получается при сравнении коэффициентов возврата взрослых лососей от общего числа молоди (табл. 2). Принято считать, что выживаемость естественной молоди в период от ската до возврата производителей в реках бассейна Баренцева моря достигает 7–10% (Азбелев, 1958, 1968, 1970; Алексеев, 2004). Ежегодный возврат от выпускаемой рыбоводным заводом трёхлетней молоди составлял 1.2 (0.2–3.6)%, а доля рыб заводского происхождения в нерестовом стаде – 17.0 (1.1–51.4)%; при выпуске годовиков эти показатели составляли соответственно 0.3 (0.1–0.9) и 11.5 (3.5–24.6)%.

Наши данные по величине возврата согласуются с результатами ранее проведённых исследований. В частности, в 1965–1969 гг. доля лосося заводского происхождения в общем промысловом возврате в р. Кола составляла 35%, а коэффициент возврата от трёхлеток – 2.08% (Белоусов, 1978). Сопоставимые данные приводит и Вшивцев (1990) – 1.28 (0.44–1.98)%. Изменчивые условия среды в значительной степени модифицируют показатель выживаемости молоди, величина которого может год от года варьировать в широких пределах, даже на порядок. Причины такого разброса показателя выживаемости ещё предстоит установить.

Полученные данные свидетельствуют о том, что лососи заводского происхождения в той или иной степени отличаются от диких ровесников по ряду признаков, независимо от их возраста при выпуске. Это подтверждает выводы ряда исследователей о том, что даже одно поколение рыб, содержащееся в контролируемых условиях, может привести к существенной реакции на отбор по признакам, которые являются полезными в неволе, но очень вредными в период адаптации к жизни в дикой природе (Черницкий, Лоенко, 1990; Araki et al., 2007, 2008; Christie et al., 2012).

Различия между взрослыми лососями, происходящими от молоди, выпущенной годовиками и трёхлетками, не так существенны: не обнаружены значимые различия в соотношении самцов и самок в нерестовом стаде, показателях длины и массы, в возрастном составе. Число возрастных комбинаций среди анадромных мигрантов почти равно и находится на одинаково низком уровне. Таким образом, по-видимому, при выборе между одногодичным и двухгодичным циклом выращивания определяющую роль будут играть соображения экономического плана. Содержание молоди в условиях рыбоводного предприятия в течение двух лет требует значительных затрат на корма, в то время как физиологическое состояние молоди на втором году выращивания значительно ухудшается (Алексеев и др., 2007), а отход возрастает.

Поскольку в 2012–2016 гг. численность выпускаемых рыбоводными заводами годовиков лосося в р. Кола заметно превышает таковую трёхлеток в 1998–2002 гг. (в среднем 540 против 140 тыс. экз.), важным является оптимизация объёма выпуска молоди и тактика её распределения по возрастным участкам. Процесс воспроизводства атлантического лосося лучше всего может быть описан кривой Рикера (Алексеев, 2004), которая отображает рекуррентную связь между каждым последующим и предшествующим состоянием популяции (Криксунов, Бобырев, 2007). В популяциях рикеровского типа межгодовые изменения численности рыб во многом определяются плотностным фактором. Анализ функции пополнения показал, что оптимальный объём выпуска молоди в р. Кола составляет 150–200 тыс. экз. (Алексеев и др., 2017б). Чем больше молоди сверх оптимума окажется на возрастном участке, тем более острые формы будет принимать внутривидовая конкуренция. Наши опасения нежелательности уплотнения возрастных участков заводской молоди косвенно подтверждаются результатами работ Черницкого и Лоенко (1990), которые при определении промыслового возврата атлантического лосося в р. Лувеньга обнаружили отрицательную корреляцию между величиной возврата и чис-

ленностью выпускаемой молоди. Тем временем рыбоводные заводы в течение многих лет ежегодно перевыполняют план в 1.5–3.0 раза, что ставит вопрос о переориентации части мощностей на воспроизводство других видов или на восстановление запасов атлантического лосося в других реках. Рекомендуется уменьшить предельный объём выпуска в р. Кола до 150–200 тыс. годовиков в год с одновременным увеличением числа выростных участков, на которые их выпускают, включая верховья и притоки. Равномерное и небольшими партиями расселение молоди по большой площади снимет проблему переуплотнения.

