

*Российская академия наук*

# ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 61 № 2 2021 Март–Апрель

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.О. Касумян (заместитель главного редактора),  
М.В. Мина (заместитель главного редактора),  
А.М. Орлов (заместитель главного редактора).

Редакционный совет:

П.-А. Амундсен (Норвегия), Д.А. Астахов,  
А.В. Балускин, А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия),  
Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада),  
М.Р. Кларк (Новая Зеландия), Б. Коллетт (США),  
А.Н. Котляр, К.В. Кузицин, Е.В. Микодина,  
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек,  
С.А. Мурзина, Н.Н. Немова, Д.А. Павлов,  
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов,  
Й.Ш. Христиансен (Норвегия), 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 2, 2021

- Новый полорыл *Coelorinchus ganymedes* sp. nova из вод Полинезии (Macrouridae)  
*А. М. Прокофьев* 127
- Ювенильные особи опавов (Lampridae) из Атлантического и Тихого океанов с замечаниями о систематике, распределении опавовых и описанием нового подрода *Paralampris* subgen. nov.  
*Е. И. Кукуев* 134
- Новый потенциальный вселенец: первая поимка пираньи Гери *Serrasalmus geryi* (Serrasalmidae) в верхней пойме реки Парана, Бразилия  
*Г. К. Денра, А. Г. Оливейра, А. Б. Сильва, А. Фрота, Х. К. Прозенса, Х. Ж. Мессаге, Р. Б. дос Рейс, Р. Р. Ота* 142
- Жизненный цикл ставриды *Trachurus mediterraneus* (Sarangidae) Крыма (Чёрное море)  
*Д. Н. Куцын* 143
- Распространение и биологические особенности хариуса *Thymallus thymallus* (Thymallidae) на Европейском Северо-Востоке России  
*В. И. Пономарев, А. Б. Захаров* 153
- Распределение, размерно-половой состав *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) у западного побережья Камчатки в летний период и современное состояние его запасов  
*А. А. Матвеев, А. А. Баланов, В. В. Панченко* 167
- Возраст, рост и созревание золотистого пагра *Pagrus pagrus* (Sparidae) у юго-восточного побережья Бразилии  
*П. А. С. Коста, А. К. Брага, Ж. М. С. Виэйра, К. Э. Л. Феррейра, М. К. Барбоса, Р. Р. Б. Сао-Клементе* 177
- Питание рыб подводных поднятий Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика).  
1. Беспузырный окунь *Helicolenus mouchezi*, кабан-рыба *Pentaceros richardsoni*, красноглазка *Emmelichthis nitidus* подводной горы Вальдивия  
*А. В. Гуцин* 178
- Популяционно-генетическая структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в северо-западной части Тихого океана на основе микросателлитного анализа  
*Д. С. Курносов, С. Ю. Орлова* 185
- Распределение ихтиопланктона в связи с особенностями гидрологического режима у берегов Крыма (Чёрное море) в весенне-летний сезон 2017 г.  
*Т. Н. Климова, А. А. Субботин, И. В. Вдодович, Ю. А. Загородняя, П. С. Подрезова, О. А. Гарбазей* 194
- Влияние физических барьеров на широтные связи в системе реки Ганг через морфологическую оценку популяций *Cirrhinus mrigala* (Cyprinidae)  
*А. К. Дживеди* 205
- Влияние гидрометеорологических условий на динамику вылова (численности) приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) на основе ретроспективных данных (Японское море, Татарский пролив)  
*А. В. Лысенко, Т. А. Шатилина, Л. А. Гайко* 206
- Электрические разряды перистоусых сомов *Synodontis* (Mochokidae): особенности и механизмы электрогенерации  
*В. Д. Барон, А. А. Орлов* 219

Тканевые особенности активности ферментов энергетического обмена и содержания аденозинтрифосфата у черноморского ерша *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae)

*А. А. Солдатов, И. В. Головина, Е. Э. Колесникова,  
И. В. Сысоева, А. А. Сысоев, Т. А. Кухарева, Е. С. Кладченко*

226

---

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Описание личинки *Lampanyctus indicus* (Mystophidae) из западной части Индийского океана

*Я. Ю. Большакова*

234

Первая поимка речной камбалы *Platichthys flesus* (Pleuronectidae) в юго-западной части Карского моря

*Г. В. Фукс, Ю. В. Гончаров*

235

Находки тёмного морского окуня *Sebastes variabilis* (Sebastidae) и золотистого петушка *Alectridium aurantiacum* (Stichaeidae) в западной части Берингова моря

*П. А. Савельев, А. Б. Савин*

239

Вторая находка редкого вида *Plectranthias klausewitzi* (Serranidae) из Красного моря

*А. М. Прокофьев*

244

Сходство кариотипов трёх видов клюворылов рода *Mormyrus* (Mormyridae) из притоков Белого Нила и реки Омо в Эфиопии

*С. А. Симановский, Д. А. Медведев, Фекаду Тефера, А. С. Голубцов*

248

---

УДК 597.5

## НОВЫЙ ПОЛОРЫЛ *COELORINCHUS GANYMEDES* SP. NOVA ИЗ ВОД ПОЛИНЕЗИИ (MACROURIDAE)

© 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 18.09.2020 г.

После доработки 21.10.2020 г.

Принята к публикации 22.10.2020 г.

Описан новый вид полорылов, *Coelorinchus ganymedes* sp. nova, из вод Маркизских о-вов, принадлежащий к группе видов “*C. hubbsi*”. Новый вид наиболее сходен с *C. gladius* и *C. spilonotus*, но отличается окраской, меньшим числом рядов шипиков на чешуях тела и рядом пропорций. Составлена таблица для определения видов группы “*C. hubbsi*”.

**Ключевые слова:** *Coelorinchus*, новый вид, Маркизские о-ва, определительная таблица.

**DOI:** 10.31857/S0042875221020193

Изучая коллекцию макрурид Парижского национального музея естественной истории (Muséum national d’Histoire naturelle – MNHN), я обнаружил большую серию экземпляров представителя рода *Coelorinchus* Giorna, 1809, собранную у Маркизских о-вов. По многим признакам эти рыбы похожи на гавайского *C. gladius* Gilbert et Sramer, 1897, однако ряд отличий, прежде всего, в окраске тела и ошиплении чешуй не оставляет сомнений в их принадлежности к новому для науки виду. Настоящая статья посвящена описанию этого нового вида.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Этикеточные данные типовой серии приведены при описании вида. Методика изучения изложена в работе Прокофьева (2020). В работе приняты следующие обозначения: *TL*, *HL* – соответственно полная длина тела и длина головы; *ID*, *PD*, *A*, *P*, *V* – соответственно первый и второй спинные, анальный, грудные и брюшные плавники. Меристические и пластические признаки голотипа приведены первыми, за ними в скобках – отличающиеся признаки паратипов; крайние значения, отмеченные у единственной особи, заключены в квадратные скобки. Измерения выполнены у 20 экз. наилучшей сохранности; длина головы и рыла, диаметр орбиты и посторбитальная длина измерены у всех рыб.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### *Coelorinchus ganymedes* Prokofiev, species nova (рис. 1, 2)

Материал. Голотип, MNHN 2000-1064, *TL* 170 мм, *HL* 50 мм, 8°45’0” ю. ш. 140°07’01” в. д., 390–400 м, 26.08.1997 г. (рис. 1а). Паратипы, всего 32 экз.: MNHN 2000-1061, 7 экз., *TL* 130+–196 мм, *HL* 39.0–53.5 мм, 9°43’59” ю. ш. 138°51’0” в. д., 310–320 м, 30.08.1997 г.; MNHN 2000-1062, 2 экз., *TL* 132+ и 174+ мм, *HL* 46.0 и 52.5 мм, 8°43’59” ю. ш. 140°13’59” в. д., 350–355 м, 25.08.1997 г.; MNHN 2000-1063, 9 экз., *TL* 127+–167+ мм, *HL* 40–47 мм, 8°46’01” ю. ш. 140°07’01” в. д., 350 м, 26.08.1997 г.; MNHN 2000-1064, 1 экз., *TL* 68+ мм, *HL* 18 мм, 8°45’0” ю. ш. 140°07’01” в. д., 390–400 м, 26.08.1997 г.; MNHN 2000-1065, 3 экз., *TL* 135+–180+ мм, *HL* 41–64.5 мм, 9°46’59” ю. ш. 139°37’59” в. д., 500–650 м., 02.09.1997 г.; MNHN 2003-0970, 2 экз., *TL* 155+ и 184+ мм, *HL* 44 и 50+ мм, 8°49’01” ю. ш. 140°16’59” в. д., 416–430 м., 09.09.1997 г.; MNHN 2000-0991, 8 экз., *TL* 128+–176+ мм, *HL* 49.0–58.5 мм, 8°55’01” ю. ш. 140°14’06” в. д., 283–448 м., 10.09.1997 г.

Д и а г н о з. Вид группы “*C. hubbsi*” (sensu Iwamoto et al., 2009; Nakayama et al., 2020) с очень длинным рылом (1.9–2.1 раза в *HL*), длиной и узкой терминальной пластинкой; с диаметром орбиты, равным посторбитальной длине и превышающим длину верхней челюсти – 24.4–30.6, 23.1–30.6 и 15.9–21.4% *HL* соответственно; с (2)3–4(5) параллельными рядами шипиков на

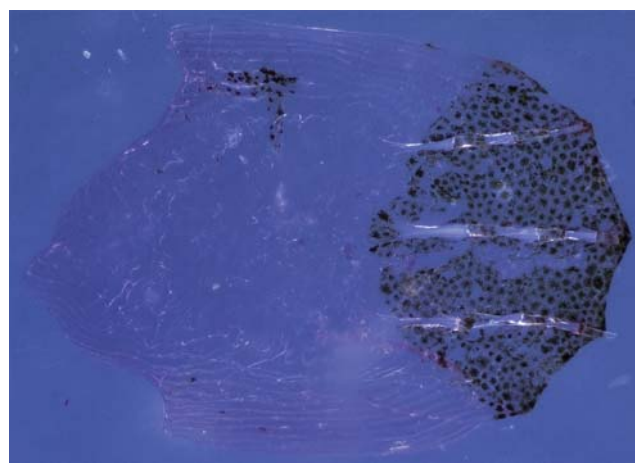


**Рис. 1.** *Coelorinchus ganymedes* sp. nova: а – голотип, вид сверху; б – паратип MNHN 2003-0991, *HL* 52.5 мм; в – паратип MNHN 2000-1065, *HL* 64.5 мм, светящийся орган; г – паратип MNHN 2003-0991, *HL* 52.5 мм, пигментация туловища и спинных плавников. Масштаб, мм: в – 5, г – 4.



чешуях туловища при *HL* 50–60 мм и циклоидными чешуями на истмусе; с обособленным контрастным супрапекторальным пятном и контрастным седловидным пятном позади начала *ID*.

**Описание.** Туловище вальковатое, хвостовой отдел сжат с боков, истончается каудально; толщина тела на уровне оснований *P* составляет 106.3 ([69.1]79.5–100.0)% от его максимальной высоты (приходящейся на область затылка и начала *ID*), в 1.3 (1.2–1.5) раза меньше максимальной ширины головы (на уровне праеорегскулум). Голова около 3.4 (3.1–3.8)<sup>1</sup> раза в *TL*. Рыло очень длинное, 2.0 (1.9–2.1) раза в *HL*, его дорсальный контур отчётливо вогнут, вершина немного вздернута вверх, боковые края резко и равномерно сходящиеся от уровня передненижнего конца носовой ямки к основанию терминальной роstralной пластинки, прямые (рис. 1а, 1б). Терминальная роstralная пластинка очень длинная, 2.9 (2.5–3.4[3.6,3.7]) раза в длине рыла, узколанцетовидная, вооружена зубчиками. Орбита эллипсоидная, её максимальный диаметр в 2.0 (1.8–2.2) раза меньше длины рыла и приблизительно равен посторбитальной длине (содержится 1.0 (0.9–1.1) раза в последней), 4.0 ([3.3]3.8–4.1) раза в *HL*; ширина межглазничного промежутка в 1.7 (1.4–1.7[1.9]) раза меньше диаметра орбиты. Латеральный назальный гребень 2.4 (2.3–2.7) раза содержится в длине суборбитального гребня; расстояние от нижнего края орбиты до края суборбитального гребня в 2.3 (1.4–2.3) раза меньше суборбитальной высоты. Рот небольшой, длина верхней челюсти гораздо меньше диаметра глаза, задний конец *maxillare* расположен в промежутке между вертикалями середины и заднего края зрачка; верхняя губа умеренно мясистая, более утолщённая к углам рта, слабо папилчатая; нижняя губа тонкая, гладкая. Зубы в челюстях многорядные, в наружных рядах не увеличены; зубные ленты расширены к симфизным концам *praemaxillaria* и *dentalia*; зубы на *praemaxillare* игловидные, на *dentale* – щетинковидные; длина зубного ряда на *praemaxillare* в 2.2 (1.6–2.3) раза меньше риктальной длины; зубные ряды на *dentale* достигают *ictus*. Подбородочный усик мал, 4.2 ([3.1]3.4–4.8) раза в диаметре орбиты. *Suboregsculum* образует треугольный вентральный вырост. Жаберных тычинок во внутреннем ряду на первой дуге 7, в наружном и внутреннем рядах на второй дуге соответственно 6 (6–7[8]) и 7 (7[8]). Боковой костный край рыла прерванный. Основание *ID* в 1.3 (1.3–2.4) раза превышает междорсальный промежуток, в этом плавнике *II* + 8 лучей; второй колючий луч не вытянут в нить, 2.8 (2.0–2.7) раза в *HL*. Лучи *IID* столь же высокие, как лучи *A*. В *P* 20 лучей



**Рис. 2.** *Coelorinchus ganymedes* sp. nova, чешуя с боков тела выше боковой линии в междорсальном промежутке. Масштаб: 0.75 мм.

(17–20, мода – 18) (самый верхний сильно укорочен, шиповидный), в *V* – 7, наружный луч *V* утолщён, вытянут в нить, немного не достигает или слегка заходит за начало *A*. Анус открывается непосредственно у начала *A*, окружён узким кольцом чёрной ткани (перипрокт); наружных линз фотофора две, первая из них расположена непосредственно перед перипроктом, а вторая – на груди впереди от интервентральной линии; передняя и задняя линзы соединены срединным продольным тяжом (группа *IV* по: Iwamoto, 1990) (рис. 1в).

Нижняя поверхность головы полностью лишена чешуи. На дорсальной поверхности рыла с каждой стороны имеется широкий голый участок (рис. 1а). Носовая ямка полностью голая. Чешуя на участке между задним краем носовой ямки, передним краем глаза и суборбитальным гребнем имеется (как правило) или отсутствует. Суборбитальный гребень под орбитой образован двумя рядами щитков, на остальном протяжении – одним; длина щитков суборбитального гребня превышает высоту. Срединный гребень рыла состоит из 10 (10–11) щитков, шипики на них расположены в продольных рядах, расходящихся от переднего края. Гребни головы сильно ошиплены. Чешуи верха головы с двумя–четырьмя (как исключение, пятью), жаберной крышки – с тремя–шестью более или менее расходящимися рядами шипиков. Супраокципитальный и постокципитальные щитки не отличаются по размеру от окружающих чешуек.

Чешуя на теле легко облетающая, частично сохранилась лишь в передней половине тела на уровне основания *ID* и перед ним выше уровня основания *P*, а также у некоторых рыб на истмусе. Между началом, серединой основания *ID*, началом *IID* и началом *A* и боковой линией соответ-

<sup>1</sup> Рыб, у которых утрачена значительная часть хвостового конца тела, не учитывали, у таких рыб отношение *TL* к *HL* составляет от 1.9 до 2.9 раза.

ственно 5.5 ([5.0]5.5–6.5), 4.0 (4.0–5.0), 6.0 (5.0–6.0) и 10 (10–15) чешуй. Боковая линия хорошо развита, желобовидная, содержит 15 (15–17) чешуй до вертикали начала *ID*. Чешуи в преддорсальной области и на боках под основанием *ID* (сохранились единично) и *ID* с двумя–пятью (как правило, тремя или четырьмя) параллельными или почти параллельными рядами мелких узких наклонных шипиков, несколько увеличивающихся в размерах каудально. Шипики срединного ряда не отличаются по величине от боковых, все ряды шипиков полные. Боковые отростки в основаниях шипиков (“buttresses”) совершенно не развиты (рис. 2). Чешуи на истмусе циклоидные, редко с одним или двумя слабыми продольными гребешками, без шипиков.

Измерения, в % *HL*: длина рыла 50.0 (47.6–52.2), диаметр глаза 25.0 (24.4–26.7[30.6]), посторбитальная длина 25.0 (23.1–26.8[30.6]), расстояние от заднего края орбиты до угла праеорепculum 21.0 (20.5–26.1), суборбитальная высота 8.0 (6.4–8.7[9.8]), расстояние от нижнего края орбиты до края суборбитального гребня 3.5 (3.3–4.8); длина верхней челюсти, *gictus* и озубленной части праемахилларе соответственно 21.0 ([15.9]17.4–21.4), 17.0 (13.1–16.2) и 8.0 ([5.5]6.1–8.7[9.5]); преоральная длина 48.0 (43.5–50.0[52.2]), длина латерального назального и суборбитального гребней соответственно 39.0 (33.7–39.7) и 94.0 (87.0–93.9); длина терминальной ростральной пластинки 17.0 ([13.0,13.3]15.2–19.2[20.7]), ширина рыла 25.0 ([19.5]21.8–25.7), интерназальная ширина 13.5 (13.4–16.3); ширина межглазничного промежутка и промежутка между затылочными гребнями соответственно 15.0 (13.4–17.7) и 10.0 ([8.7]9.3–12.0); длина усика 6.0 (5.2–7.6[8.4]), высота задней ноздри 7.0 ([4.9]6.1–10.1); ширина головы на уровне праеорепculum и тела на уровне оснований *P* соответственно 44.0 (31.3–45.7) и 34.0 (26.1–34.8); максимальная высота тела 32.0 (27.2–39.3); первое и второе преддорсальное, препекторальное, превентральное, истмовентральное и вентроанальное расстояния соответственно 106.0 (101.3–107.7), 127.0 (123.8–135.3), 104.0 (100.0–102.6), 110.0 (100.0–109.6), 20.0 ([15.2]17.0–24.8) и 36.0 (30.5–41.1[45.7]); длина *P*, первого (с филламентом) и второго лучей *V* и высота второго колючего луча *ID* соответственно 35.0 ([~29.3]34.2–41.9), 40.0 (32.5–41.3), 26.0 (21.4–26.1) и 36.0 ([~36.6,39.0]43.8–51.1); длина основания *ID* 12.0 (12.0–16.2), междорсальный промежуток 9.0 (6.1–12.0).