Пожалуй, самой важной и до конца не решённой остаётся задача выработки у выращенной молоди необходимых для жизни в естественной среде поведенческих навыков. Ранее мы обращали внимание на заметные отклонения в территориальном и пищевом поведении выпущенной молоди атлантического лосося (Николаев, Алексеев, 2016; Николаев и др., 2017). Можно утверждать, что обнаруженные нарушения универсальны; например, изменение спектра питания и отсутствие оборонительных навыков у выращенной на рыбных заводах молоди таких видов, как стерлядь *Acipenser ruthenus*, лещ *Abramis brama* и плотва *Rutilus rutilus* (Герасимов, Столбунов, 2007; Герасимов, Васюра, 2013; Смирнова, Герасимов, 2013). Несмотря на разработанные методики тренировки молоди, облегчающие её последующую адаптацию (Николаев и др., 2017), результаты лабораторных экспериментов до сих пор не внедрены в повседневную практику. Выходом из положения может стать корректировка условий выпуска посадочного материала, а именно – выбор наиболее подходящих участков для адаптации молоди, с помощью чего можно добиться увеличения выживаемости и промвозврата. По данным Николаева с соавторами (2017), наилучшее сочетание факторов обитания для успешной адаптации, обеспечивающее быстрое накопление вещества и энергии, – малая скорость течения, наличие укрытий и достаточное количество легкодоступного корма. Лучше всего этим требованиям соответствуют прибрежные участки порогов и перекатов со слабым течением и валунным грунтом, покрытым водной растительностью, которая служит как дополнительным укрытием, так и благоприятным субстратом для беспозвоночных, составляющих основу корма (Николаев и др., 2017).

## ВЫВОДЫ

1. Искусственное воспроизводство атлантического лосося в р. Кола имеет давнюю историю и, судя по относительно стабильной численности его запаса в условиях постоянного и мощного антропогенного воздействия, в количественном ас-

пекте себя оправдало при выпуске как трёхлетками, так и в годовалом возрасте.

2. По целому ряду популяционных характеристик рыбы заводского происхождения достоверно отличаются от особей естественной части популяции. Выявленное смещение сроков нерестовой миграции, уменьшение размера рыб, снижение доли самок в нерестовом стаде, возрастание относительного числа лососей младших возрастов свидетельствуют о нарушении генетического разнообразия популяции атлантического лосося р. Кола, что со временем может привести к её полной деградации. Основная причина – несоблюдение принципов правильного отбора лососей в маточное стадо, предусматривающее соответствие с исторически сложившейся субпопуляционной структурой.

3. Переход на выпуск годовиков вместо трёхлеток, призванный в какой-то мере исправить нежелательные последствия длительного содержания молоди в заводских условиях, не привёл к положительному результату. Это указывает на то, что особенности развития, связанные с содержанием молоди в условиях рыбного завода даже в течение одного года, являются основной причиной существенных различий анадромных лососей естественного и заводского происхождения.

4. В качестве практических мер предлагается уменьшение объёма выпуска до 150–200 тыс. экз. молоди ежегодно, выбор наиболее подходящих для адаптации молоди участков реки (перекаты со слабым течением и валунным грунтом, покрытым водной растительностью) и осуществление простых селекционных мероприятий.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбелев В.В. 1958. Некоторые данные по возврату семги от известного числа производителей // Науч.-тех. бюл. ПИНРО. № 2 (6). С. 63–65.
- Азбелев В.В. 1960. Материал по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО. Вып. XII. С. 5–70.
- Азбелев В.В. 1968. Численность и использование семги рек Кольского полуострова // Там же. Вып. XXIII. С. 513–526.
- Азбелев В.В. 1970. Опыт регулирования лова семги в водах Кольского полуострова // Тр. ВНИРО. Т. LXXI. С. 68–74.
- Алексеев М.Ю. 2004. Динамика популяций семги (*Salmo salar* L.) рек Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Алексеев М.Ю., Донецков В.В., Зубченко А.В. 2007. Физиологическое состояние молоди семги *Salmo salar* (Salmonidae, Salmoniformes) от естественного нереста и выращенной в условиях рыбного завода // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 399–405.