Окраска фиксированных рыб (рис. 1): основной фон светлый, желтоватый, на нижней поверхности головы – чисто-белый. На боковой поверхности туловища позади и над основанием *P* имеется крупное чётко отграниченное округлое чёрное пятно (длина его составляет [7]8–10, высота – [5]7–9 чешуйных рядов), отстоящее от дорсального контура тела на пять–шесть рядов

чешуй. Столь же резко выраженное седловидное чёрное пятно имеется на спине немного позади вертикали начала *ID* (примерно на 10 чешуйных рядов), в высоту и длину занимающее с каждой стороны тела по шесть–семь рядов чешуй. Кожа у основания *ID* и обычно один–два ряда чешуйных карманов непосредственно под ним интенсивно пигментированы (редко края всех чешуйных карманов в промежутке между супрапекторальным пятном и основанием *ID* интенсивно затемнены). Края чешуйных карманов верха и боков головы, верхней и боковой поверхности тела вниз до уровня основания *P* отчётливо затемнены, в преддорсальной области они образуют более или менее чёткую прямую или V-образную поперечную полосу между задними концами затылочных гребней, лежащую впереди супрапекторального пятна. Темная пигментация, как правило, выражена по наружному краю затылочных гребней и в области супра- и постокципитальной чешуек. Верхнебоковая поверхность тела между супрапекторальным и дорсальным седловидным пятном со сгущением пигмента на чешуйных карманах в виде нерезкого седловидного пятна длиной до 11–13 чешуйных рядов, столь же нечёткое сгущение занимает дорсальную поверхность хвостового отдела на три–четыре чешуйных ряда позади дорсального седловидного пятна (иногда оно распадается на несколько очень нечётких седловидных пятен). Вентральная поверхность туловища, боковые стенки брюшной полости и вентральная половина боковой поверхности хвостового отдела тела густо испещрены разноразмерными субдермальными меланофорами, особенно густо сидящими на груди и брюхе. Область груди (от истмуса до интервентральной линии) и вокруг светящегося органа с выраженным коричнево-голубым отливом (рис. 1в). Передний край *ID* (перепонка между вторым колючим и первым ветвистым лучами) интенсивно-чёрная; кроме того, у части рыб пигментация развита на всей перепонке дистальной 1/2–2/3 этого плавника или образует субдистальную перевязь от переднего края плавника к заднему. Лучи передней половины *ID* черноватые, особенно интенсивно пигментированы в начальной части этого плавника (рис. 1д); в остальном плавники не окрашены, лишь с мелкими точечными меланофорами по ходу лучей (плохо различимыми невооружённым глазом, заметно сгущёнными (вплоть до формирования ярких пятен) лишь в основании *V*). Срединный рыльный гребень, передний и верхний края носовой ямки и край орбиты в тёмном обрамлении. Нижняя поверхность головы испещрена точечными меланофорами, заметно более крупными в гулярной области и на жаберных перепонках. Жаберные перепонки помимо отдельных точечных меланофоров имеют разлитую буроватую пигментацию. Ротовая полость белая. Свободные невромасты



Отличительные признаки *Coelorinchus ganymedes* sp. nova, *C. gladius* и *C. spilonotus*

Признак	<i>C. ganymedes</i>	<i>C. gladius</i>	<i>C. spilonotus</i>
Рисунок тела	Контрастное супрапекторальное пятно, чётко отграниченное от серии дорсальных седловидных пятен; в серии дорсальных пятен наиболее контрастное расположено позади начала <i>PD</i>	Только контрастное супрапекторальное пятно	Контрастное седловидное пятно перед началом <i>ID</i> , полностью сливающееся с супрапекторальным пятном; контрастное седловидное пятно позади начала <i>PD</i> ; между ними и позади последнего — нечёткие седловидные пятна
Число рядов шипиков на чешуях тела	2–5 (обычно 3 или 4)	6–8 (увеличивается с ростом)	5–10 (увеличивается с ростом)
Отношение посторбитальной длины к диаметру орбиты	0.9–1.1 (как правило, 1.0)	1.2–1.8 (как правило, 1.3–1.4)	1.3–1.4
Отношение длины рыла к длине терминальной рostrальной пластинки	2.5–3.7	2.4–4.1	7.0–8.0
Бесчешуйные участки на верхней поверхности рыла	Есть	Нет	Есть
		<i>B % HL</i>	
Диаметр орбиты	24.4–30.6	16.8–24.8	21.2–27.9
Преоральная длина	43.5–52.2	44.3–48.1	35.4–44.8
Расстояние от заднего края орбиты до угла праеорегсulum	20.5–26.1	23.4–30.2	25.3–32.8
Длина верхней челюсти	15.9–21.4	15.4–18.4	20.3–26.0
Интерназальная ширина	13.4–16.3	14.7–17.6	17–22
Интерорбитальная ширина	13.4–17.7	20.0–21.2	18.0–24.1

на вентральной поверхности головы плохо заметны, не пигментированы; на дорсальной — отчётливые, большей частью окаймлены тёмным.

**Этимология.** Вид назван по имени Ганимеда — в греческой мифологии юноша, за свою красоту взятый на Олимп в качестве виночерпия богов; видовой эпитет отражает изящный облик и нарядную окраску нового вида.

**Сравнительные замечания.** По наличию протяжённого светящегося органа с двумя широко разобшёнными линзами (группа IV: Iwamoto, 1990), заострённой терминальной рostrальной пластинки и высокого *PD* (лучи которого равны по высоте лучам *A*) новый вид принадлежит к группе видов “*C. hubbsi*” (sensu Iwamoto et al., 2009; Nakayama et al., 2020) подрода *Quincuncia* Gilbert et Hubbs, 1920, в пределах которой он наиболее сходен с *C. gladius*, учитывая наличие у него исключительно длинного рыла (1.9–2.1 раза в *HL*) с очень длинной узколанцетной терминальной рostrальной пластинкой и чётко обособленного пигментного пятна между основа-

ниями *P* и *ID*. Сочетание указанных признаков отличает эти виды от всех видов *Coelorinchus* группы IV вообще. От *C. gladius* новый вид хорошо отличается окраской, прежде всего, наличием контрастного седловидного пятна позади уровня начала *PD*. Кроме того, у нового вида имеется пятно под основанием *ID*, нечёткое седловидное пятно перед началом *ID*, между контрастными пятнами и позади второго из них. У *C. gladius* рисунок тела представлен только контрастным супрапекторальным пятном. Окраска *ID* у обоих видов сходная, однако в отличие от нового вида у *C. gladius* лучи *PD* не пигментированы. По сравнению с *C. gladius* у нового вида число рядов шипиков на чешуях тела при тех же абсолютных размерах рыбы меньше (2–5, обычно 3 или 4, против 6–8), орбита крупнее (её диаметр равен или почти равен посторбитальной длине), межглазничный промежуток уже и соизмерим по величине с интерназальным промежутком, тогда как у *C. gladius* он явственно шире последнего (таблица).

Еще одним похожим видом является *C. spilonotus* Sazonov et Iwamoto, 1992, известный по наход-

дениям у Гавайских о-вов и на хребтах Наска и Сала-и-Гомес. По длине рыла гавайская популяция *C. spilonotus* сопоставима как с новым видом, так и с *C. gladius*, тогда как у типичных экземпляров с хребтов Наска и Сала-и-Гомес рыло короче (42–48% *HL*). В то же время преоральная длина у *C. spilonotus* меньше, чем у нового вида (35.4–44.8 против 43.5–52.2% *HL*). Как и *C. ganymedes*, этот вид характеризуется сочетанием контрастных и нечётких седловидных полос, расположение которых у обоих видов очень схоже. Однако в отличие от нового вида у *C. spilonotus* нет обособленного супрапекторального пятна, которое полностью сливается с первым седловидным пятном, расположенным перед основанием *ID*. У нового вида первое седловидное пятно нерезкое, расположено впереди уровня супрапекторального пятна; последнее у части рыб может быть связано с маленьким пигментным пятном в основании *ID* посредством тёмной пигментации промежуточных чешуйных карманов, но его границы всегда чётко различимы. Хотя *C. spilonotus* характеризуется наличием чёрного пятна на вершине *ID*, перепонка между вторым колючим и первым ветвистым лучами этого плавника не имеет интенсивно чёрной пигментации на всём протяжении, характерной для нового вида. В отличие от нового вида лучи *PD* у *C. spilonotus* не пигментированы. Помимо особенностей окраски новый вид отличается от *C. spilonotus* тем, что диаметр глаза у него равен посторбитальной длине (у сравниваемого вида заметно меньше последней), а также наличием длинной терминальной рostrальной пластинки, меньшими значениями ширины рта и орбито-преоперкулярной длины, меньшей интерорбитальной и интерназальной шириной (таблица) и меньшим числом рядов шипиков на чешуях боков тела ([2]3–4[5] против 5–10, причем 5–6 рядов шипиков наблюдается у *C. spilonotus* только среди самых мелких рыб (*HL* ~ 30 мм: Sazonov, Iwamoto, 1992)).

Различия между тремя вышеперечисленными видами показаны в таблице.

Среди других видов подрода *Quincuncia* супрапекторальное пятно имеется ещё только у *C. matsubarai* Okamura, 1982, однако других сходств между этим видом и *C. ganymedes* нет. Отличия между видами группы "*C. hubbsi*" приведены ниже в определительной таблице.

#### Таблица для определения видов группы "*C. hubbsi*"

- 1(2) Костный край рыла сплошной .....3  
 2(1) Костный край рыла прерванный.....5  
 3(4) Поперечных полос на теле нет; между основанием *P* и вертикалью начала *PD* по середине боков проходит продольная тёмная полоса (иногда в задней части обособляющаяся в виде пятна); передняя и задняя линзы фотофора соединены

пигментной полосой..... *C. acutirostris* Smith et Radcliffe, 1912

4(3) Рисунок тела представлен поперечными полосами; передняя и задняя линзы фотофора не соединяются пигментной полосой.....  
 ..... *C. cylindricus* Iwamoto et Merrett, 1997

5(6) В верхней половине боков туловища между основаниями *P* и *ID* имеется округлое или овальное пигментное пятно, чётко отделённое от остального пигментного рисунка на теле.....7

6(5) Между основаниями *P* и *ID* нет пигментного пятна либо оно полностью сливается с седловидным пятном перед основанием *ID*..... 12

7(8) Длина рыла 1.9–2.1 раза укладывается в *HL*; верхняя челюсть заметно короче диаметра глаза; ротовая полость чисто-белая.....9

8(7) Длина рыла 2.1–2.7 раза укладывается в *HL*; верхняя челюсть равна диаметру глаза; ротовая полость серая..... *C. matsubarai* Okamura, 1982

9(10) Имеется только контрастное супрапекторальное пятно; диаметр орбиты менее 25% *HL*, короче посторбитальной длины головы; верх рыла полностью покрыт чешуёй, чешуи на теле с 6–8 рядами шипиков..... *C. gladius* Gilbert et Cramer, 1897

10(9) Помимо супрапекторального пятна имеются дорсальные седловидные пятна; диаметр орбиты более 24% *HL*, равен посторбитальной длине головы; верх рыла с широкими голыми участками; чешуи на теле с (2)3–4(5) рядами шипиков..... *C. ganymedes* sp. nova

12(13) Рисунок на теле состоит из поперечных полос; suboperculum образует вентральный вырост.....16

13(12) Рисунок на теле отсутствует или образован только продольными полосами; suboperculum не образует вентрального выроста.....14

14(15) Верхняя челюсть укладывается 4.6–4.8 раза в *HL*; рисунок на теле отсутствует..... *C. brevirostris* Okamura, 1984

15(14) Верхняя челюсть укладывается 3.7–4.5 раза в *HL*; рисунок на теле представлен тремя продольными тёмными полосами..... *C. hubbsi* Matsubara, 1936

16(17) Первые три (наиболее чёткие) поперечные полосы на теле ориентированы диагонально или, по крайней мере, третья полоса продолжается вперёд в виде продольной полосы, направленной к основанию *P*.....20

17(16) Поперечные полосы на теле ориентированы вертикально.....18

18(19) На теле две резко очерченные поперечные полосы, между которыми и позади второй из них прослеживаются дополнительные нечёткие поперечные седловидные полосы; первая полоса образована слиянием седловидного пятна перед нача-

лом *ID* и супрапекторального пятна; вторая контрастная полоса расположена позади начала *ID*; вершина *ID* с чёрным пятном; чешуи на верхней поверхности головы с несколькими расходящимися рядами шипиков..... *C. spilonotus* Sazonov et Iwamoto, 1992

**19(18)** На теле около семи контрастных седловидных полос; вершина *ID* без пятна; чешуи на верхней поверхности головы с единственным рядом шипиков..... *C. multifasciatus* Sazonov et Iwamoto, 1992

**20(21)** Третья диагональная полоса на теле продолжается вперёд по средней линии боков почти до основания *P*..... **22**

**21(20)** Третья диагональная полоса не продолжается вперёд к основанию *P*..... *C. melanosagmatus* Iwamoto et Anderson, 1999

**22(23)** Первая и вторая поперечные полосы на туловище слабо наклонные или почти вертикальные; продольная полоса в заглазничной части головы не выражена; *ID* равномерно затемнён..... *C. fuscigulus* Iwamoto, Ho et Shao, 2009

**23(22)** Первая и вторая поперечные полосы на туловище резко косые; чёткая продольная полоса проходит в заглазничной части головы над верхним краем жаберной крышки; *ID* с крупным тёмным пятном в средней и задней частях..... *C. cingulatus* Gilbert et Hubbs, 1920

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен Г. Дюамелю, Дж. Пфлигеру и З. Габси, Парижский национальный музей естественной истории (Guy Duhamel, Jonathan Pfliger, Zora Gabsi, MNHN) за предоставление материала по новому виду и условий для работы в музее; С. Раредон, Смитсоновский институт, Вашингтон, США (San-

dra Raredon, Smithsonian Institution, Washington, USA); А. Сузумото, К. Атта, Музей Б.П. Бишопа, Гонолулу, США (Arnold Suzumoto, Calder Atta, Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, USA) – за сравнительные материалы по *C. gladius*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение морфологии и систематики рыб выполнялось в рамках темы государственного задания № 0109-2018-0076, фауны рыб Мирового океана – темы государственного задания № 0149-2018-0009. Описание нового вида поддержано Российским научным фондом, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Прокофьев А.М. 2020. Новый вид полорылов рода *Coelorinchus* с Северо-Западного и Гавайского подводных хребтов (Тихий океан) (Teleostei, Gadiformes, Macrouridae) // Амур. зоол. журн. Т. 12. № 3. С. 299–310. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2020-12-3-299-310>

Iwamoto T. 1990. Family Macrouridae // FAO species catalogue. V. 10. Gadiform fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. Rome: FAO. P. 90–317.

Iwamoto T., Ho H.-C., Shao K.-T. 2009. Description of a new *Coelorinchus* (Macrouridae, Gadiformes, Teleostei) from Taiwan, with notable new records of grenadiers from the South China Sea // Zootaxa. № 2326. P. 39–50.

Nakayama N., Prokofiev A.M., Kawai T. 2020. *Coelorinchus posteromaculatus* (Actinopterygii, Gadiformes, Macrouridae), a new species of grenadier from the eastern Indian Ocean // Ichthyol. Res. V. 67. P. 465–472. <https://doi.org/10.1007/s10228-020-00741-x>

Sazonov Y.I., Iwamoto T. 1992. Grenadiers (Pisces, Gadiformes) of the Nazca and Sala y Gomez ridges, southeastern Pacific // Proc. Calif. Acad. Sci. V. 48. № 2. P. 27–95.

УДК 597.586.7.591.4/9

## ЮВЕНИЛЬНЫЕ ОСОБИ ОПАХОВ (LAMPRIDAE) ИЗ АТЛАНТИЧЕСКОГО И ТИХОГО ОКЕАНОВ С ЗАМЕЧАНИЯМИ О СИСТЕМАТИКЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИИ ОПАХОВЫХ И ОПИСАНИЕМ НОВОГО ПОДРОДА *PARALAMPRIS* SUBGEN. NOV.

© 2021 г. Е. И. Кукуев\*

Атлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института  
рыбного хозяйства и океанографии – АтлантНИРО, Калининград, Россия

\*E-mail: efi-kukuev@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.03.2020 г.

После доработки 14.07.2020 г.

Принята к публикации 14.07.2020 г.

Описываются ювенильные экземпляры опуховых рыб (Lampridae) из Юго-Западной Атлантики, юго-восточной части Тихого океана и Гвинейского залива. С учётом недавней ревизии опуховых рода *Lampris* и собственных данных сделан таксономический обзор состава семейства Lampridae с выделением нового подрода *Paralampris* subgen. nov.

**Ключевые слова:** Lampridae, *Lampris*, ювенильные экземпляры, описание, систематика, распространение, *Paralampris* subgen. nov.

DOI: 10.31857/S0042875221020120

Ранее считалось, что семейство опуховых (Lampridae) в составе отряда опухообразных (Lampridiformes) включает только один род с единственным видом *Lampris guttatus* (Brünnich, 1788); все позже описанные виды из разных районов рассматривались как его синонимы (Линдберг, 1971; Palmer, 1973). Валидность вида *L. immaculatus* Gilchrist, 1904, описанного от побережья Южной Африки, была восстановлена на основе его отличий от *L. guttatus* по морфологии и типу ареала (Парин, Кукуев, 1983). Недавние генетические исследования показали неоднородность вида *L. guttatus* на разных участках ареала и позволили сделать предположение о сборном характере этого вида (Hyde et al., 2014). Это предположение было подтверждено ревизией рода *Lampris* (Underkoffler et al., 2018), в которой была восстановлена валидность *L. lauta* Lowe, 1838 и описаны три новых вида: *L. incognitus*, *L. megalopsis* и *L. australensis* Underkoffler, Luers, Hyde et Craig, 2018. Материалом для этой ревизии послужили только крупные рыбы: особи, изученные на месте промысла и сбыта на рыбных аукционах в порту Гонолулу, немногие музейные экземпляры в виде чучел, а также фотографии и рисунки из разных публикаций. При этом авторы отметили, что из-за высокой пищевой ценности и дороговизны опухи довольно редки в музейных коллекциях, а в уловах в основном преобладают крупные экземпляры и очень редки мальки и

ювенильные особи. По этой причине в их работе отсутствуют описания молоди и ювенильных экземпляров новых видов, а значит, и данные о возрастной изменчивости.

В предлагаемой публикации описываются ювенильные экземпляры опуховых рыб из Юго-Западной Атлантики (ЮЗА), юго-восточной части Тихого океана (ЮВТО) и Гвинейского залива. На основании недавней ревизии опуховых рода *Lampris* (Underkoffler et al., 2018) и собственных данных сделан таксономический обзор состава семейства Lampridae с описанием нового подрода *Paralampris* subgen. nov.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили пять ювенильных экземпляров опуховых рыб из коллекции АтлантНИРО. Сведения по изученным экземплярам приведены при описании соответствующего вида. Изучены также отпрепарированные плечевые пояса взрослых особей из коллекций АтлантНИРО (*L. guttatus* – TL 900 мм, атлантическое побережье США) и Зоомузея МГУ (*L. immaculatus* ЗММУ № P-16034 – SL 820 мм, море Скотия, Южная Георгия).

В работе приняты следующие обозначения: TL – общая длина, SL – стандартная длина, H – наибольшая высота тела, с – длина головы, o –

горизонтальный диаметр глаза;  $aD$ ,  $aP$ ,  $aV$ ,  $aA$  — антедорсальное, антепекторальное, антевентальное и антеанальное расстояния;  $V-A$  — расстояние между брюшными и анальными плавниками,  $P-V$  — расстояние между грудными и брюшными плавниками,  $ID$  — длина основания спинного плавника,  $IA$  — длина основания анального плавника,  $IV$  — длина брюшных плавников;  $D$ ,  $A$ ,  $V$ ,  $P$  — число лучей соответственно в спинном, анальном, брюшном и грудном плавниках,  $sp.br.$  — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге. Все расстояния измеряли между вертикалями по прямой линии.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Lampris australensis* Underkoffler, Luers, Hyde et Craig, 2018

Материал — 3 экз.:  $TL$  125 мм,  $SL$  120 мм — ЮВТО,  $5^{\circ}22'$  ю.ш.  $94^{\circ}$  з.д., 1980 г., БАТМ “Куликово поле”, коллектор И.И. Коноваленко;  $TL$  370 мм,  $SL$  310 мм — ЮВТО,  $40^{\circ}$  ю.ш.  $85^{\circ}$  з.д., декабрь 1979 г., коллектор Г.К. Милорадов;  $TL$  90 мм,  $SL$  82 мм — Гвинейский залив, 1978 г., коллектор А.Р. Болтачев.

Описание.  $D$  49–52 [50–52]<sup>1</sup>,  $A$  38–39 [40–42],  $P$  22–25 [22–23],  $V$  12–13 [13–15],  $sp.br.$  15–17 [–]. Спинной профиль головы выпуклый. Длина головы укладывается 3.1–3.5 [2.8] раза в  $SL$ , её высота — 1.8–2.5 [2.3] раза в  $SL$ ; диаметр глаза — 8.3–10.4 [12.5] раза в  $SL$ , 2.4–3.4 [5.2] раза в  $c$ . Высота тела укладывается 1.4–1.5 [1.4] раза в  $SL$  (таблица). Брюшные плавники располагаются на вертикали через конец основания грудных плавников; у экземпляров  $SL$  120 мм (рис. 1а) и 82 мм (рис. 1б) эта вертикаль проходит по середине тела, а у  $SL$  310 мм (рис. 2) — впереди середины тела. Длина основания спинного плавника укладывается 1.6–2.0 раза в  $SL$ , а длина основания анального плавника — 2.2–2.4 раза;  $P-V$  составляет 5.0–7.6%  $SL$ ,  $V-A$  — 8.7–9.6%  $SL$ . У 1 экз. ( $SL$  120 мм) удлинённые лучи брюшных плавников составляют 25%  $SL$ , у остальных 2 экз. лучи в брюшных плавниках очень длинные ( $IV$  60.9–64.5%  $SL$ ) и у  $SL$  310 мм достигают хвостового плавника. Окраска фиксированных в формалине экземпляров коричневая; на теле хорошо видны светлые круглые пятна, диаметр которых равен диаметру зрачка глаза. Плавники желтоватые.