- Алексеев М.Ю., Николаев А.М., Зубченко А.В. 2017а. Адаптация к естественным условиям искусственно выращенных годовиков семги *Salmo salar* (Salmonidae) // Там же. Т. 57. № 5. С. 599–606.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050010>
- Алексеев М.Ю., Зубченко А.В., Прусов С.В., Николаев А.М. 2017б. Вопросы экологической целесообразности при осуществлении компенсационных мероприятий в Мурманской области // Рыб. хоз-во. № 4. С. 28–32.
- Алтухов Ю.П. 2004. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестн. ВОГиС. Т. 8. № 2. С. 40–59.
- Бакитанский Э.Л., Нестеров В.Д., Симуков Ю.А. 1980. О состоянии лососеводства в Мурманской и Архангельской областях // Лососевидные рыбы. Л.: Наука. С. 192–206.
- Белоусов А.Н. 1978. Влияние искусственного воспроизводства на динамику численности семги р. Кола // Рыб. хоз-во. № 4. С. 20–21.
- Вишивцев А.С. 1990. Эффективность работы Тайбольского рыбодоводного завода // Биология атлантического лосося на Европейском севере СССР. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР. С. 121–133.
- Герасимов Ю.В., Вастюра О.Л. 2013. Рост и питание молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. (Acipenseridae) в пруду при различной длительности предварительного содержания в бассейнах // Биология внутр. вод. № 3. С. 64–72.  
<https://doi.org/10.7868/S0320965213030078>
- Герасимов Ю.В., Столбунов И.А. 2007. Влияние условий среды разной обогащенности в раннем онтогенезе на пищевое и оборонительное поведение молоди леща *Abramis brama* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 253–261.
- Зубченко А.В., Долотов С.И., Крылова С.С., Лазарева Л.В. 2003. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Кола. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 66 с.
- Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 144 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. 2007. Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб // Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты / Под ред. Рубина А.Б. М.; Ижевск: НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”; Институт компьютерных исследований. С. 453–471.
- Лакин Г.Ф. 1968. Биометрия. М.: Высш. шк., 288 с.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР, 36 с.
- Никаноров С.И., Офицеров М.В., Витвицкая Л.В., Лоенко А.А. 1989. Неконтролируемый генетический отбор лососей // Рыб. хоз-во. № 1. С. 54–55.
- Николаев А.М., Алексеев М.Ю. 2016. Динамика питания годовиков семги (*Salmo salar* L.), выращенных в искусственных условиях, после выпуска в приток р. Кола // Вестн. МГТУ. Т. 19. № 1–2. С. 312–317.  
<https://doi.org/10.21443/1560-9278-2016-1/2-312-317>
- Николаев А.М., Алексеев М.Ю., Самохвалов И.В. и др. 2017. Распределение, питание и рост искусственно выращенной молоди семги (*Salmo salar* L.) после выпуска в реки с различными абиотическими условиями // Там же. Т. 20. № 2. С. 434–444.  
<https://doi.org/10.21443/1560-9278-2017-20-2-434-444>
- Орлов А.В. 2007. Формирование адаптивного поведения у молоди лососевых рыб при искусственном разведении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 24 с.
- Салменкова Е.А. 2016. Механизмы хоминга лососевых рыб // Успехи соврем. биол. Т. 136. № 6. С. 593–607.
- Салмов В.З. 1981. Значение естественного и искусственного воспроизводства для стада семги р. Кола // Тр. ПИНРО. Вып. 45. С. 94–111.
- Самохвалов И.В. 2015. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в условиях зарегулированного стока реки Тулома (Мурманская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 25 с.
- Смирнова Е.С., Герасимов Ю.В. 2013. Влияние условий среды на адаптивные возможности молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) в период раннего онтогенеза // Биология внутр. вод. № 2. С. 72–77.  
<https://doi.org/10.7868/S0320965213020101>
- Черницкий А.Г., Лоенко А.А. 1990. Биология заводской молоди семги после выпуска в реку. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 120 с.
- Araki H., Schmid C. 2010. Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys // Aquaculture. V. 308. Suppl. 1. P. S2–S11.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.05.036>
- Araki H., Cooper B., Blouin M.S. 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild // Science. V. 318. P. 100–103.  
<https://doi.org/10.1126/science.1145621>
- Araki H., Berejikian B.A., Ford M.J., Blouin M.S. 2008. Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 342–355.  
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00026.x>
- Christie M.R., Marine M.L., French R.A., Blouin M.S. 2012. Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation // Proc Nat. Acad. Sci. V. 109. № 1. P. 238–242.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1111073109>
- Christie M.R., Ford M.J., Blouin M.S. 2014. On the reproductive success of early-generation hatchery fish in the wild // Evol. Appl. V. 7. № 8. P. 883–896.  
<https://doi.org/10.1111/eva.12183>
- Fraser D.J. 2008. How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids // Ibid. V. 1. № 4. P. 535–586.  
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00036.x>
- Jensen A.J., Zubchenko A.V., Heggberget T.G. et al. 1999. Cessation of the Norwegian drift net fishery: changes ob-

- served in Norwegian and Russian populations of Atlantic salmon // ICES J. Mar. Sci. V. 56. № 1. P. 84–95.
- Jonsson B., Jonsson N.* 2006. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish // *Ibid.* V. 63. № 7. P. 1162–1181.
- Jonsson B., Jonsson N., Jonsson V.* 2019. Supportive breeders of Atlantic salmon *Salmo salar* have reduced fitness in nature // *Conserv. Sci. Practice.* V. 1. № 9. P. 1–7.
- Kostov K.E.* 2009. Factors that contribute to the ecological risks of salmon and steelhead hatchery programs and some mitigating strategies // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 19. P. 9–31. <https://doi.org/10.1007/s11160-008-9087-9>
- Seddon P.J., Armstrong D.P., Maloney R.F.* 2007. Developing the science of reintroduction biology // *Conserv. Biol.* V. 21. № 2. P. 303–312. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00627.x>
- Zubchenko A.V.* 1994. Salmon rivers over the Kola Peninsula. Analysis of status and possible measures to manage the population structure of Atlantic Salmon in the Kola river // ICES CM 1994/M:25. Copenhagen: ICES Headquarters, 18 p.
- Zubchenko A.V., Loenko A.A., Sharov A.F.* 1993. Salmon rivers of the Kola Peninsula. Evaluation of the impact from the Norwegian drift net fishing on the status of Atlantic Salmon stocks in some Barents Sea rivers // ICES CM 1994/M:25. Copenhagen: ICES Headquarters, 18 p.

УДК 597.56.591.53

## ПИТАНИЕ НАЛИМА *LOTA LOTA* В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2021 г. Ф. М. Шакирова<sup>1</sup> \*, Ю. А. Северов<sup>1</sup>, В. З. Латыпова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Татарский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТатарстанНИРО, Казань, Россия

<sup>2</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

\*E-mail: shakirovafm@gmail.com

Поступила в редакцию 21.02.2020 г.

После доработки 15.04.2020 г.

Принята к публикации 20.04.2020 г.

Исследовано питание налима *Lota lota* в современных условиях Куйбышевского водохранилища. Со снижением численности ерша *Gymnocephalus cernuus* в водохранилище началось постепенное освоение его ареала бычками (*Gobiidae*), которые в настоящее время составляют основу рациона налима. Доминирование чужеродных видов в питании налима свидетельствует о том, что он может выполнять роль регулятора численности вселенцев и биологического мелиоратора в водоёме.

**Ключевые слова:** налим *Lota lota*, спектр питания, трофические связи, чужеродные виды, адаптация, Куйбышевское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875221010173

Проникновение чужеродных видов в водные и наземные экосистемы, наблюдаемое во многих районах Земного шара, стало причиной изменения не только их биогеографических границ, но также быстрого, нередко необратимого, преобразования видового разнообразия отдельных экосистем. Чужеродные виды, которым удаётся натурализоваться в новых условиях, нередко становятся доминантами в донных и пелагических сообществах водоёмов, значительно меняя их трофическую структуру и оказывая существенное воздействие на аборигенные виды (Яковлев, 1997; Биологические инвазии ..., 2004; Дгебуадзе, Павлов, 2007; Решетников, Попова, 2011). Вероятность того, что чужеродный вид заселит новый регион и создаст проблемы, зависит от ряда факторов и, в первую очередь, от биологических характеристик вида и условий среды в районе его внедрения. Дополнительными факторами являются климат, число проникающих видов, естественные конкуренты и наличие корма.

Учитывая активизацию вселения чужеродных видов в новые экосистемы в последние десятилетия, актуальность изучения этого процесса и выявление закономерностей протекания биологических инвазий очевидны. В настоящее время расширились и углубились исследования процессов инвазии и воздействия чужеродных видов на аборигенные (Гребневик ..., 2000; Биологические инвазии ..., 2004; Семенов, 2009; Слынько, Тер-

щенко, 2014; Шакирова и др., 2015). Результаты, полученные при исследовании видов-вселенцев в новых регионах, способствовали разработке методологии и способов контроля популяций натурализовавшихся видов и регулирования их численности с помощью аборигенных видов экосистем-реципиентов. Такой способ управления численностью видов-вселенцев является одним из действенных и перспективных (Дгебуадзе и др., 2007).

Цель работы – изучить спектр питания налима в Куйбышевском водохранилище после проникновения и натурализации в водоёме чужеродных видов, в первую очередь бычков (*Gobiidae*), и оценить их роль в питании налима.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по питанию налима собирали в Куйбышевском водохранилище в осенние и зимние периоды 2008–2018 гг. с судна-тральщика донным тралом, а также ставными сетями с ячеёй 36–80 мм. В местах траления глубины (по эхолоту) варьировали в пределах 18–31 м, в местах постановки сетей – 3–18 м.