По основным мерестическим и пластическим признакам все три исследованных экземпляра соответствуют описанию *L. australiensis*, но отличаются более высоким телом и большим диаметром глаза, что можно объяснить возрастной изменчивостью (Oelschläger, 1974; Парин, Кукуев, 1983).

<sup>1</sup> Здесь и далее: в квадратных скобках приводятся значения признаков по: Underkoffler et al., 2018.

Поимки севернее основного ареала *L. australensis*, вероятно, связаны с выносом течениями.

### *Lampris immaculatus* Gilchrist, 1904

Материал — 1 экз.:  $TL$  150 мм,  $SL$  120 мм — открытая часть Фолклендско-Патагонского района,  $56^{\circ}50'$  ю.ш.  $56^{\circ}20'$  з.д., глубина 565 м, 24.08.1985 г., БМРТ “Гижига”, рейс № 27, коллектор В.В. Константинов.

Описание.  $D$  50,  $P$  24,  $A$  35,  $V$  12,  $sp.br.$  13. Верхний профиль головы умеренно выпуклый. Длина головы укладывается 3.3 раза в  $SL$ , её высота — чуть более 2 раз в  $SL$ ; диаметр глаза — 12 раз в  $SL$ , 4 раза в  $c$ . Высота тела укладывается 1.5 раза в  $SL$  (таблица, рис. 3а). Брюшные плавники располагаются отчётливо позади вертикали через конец основания грудного плавника, заметно позади середины тела;  $P-V$  составляет 20%  $SL$ ,  $V-A$  — 8.3%  $SL$ . Длина основания спинного плавника укладывается 1.6 раза в  $SL$ , а длина основания анального плавника — 2.6 раза. Лучи в брюшном плавнике слабо удлинены ( $IV$  21.9%  $SL$ ). Окраска фиксированного экземпляра коричневая без следов пятен. Этот экземпляр из ЮЗА соответствует описанию молоди *L. immaculatus* из ЮВТО (таблица, рис. 3б) (Парин, Кукуев, 1983) и принадлежит этому виду.

### Замечания к систематике опаховых рыб с описанием нового подрода

Многие эпи- и мезопелагические виды имеют широкие циркумглобальные ареалы в тропической зоне Мирового океана. Однако исследования последних лет показали, что виды с такими ареалами представляют собой группы родственных таксонов видовой ранга, которые различаются небольшим набором признаков (Парин, 1988). Это относится и к циркумтропическому *L. guttatus*. Согласно последней ревизии рода *Lampris*, основанной на генетическом и морфологическом анализе, семейство Lampridae включает шесть видов (Hyde et al., 2014; Underkoffler et al., 2018). Название *L. guttatus* сохранено только для североатлантической популяции, ареал которой связан с субтропическими и умеренными водами Северной Атлантики, включая Средиземное море. Следует отметить, что подобный тип ареала имеют синий тунец *Tunnus thynnus*, европейская скумбрия *Scomber scombrus* и обыкновенный кубоглав *Cubiiceps gracilis* (Collette, Nauen, 1983; Агафонова, Кукуев, 1990). Авторы восстановили валидность вида *L. lauta*, ограничивая его ареал Северной Атлантикой (Азорские и Канарские о-ва и Средиземное море). Можно заметить, что для нектонного пелагического вида такой эндемизм нелогичен. Возможно, при накоплении фактического материала ареал этого вида будет расширен. Авторы

Пластические и меристические признаки ювенильных экземпляров опахов рода *Lampris*

Признак	<i>L. australensis</i>			<i>L. immaculatus</i>	
	Юго-восточная часть Тихого океана		Гвинейский залив	Юго-восточная часть Тихого океана*	Юго-Западная Атлантика
<i>TL</i> , мм	370	125	90	140	150
<i>SL</i> , мм	310	120	82	115	120
	В % <i>SL</i>				
<i>H</i>	68.0	66.7	73.3	61.0	65.0
<i>c</i>	32.2	29.6	28.5	33.4	33.3
<i>o</i>	9.6	10.0	12.1	8.4	8.3
<i>aD</i>	33.8	35.0	32.3	34.0	35.0
<i>aP</i>	30.6	33.3	35.7	32.0	35.0
<i>aV</i>	44.8	53.8	47.6	56.5	66.6
<i>aA</i>	58.6	69.2	52.2	69.5	75.0
<i>P-V</i>	5.0	7.6	6.0	24.5	20.0
<i>V-A</i>	9.6	9.5	8.7	7.3	8.3
<i>ID</i>	54.8	50.0	61.0	58.4	62.5
<i>IA</i>	44.1	41.6	46.3	32.0	37.5
<i>IV</i>	64.5	25.0	60.9	19.2	21.9
	Меристические признаки				
<i>D</i>	49	52	~50**	52	50
<i>A</i>	39	38	38	38	35
<i>V</i>	13	12	12	12	12
<i>P</i>	24	25	22	24	24
<i>sp.br.</i>	17***	15	17	13	13
Пятна	Есть	Есть	Есть	Нет	Нет

**Примечание.** \* По: Парин, Кукуев, 1983; \*\* плавник поврежден; \*\*\* крайние тычинки почкообразные; обозначения признаков см. в разделе “Материал и методика”.

ревизии также описали три новых вида. Для северной части Тихого океана в пределах умеренных и субтропических вод выделен *L. incognitus*. Такой же тип ареала среди nektonных рыб характерен для тихоокеанской популяции синего тунца. Другой новый вид – *L. megalopsis* – имеет более широкий циркумтропический ареал. Распространение третьего нового вида – *L. australensis* – авторы связывают с умеренными и субтропическими водами Южного полушария (нотально-субтропический ареал). Указанный ареал характерен для таких nektonных скумбриевых рыб (Scombridae), как *Thunnus maccoyii* и *Gasterochiasma melampus* (Collette, Nauen, 1983), а также для *Agrostichthys parkeri* из семейства Regalecidae (Трунов, Кукуев, 2005).

Изученные ювенильные экземпляры опахов из ЮВТО, ЮЗА и Гвинейского залива по ключам ревизии (Underkoffler et al., 2018) были определены как *L. australensis* и *L. immaculatus*. Полученные данные дополняют характеристику этих видов некоторыми признаками (например, число жаберных тычинок). Следует отметить, что у мо-

лоди *L. australensis* при достижении *SL* ~ 100 мм уже просматриваются характерные черты внешнего строения и пропорций взрослых особей вида, включая величину и разброс пятен (рис. 1, 2а). Довольно большой диаметр глаза у ювенильных экземпляров *L. australiensis* (как указано для взрослых особей циркумтропического вида *L. megalopsis*), а также бо́льшая, чем у взрослых особей, высота тела, являются проявлением возрастной изменчивости у опаховых рыб, что отмечалось ранее (Oelschläger, 1974). Находка мальков *L. australiensis* в приэкваториальных водах Тихого и Атлантического океанов по ходу течений Гумбольдта и Бенгельского позволяет предполагать более широкое распространение этого вида за счёт способности к дрейфу личинок и мальков.

Экземпляр *L. immaculatus* *SL* 120 мм из ЮЗА по ряду признаков полностью соответствует описанию экземпляра *SL* 115 мм из ЮВТО (Парин, Кукуев, 1983). Хорошими признаками для дифференциации молоди *L. immaculatus* от других видов являются положение брюшных плавников отно-



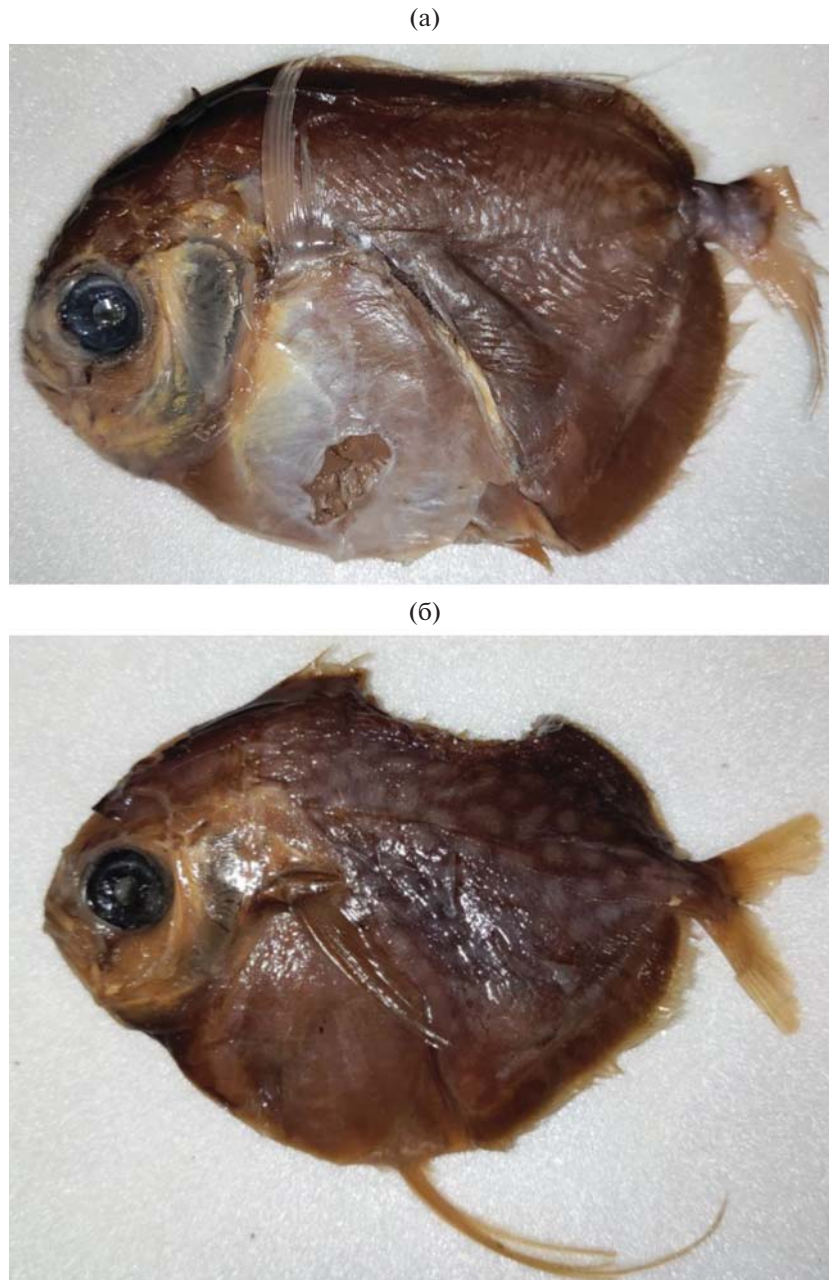
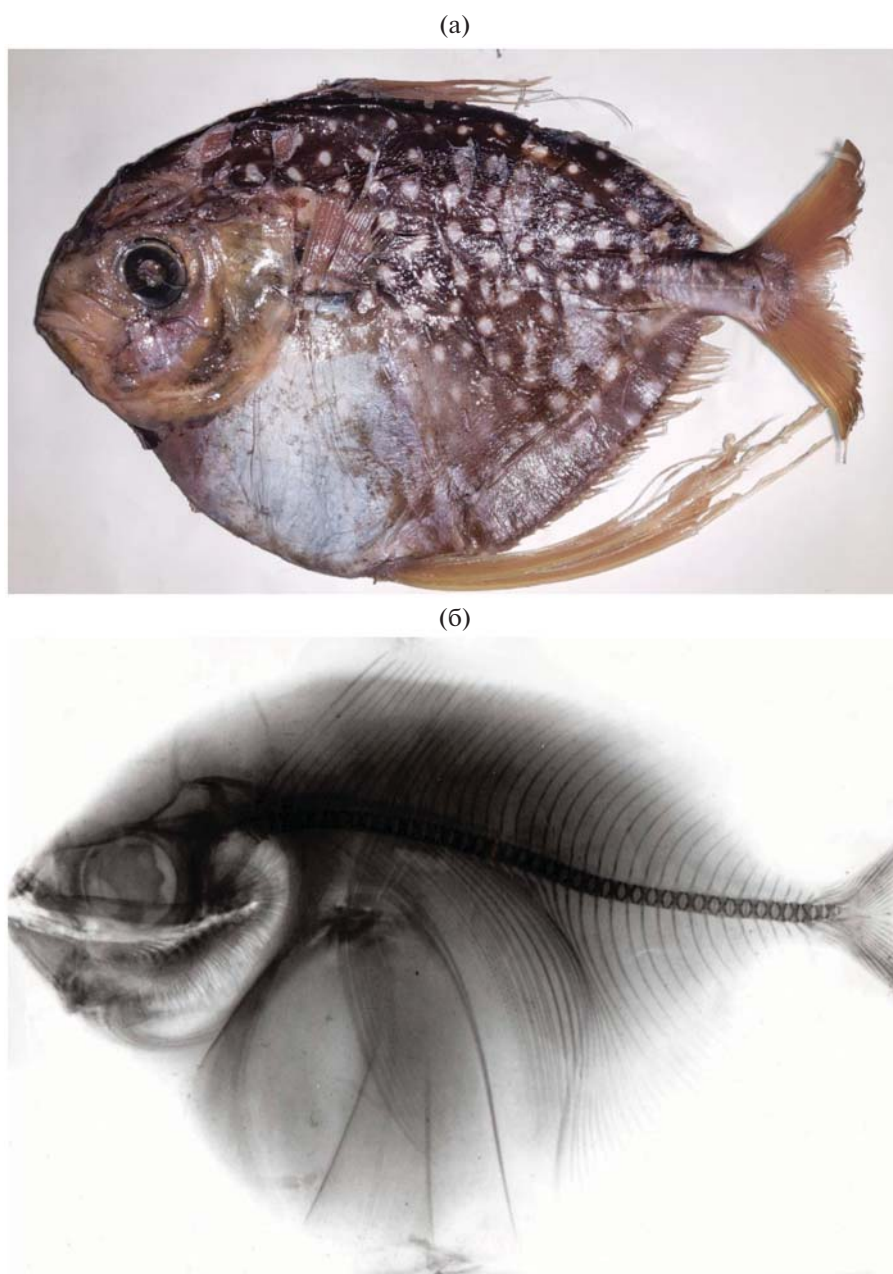


Рис. 1. *Lampris australensis*: а – SL 120 мм, юго-восточная часть Тихого океана; б – SL 82 мм, Гвинейский залив.

сительно грудных, меньший диаметр глаза и отсутствие пятен на теле, которые хорошо заметны у других видов уже при  $SL \sim 100$  мм.

При восстановлении валидности *L. immaculatus* было проведено сравнение с циркумтропическим *L. guttatus* по таким основным признакам, как высота и форма тела, положение брюшных плавников относительно грудных, строение плечевого пояса, отсутствие/наличие пятен на теле (Парин, Кукуев, 1983). После последней ревизии (Underkoffler et al., 2018) стало совершенно оче-

видно, что эти признаки противопоставлены не только для *L. guttatus*, который оказался сборным видом, но и всем другим пяти описанным и восстановленным видам. В этом случае можно говорить о принадлежности *L. immaculatus* к особому подроду. И действительно, для *L. immaculatus* характерно вальковатое бомбообразное тело в отличие от сильно сжатого топорovidного тела всех других пяти видов, а также менее специализированный, с функциональной точки зрения, скелет плечевого пояса (рис. 4, 5), а значит, и другие мор-



**Рис. 2.** *Lampris australensis* (a) и его рентгенограмма (б) — SL 310 мм, юго-восточная часть Тихого океана.

фофункциональные возможности (Кукуев, Нигматуллин, 2008). И эти особенности, как было показано выше, уже видны у молоди при  $SL \sim 100$  мм. Можно предположить, что менее специализированный *L. immaculatus* является древней анцестральной формой, вытесненной на южную периферию ареала, а затем сформировавшей суб-антарктический и антарктический ареалы (Андрियाшев, 1988; Кукуев, 2014; Kukuev, 2014). Всё вышеизложенное даёт основание для выделения в роде

*Lampris* нового подрода *Paralampris* subgen. nov. с типовым видом *L. immaculatus*.

#### **Род *Lampris* Retzius, 1799**

Типовой вид: *L. guttatus* (Brünnich, 1788); Северное море.

Основные признаки рода совпадают с характеристикой семейства Lampridae (Линдберг, 1971; Нельсон, 2009). Род *Lampris* включает два подрода — *Lampris* и *Paralampris*.

(a)



(б)



**Рис. 3.** *Lampris (Paralampris) immaculatus*: а –  $SL$  120 мм, Юго-Западная Атлантика; б –  $SL$  115 мм, юго-восточная часть Тихого океана.

#### Подрод *Lampris* Retzius, 1799

Типовой вид: *L. guttatus* (Brunnich, 1788); Северное море.

Д и а г н о з. Тело высокое, сильно сжатое с боков, напоминающее топор, с режущим краем (килем) на брюхе. Брюшные плавники находятся на вертикали от конца основания грудных плавников в пределах плечевого пояса;  $P-V$  5–16%  $SL$ . Внешняя пластина коракоида в скелете плечевого пояса сильно развита и сильно вытянута в дорсовентральном направлении, её ширина ~50%

высоты (рис. 2б, 4, 5в). Светлые пятна на теле хорошо выражены и заметны у молоди при  $SL < 100$  мм.

Состав подрода включает пять близких по строению видов, обитающих в тропических, субтропических и умеренных водах Мирового океана.

#### Подрод *Paralampris* Kukuev subgen. nov.

Типовой вид: *L. immaculatus* Gilchrist, 1904; Южная Африка.

Д и а г н о з. Тело в виде вытянутого эллипса, вальковатое с закруглённым брюхом. Брюшные плавники располагаются далеко за вертикалью ос-





Рис. 4. Плечевой пояс *Lampris guttatus* TL 900 мм, Северная Атлантика.

нования грудных плавников;  $P-V$  16–24%  $SL$ . Внешняя пластина каракоида в скелете плечевого пояса имеет почти прямоугольную форму (рис. 5а, 5б). Светлые пятна на теле отсутствуют у всех возрастных групп.

Состав подрода включает только один вид *L. (P.) immaculatus* с нотально-субантарктическим типом ареала.

Этимология. Название рода *Paralampris* указывает на близость к роду *Lampris*, грамматический род мужской.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я выражаю глубокую благодарность лицам, передавшим коллекционный материал: Е.М. Герберу и Г.К. Милорадову (Запробпромразведка), И.И. Коноваленко (АтлантНИРО) и А.Р. Болгачеву (ИнБЮМ РАН), а также А.В. Ремесло (АтлантНИРО) за фотографии опахов, выполненные в условиях экспедиций. Особую благодарность выражаю

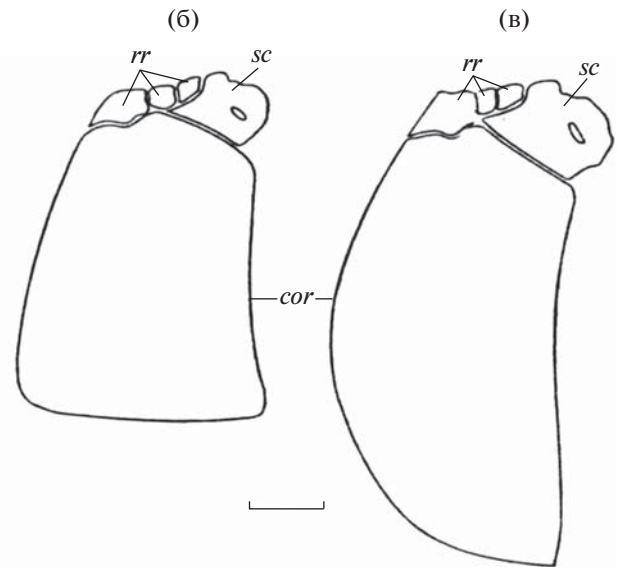
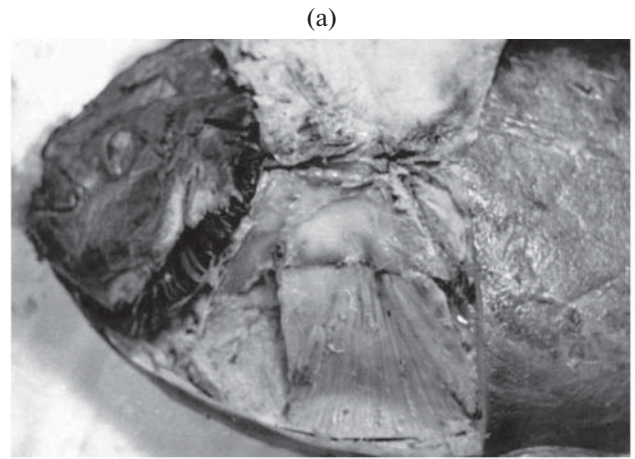


Рис. 5. Отпрепарированный плечевой пояс *Lampris immaculatus* SL 820 мм ЗММУ № P-16034 (а) и кости плечевого пояса представителей двух подродов опахов: б – *L. (Paralampris) immaculatus*, в – *Lampris* spp. (по: Парин, Кукуев, 1983); rr – radialia, sc – scapula, cor – coracoidum. Масштаб: 1 см.

Николаю Васильевичу Парину за совместную работу по восстановлению валидности *L. immaculatus*.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонова Т.Б., Кукуев Е.И. 1990. Новые данные о распространении *Cubiceps gracilis* Lowe, 1843 // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 1028–1031.
- Андряшев А.П. 1988. Проблема географического и батиметрического распространения примитивных форм в ареале группы // Биология моря. № 5. С. 3–9.
- Кукуев Е.И. 2014. Ихтиологические очерки о рыбах известных и малоизвестных. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 171 с.
- Кукуев Е.И., Нигматуллин Ч.М. 2008. Функциональная морфология, поведение и биотопические основы рас-

- пространения опаховых рыб рода *Lampris* (Lampridae) // Тези І Міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. “Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології”. Канів. 2008. С. 92–94.
- Линдберг Г.У. 1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука, 470 с.
- Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Либроком, 876 с.
- Парин Н.В. 1988. Проблема “видовых групп” у эпи- и мезопелагических рыб на примере семейств Euxosteiidae и Astronesthidae // Тез. докл. Всерос. конф. “Современные проблемы систематики рыб”. Санкт-Петербург. С. 47.
- Парин Н.В., Кукуев Е.И. 1983. Восстановление валидности *Lampris immaculatus* Gilchrist и географическое распространение опаховых Lampridae // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 1. С. 3–14.
- Трунов И.А., Кукуев Е.И. 2005. Новые данные о рыбах семейств Trachipteridae и Regalecidae (Trachipteroidei) Аргентинской котловины (юго-западная часть Атлантического океана) // Там же. Т. 45. № 2. С. 188–193.
- Collette B., Nauen C. 1983. FAO species catalogue. V. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date // FAO Fish. Synop. № 125. Rome: FAO, 137 p.
- Hyde J., Underkoffler K., Sundberg M. 2014. DNA barcoding provides support for a cryptic species complex within the globally distributed and fishery important opah (*Lampris guttatus*) // Mol. Ecol. Res. V. 14. P. 1239–1247. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12268>
- Kukuev E.I. 2014. Formation of extratropical (moderately cold-water and bipolar) ranges of species of mesopelagic fish of high-latitude areas of the world ocean // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 790–807. <https://doi.org/10.1134/S0032945214100099>
- Oelschlager H.A. 1974. Das Jugendstadium von *Lampris guttatus* (Brunnich, 1788) (Osteichthyes, Allotriognathi), ein Beitrag zur Kenntnis seiner Entwicklung // Arch. Fischereiwiss. V. 25. P. 1–55.
- Palmer G. 1973. Lampridae // Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean. Paris: UNESCO, 328 p.
- Underkoffler K.E., Luers M.A., Hyde J.R., Craig M.T. 2018. A taxonomic review of *Lampris guttatus* (Brünnich 1788) (Lampridiformes; Lampridae) with descriptions of three new species // Zootaxa. V. 4413. № 3. P. 551–565. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4413.3.9>

УДК 597.08

**НОВЫЙ ПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ ВСЕЛЕНЕЦ:  
ПЕРВАЯ ПОИМКА ПИРАНЬИ ГЕРИ *SERRASALMUS GERYI*  
(*SERRASALMIDAE*) В ВЕРХНЕЙ ПОЙМЕ РЕКИ ПАРАНА, БРАЗИЛИЯ<sup>#</sup>**

© 2021 г. Г. К. Депра<sup>1</sup>, А. Г. Оливейра<sup>1</sup>, А. Б. Сильва<sup>1</sup>, А. Фрота<sup>1</sup>,  
Х. К. Прозенса<sup>1</sup>, Х. Ж. Мессаре<sup>1</sup>, Р. Б. дос Рейс<sup>1</sup>, Р. Р. Ота<sup>2, \*</sup>

<sup>1</sup>Государственный университет Маринга, Маринга, Бразилия

<sup>2</sup>Федеральный институт Парана, Умуарама, Бразилия

\*E-mail: renatarubia.ota@gmail.com

Поступила в редакцию 19.05.2020 г.

После доработки 21.05.2020 г.

Принята к публикации 22.05.2020 г.

Обнаружение потенциально инвазивных интродуцированных видов имеет решающее значение для разработки эффективных природоохранных стратегий. Мы зафиксировали первое появление пираньи Гери *Serrasalmus geryi* (местное название “pirambeba”) в верхней пойме реки Парана, Бразилия в декабре 2019 г. С помощью долгосрочной программы экологических исследований мониторинг региона осуществляется с 1986 г. Один экземпляр пираньи Гери был обнаружен в водохранилище Итайпу (SL 106.2 мм), а два других – в реке Ивинхема, притоке реки Парана (SL 167.1–183.0 мм). В предыдущих исследованиях сообщалось об агонистических взаимоотношениях двух синтопических близкородственных видов в верхней пойме реки Парана, а именно *S. maculatus* (аборигенный) и *S. marginatus* (инвазивный), что привело к снижению численности аборигенного вида. Хотя о поведении *S. geryi* известно очень мало, мы предполагаем, что его вселение может оказать синергический эффект, усиливая негативное воздействие на аборигенные виды.

**Ключевые слова:** ихтиофауна, вид-вселенец, водохранилище Итайпу, река Ивинхема, новая поимка, пиранья.

**DOI:** 10.31857/S0042875221020077

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



УДК 597.587.1.591.134

## ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ СТАВРИДЫ *TRACHURUS MEDITERRANEUS* (CARANGIDAE) КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2021 г. Д. Н. Куцын\*

Институт биологии южных морей РАН – ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

\*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 23.03.2020 г.

После доработки 20.04.2020 г.

Принята к публикации 20.04.2020 г.

Изучена половая и размерно-возрастная структура, рост, динамика созревания и смертность средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* шельфа Крыма. Соотношение самцов и самок в уловах близко к равному; максимальная длина самок 22.5 см, самцов – 20.8 см; максимальный возраст обоих полов 6 лет. Межполовые различия в росте не выявлены. Рассчитаны значения параметров уравнения Берталанфи для обоих полов: теоретическая предельная длина особи равна 19.0 см, масса – 57.4 г, коэффициент роста – 0.44 год<sup>-1</sup>; 50% самок созревают при длине 10.72 см, самцов – 10.53 см в возрасте 1+. Нерест продолжается с июня по сентябрь. Пиковое значение коэффициента зрелости у самцов наблюдается в июне (2.37%), у самок – в июле (3.84%). Коэффициенты общей, естественной и промысловой смертности составляют соответственно 1.41, 0.89 и 0.52 год<sup>-1</sup>. В пределах всего ареала установлена сильная положительная связь предельной длины и индекса линейного роста ставриды со среднегодовой температурой поверхности моря. Различия в росте ставриды из разных районов Чёрного моря незначительны. При этом темп роста и предельная длина особей черноморских популяций ниже, чем средиземноморских, что связано с адаптацией первых к сезонности климата.

**Ключевые слова:** средиземноморская ставрида *Trachurus mediterraneus*, жизненный цикл, возраст, рост, динамика созревания, смертность, Крым, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875221020144

Размерно-возрастная структура, рост, созревание и смертность являются ключевыми биологическими показателями, характеризующими жизненный цикл рыб. Их изучение имеет теоретическое значение, является важной задачей популяционной биологии, биологии развития, эволюции, экологии и биоэнергетики (Мина, Клевезаль, 1976; Pauly, 1981). Без понимания закономерностей роста и знания популяционно-биологических особенностей невозможна рациональная организация промысла и охрана водных биоресурсов.

Средиземноморская ставрида *Trachurus mediterraneus* (Carangidae) – морской и солоноватоводный вид, ведёт стайный пелагический образ жизни, в основном встречается на глубинах 5–250 (редко до 500) м, совершает миграции. Распространён в Восточной Атлантике от Бискайского залива до Мавритании; в Средиземном море встречается у всех берегов; в Чёрном море обитает повсеместно, заходит в Азовское море до 46° с.ш. В местах обитания достигает высокой численности и является важным объектом промысла и спортивного рыболовства (Алеев, 1957; Световидов, 1964; Smith-Vaniz, 1986).

К настоящему времени накоплено немало сведений о размерно-возрастном составе, росте и размножении ставриды у берегов Турции (Şahin et al., 2009; Demirel, Yüksek, 2014; Cardinale et al., 2017), Болгарии (Yankova et al., 2010; Yankova, 2013a, 2013b), Румынии (Cardinale et al., 2017), а также в некоторых районах Средиземного моря (Karlou-Riga, 2000; Šantić et al., 2011; Demirel, Yüksek, 2013).

При изучении биологии ставриды у берегов Крыма и Кавказа во второй половине прошлого столетия (Тихонов, Паракецов, 1955; Тихонов и др., 1955; Алеев, 1957, 1959; Шавердашвили, 1976) авторы рассматривали внутривидовую дифференциацию и таксономический статус *T. mediterraneus*, уделяя особое внимание происхождению, распространению и динамике численности так называемой крупной формы ( $TL > 30$  см). Доля крупной ставриды была существенна в уловах 1950-х гг., однако в настоящее время она регистрируется крайне редко. Мельникова и Кузьминова (2018, 2019) на основании анализа размерных характеристик ставриды из отдельных бухт г. Севастополь пришли к выводу о необходимости выделения ставриды из Балаклавской бухты в самостоятельную

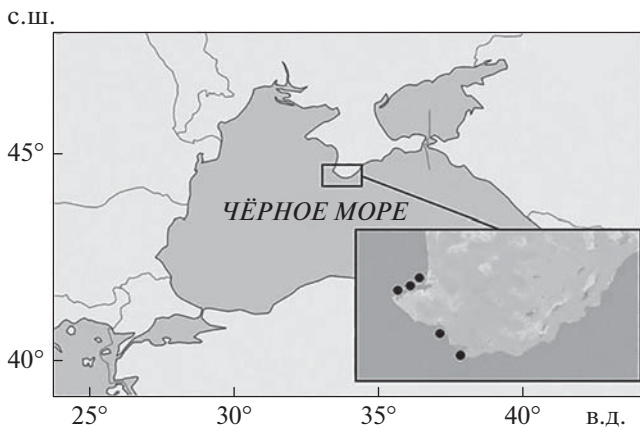


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) — места отбора проб.

группировку. В контексте высокой миграционной активности ставриды данное утверждение видится весьма сомнительным. Кроме того, в этих работах допущен ряд методических ошибок и неточностей, что привело к некорректным выводам и необоснованным допущениям.

Таким образом, возраст, рост, созревание и смертность *T. mediterraneus* в водах Крыма остаются слабоизученными. Анализ особенностей роста ставриды Крыма в сравнении с другими группировками Чёрного и Средиземного морей не проводится. Недостаточная изученность эколого-географических закономерностей изменчивости вида является серьёзным препятствием в понимании его эволюции и механизмов адаптации к условиям северной части Чёрного моря. Особенную актуальность поднятым вопросам придают климатические изменения, наблюдаемые как в глобальном, так и в региональном масштабах.

Цель настоящей работы — изучить размерно-возрастную структуру, рост, динамику созревания и смертности *T. mediterraneus* в водах Крыма в современных условиях, а также провести анализ эколого-географической изменчивости параметров роста.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собирали круглогодично в 2003–2019 гг. на участке прибрежной акватории Юго-Западного Крыма: от б. Ласпи на юге (44°24' с.ш. 33°41' в.д.) до м. Северная Коса (44°38' с.ш. 33°30' в.д.) на севере (рис. 1). Рыб отбирали из уловов ставных неводов (размер ячеи 12 мм), установленных на глубинах от 5 до 30 м. Общий объём исследованного материала составил 3728 экз.; для обратных расчислений и изучения роста использована отдельная выборка (652 экз.), собранная в 2019 г.

Общую длину ( $TL$ ) измеряли с точностью 0.1 см, общую массу ( $W$ ) — 0.1 г, массу гонад ( $gW$ ) — 0.001 г. Стадию зрелости гонад определяли по 5-балльной шкале (Holden, Raitt, 1975). Экземпляр считали половозрелым, если к началу нерестового периода (конец мая—начало июня) его гонады находились на III стадии зрелости и выше. Коэффициент зрелости (КЗ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела. Возраст определяли по отолитам: их высушивали в течение 5–7 сут, затем просматривали в отражённом свете при 15-кратном увеличении. Годовым кольцом считали границу между внутренним краем опакочной (светлой) и внешним краем транслюцентной (тёмной) зоны прироста. Строили регрессионную модель связи между  $TL$  и радиусом отолиита ( $OR$  — расстояние от центра до каудального края отолиита). Обратные расчисления проводили по формуле Фрейзера—Ли (Lee, 1920):  $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$ , где  $S_i$  — радиус годового кольца, соответствующий возрасту  $i$ ;  $L_c$  —  $TL$  рыбы при поимке;  $S_c$  — радиус отолиита ( $OR$ ) при поимке;  $c$  — интерсепт линейной регрессии  $TL-OR$  (Johdal et al., 2001).

Для описания линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Рикер, 1979):  $L = L_\infty[1 - e^{-k(t-t_0)}]$  и  $W = W_\infty[1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$ , где  $L_\infty$  и  $W_\infty$  — асимптотическая длина и масса;  $k$  — константа скорости роста;  $t_0$  — возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой модели равна 0;  $b$  — показатель степени в зависимости массы от длины ( $W = aTL^b$ ). Для полученных коэффициентов устанавливали 95%-ные доверительные интервалы. Для сравнительного анализа роста рассчитывали индекс роста для линейных размеров и массы (Pauly et al., 1988):  $\phi' = \lg k + 2 \lg L_\infty$  и  $\phi = \lg k + (2 \lg W_\infty)/3$ .

Для определения длины, при которой созревают 50% особей ( $TL_{50}$ ), строили логистическую модель:  $Y_{TL} = 100/[1 + \exp^{-a(TL - b)}]$ , где  $Y_{TL}$  — доля половозрелых особей,  $a$  — угловой коэффициент;  $b$  — точка перегиба функции, которая является  $TL_{50}$  в принятой модели (Shiraishi et al., 2010).

Для определения общей смертности ( $Z$ ) строили линейную регрессию:  $\ln N_t = a + bt$ , где  $t$  — возраст,  $N_t$  — численность особей в возрасте  $t$ . В данной модели  $Z = -b$  (Cadima, 2003). Естественную смертность ( $M$ ) определяли по эмпирической формуле (Pauly, 1980):  $\lg M = -0.0066 - 0.279 \lg L_\infty + 0.6543 \lg k + 0.463 \lg T$ , где  $T$  — средняя температура поверхности моря. Промысловую смертность ( $F$ ) рассчитывали как разницу между общей и естественной смертностью  $F = Z - M$  (Рикер, 1979).

При анализе размерно-возрастной структуры использовали следующие критерии: для проверки нормальности распределений —  $W$ -критерий Шапиро—Уилка; для оценки достоверности раз-

личия выборок –  $U$ -критерий Манна–Уитни; для анализа полового состава – критерий  $\chi^2$ ; для оценки качества регрессионных моделей –  $F$ -критерий Фишера. Статистический анализ выполнен с помощью программных пакетов MS Excel и Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

**Соотношение самцов и самок *T. mediterraneus* в уловах** за весь период исследований составляет 1.00 : 1.04 и статистически не отличается от 1 : 1 ( $n = 3372$ ,  $\chi^2 = 1.37$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.24$ ). Наблюдается тренд увеличения доли самок в старших возрастных группах (рис. 2), однако во всех возрастных группах отличия от соотношения 1 : 1 не достоверны (критерий  $\chi^2$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0.05$ ). Это является косвенным свидетельством слабой выраженности межполовых различий в сроках созревания, темпе роста и смертности.

**Размерно-возрастная структура.** Длина самок варьировала в пределах 7.4–22.5 (в среднем  $13.9 \pm 0.1$ ) см, самцов – 7.4–20.8 ( $13.7 \pm 0.1$ ) см. Распределение по линейным размерам в уловах как у самок, так и у самцов отличается от нормального ( $W$ -критерий,  $n_f = 1929$ ,  $p < 0.05$ ;  $n_m = 1799$ ,  $p < 0.05$ ). Различия между длиной самок и самцов статистически достоверны ( $U$ -критерий,  $n_f = 2273$ ,  $n_m = 2244$ ,  $p < 0.05$ ), что обусловлено небольшим преобладанием самок в старших возрастных группах. Для обоих полов средняя длина составила  $13.7 \pm 0.1$  ( $n = 3728$ ).

Масса самок варьировала в пределах 2.2–71.2 ( $21.5 \pm 0.3$ ) г, самцов – 2.1–70.4 ( $20.6 \pm 0.3$ ) г. Распределение по массе особей обоих полов отличается от нормального ( $W$ -критерий,  $n_f = 1909$ ,  $n_m = 1753$ ,  $p < 0.05$ ). Различия между массой самок и самцов достоверны ( $U$ -критерий,  $n_f = 1909$ ,  $n_m = 1753$ ,  $p < 0.05$ ). Для обоих полов средняя масса равняется  $21.1 \pm 0.2$  ( $n = 3662$ ).

Максимальный возраст обоих полов составляет 6 лет; средний возраст самок в уловах –  $2.22 \pm 0.04$ , самцов –  $2.20 \pm 0.04$  года. Распределение обоих полов по возрасту отличается от нормального ( $W$ -критерий,  $n_f = 1524$ ,  $n_m = 1403$ ,  $p < 0.05$ ). Межполовые различия распределений не значимы статистически ( $U$ -критерий,  $n_f = 1524$ ,  $n_m = 1403$ ,  $p = 0.40$ ).

**Темп роста и половое созревание.** До начала полового созревания наблюдается наиболее высокий темп линейного роста ставриды: к концу 1-го года жизни самки и самцы достигают в среднем  $TL$  9.36 см и массы 5.36 г (табл. 1). В этом возрасте начинают созревать первые особи обоих полов. Созревание самок описывается логистической функцией  $Y_{TL} = 100/[1 + \exp^{-3.65(TL - 10.72)}]$  (рис. 3а), самцов –  $Y_{TL} = 100/[1 + \exp^{-2.54(TL - 10.53)}]$  (рис. 3б). Из моделей следует, что созревание синхронизировано у обоих полов: у самок  $TL_{50} = 10.72$  см, у

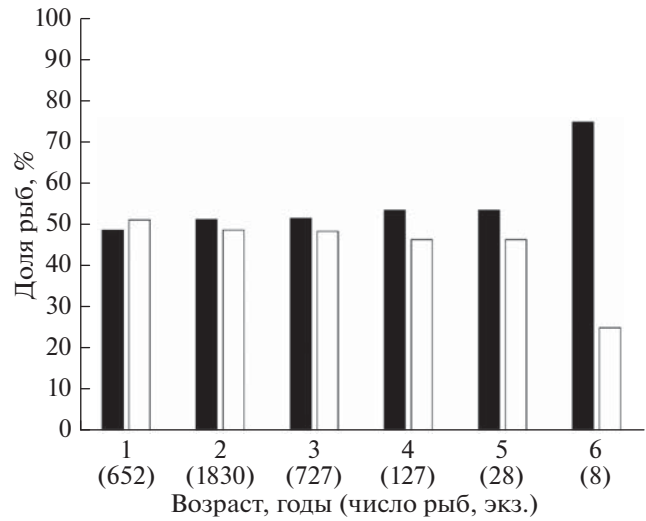


Рис. 2. Соотношение самок (■) и самцов (□) в разных возрастных группах средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* в уловах у побережья Крыма.