Биологический анализ налима (63 экз.) проводили согласно общепринятой методике (Правдин, 1966): измеряли стандартную длину (*SL*) и массу тела, пол и стадию зрелости гонад, извлекали желудки. Пищевой комок взвешивали с точно-

**Таблица 1.** Состав пищи налима *Lota lota* Куйбышевского водохранилища (39 экз.), 2008–2018 гг.

Компонент пищи	Частота встречаемости, %	Доля, %	
		числа жертв	массы
Бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	67.7	43.8	58.4
Звёздчатая пуголовка <i>Benthophilus stellatus</i>	3.2	0.6	3.2
Густера <i>Blicca bjoerkna</i>	9.7	1.9	2.3
Лещ <i>Abramis brama</i>	9.7	2.0	2.5
Судак <i>Sander lucioperca</i>	12.9	12.4	7.6
Бёрш <i>S. volgensis</i>	3.2	2.0	1.5
Переваренные рыбные остатки	22.6	–	15.1
Бокоплавы (Amphipoda: Gammaridea)	16.1	21.6	6.3
Дрейссена <i>Dreissena</i> sp.	6.4	3.3	1.6
Речные раки <i>Pontastacus leptodactylus</i>	3.2	0.6	1.1
Мизиды <i>Paramysis</i> sp.	3.2	11.8	0.4

стью до 0.1 г. Всё содержимое разбирали по степени разрушения заглоченных объектов. Вид переваренных рыб-жертв определяли по парным костям равных размеров (глочные, нижнечелюстные и крышечные), собирая их попарно. Неопределённые рыбные остатки относили к группе рыбных остатков. Частоту встречаемости (ЧВ, %) пищевых компонентов вычисляли как отношение числа рыб, содержащих данную группу кормовых организмов, к общему числу питавшихся рыб (Руководство ..., 1961; Фортунатова, Попова, 1973; Методическое пособие ..., 1974).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованная выборка налима Куйбышевского водохранилища представлена особями *SL* 30–62 (в среднем 43.6) см и массой 234–2334 (651.9) г. Среди самцов 87.5% особей имели гонады IV стадии зрелости, 12.5% – II стадии; гонады 84.2% самок находились на IV стадии, а 15.8% – на II стадии.

В 15 желудках (из 63 исследованных) пищи не было, в 9 – пища была сильно переваренной, в остальных 39 в пищевом комке организмы были полупереваренные и не переваренные, что позволило определить видовой состав жертв и подсчитать их (табл. 1).

Доминирующим и наиболее часто встречающимся объектом питания налима был бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* – 67.7% ЧВ, 43.8% числа жертв и 58.4% массы, вклад звёздчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* был значительно меньше – соответственно 3.2, 0.6 и 3.2% (табл. 1). Эти бычки обнаружены в желудках 27 налимов, их число варьировало в пределах 3–6 (в среднем 5.1) экз. Молодь судака *Sander lucioperca* и бёрша *S. volgensis* (Percidae) отмечена в желудках 9 налимов; сеголетки леща *Abramis brama* и густеры *Blicca bjoerkna* (Cyprinidae) – 6. Доля окунёвых и кар-

повых рыб была существенно меньше в сравнении с бычками. У 6 налимов *SL* 30.0–42.5 см в пищевом комке обнаружены бокоплавы (Gammaridea) – 1–11 экз/желудок; у одного налима *SL* 39 см – 18 мизид *Paramysis* sp. общей массой 0.25 мг.

По данным Аристовской (1935), в 1930-е гг. в средней Волге и пойменных озёрах Камы налим питался преимущественно беспозвоночными: во всех желудках налима *SL* 5.6–8.8 см (устье р. Свияги, август 1932 г.) обнаружено большое количество (до 79 экз.) хирономид (Chironomidae), остальные виды жертв встречались редко и единично. У молоди налимов (оз. Садок, апрель 1934 г.) и рыб *SL* 12.4–13.1 см (пойменное озеро на р. Ик, февраль 1934 г.) в желудках преобладали беспозвоночные животные (стрекозы (Odonata), *Cyclops* sp., *Acellus aquaticus*), характерные для прибрежных зарослей (Аристовская, 1935; Лукин, 1935). У более крупных налимов (р. Волга, январь 1934 г.) помимо большого количества Amphipoda (число не определено из-за высокой степени их переваренности) отмечены рыбы: в зимний период – подкаменщики *Cottus gobio*, а позже, в весенний, – караси *Carassius auratus gibelio* (Аристовская, 1935; Лукин, 1935).