самцов  $TL_{50} = 10.53$  см. Таким образом, созревание *T. mediterraneus* происходит в течение 2-го лета жизни и к 3-му лету (при  $TL = 12$  см) к нересту готовы 100% особей обоих полов.

Темп линейного роста половозрелых особей закономерно замедляется. С одной стороны, это связано с растущей ролью генеративного роста, с другой – отрицательной аллометрией роста органов дыхания (Pauly, 1981): отношение площади поверхности жаберного аппарата к массе тела рыбы уменьшается в процессе роста. В этой связи снижается обеспеченность кислородом и синтез белка, в то время как распад белка увеличивается пропорционально массе тела. Таким образом, прирост длины тела ставриды у берегов Крыма *T. mediterraneus* исследуемого района в конце жизненного (на 5-м году жизни) цикла не превышает в среднем 1.5 см, массы – 11.4 г.

Увеличение массы тела *T. mediterraneus* не имеет выраженных половых различий и характеризуется положительной аллометрией ( $b > 3$ , пропорции тела меняются в течение онтогенеза). Уравнения зависимости массы ( $W$ , г) от длины ( $TL$ , см) у самок, самцов и у обоих полов имеют вид соответственно:  $W = 0.0023 TL^{3.46}$ ,  $W = 0.0020 TL^{3.51}$  и  $W = 0.0029 TL^{3.36}$ .

**Обратные расчисления.** Применение обратных расчислений в нашей работе обусловлено, прежде всего, необходимостью уточнить размеры годовиков. В связи с селективностью орудий лова крупные годовики зачастую вылавливаются в большем количестве, чем представлены в популяции. Это может привести к завышенной оценке средней длины данной возрастной группы. Обратные расчисления позволяют скорректировать эту ошибку.

**Таблица 1.** Длина и масса ( $M \pm SE$ ) самцов и самок средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* разного возраста в уловах у побережья Крыма

Возраст, годы	Самцы			Самки		
	Длина ( $TL$ ), см	Масса, г	$n$ , экз.	Длина ( $TL$ ), см	Масса, г	$n$ , экз.
1	$9.36 \pm 0.07$	$5.37 \pm 0.12$	167	$9.35 \pm 0.07$	$5.35 \pm 0.13$	166
2	$12.73 \pm 0.10$	$16.32 \pm 0.39$	132	$12.99 \pm 0.13$	$17.65 \pm 0.50$	105
3	$14.86 \pm 0.23$	$27.25 \pm 1.29$	20	$15.04 \pm 0.26$	$27.44 \pm 1.05$	19
4	$16.00 \pm 0.12$	$33.16 \pm 2.35$	9	$16.05 \pm 0.15$	$32.91 \pm 1.05$	13
5	$17.83 \pm 0.16$	$49.34 \pm 3.56$	8	$17.42 \pm 0.21$	$42.8 \pm 2.48$	10
6	17.8	40.5	1	$18.70 \pm 0.37$	$54.17 \pm 2.42$	3

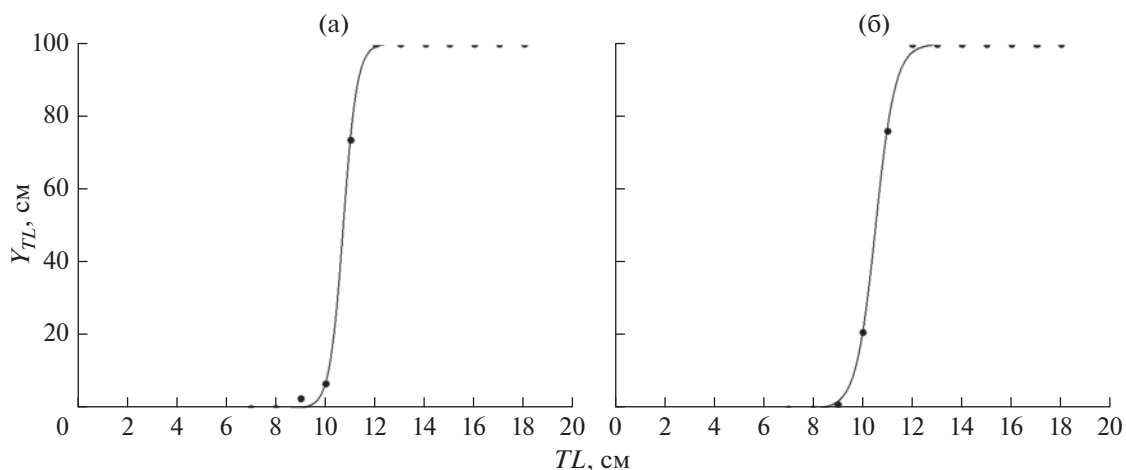
**Примечание.** Здесь и в табл. 2:  $M \pm SE$  – среднее значение и стандартная ошибка,  $n$  – число изученных особей.

Известно, что рост регистрирующих структур пропорционален увеличению длины тела (Рикер, 1979). Это свойство широко применяется при обратных расчислениях длины рыб. Связь между общей длиной ( $TL$ , см) и радиусом отолита ( $OR$ , мм) описывается уравнением:  $TL = 5.78OR + 1.27$  ( $R^2 = 0.84$ ,  $n = 654$ ), где свободный член – интерсепт ( $c$ ) из формулы Фрейзера–Ли (Lee, 1920). Модель статистически значима ( $F$ -критерий,  $p < 0.05$ ). Значения расчисленных длин в целом соответствуют эмпирическим данным (табл. 2). Небольшие статистически значимые различия наблюдаются только в возрастных группах 2 и 3 года: расчисленные значения несколько ниже эмпирических, что объясняется влиянием феномена Ли (Рикер, 1979).

**Моделирование роста.** На рис. 4 представлены теоретические кривые роста для самок и самцов *T. mediterraneus* Крыма (рис. 4а, 4б), обоих полов по наблюденным данным (рис. 4в) и результатам обратных расчислений (рис. 4г). Высокие значения коэффициента  $k$  свидетельствуют о быстром достижении ставридой максимальных размеров:

уже в 3-летнем возрасте длина особей составляет 80%  $L_{\infty}$ . С данным обстоятельством сопряжено раннее созревание и небольшая продолжительность жизни, что позволяет отнести *T. mediterraneus* Крыма к рыбам с коротким жизненным циклом, для которых чаще всего характерна ниша стайных пелагических планктофагов.

Доверительные интервалы параметров роста у самок и самцов пересекаются в широком диапазоне значений, что не позволяет утверждать о наличии межполовых различий в росте (табл. 3). Значения параметров роста обнаруживают значительное сходство у ставриды из вод Крыма, Болгарии и Румынии: в водах Крыма показатели  $L_{\infty}$  и  $k$  находятся в пределах межгодовой изменчивости этих показателей из двух других регионов. В то же время, ставрида у берегов Турции характеризуется более высокими значениями  $L_{\infty}$  и низкими значениями  $k$ . Высокое значение показателя степени в зависимости длина–масса у ставриды из вод Крыма (для обоих полов  $b = 3.36$ ) может быть обусловлено адаптацией к сезонности климата в



**Рис. 3.** Доля половозрелых ( $Y_{TL}$ ) самок (а) и самцов (б) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* в зависимости от длины ( $TL$ ) в водах Крыма.

**Таблица 2.** Наблюдённая и расчисленная длина ( $TL$ ) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* у побережья Крыма (оба пола)

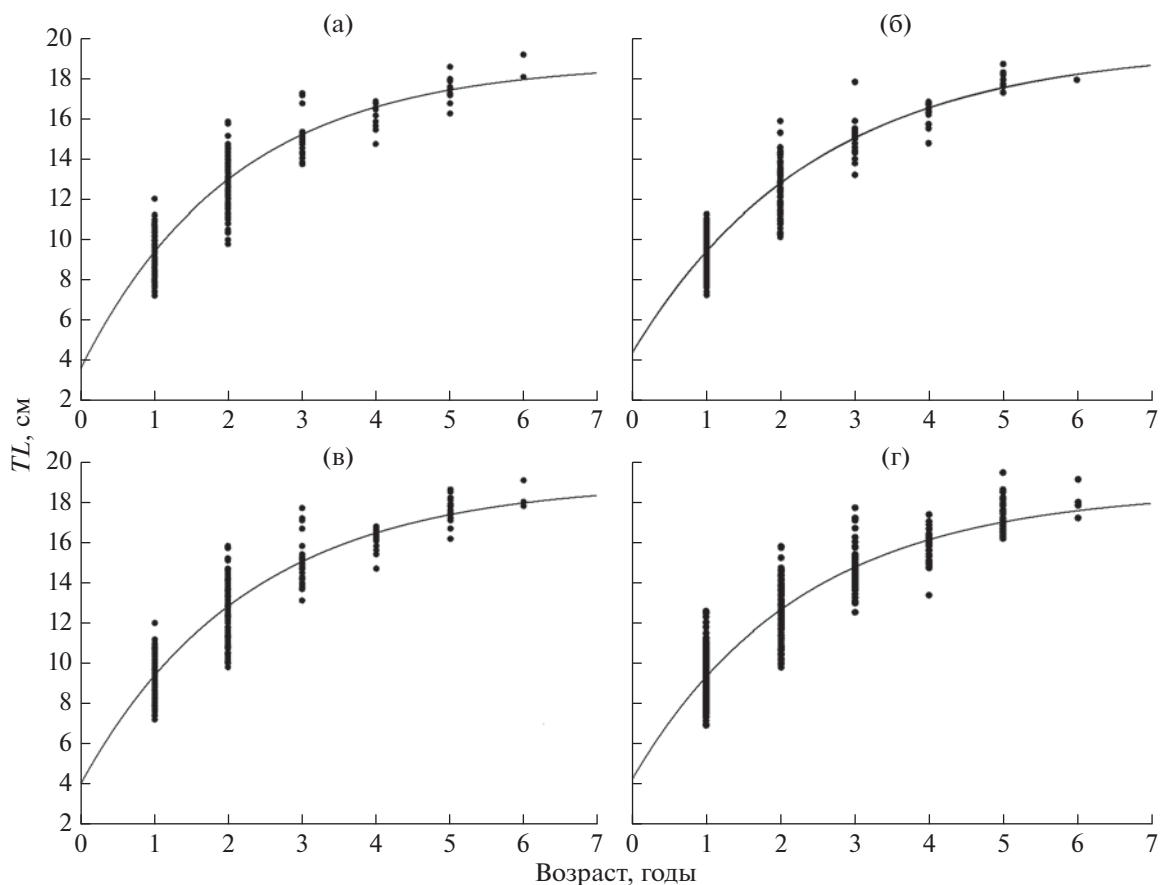
Возраст, годы	Наблюдённые данные		Обратные расчисления	
	$TL$ , см	$n$ , экз.	$TL$ , см	$n$ , экз.
1	$9.36 \pm 0.05$	333	$9.34 \pm 0.04$	513
2	$12.94 \pm 0.07$	237	$12.73 \pm 0.06^*$	333
3	$14.93 \pm 0.15$	39	$14.52 \pm 0.10^*$	89
4	$16.03 \pm 0.14$	21	$15.75 \pm 0.13$	36
5	$17.60 \pm 0.14$	18	$17.35 \pm 0.18$	27
6	$18.24 \pm 0.37$	4	$18.24 \pm 0.37$	4

**Примечание.** \*Отличия от наблюдённых данных достоверны при  $p < 0.05$ .

северной части Чёрного моря, а именно необходимостью депонировать жир для зимовки. Данные по росту *T. mediterraneus* из Средиземного моря не так многочисленны. Однако имеющиеся сведения свидетельствуют о существенных различиях в темпе роста. Так, у *T. mediterraneus* Эгейского мо-

ря значение  $L_{\infty}$  существенно больше, чем у черноморских популяций. В водах Хорватии ставрида достигает  $TL$  39 см (Šantić et al., 2011).

*Коэффициент зрелости* отражает готовность половозрелых рыб к нересту, а его динамика характеризует интенсивность генеративного роста.



**Рис. 4.** Кривые линейного роста ( $TL$ ) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* Крыма, описываемые уравнением Берталанфи: а – самки, б – самцы; в, г – оба пола (в – по наблюдённым данным, г – по данным обратных расчислений).

**Таблица 3.** Параметры уравнения Бергаланфи и индексы роста средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* из разных частей ареала

Регион, годы	Пол	$L_{\infty}$ , см	$k$ , год <sup>-1</sup>	$W_{\infty}$ , г	$a$	$b$	$t_0$ , год	$\varphi'$	$\varphi$	Источник информации
Чёрное море:										
– Юго-Западный Крым, 2019	Самки	18.7 ± 1.0	0.48 ± 0.10	57.8 ± 10.0	0.0023	3.46	–0.44	2.28 ± 0.14	0.76 ± 0.06	Наши данные*
	Самцы	19.4 ± 1.5	0.41 ± 0.08	66.3 ± 16.3	0.0020	3.51	–0.62	2.18 ± 0.17	0.82 ± 0.18	То же
	Оба пола	19.0 ± 0.9	0.44 ± 0.06	57.4 ± 8.6	0.0029	3.36	–0.36	2.21 ± 0.09	0.82 ± 0.09	–“–
– Болгария:										
– 1994–2004	То же	20.0	0.31				–0.49	2.09		Yankova et al., 2010
– 2007–2008	Самки	19.7	0.29	69.7	0.0038	3.30	–0.84	2.07	0.69	То же
	Самцы	18.8	0.34	62.0	0.0034	3.31	–0.82	2.05	0.71	–“–
	Оба пола	19.7	0.30	71.9	0.0035	3.30	–0.83	2.08	0.73	–“–
– 2013	То же	21.0	0.28				–0.71	2.09		Cardinale et al., 2017
– 2014	–“–	20.5	0.31		0.0020	3.24	–0.81	2.11		То же
– Румыния:										
– 2000	–“–	18.6	0.22		0.0380	2.36	–1.43	1.88		–“–
– 2001	–“–	18.95	0.27		0.0470	2.37	–0.63	1.99		–“–
– 2009	–“–	18.4	0.42		0.0450	2.35	–0.41	2.15		–“–
– 2010	–“–	20.0	0.30		0.0110	2.91	–0.47	2.08		–“–
– 2011	–“–	17.4	0.37		0.0100	2.91	–0.45	2.05		–“–
– 2012	–“–	16.8	0.27		0.0110	2.88	–1.81	1.88		–“–
– 2013	–“–	16.8	0.47		0.0180	2.68	–1.11	2.12		–“–
– 2014	–“–	16.8	0.50		0.0090	2.96	–1.11	2.15		–“–
– Турция:										
– 1991–1992	Самки	20.6	0.36		0.0080	3.00	–1.11	2.18		–“–
	Самцы	19.9	0.40		0.0110	3.18	–1.02	2.20		–“–
– 2005	Оба пола	20.2	0.32		0.0080	3.00	–1.60	2.12		–“–
– 2006	То же	22.4	0.24		0.0060	3.10	–1.93	2.08		–“–
– 2007	–“–	22.2	0.26		0.0090	2.98	–1.83	2.11		–“–
– 2008	–“–	22.2	0.25		0.0070	3.10	–1.80	2.09		–“–
– 2009	–“–	24.0	0.21		0.0060	3.10	–2.08	2.08		–“–
– 2010	–“–	25.0	0.19		0.0050	3.16	–2.11	2.07		–“–
– 2011	–“–	24.4	0.24		0.0060	3.14	–1.77	2.15		–“–
– 2012	–“–	21.4	0.29		0.0060	3.10	–1.84	2.12		–“–
– 2013	–“–	19.8	0.45		0.0050	3.19	–0.82	2.25		–“–
– 2014	–“–	21.8	0.29		0.0050	3.24	–0.93	2.14		–“–
– 2015	–“–	22.5	0.27		0.0900	2.97	–1.41	2.14		–“–
– 2016	–“–	22.7	0.26		0.0058	3.12	–0.66	2.13		–“–
Адриатическое море, Хорватия	–“–				0.0030	3.00				Šantić et al., 2011
Эгейское море, Греция	–“–	37.2	0.33				–0.84	2.66		Karlou-Riga, 2000

Примечание. \* Средние значения и 95%-ные доверительные интервалы.



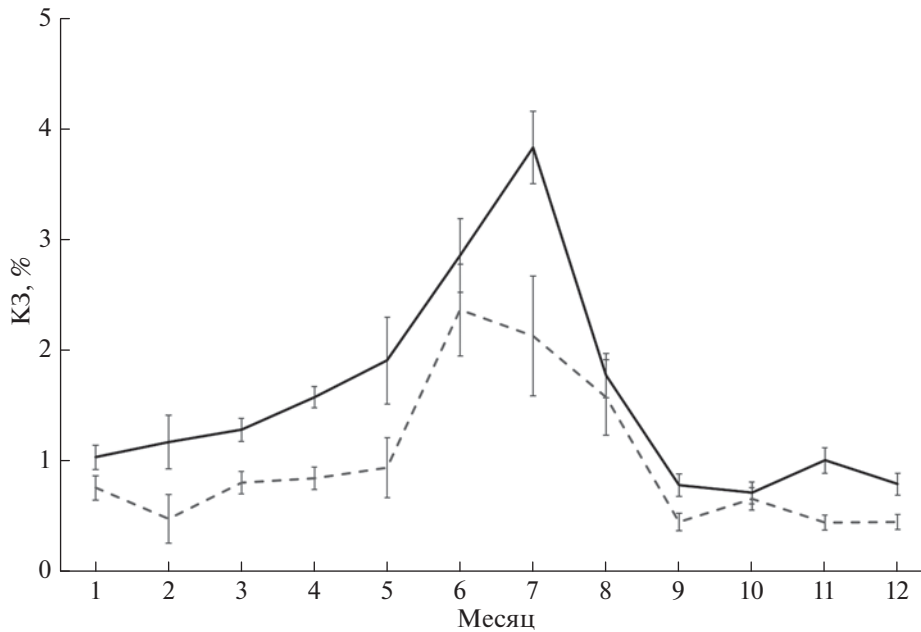


Рис. 5. Динамика коэффициента зрелости (КЗ) самок (—) и самцов (- -) средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* в водах Крыма в течение года; (I) — 95%-ные доверительные интервалы.

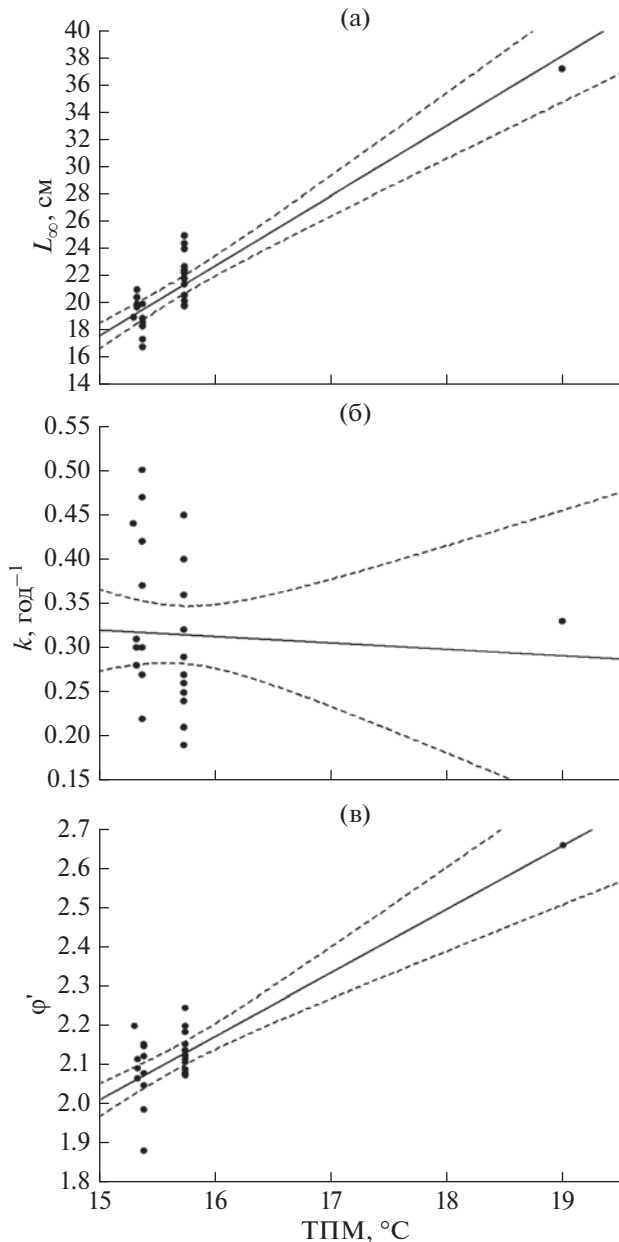
У *T. mediterraneus* исследуемого района первые нерестящиеся особи регистрируются в июне при средней температуре 21.1°C. Максимальные значения КЗ у самцов зарегистрированы в июне —  $2.37 \pm 0.21\%$  ( $n = 129$ ); у самок в июле —  $3.84 \pm 0.17\%$  ( $n = 221$ ) (рис. 5). Нерест многопорционный, продолжается в течение всего летнего периода и оканчивается в конце сентября, когда КЗ самцов снижается до  $0.45 \pm 0.04$  ( $n = 95$ ), самок —  $0.78 \pm 0.05$  ( $n = 85$ ).

**Смертность.** Коэффициент общей смертности обоих полов *T. mediterraneus* в водах Крыма составляет  $1.41 \text{ год}^{-1}$ . Межполовые различия незначительны:  $Z = 1.41 \text{ год}^{-1}$  у самок и  $Z = 1.45 \text{ год}^{-1}$  у самцов. Коэффициент естественной смертности обоих полов, самок и самцов составляет соответственно 0.89, 0.95 и 0.82  $\text{год}^{-1}$ . Следует отметить, что в основе расчёта  $M$  лежат показатели, характеризующие скорость метаболизма. С этим связаны некоторые ограничения: основной причиной естественной смертности является старение организма без учёта выедания хищниками и болезней, которые фактически входят в показатель промысловой смертности ( $F = Z - M$ ), который для обоих полов, самок и самцов равняется соответственно 0.52, 0.46 и 0.62  $\text{год}^{-1}$ . Межполовые различия  $F$  едва ли можно считать результатом избирательности вылова ставными неводами. Скорее, большее значение  $F$  у самцов объясняется естественными причинами, указанными выше.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В Чёрном море *T. mediterraneus* относится к средиземноморским мигрантам. Воды Крыма являются для ставриды северо-восточной границей ареала. Условия обитания в Чёрном и Средиземном морях существенно различаются. В связи с континентальным расположением в Чёрном море формируется специфический температурный режим, для которого характерна выраженная сезонность. Слабый водообмен со Средиземным морем и значительный объём речного стока определяют сравнительно низкую солёность (18‰). В масштабах Чёрного моря условия обитания также неоднородны. На каждом участке ареала направление и сила отбора могут быть различны, определяя вектор адаптивных изменений. Специфичность условий обитания отражается в биологических особенностях. В этой связи рассмотрим эколого-географическую изменчивость некоторых биологических показателей *T. mediterraneus*.

Рост пойкилотермных животных, в том числе рыб, тесно связан с температурой окружающей среды, что проявляется в изменчивости параметров уравнения роста Бергаланфи. Как правило, с уменьшением температуры поверхностных вод до определённых значений величины  $L_{\infty}$  и индекса роста  $\phi'$  имеют тенденцию расти, в то время как  $k$ , пропорциональный скорости катаболизма (гидролиза белка), снижается (Pauly, 1981). На практике это проявляется в увеличении максимальных размеров, сроков созревания и продолжительности



**Рис. 6.** Связь параметров роста средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* со среднегодовой температурой поверхности моря (ТПМ): а – асимптотическая длина ( $L_{\infty}$ ), б – коэффициент роста ( $k$ ), в – индекс линейного роста ( $\phi'$ ); (●) – исходные данные, (—) – линия тренда, (---) – граница 95%-ного доверительного интервала.

жизни в направлении к высокоширотным границам ареала. В случае с *T. mediterraneus* эта закономерность нарушается. Максимальные значения  $L_{\infty}$  и  $\phi'$  характерны для средиземноморских популяций, обитающих в условиях более высокой температуры. В пределах Чёрного моря  $L_{\infty}$  несколько выше у ставриды турецкого побережья. У ставриды побережий Болгарии, Румынии и Кры-

ма существенных различий в росте не установлено: межгодовая изменчивость параметров уравнений роста превышает географическую.

Рассмотрим зависимости  $L_{\infty}$  (рис. 6а),  $k$  (рис. 6б) и  $\phi'$  (рис. 6в) от среднегодовой температуры поверхности моря (ТПМ). Данные по температуре взяты с сайта (Global Sea Temperature, 2020). Установлена сильная положительная связь  $L_{\infty}$  с ТПМ ( $r = 0.90$ ,  $p < 0.001$ ). Предельная длина увеличивается с трендом  $5.14 \text{ см}/^{\circ}\text{C}$ . Заметная положительная связь с ТПМ обнаружена и для индекса роста  $\phi'$  ( $r = 0.83$ ,  $p < 0.001$ ), который увеличивается с трендом  $0.16/^{\circ}\text{C}$ . На фоне роста  $L_{\infty}$  ожидалось снижение  $k$ , однако связь этого параметра с ТПМ не установлена ( $r = -0.06$ ,  $p = 0.76$ ). Коэффициент  $k$ , называемый также стресс-фактором (Pauly, 1981), помимо скорости гидролиза белка может быть связан с активностью, обеспеченностью пищей, миграциями, размножением и многими другими факторами, что обуславливает его высокую изменчивость. Тем не менее очевидно, что при продвижении к высоким широтам происходит снижение размеров *T. mediterraneus*.

Противоречие с общими закономерностями изменчивости роста рыб в связи с температурой среды объясняется сезонностью черноморского климата. *T. mediterraneus* является субтропическим теплолюбивым видом. Помимо низкой среднегодовой ТПМ по сравнению со Средиземным морем в Чёрном море наблюдается выраженный зимний период, к которому ставрида выработала адаптивную реакцию. Так, в северной части Чёрного моря с ноября по март, когда ТПМ снижается до  $10^{\circ}\text{C}$ , у ставриды прекращается белковый рост, а гидролиз белка продолжается, хоть и с меньшей скоростью; часть белка наряду с депонированными триглицеридами тратится на основной обмен (Шульман, Урденко, 1989). Такие существенные энергетические траты приводят к отрицательному весовому росту в зимний период и закономерному снижению  $L_{\infty}$  и  $\phi'$ .

Не исключается влияние низкой солёности Чёрного моря на рост ставриды. Для выяснения этого необходимо провести экспериментальные исследования. Однако можно предположить, что влияние солёности по сравнению с температурой не столь существенно, так как траты на осморегуляцию у морских рыб редко превышают 10% общих энергетических затрат (Voelf, Paup, 2001).

Очевидно, что вместе с особенностями роста эколого-географической изменчивости подвержены и другие биологические показатели *T. mediterraneus*. Так, пропорционально предельному размеру изменяется и длина, при которой рыбы достигают половой зрелости. В Лионском заливе и у побережья Испании для обоих полов она составляет  $21.5\text{--}22.5 \text{ см}$ , в Ионическом и Эгейском морях –  $17.1\text{--}18.5 \text{ см}$  (Ragonese et al., 2003), в то вре-

мя как в Чёрном море — 10.0–11.0 см. Отсутствие зимовки в морях Средиземноморского бассейна позволяет вступать в размножение более крупным и плодовитым особям. В то же время, созревая при меньших размерах, ставрида Чёрного моря тратит гораздо меньше ресурсов, что является адаптивной стратегией в условиях сезонности климата.

В контексте глобальных климатических изменений следует ожидать преобразования биологических особенностей ставриды Чёрного моря. Тренд изменения ТПМ Чёрного моря составляет 0.06°C/год (Sakalli, Vaşusta, 2018). На фоне потепления вероятно сокращение длительности зимовки, увеличение предельных размеров и длины наступления половой зрелости, возможно снижение значения стресс-фактора  $k$ , коэффициента  $b$  в зависимости массы от длины, а также увеличение продолжительности нерестового периода.

## ВЫВОДЫ

1. Средиземноморская ставрида в водах Крыма по характеру жизненного цикла и популяционно-биологическим особенностям мало отличается от других группировок черноморской части ареала.

2. В пределах всего ареала установлена сильная положительная связь предельной длины ( $r = 0.90$ ,  $p < 0.001$ ) и индекса линейного роста ( $r = 0.83$ ,  $p < 0.001$ ) ставриды со среднегодовой температурой поверхности моря.

3. В Чёрном море *T. mediterraneus* адаптируется к сезонности климата путём кардинального снижения уровня анаболизма и энергетического обмена при снижении температуры до 10°C и ниже; в период неблагоприятных температурных условий (5 мес.) расходуется депонированный жир (Шульман, Урденко, 1989). В результате этого у ставриды Чёрного моря наблюдаются низкие значения предельной длины ( $L_{\infty}$ ), длины наступления половой зрелости и индекса роста  $\phi'$  по сравнению со средиземноморскими популяциями. При этом сильнее выражена положительная аллометрия весового роста, связанная с необходимостью депонирования жира.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена по теме государственного задания № АААА-А18-118020890074-2: “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алеев Ю.Г. 1957. Ставриды (*Trachurus*) морей СССР // Тр. Севастоп. биостанции. Т. 9. С. 167–230.

Алеев Ю.Г. 1959. О размножении черноморской ставриды южного стада в северных районах Черного моря // Там же. Т. 12. С. 271–284.

Мельникова Е.Б., Кузьминова Н.С. 2018. Сравнительная оценка характеристик роста ставриды юго-западного шельфа Крыма в осенне-зимний и весенне-летний периоды // Экосистемы. № 13. С. 59–67.

Мельникова Е.Б., Кузьминова Н.С. 2019. Индивидуальный рост и продукционные характеристики стад ставриды *Trachurus mediterraneus*, обитающих на юго-западном шельфе Крыма // Уч. зап. КФУ. Биология. Химия. Т. 5. № 71. № 3. С. 33–48.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.

Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.

Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.

Тихонов В.Н., Паракецов И.А. 1955. Материалы к познанию образа жизни крупной ставриды Черного моря // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 16. С. 39–61.

Тихонов В.Н., Виннов С.С., Паракецов И.А., Ткачева К.С. 1955. Биология и промысел крупной ставриды в Черном море. М.: Пищепромиздат, 79 с.

Шавердашвили Р.С. 1976. О факторах, предшествующих появлению “крупной” ставриды // Рыб. хоз-во. № 2. С. 11–13.

Шульман Г.Е., Урденко С.Ю. 1989. Продуктивность рыб Черного моря. Киев: Наук. думка, 188 с.

Bertalanffy L. Von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // Human Biol. V. 10. P. 181–213.

Boeuf G., Payan P. 2001. How should salinity influence fish growth? // Comp. Biochem. Physiol. V. 130C. № 4. P. 411–423.

[https://doi.org/10.1016/S1532-0456\(01\)00268-X](https://doi.org/10.1016/S1532-0456(01)00268-X)

Cadima E.L. 2003. Fish stock assessment manual // FAO Fish. Tech. Pap. № 393. 161 p.

Cardinale M., Aydin I., Chashchyn O. et al. 2017. Stock assessments in the Black Sea (STECF-17-14). Luxembourg: Publ. Office EU, 496 p.

Demirel N., Yüksesek A. 2013. Spawning frequency of *Trachurus mediterraneus* (Carangidae) in the Sea of Marmara // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 13. № 3. P. 441–446. [https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13\\_3\\_06](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_3_06)

Demirel N., Yüksesek A. 2014. Seasonal distribution of *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) in the Golden Horn Estuary, İstanbul // Turk. J. Zool. V. 38. P. 361–368. <https://doi.org/10.3906/zoo-1308-20>

Global Sea Temperature. 2020. Mediterranean temperature. <https://www.seatemperature.org/mediterranean-sea>. Version 02/2020.

Holden M.J., Raitt D.S. 1975. Method of resource investigations and their application // Manual of fisheries science. FAO Fish. Tech. Pap. V. 115. P. 1–214.

Johdal M.S., Esmaeili H.R., Tandon K.K. 2001. A comparison of back calculated lengths of silver carp derived from bony structures // J. Fish Biol. V. 59. № 6. P. 1483–1493. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00213.x>

- Karlou-Riga C.* 2000. Otolith morphology and age and growth of *Trachurus mediterraneus* (Steindachner) in the Eastern Mediterranean // *Fish. Res.* V. 46. № 1–3. P. 69–82. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00134-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00134-X)
- Lee R.M.* 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // *Fish. Invest.* London. Ser. II. V. 4. P. 1–35.
- Pauly D.* 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks // *J. Cons. Cons. Int. Explor.* V. 39. P. 175–192.
- Pauly D.* 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth // *Meeresforschung.* V. 28. № 4. P. 251–282.
- Pauly D., Moreau J., Prein M.* 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // *ICLARM Conf. Proc.* V. 15. P. 469–479.
- Ragonese S., Fiorentino F., Garofalo G. et al.* 2003. Distribution, abundance and biological features of picarel (*Spicara flexuosa*), Mediterranean (*Trachurus mediterraneus*) and Atlantic (*T. trachurus*) horse mackerel based on experimental bottom-trawl data (MEDITS, 1994–2002) in the Strait of Sicily // *MedSudMed Tech. Doc.* № 5. P. 100–114.
- Şahin C., Kasapoğlu N., Gözler A.M. et al.* 2009. Age, growth, and gonadosomatic index (GSI) of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus* Steindachner, 1868) in the Eastern Black Sea // *Turk. J. Zool.* V. 33. P. 157–167. <https://doi.org/10.3906/zoo-0805-26>
- Sakalli A., Başusta N.* 2018. Sea surface temperature change in the Black Sea under climate change: a simulation of the sea surface temperature up to 2100 // *Int. J. Climatol.* V. 38. № 13. P. 4687–4698. <https://doi.org/10.1002/joc.5688>
- Šantić M., Rađa B., Paladin A.* 2011. Condition and length-weight relationship of the horse mackerel (*Trachurus trachurus* L.) and the Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus* L.) from the eastern Adriatic Sea // *Arch. Biol. Sci.* V. 63. № 2. P. 421–428. <https://doi.org/10.2298/ABS1102421S>
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al.* 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrostoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu // *Jpn. Agric. Res. Quarterly.* V. 44. № 2. P. 197–206. <https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>
- Smith-Vaniz, W.F.* 1986. Carangidae // *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean.* V. II / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 815–844.
- Yankova M.* 2013a. A study on the growth of horse mackerel (*Trachurus mediterraneus* Aleev, 1956) from Bulgarian waters of the Black Sea using length frequency analysis // *J. Black Sea/Mediterranean Environ.* V. 19. № 1. P. 111–120.
- Yankova M.* 2013b. Population dynamics of horse mackerel (*Trachurus mediterraneus ponticus*) in the Bulgarian Black Sea Coast // *ISRN Zool.* V. 2013. P. 1–6. <https://doi.org/10.1155/2013/127287>
- Yankova M.H., Raykov V.S., Gerdzhikov D.B., Frateva P.B.* 2010. Growth and length–weight relationships of the horse mackerel, *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev, 1956), off the Bulgarian Black Sea coast // *Turk. J. Zool.* V. 34. P. 85–92. <https://doi.org/10.3906/zoo-0811-10>

УДК 597.553.2. 574.91

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХАРИУСА *THYMALLUS THYMALLUS* (THYMALLIDAE) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2021 г. В. И. Пономарев<sup>1</sup>, \*, А. Б. Захаров<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН – ИБ Коми НЦ УрО РАН,  
Сыктывкар, Россия

\*E-mail: [ponomarev@ib.komisc.ru](mailto:ponomarev@ib.komisc.ru)

Поступила в редакцию 10.02.2020 г.

После доработки 28.05.2020 г.

Принята к публикации 29.05.2020 г.

Изучены распространение и некоторые особенности экологии европейского хариуса *Thymallus thymallus* крайнего Европейского Северо-Востока России. Во многих водных системах этого региона сохраняется близкое к естественному состояние вида. Выявлена существенная экологическая и генетическая разнокачественность популяций. По соотношению частот генотипов полиморфной двухаллельной системы трансферринов сыворотки крови популяции хариуса речной системы Печоры можно объединить в два кластера – уральский и тиманский, которые отличаются от группировок Кольского п-ова. Предполагается, что широкий спектр экологических условий разных ландшафтных комплексов обеспечивает успешное существование всего видового разнообразия европейского хариуса северо-востока европейской части России.

**Ключевые слова:** европейский хариус *Thymallus thymallus*, распространение, полиморфизм, рост, особенности экологии, трансферрины, Европейский Северо-Восток России.

DOI: 10.31857/S0042875221010136

Европейский хариус *Thymallus thymallus* широко распространён: его ареал простирается от Британских о-вов и Франции на западе до Полярного и Приполярного Урала на востоке, от Скандинавии и Большеземельской тундры на севере до Балканского п-ова и Южного Урала на юге (Анацкий, 1996; Новоселов, 2000; Зиновьев, 2007; Богданов, Мельниченко, 2010; Рыбы ..., 2010; Аськеев и др., 2016). В последние десятилетия этот вид стал редким во многих западноевропейских странах: здесь он отнесён к числу исчезающих и подлежит особой охране (Northcote, 1995; Persat, 1996; Koskinen, Primmer, 2001; Uiblein et al., 2001; Carlstein, 2004; Fieseler, Wolter, 2006; Maire et al., 2017). Популяции европейского хариуса р. Урал и верховьев Волги включены в Красную книгу Российской Федерации. Вид занесён в Красные книги целого ряда субъектов Российской Федерации (Вологодской, Ивановской, Костромской, Оренбургской, Челябинской, Ярославской областей, Пермского края, республик Марий Эл и Татарстан).

При этом в большинстве бассейнов рек северо-востока европейской части России европейский хариус играет важную роль в рыбной части водных сообществ (Сидоров, Решетников, 2014). В частности, на Южном, Среднем и Северном

Тимане его доля в промысловой части рыбного населения составляет 24–96% (Захаров, Бознак, 2019). Хариус наряду с гольяном *Phoxinus phoxinus* является одним из доминирующих в лососёвых реках Европейского Севера России (Мартынов, 2007). Однако биология вида в этой чрезвычайно обширной части его ареала изучена весьма фрагментарно (Сидоров, 1974; Соловкина, 1975; Зиновьев, 1979, 2007; Анацкий, 1996; Пономарев и др., 1998; Павлов и др., 2000; Коротаяева, 2003; Скоринова и др., 2014; Захаров, Бознак, 2019). Между тем актуальность подобного рода информации трудно переоценить с позиций назревшей необходимости разработки комплекса мероприятий по сохранению и восстановлению многочисленных популяций вида, подверженных риску исчезновения.