В первые годы после образования Куйбышевского водохранилища в разные сезоны молодь потребляла только беспозвоночных, в основном бокоплавов, а также речных раков *Pontastacus leptodactylus*, личинок хирономид, стрекоз и ручейников (Trichoptera), пиявок (Piscicola) и моллюсков (Mollusca) (Махотин, 1960, 1964). Состав пищи налимов промысловых размеров в основном был представлен рыбой. В зимний период в спектре его питания преобладали окунёвые рыбы, в небольшой степени присутствовали карповые – плотва *Rutilus rutilus*, густера, лещ, уклейка *Alburnus alburnus*. В остальные сезоны основу питания составляли также окунёвые, и в первую очередь –

**Таблица 2.** Компоненты пищи ерша *Gymnocephalus cernuus*, бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*, звёздчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* и бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Куйбышевского водохранилища

Компонент пищи	Ёрш <sup>1</sup>	Бычок-кругляк <sup>2</sup>	Звёздчатая пуголовка <sup>3</sup>	Бычок-цуцик <sup>3</sup>
Cladocera	+	+	–	+
Amphipoda	+	+	+	+
Isopoda ( <i>Asellus aquaticus</i> )	+	–	–	–
Chironomidae (личинки)	+	+	+	+
Oligochaeta	+	–	–	–
Trichoptera	+	–	–	–
<i>Dreissena</i> sp.	+	+	+	–
Молодь рыб	+	+	–	–
Макрофиты	+	–	–	–

**Примечание.** Источник информации: <sup>1</sup> Аристовская, 1935, 1954; Егерёва, 1958, 1964; Махотина, 1960; <sup>2</sup> Никуленко, 2005, 2006; Никуленко и др., 2005; Кириленко, Шемонаев, 2007; <sup>3</sup> Никуленко, 2006; Кириленко, Шемонаев, 2007.

ёрш *Gymnocephalus cernuus* (до 61% ЧВ и 53% массы) (Махотин, 1964). На то, что ёрш является предпочитаемой жертвой налима, указывают и другие авторы (Аристовская, 1935; Маркун, 1936; Гомазков, 1961; Иванова, 1965; Ермолин, 1979; Решетников и др., 1982; Сабанеев, 1982; Зусмановский и др., 1997). На наш взгляд, это объясняется многочисленностью ерша в водоёмах в тот период и сходством биотопов обитания этих видов.

Но с 1980-х гг. во многих водоёмах европейской части России наблюдается снижение численности ерша, обусловленное ухудшением условий его обитания в связи с загрязнением и эвтрофикацией вод (Обыкновенный ёрш ..., 2016). Для ерша характерны резкие флуктуации численности (Егерёва, 1964; Рыбы ..., 2015). Некоторые авторы связывают это с усиленным прессом хищников (Егерёва, 1964), другие (Рыбы ..., 2015) – с паразитарными инвазиями, которые повторяются с периодичностью 32–33 года, или дефицитом кислорода в придонных слоях водохранилища, особенно на его русловых участках. На наш взгляд, снижение численности ерша в Куйбышевском водохранилище связано с эвтрофикацией и загрязнением вод. На дне водохранилища образовались многоступенчатые наслоения загрязняющих отходов, проявилась аккумулярующая роль водохранилища (Степанова и др., 2004). Уменьшение численности ерша в Куйбышевском водохранилище, доля которого в уловах в разные сезоны года колеблется от 0.3 до 0.6%, а масса составляет 0.1% всего улова (Михеев и др., 2011), должно было отразиться и на пищевом спектре налима.

Из-за снижения численности ерша в Куйбышевском водохранилище места его обитания стали осваивать бычки. Это подтверждается увеличением численности бычка-кругляка в Волжском плёсе Куйбышевского водохранилища (Галанин, 2012), играющего сегодня существенную роль в питании налима. При дальнейшем росте численности

бычков в Куйбышевском водохранилище они могут стать конкурентами в питании аборигенных рыб-бентофагов, в том числе и ерша. Анализ имеющихся литературных данных по питанию ерша, бычка-кругляка, звёздчатой пуголовки и бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Куйбышевского водохранилища выявил большое сходство в спектрах их питания (табл. 2).

Основной пищей ерша всех размерных групп являются личинки хирономид (преимущественно *Procladius* и *Glyptotendipes*, в меньшей степени *Polypedilum* и *Cryptochironomus*); на втором месте – амфиподы, олигохеты и ручейники, которые играют большую роль в питании мелких ершей (Аристовская, 1935, 1954; Егерёва, 1958). По данным Махотиной (1960), крупные ерши потребляют только молодь *Dreissena*, а её взрослые особи недоступны рыбам; при этом ёрш отдаёт явное предпочтение хирономидам и в меньшей степени амфиподам и олигохетам.