Цель работы – изучить распространение, структуру популяций и особенности экологии европейского хариуса в горных и равнинных реках и озёрах крайнего Европейского Северо-Востока России.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 1979–2019 гг. в бассейнах рек Печора, Мезень, Северная Двина, а также во-

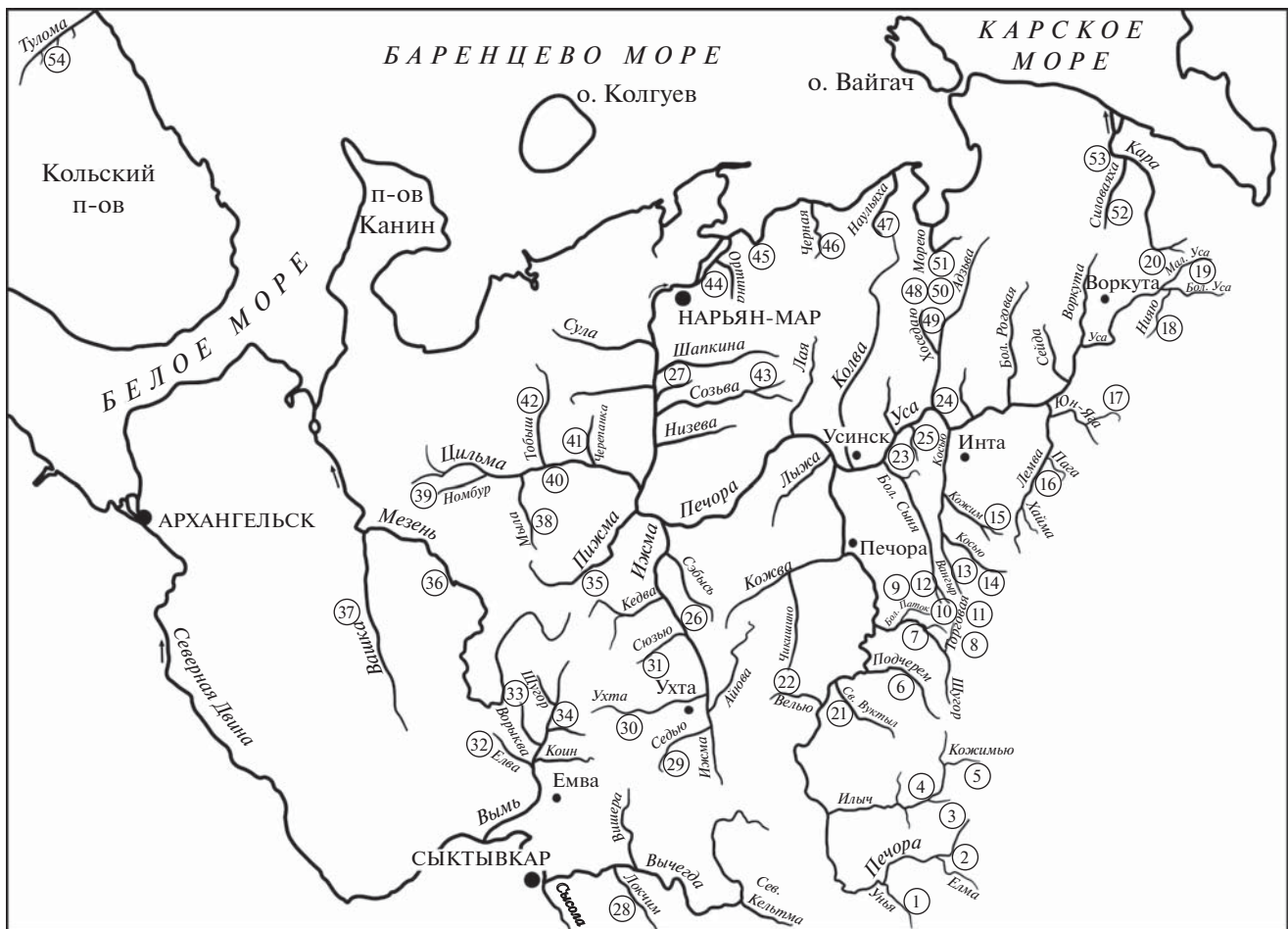


Рис. 1. Карта-схема основных речных систем северо-востока Европы с указанием мест сбора материалов: 1–20 – западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала; 21–27 – Печорская низменность, 28–42 – Тиманский кряж, 43–53 – Большеземельская тундра, 54 – р. Тулома, Кольский п-ов.

дотоков Большеземельской тундры, впадающих в губы Баренцева и Карского морей (рис. 1, табл. 1).

В реках рыб отлавливали закидными промысловыми (ячея в приводе 24 мм, длина 60–150 м) и мальковыми (ячея 5–18 мм, длина 10–25 м) неводами, спиннингами, корабликом (распространённая среди рыбаков Севера специальная снасть для лова рыбы, с помощью которой можно доставить оснастку с мушками к нужной точке) и поплавочными удочками. В озерах использовали стандартный набор ставных жаберных сетей с ячеей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, длиной 30 м и высотой 1.8 м.

Биологический анализ проводили общепринятыми методами (Правдин, 1966; Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980). У рыб в свежем состоянии измеряли длину по Смитту ( $FL$ ), определяли общую массу тела, пол и стадию зрелости гонад. Возраст определяли по чешуе. Всего исследовали 2767 экз.

Фракционный состав сывороточных белков изучен у хариуса из бассейнов Печоры (реки Кожим, Шугор и Пижма) и Северной Двины (Вымь), а также из р. Тулома, расположенной на Кольском п-ове. Белки сыворотки крови разделяли в камере для вертикального электрофореза в полиакриламидном геле. Систему гелей и буферные растворы готовили по Аотсука и Асами (Aotsuka, Asami, 1979). Время электрофореза 3.5 ч при начальном напряжении 200 В и силе тока 20 мА. После электрофореза белковые фракции на геле выявляли красителем амидочёрным 10В. Полиморфную систему белков, расположенную в зоне  $\beta$ -глобулинов, идентифицировали видоспецифичным красителем как трансферрины.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Распространение и экология.* Европейский хариус обитает в большинстве водотоков бассейнов уральских, тиманских, равнинных таёжных и



Таблица 1. Характеристика собранного и исследованного материала

Выборка, №	Водоём	Бассейн	Период отлова (месяц, год)	Число рыб, экз.
<b>Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала</b>				
1	р. Унья	Печора	IX.2013	20
2	р. Елма	То же	V.2012	13
3	Истоки р. Печора	Баренцево море	VII.2003	100
4	р. Илыч	Печора	IX.2008	41
5	р. Кожимью	Печора, приток р. Илыч	IX.2015	51
6	р. Подчерем	Печора	VII.2017	31
7	р. Щугор	То же	1986–1990	137
8	р. Торговая	Печора, приток р. Щугор	2010–2014	169
9	р. Большой Паток	То же	1998–2018	162
10	оз. Номты	Печора, водосбор р. Большой Паток	VII.2006	10
11	оз. Сыняты	Печора, исток р. Войвож-Сыня	IX.2010	20
12	р. Войвож-Сыня	Печора, приток р. Большая Сыня	2013–2014	182
13	р. Вангыр	Печора, приток р. Косью	2010–2012	116
14	р. Косью	Печора, приток р. Уса	VIII.2014	35
15	р. Кожим	Печора, приток р. Косью	1982–1993	95
16	оз. Пагаты	Печора, приток р. Лемва	VI.2007	32
17	оз. Хойлаты	Печора, приток р. Юн-Яга	VIII.2009	13
18	р. Няю	Печора, приток р. Большая Уса	2008–2009	65
19	оз. Усваты	Печора, исток р. Малая Уса	VII.2008	18
20	оз. Плаунты	То же	VII.2008	5
<b>Печорская низменность</b>				
21	р. Светлый Вуктыл	Печора	VI.2001	31
22	р. Велью	То же	VI.2003	20
23	р. Большая Сыня	Печора, приток р. Уса	VII.2002	62
24	р. Уса	Печора	IX.2008	38
25	р. Шарью	Печора, приток р. Уса	VIII.1999	48
26	р. Ижма	То же	VI.2001	9
27	р. Енва	»	III.1998	23
<b>Тиманский кряж</b>				
28	р. Локчим	Северная Двина, приток р. Вычегда	VI.2005	68
29	р. Седью	Печора, приток р. Ижма	VI.1993	45
30	р. Ухта	То же	VII.1997	61
31	р. Сюзью	»	VII.1994	37
32	р. Елва	Северная Двина, приток р. Вымь	IX.2007	56
33	р. Ворыква	То же	VI.1979	56
34	р. Вымь	Северная Двина, приток р. Вычегда	VII.2000	61
35	р. Пижма	Печора	VIII.1993	39
36	р. Мезень	Белое море	VII.2006	109
37	р. Вашка	Мезень	VII.2000	13
38	р. Мыла	Печора, приток р. Цильма	VII.1994	66
39	р. Номбур	То же	III.1995	7
40	р. Цильма	Печора	III.2002	25
41	р. Черепанка	Печора, приток р. Цильма	III.1996	30

Таблица 1. Окончание

Выборка, №	Водоём	Бассейн	Период отлова (месяц, год)	Число рыб, экз.
42	р. Тобыш	То же	VIII.2009	7
<b>Большеземельская тундра</b>				
43	р. Ваглейвис	Печора, приток р. Созьва	VII.2001	44
44	р. Ортина	Печора	VI.1999	43
45	Безымянное озеро	Баренцево море, сток в оз. Большой Торавей	VII.1992	31
46	р. Чёрная	Баренцево море	VII.2013	24
47	оз. Наульто	Наульяха	VII.1992	32
48	р. Хоседаю	Печора, приток р. Адзьва	VII.2000	13
49	оз. Лангутаты	Печора, водосбор р. Адзьва	IX.2018	94
50	оз. Ватъярты	То же	VIII.2001	39
51	р. Морею	Баренцево море	VI.2001	39
52	р. Силоваяха	Кара	VIII.2018	62
53	р. Кара	Карское море	VIII.2018	73
<b>Кольский п-ов</b>				
54	р. Тулома	Баренцево море	VIII.1980	47

равнинных тундровых притоков р. Печора. Как правило, он распространён от самых истоков до устьевых участков печорских притоков, а также на большей части магистрального русла этой крупнейшей североευропейской реки. Вид населяет речные системы крупных притоков Печоры: Унья, Илыч, Подчерем, Щугор, Большая и Малая Сыня, Косью, Лемва, Уса, Большая Роговая, Адзьва, Большая Макариха, Колва, Кожва, Ижма, Пижма, Цильма, Созьва, Шапкина, Сула и тысячи средних и малых притоков разного порядка.

Европейский хариус обитает в большинстве притоков р. Вычегда (бассейн Северной Двины). Вид широко распространён в бассейнах р. Мезень и многих водотоков, впадающих в Баренцево и Карское моря, в том числе в реках Кара, Коротайха, Морею, Чёрная и целом ряде других (Соловкина, 1975; Новоселов, 2000). Хариус обычен в большинстве населённых рыбами озёр Большеземельской тундры. Среди них Вашуткины (бассейн р. Адзьва), Харбейские (бассейн р. Большая Роговая) и Падимейские (бассейн р. Сейда) озёра, образующие крупнейшие в регионе озёрно-речные системы (Сидоров, 1974), а также оз. Амбар-ты из бассейна р. Коротайха (Сидоров, Решетников, 2014). Вид также отмечен нами во многих других озёрах восточноевропейских тундр, в частности, Хоседаты, Лангутаты, Ватъярты (бассейн р. Адзьва), Молотовей Ямботы и Никэрэматы (бассейн р. Коротайха), Писяты (бассейн р. Колва) и в некоторых безымянных тундровых озерах бассейна р. Морею.

Как правило, в тундре хариус постоянно населяет глубокие ледниковые озёра, в промерзающих термокарстовых пока он не отмечен. Тем не менее в период открытой воды разновозрастные группировки хариуса используют для нагула и мелководные озёра. В горной области Приполярного Урала даже глубокие озёра не всегда пригодны для обитания здесь хариуса. Ранее нами было показано, что этот вид не обитает ни в одном из озёр, расположенных в долине р. Косью и соединённых постоянными протоками с руслом водотока (Пономарев, 2019). Эти озёра площадью 1.0–8.4 га и глубиной 4–14 м находятся на высоте более 225 м над уровнем моря.

В вегетационный период европейский хариус горных и предгорных рек держится территориально, преимущественно на перекатах и углублённых участках с ускоренным течением, а также в малых реках и ручьях. В подлёдный период хариус концентрируется главным образом на плёсах (Пономарев и др., 1998).

Европейский хариус обнаружен нами и во многих горных озёрах западных склонов Урала (Пономарев, 2017). Во многих глубоководных уральских озёрах хариус обитает постоянно. В частности, это крупнейшие озёра западных склонов Урала: Длинное, Торговое, Паток, Номты, Сыняты, Падежаты, Большое и Малое Балбанты, Пагаты, Хойлаты, Естото, Чаньты, Усваты, Гнетьты. В горные озёра бассейнов ряда рек, в частности Малый Паток, Войвож-Сыня и Вангыр, молодь хариуса заходит на нагул, в результате чего в верховьях этих рек в летнее время отмечаются преимущественно осо-

би старшего возраста. В других мелководных озёрах (например, в бассейне р. Большой Паток) хариус встречается только транзитом: в период его нерестовой миграции во впадающие в эти озёра ручьи. В некоторых как глубоководных, так и промерзающих в зимний период озёрах, которые хариус использует для летнего нагула, он является единственным обитающим здесь видом рыб. В промысловой части рыбного населения большинства горных озёр европейский хариус является супердоминантом наряду либо с сибирским хариусом *Th. arcticus*, либо с арктическим гольцом *Salvelinus alpinus*, а также в некоторых случаях с окунем *Perca fluviatilis*.

В тундровой зоне излюбленными местообитаниями хариуса являются протоки между озёрами и участки литорали и сублиторали озёр, хотя в годы с экстремально тёплыми погодными условиями мы его отмечали на глубине до 20 м (тундровое озеро Хоседаты). На таёжной равнине хариус предпочитает углублённые плёсовые участки водотоков с погружёнными в них фрагментами стволов и корней деревьев и нависшими над поверхностью воды кронами деревьев и крутыми берегами, которые можно рассматривать в качестве дополнительных укрытий.

В водотоках и водоёмах Крайнего Европейского Северо-Востока хариус образует три хорологические формы – речную, озёрно-речную и озёрную. Одни группировки обитают только в реках (например, без озёр на водосборе), другие заходят из рек в озёра на нагул, третьи постоянно живут в озёрах. В частности, в безымянном предгорном озере на водосборе р. Большой Паток, в которое впадают относительно крупные ручьи, половозрелые особи хариуса появляются только в период нереста. В сетных уловах на протоках, соединяющих озёра бассейнов рек Торговая, Малый Паток, Вангыр и Войвож-Сыня, неоднократно отмечали как заходящих в озеро рыб (как правило, весной), так и мигрирующих в водотоки (обычно осенью). В оз. Сыняты и в нескольких безымянных озёрах на водосборе рек Войвож-Сыня и Торговая хариус живёт постоянно, а вытекающие из этих озёр протоки служат физическим барьером для захода сюда рыб из нижерасположенных участков рек в силу большого перепада высот. В таких случаях возможен только выход хариуса из озёр. Ручьевая форма этого вида (Зиновьев, 2007) в регионе не выявлена, а её существование вызывает серьёзные сомнения; практически все ручьи и малые водотоки региона в осенне-весенний период (до 9 мес в году) промерзают.

Весной и осенью хариус совершает местные, хотя и довольно протяжённые сезонные миграции – до нескольких десятков километров (Захарченко, 1973), временно переходя с территориального на стайный образ жизни. В предшествующий льдооб-

разованию период он образует довольно крупные скопления, включающие от нескольких десятков до сотен и тысяч особей. Такие скопления мы визуаль-но наблюдали в среднем течении р. Щугор в начале октября 1985 г., в верховьях р. Косью в 1993 г., на предгорных участках рек Большой Паток в 1999 г. и Малый Паток в 2002 г. Эти группировки перемещаются на зимние станции нижерасположенных участков рек в пределах одной речной системы. Можно предположить наличие хоминга у хариуса северо-востока Европы, подобно верхневолжским популяциям (Павлов и др., 2000).

*Размерно-возрастной состав и рост.* Биологические показатели европейского хариуса из наших сборов разных лет в водотоках и водоёмах четырёх ландшафтных комплексов Крайнего Европейского Северо-Востока различаются как при сопоставлении группировок в пределах одного ландшафтного комплекса, так и при сравнении между собой этих комплексов (табл. 2). Наибольшие средние и максимальные значения длины и массы, как правило, свойственны выборкам из рек Уральского Припечорья и Большеземельской тундры. В более доступных для рыболовства равнинных таёжных и тиманских реках эти показатели существенно меньше. Аналогичные закономерности проявляются при сопоставлении среднего возраста рыб из разных ландшафтных комплексов, доли половозрелых особей и возраста массового полового созревания. В водотоках западных склонов Урала и Большеземельской тундры доля половозрелых особей в целом достаточно велика и варьирует в зависимости от наличия/отсутствия на их водосборах нагульных озёр и конкретного модельного участка речных систем, в частности, излюбленных стадий молоди в устьях рек и мелководьях, отличающихся от предпочитаемых старшевозрастными особями. В свою очередь европейский хариус равнинных рек характеризуется невысокой долей воспроизводительной части популяций, очевидно, изымаемой рыболовами. В тиманских реках сохраняется относительно высокая доля половозрелых особей, что отражает нормальное соотношение различных возрастных классов.

Для рыб Большеземельской тундры характерно более позднее наступление половой зрелости (в возрасте 5+–7+) по сравнению с популяциями Урала, Тимана и Печорской равнины (3+–6+) (табл. 2). По данным Сидорова и Решетникова (2014), половое созревание хариуса в уральских и тиманских реках, как правило, происходит на 4–5-м годах жизни. Ещё более раннее достижение половой зрелости (в возрасте 1+) отмечено у ультра- и короткоцикловых популяций европейского хариуса Прикамья (Зиновьев и др., 2011). Относительно соотношения полов не наблюдаются существенных различий ни между группировками, населяющими разные географические зоны, ни внутри них, аналогично другим регионам,

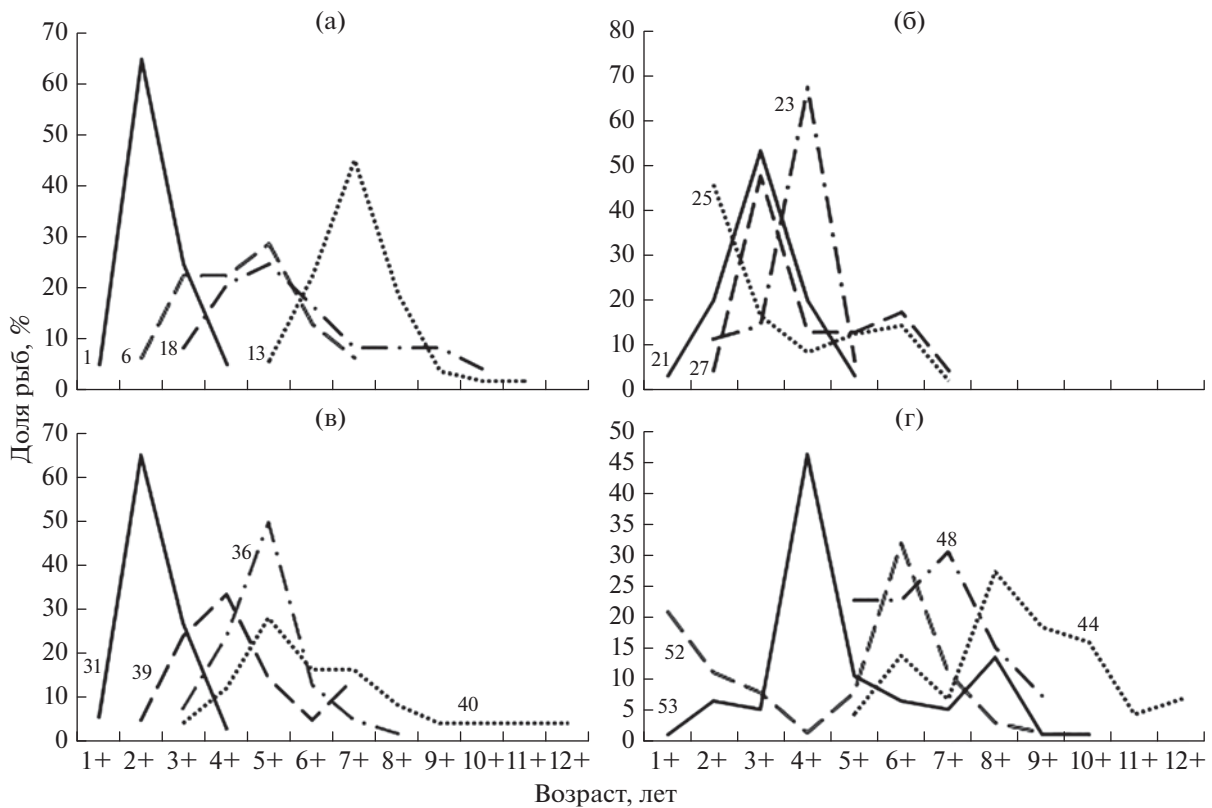
Таблица 2. Биологические показатели европейского хариуса *Thymallus thymallus* из разных рек Европейского Северо-Востока России