В питании бычка-кругляка Куйбышевского водохранилища доминируют моллюски (*D. polymorpha* и *D. bugensis*) – 69.4% ЧВ и 88.3% массы пищи; вторую позицию занимают бокоплавы (в основном *Dikerogammarus* и *Pontogammarus*), третью – хирономиды (*Cricotopus*, *Polypedilum*, *Orthocladius*, *Psectrocladius*, *Cryptochironomus*, *Procladius* и др.) (Никуленко, 2006). Тогда как у других обитающих сегодня в Куйбышевском водохранилище бычков (звёздчатой пуголовки, бычка-цуцика, бычка-головача *Neogobius gorlap*), как и у ерша, основными компонентами пищи по частоте встречаемости и по массе являются бокоплавы и хирономиды (Никуленко, 2006; Кириленко, Шемонаев, 2007).

Таким образом, благодаря необычайной эврибионтности бычки широко расселились в Куйбышевском водохранилище и стали доступным объектом питания налима, заменив ерша – некогда

основного компонента его питания. По всей видимости, по аналогичному сценарию в настоящее время происходит изменение спектра питания и налима Рыбинского водохранилища, в которое бычки проникли значительно позже, но уже становятся объектами питания этого хищника (Рыбы ..., 2015). На наш взгляд, смена основного трофического компонента у налима прошла без существенного воздействия на его популяцию (хотя следует оговориться, что в этом направлении комплексные исследования в Куйбышевском водохранилище ведутся в небольшом объёме). Натурализовавшиеся вселенцы становятся доступным кормом для аборигенных хищных видов, снижая тем самым пресс хищников на молодь ценных в промысловом отношении рыб. Однако поиск регуляторов численности видов-вселенцев остаётся весьма актуальным и требует комплексного изучения трофических связей вселенцев с аборигенными видами.

## ВЫВОДЫ

1. Со снижением численности ерша в Куйбышевском водохранилище началось постепенное освоение его ареала бычками, проникшими в водоём. Широко расселившись в водохранилище, бычки стали важным и доступным объектом питания налима, потеснив ерша — некогда основного компонента его питания.

2. В настоящее время бычки составляют существенную долю рациона налима. При этом потеря налимом своего основного компонента питания (ерша) не сказалась отрицательно на его популяции, так как достаточно высокая численность бычков в водоёме и их доступность обеспечивают этого хищника пищей.

3. Новая цепь питания налима бычками в Куйбышевском водохранилище указывает на то, что налимом может выполняться роль регулятора численности вселенцев (бычков) и биологического мелиоратора.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Республики Татарстан в рамках научного проекта № 18-44-160023.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристовская Г.В. 1935. К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ. Вып. 2. С. 45–74.  
Аристовская Г.В. 1954. Питание рыб бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения // Там же. Вып. 7. С. 76–133.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004 / Под ред. Алимова А.Ф. и др. М.: Т-во науч. изд. КМК, 436 с.

Галанин И.Ф. 2012. К вопросу о расселении бычков родов *Neogobius* и *Proterorhinus* в прибрежье Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 32–38.

Гомазков О.А. 1961. Сезонные изменения интенсивности пищеварительных процессов у налима // Вопр. ихтиологии. Вып. 17. С. 75–82.

Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (*A. agassisi*) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения. 2000 / Под ред. Воловика С.П. Ростов н/Д.: БКН, 500 с.

Дгебуадзе Ю.Ю., Павлов Д.С. 2007. Вчера, сегодня и завтра инвазий чужеродных видов в Российской Федерации // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 71–82.

Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В., Павлов Д.С. 2007. К разработке научных основ контроля чужеродных видов на территории РФ // Тез. докл. Междунар. конф. “Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем”. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН. С. 347–348.

Егерова И.В. 1958. Питание молоди рыб в первый год существования Куйбышевского водохранилища // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ. Вып. 8. С. 178–205.

Егерова И.В. 1964. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Куйбышевского водохранилища // Там же. Вып. 10. С. 142–162.

Ермолин В.П. 1979. Воздействие хищников на популяции рыб в Саратовском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 3(116). С. 476–481.

Зусмановский Г.С., Назаренко В.А., Алеев Ф.Т., Сухов С.Ю. 1997. К вопросу о питании налима (*Lota lota* L.) в Куйбышевском водохранилище // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 151–152.

Иванова М.Н. 1965. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 1(34). С. 127–134.

Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. 2007. Состав пищи некоторых рыб-вселенцев в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Матер. Междунар. науч. конф. “Ихтиологические исследования на внутренних водоемах”. Саранск: Изд-во МГУ. С. 77–78.

Лукин А.В. 1935. К биологии волжского налима // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ. Вып. 2. С. 75–86.

Маркун М.И. 1936. К систематике и биологии налима р. Кама // Изв. Биол. НИИ при ПГУ. Т. 10. Вып. 6. С. 211–237.

Махотин Ю.М. 1960. Рост, питание и плодовитость налима Куйбышевского водохранилища // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. Вып. 9. 291–296.

Махотин Ю.М. 1964. О питании налима Куйбышевского водохранилища // Там же. Вып. 10. С. 163–165.

Махотина М.К. 1960. Питание ерша Куйбышевского водохранилища в 1959 году // Там же. Вып. 9. С. 188–194.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 244 с.

Михеев В.А., Назаренко В.А., Саблин С.Г. 2011. Динамика ихтиофауны Старомайского залива Куйбышевского водохранилища // Матер. Всерос. науч. конф.

- “Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоёмов России”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 238–241.
- Никуленко Е.В. 2005. Питание бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Тез. докл. II Междунар. симп. “Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 157–158.
- Никуленко Е.В. 2006. Особенности питания рыб-вселенцев понто-каспийского комплекса (сем. Gobiidae Vonnarhte, 1832) в водоёмах Средней и Нижней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВВ РАН, 20 с.
- Никуленко Е.В., Шемонаев Е.В., Евланов И.А. 2005. Экология бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Gobiidae) в водоемах Средней Волги // Изв. СамарНЦ РАН. Вып. 4. С. 302–305.
- Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. 2016 / Под ред. Решетникова Ю.С., Поповой О.А. М.: Т-во науч. изд. КМК, 279 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2011. Влияние вида-вселенца на экосистему реки Пасвик // Матер. Всерос. науч. конф. “Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоёмов России”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 294–298.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 246 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 263 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015 / Под ред. Герасимова Ю.В. Ярославль: Фелигрань, 418 с.
- Сабанеев Л.П. 1982. Рыбы России: жизнь и ловля (уже-ные) наших пресноводных рыб. Т. 1. М.: Физкультура и спорт, 384 с.
- Семенов Д.Ю. 2009. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Изв. СамарНЦ РАН. Т. 11. № 1. С. 181–184.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. 2014. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптации). М.: Полиграф-Плюс, 238 с.
- Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. 2004. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос и бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 227 с.
- Фортулатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З. 2015. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоема // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 77–98.
- Яковлев В.Н. 1997. Неогенез (быстрое формообразование) у рыб бассейна Волги // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 31.

УДК 597.08

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ОТОЛИТОВ (САГИТТЫ) В РАЗНЫХ РАЗМЕРНЫХ ГРУППАХ РЫБЫ-ПОЛЗУНА *ANABAS TESTUDINEUS* (ANABANTIDAE)<sup>#</sup>

© 2021 г. И. Бардан<sup>1</sup>, С. Рой<sup>2</sup>, \*, А. Мукхопадхьяй<sup>3</sup>, Б. Трипати<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Женский колледж, Калькутта, Индия

<sup>2</sup>Городской колледж, Калькутта, Индия

<sup>3</sup>Зоологическая служба Индии, Калькутта, Индия

\*e-mail: soumenroyzoology@gmail.com

Поступила в редакцию 01.04.2020 г.

После доработки 20.05.2020 г.

Принята к публикации 22.05.2020 г.

Впервые с помощью сканирующей электронной микроскопии описана ультраструктура отолитов (сагитты) для семейства Anabantidae в разных размерных группах рыбы-ползуна *Anabas testudineus* (Bloch, 1792). Сагитта имеет овальную форму и хорошо развитые рострум и антирострум. Сулкус имеет S-образную форму и остеопсевдокаудальный тип строения. Шейка (collum) в сулкусе отсутствует. Остиум имеет ложкообразную форму и состоит из треугольного костного колликулума. Большая выемка (excisura major) представляет собой выраженную V-образную структуру, а её ширина уменьшается по мере роста рыб. Гребни выражены с обеих сторон сулкуса. Колликулум кауды лучше развит у рыб меньших размерных групп в сравнении с крупноразмерными особями. Задний конец отолита тупой. *H*-критерий Краскела–Уоллиса показал, что имеются значимые различия некоторых характеристик отолитов у *A. testudineus* разных размерных групп. Масса отолита более тесно связана с длиной тела, чем длина и ширина отолита. Таким образом, масса отолита может быть успешно использована для обратного расчисления размера рыб.

**Ключевые слова:** Anabantidae, рыба-ползун *Anabas testudineus*, морфометрия, отолит, сагитта, ультраструктура.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010033

<sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.