Выборка №	Река	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г	Число возрастных групп	Возрастной состав, лет	Возраст			Доля половозрелых особей, %	Соотношение самцы : самки, %
							средний, годы	молода, лет	массового созревания, лет		
<b>Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала</b>											
1	Унья	20	$223.6 \pm 8.3$ 133–302	$108.4 \pm 11.9$ 21–234	4	1+–4+	2.3	2+	3+	10.0	40 : 60
4	Ильч	41	$344.7 \pm 8.7$ 248–445	$364.3 \pm 26.5$ 116–814	8	3+–10+	6.1	5+	4+	85.4	53 : 47
6	Подчерем	31	$280.8 \pm 9.5$ 173–374	$247.1 \pm 23.6$ 54–554	6	2+–7+	4.4	5+	6+	35.5	68 : 32
12	Войвож-Сыня	43	$402.9 \pm 6.8$ 254–490	$666.2 \pm 31.8$ 147–1176	8	4+–14+	9.1	8+	6+	83.8	42 : 58
13	Вангыр	53	$416.2 \pm 4.6$ 367–480	$706.3 \pm 21.8$ 488–1058	7	5+–11+	7.1	7+	5+	100.0	51 : 49
<b>Печорская низменность</b>											
21	Светлый Вуктыл	31	$181.6 \pm 7.5$ 93–292	$76.9 \pm 9.4$ 8–275	5	1+–5+	3.0	3+	5+	3.2	68 : 32
22	Велью	20	$193.2 \pm 9.8$ 141–325	$88.7 \pm 19.4$ 29–364	5	2+–6+	3.3	3+	5+	10.0	45 : 55
24	Уса	38	$256.7 \pm 7.2$ 174–373	$195.4 \pm 15.3$ 55–507	6	2+–7+	3.7	4+	4+	52.6	61 : 39
25	Шарью	48	$217.9 \pm 8.8$ 148–328	$122.6 \pm 14.4$ 29–358	6	2+–7+	3.4	2+	6+	16.7	56 : 44
26	Ижма	9	$228.2 \pm 15.1$ 131–268	$147 \pm 22.1$ 22–226	4	2+–5+	4.3	5+	5+	11.1	33 : 67
<b>Тиманский край</b>											
28	Локчим	68	$253.7 \pm 7.6$ 161–455	$244.7 \pm 34.9$ 41–1089	8	2+–9+	4.9	5+	5+	26.5	27 : 73

Таблица 2. Окончание

Выборка №	Река	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г	Число возрастных групп	Возрастной состав, лет	Возраст			Доля половых особей, %	Соотношение самцы : самки, %
							средний, годы	мода, лет	массового созревания, лет		
30	Ухта	61	$\frac{171.7 \pm 7.0}{73-341}$	$\frac{43.7 \pm 8.2}{21-185}$	5	1+-5+	2.2	2+	3+	23.0	39 : 61
34	Вызь	61	$\frac{291.4 \pm 5.7}{210-401}$	$\frac{261.5 \pm 16.8}{101-656}$	6	3+-9+	4.8	5+	4+	36.1	33 : 67
37	Вашка	13	$\frac{188.1}{125-225}$	$\frac{75.1}{15-154}$	4	1+-4+	2.8	3+	3+	23.1	38 : 62
41	Черепанка	30	$\frac{256.9 \pm 4.8}{186-318}$	$\frac{180.5 \pm 10.6}{60-330}$	6	3+-8+	5.7	5+	5+	73.3	47 : 53
<b>Большеземельская тундра</b>											
46	Оргина	43	$\frac{381.1 \pm 7.1}{285-480}$	$\frac{613.8 \pm 37.7}{105-1244}$	8	5+-13+	8.5	8+	7+	81.4	49 : 51
47	Чёрная	24	$\frac{385.5 \pm 7.7}{315-458}$	$\frac{641.1 \pm 39.5}{355-1091}$	3	5+-7+	5.9	6+	5+	100.0	67 : 33
48	Хоседаю	13	$\frac{355.3 \pm 9.6}{300-409}$	$\frac{594.6 \pm 43.2}{342-840}$	5	5+-9+	6.6	7+	5+	100.0	54 : 46
51	Морею	39	$\frac{274.6 \pm 17.0}{130-455}$	$\frac{342.2 \pm 52.6}{20-1245}$	9	2+-10+	4.9	2+	5+	46.2	56 : 44
53	Кара	73	$\frac{255.7 \pm 6.4}{92-380}$	$\frac{168.6 \pm 11.7}{8-462}$	10	1+-10+	4.9	4	6+	23.3	45 : 55

**Примечание.** Здесь и в табл. 3–5: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя; номера выборок см. в табл. 1 и на рис. 1. Максимальное число возрастных групп в популяциях хариуса характерно для удалённых от населённых пунктов и промышленных центров водоёмов и их участков. Исключением являются хотя и удалённые, но традиционно служащие базой для массового любительского нерулируемого рыболовства водотоки, в частности, р. Унья (табл. 2).



**Рис. 2.** Возрастной состав уловов крючковыми снастями европейского хариуса *Thymallus thymallus* в водотоках четырёх ландшафтных комплексов Европейского Северо-Востока России: а – западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала (1 – р. Унья, 6 – р. Подчерем, 13 – р. Вангыр, 18 – р. Нияю); б – Печорская низменность (21 – р. Светлый Вуктыл, 23 – р. Большая Сыня, 25 – р. Шарью, 27 – р. Енва); в – Тиманский край (31 – р. Сюзью, 36 – р. Мезень, 39 – р. Номбур, 40 – р. Цильма); г – Большеземельская тундра (44 – р. Ортина, 48 – р. Хоседаю, 52 – р. Силоваяха, 53 – р. Кара); номера выборок см. на рис. 1 и в табл. 1.

в частности, на северо-западе России (Анацкий, 1996).

Закономерности распределения хариуса в разных водотоках северо-востока Европы хорошо иллюстрируют графики его возрастной структуры (рис. 2). Левая часть этих графиков отражает как отсутствие в некоторых водоёмах младших возрастных групп хариуса, так и известную селективность в отношении них использованных крючковых орудий лова. Практически полное отсутствие молоди хариуса в возрасте до 4+–5+ на участках водотоков, образующих озёрно-речные системы (реки Войвож-Сыня, Вангыр, Малый Паток, Хоседаю и Ортина), обусловлено летним нагулом неполовозрелых особей в связанных с руслом водотоков озёрах. Правая часть графиков демонстрирует наличие значительной доли рыб старшего возраста в тундровых и уральских реках (кроме Подчерема и Кожима, из которых половозрелая часть популяций в период открытой воды перемещается в малые притоки).

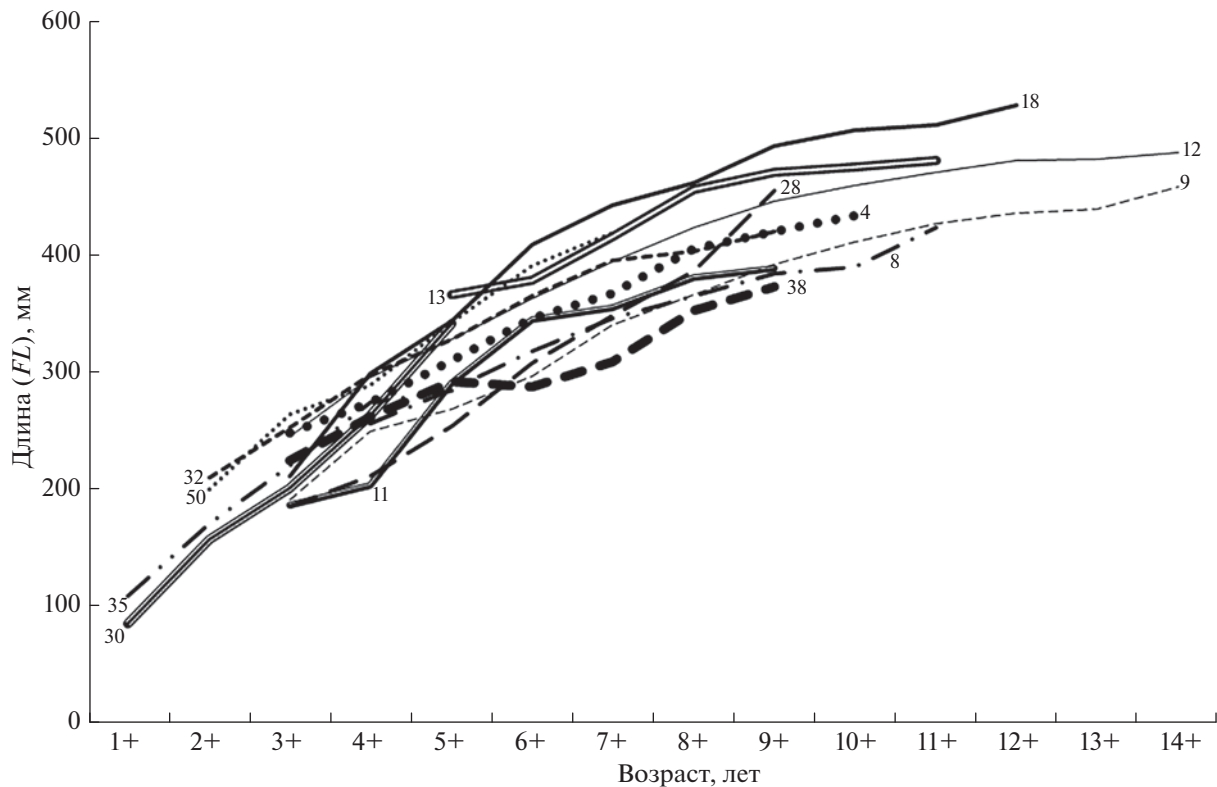
Общей чертой возрастной структуры группировок европейского хариуса, населяющего водо-

токи всех четырёх ландшафтных комплексов, является широкое варьирование модального возраста (табл. 2). Так, на Урале (рис. 2а) он изменяется от 2+ (в наиболее подверженной перелову р. Унья) до 7+–8+ на труднодоступных участках рек Вангыр и Войвож-Сыня (территория национального парка “Югыд ва”). В реках Большеземельской тундры (рис. 2г) модальный возраст варьирует в пределах 4+–8+. В наиболее доступных для рыболовства равнинных таёжных (рис. 2б) и тиманских реках (рис. 2в) этот показатель различается не столь значительно – от 2+ до 5+.

По темпу роста и размеру одновозрастных особей наблюдаются очевидные черты сходства исследованных популяций хариуса (рис. 3). В то же время установлен более высокий темп роста хариуса в реках северной части Приполярного Урала в бассейне р. Уса (правого и крупнейшего притока Печоры), с одной стороны, и остальных уральских, тиманских и равнинных рек, с другой стороны.

В ещё большей степени проявляются различия размерно-весовых показателей хариуса из разных рек и озёр при сравнении особей одного возраста.





**Рис. 3.** Темп роста европейского хариуса *Thymallus thymallus* в водоёмах Европейского Северо-Востока России: 4 — р. Илыч, 8 — р. Торговая, 9 — р. Большой Паток, 11 — оз. Сыняты, 12 — р. Войвож-Сыня, 13 — р. Вангыр, 18 — р. Няю, 28 — р. Локчим, 30 — р. Ухта, 32 — р. Елва, 35 — р. Пижма, 38 — р. Мыла, 50 — оз. Ватъярты; номера выборок см. на рис. 1 и в табл. 1.

Так, длина и масса 5-летних, как правило, половозрелых рыб варьирует в весьма широких пределах (табл. 3). При этом величина показателей не зависит от формы хариуса — озёрной, озёрно-речной или речной. Прослеживается зависимость скорости роста рыб от района их обитания: максимальный темп роста характерен для группировок европейского хариуса, населяющих разного типа водоёмы Приполярного и Полярного Урала. Замедленный по сравнению с ними рост наблюдается главным образом в равнинных таёжных речных системах, а также в некоторых реках и озёрах Северного Урала. Случаи замедленного роста хариуса региона, в частности в р. Черепанка (бассейн р. Цильма), описаны в литературе (Сидоров, Решетников, 2014). При этом индивидуальная изменчивость размерно-весовых показателей оказалась более высокой в уральских реках.

Аналогичные закономерности наблюдаются и в отношении неоднократно принимавших участие в нересте 9-летних рыб (табл. 4). Весьма существенно различаются средние, минимальные и наибольшие значения длины и особенно массы хариуса как при попарном сравнении популяций разных водоёмов, так и при сопоставлении группировок из разных ландшафтных комплексов.

Как и у 5-летних рыб, наибольшие размеры отмечены в популяциях Приполярного и Полярного Урала. Эти данные хорошо согласуются с результатами сопоставления темпа роста разных популяций европейского хариуса из бассейна р. Уса — крупнейшего печорского притока (Скоринова и др., 2014).

Не выявлена связь различий скорости роста хариуса в тех или иных речных системах с величиной биомассы бентоса и излюбленных групп кормовых организмов. Значения этих показателей в разных водотоках Урала и Тимана варьируют в весьма широких пределах и подвержены значительным сезонным и межгодовым изменениям (Шубина, 2006). Можно предположить, что темп роста хариуса контролируется не столько трофологическими, сколько наследственными и эколого-поведенческими механизмами (Михеев, 2006).

Данные по длине и массе 9-летних особей хариуса р. Большой Паток в 1998–2018 гг. (табл. 5) свидетельствуют о том, что и межгодовые различия темпа роста весьма велики. В 2003–2015 гг. на Крайнем Северо-Востоке Европы наблюдалось незначительное повышение среднегодовой температуры воздуха; в этот период (за исключением 2010 и 2014 гг.) сумма положительных (летних) значений температуры стабильно превышала

**Таблица 3.** Размерно-весовые показатели особей европейского хариуса *Thymallus thymallus* в возрасте 4+ в разных реках и озёрах Европейского Северо-Востока России

Выборка №	Водоём	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г
<b>Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала</b>				
3	р. Печора, истоки	13	$253.6 \pm 4.1$ 226–281	$159.8 \pm 9.3$ 105–229
10	оз. Номты	36	$212.4 \pm 1.4$ 201–239	$89.4 \pm 2.0$ 73–123
12	р. Войвож-Сыня	32	$309.9 \pm 3.4$ 273–341	$284.0 \pm 9.7$ 189–383
14	р. Косью	21	$291.3 \pm 1.9$ 275–310	$237.1 \pm 4.5$ 203–207
15	р. Кожим	19	$299.3 \pm 5.3$ 256–380	$291.2 \pm 18.6$ 192–530
16	оз. Пагаты	32	$270.0 \pm 4.3$ 220–348	$193.8 \pm 10.6$ 87–419
17	оз. Хойлаты	13	$313.4 \pm 5.2$ 280–344	$372.5 \pm 22.2$ 234–552
18	р. Нияю	14	$246.0 \pm 5.4$ 215–280	$178.8 \pm 11.9$ 124–254
19	оз. Усваты	18	$278.1 \pm 5.1$ 251–333	$224.4 \pm 15.3$ 156–413
20	оз. Плаунты	5	$242.2 \pm 7.9$ 227–265	$149.4 \pm 15.1$ 116–193
<b>Тиманский кряж</b>				
39	р. Номбур	7	$208.0 \pm 8.1$ 180–235	$95.0 \pm 12.3$ 55–150
<b>Большеземельская тундра</b>				
53	р. Кара	33	$238.2 \pm 2.0$ 216–263	$122.1 \pm 3.3$ 82–165
47	оз. Наульто	18	$232.8 \pm 4.1$ 201–259	$121.5 \pm 7.2$ 72–171
44	р. Ортина	7	$258.0 \pm 2.2$ 248–265	$160.7 \pm 13.9$ 125–225

1100°C/сут (Каверин и др., 2017). При этом размерно-весовые показатели хариуса проявляли в эти годы высокую индивидуальную изменчивость, а средние значения в целом соответствовали тому же уровню, что и в более холодные годы (1999, 2002, 2010 и 2014 гг.), когда сумма положительных значений температуры только один раз превысила 890°C/сут. Это свидетельствует об относительной независимости темпа роста европейского хариуса региона от погодных условий.

*Полиморфизм трансферринов сыворотки крови.* Европейский хариус в ареале представлен многи-

ми популяциями, обитающими в водоёмах с разной степенью географической изоляции. Генетическая структура его, как и большинства лососевидных рыб, неоднородна, о чём свидетельствуют данные электрофоретических спектров белков сыворотки, в зоне глобулинов которых обнаружены генетические варианты белков, идентифицированных как трансферрины. Анализ распределения частот генотипов полиморфной двухаллельной системы трансферринов сыворотки разных группировок показал, что популяции хариуса, по крайней мере, крупной речной системы Печоры можно

**Таблица 4.** Размерно-весовые показатели особей европейского хариуса *Thymallus thymallus* в возрасте 8+ в разных реках и озёрах Европейского Северо-Востока России

Выборка №	Водоём	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г
<b>Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала</b>				
2	р. Елма	5	$375.6 \pm 4.2$ 360–385	$497.0 \pm 11.3$ 468–517
6	р. Подчерем	7	$376.4 \pm 4.4$ 360–393	$581.1 \pm 24.5$ 503–680
8	р. Торговая	26	$364.6 \pm 2.6$ 328–379	$463.3 \pm 8.6$ 327–519
9	р. Большой Паток	13	$365.9 \pm 1.9$ 356–382	$488.9 \pm 11.1$ 411–551
10	оз. Номты	17	$307.0 \pm 2.9$ 283–324	$280.4 \pm 8.8$ 211–338
11	оз. Сыняты	20	$381.3 \pm 1.8$ 370–399	$570.7 \pm 14.4$ 493–711
12	р. Войвож-Сыня	17	$422.1 \pm 2.1$ 410–439	$733.3 \pm 18.6$ 612–860
13	р. Вангыр	10	$464.4 \pm 3.5$ 432–485	$1040.3 \pm 28.3$ 871–1221
14	р. Косью	16	$438.1 \pm 4.7$ 405–481	$797.1 \pm 25.0$ 631–1012
15	р. Кожим	6	$423.9 \pm 8.0$ 388–447	$863.3 \pm 41.5$ 700–950
18	р. Нияю	7	$461.3 \pm 4.7$ 450–479	$1060.1 \pm 49.5$ 923–1290
<b>Тиманский кряж</b>				
42	р. Тобыш	7	$311.1 \pm 10.5$ 290–365	$306.9 \pm 33.1$ 233–478
<b>Большеземельская тундра</b>				
43	р. Ваглейвис	8	$340.4 \pm 4.3$ 324–360	$417.8 \pm 15.2$ 360–496
49	оз. Лангутаты	5	$397.6 \pm 11.3$ 376–440	$765.6 \pm 93.8$ 613–1135

объединить в два кластера — уральский и тиманский (табл. б). Интересно отметить, что в сыворотке крови хариуса из р. Тулома Кольского п-ова присутствует лишь один генетический вариант трансферрина (AA), который у хариуса из бассейнов Печоры и Северной Двины является редким (2–4%). При этом на период отбора проб частоты аллелей трансферрина у печорских популяций хариуса соответствуют ожидаемым согласно уравнению Харди–Вайнберга значениям, что характерно для больших равновесных панмиктических популяций.

Эти данные хорошо согласуются с результатами анализа 37 аллозимных локусов, в том числе и трансферринов, и с оценкой степени генетической дифференциации европейского хариуса в восточной части ареала — в бассейнах Баренцева и Белого морей (Титов, Студенов, 2005).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате многолетнего изучения распространения, популяционной структуры и особенностей экологии европейского хариуса в равнин-

**Таблица 5.** Размерно-весовые показатели особей европейского хариуса *Thymallus thymallus* в возрасте 8+ в р. Большой Паток в 1998–2018 гг.

Период отлова (месяц, год)	Число рыб, экз.	Длина ( <i>FL</i> ), мм	Масса, г
IV.1998	20	$381.0 \pm 2.8$ 364–416	$606.5 \pm 14.7$ 498–803
V.1999	13	$378.4 \pm 3.7$ 360–406	$540.5 \pm 14.9$ 446–615
VIII.2000	5	$405.8 \pm 7.1$ 383–420	$673.0 \pm 40.0$ 545–768
V.2003	21	$366.6 \pm 3.2$ 343–395	$503.0 \pm 17.9$ 380–701
XI.2009	9	$370.9 \pm 5.8$ 350–401	$528.2 \pm 23.2$ 451–665
III.2010	8	$344.4 \pm 3.2$ 332–359	$385.9 \pm 29.9$ 230–520
XI.2010	6	$366.5 \pm 7.9$ 339–388	$536.2 \pm 31.7$ 408–608
III.2011	15	$346.9 \pm 7.7$ 254–378	$434.0 \pm 23.1$ 227–592
III.2012	17	$365.6 \pm 3.5$ 345–392	$474.1 \pm 13.1$ 370–573
IV.2013	16	$373.8 \pm 3.0$ 355–392	$482.4 \pm 14.3$ 404–565
XI.2015	6	$376.6 \pm 7.4$ 346–401	$554.7 \pm 33.0$ 452–667
IX.2016	13	$365.9 \pm 1.9$ 356–382	$488.9 \pm 11.1$ 411–551
IV.2018	13	$373.8 \pm 3.2$ 350–391	$518.5 \pm 16.8$ 376–600

ных таёжных, тундровых и горных реках и озёрах Крайнего Северо-Востока России показано, что на большей части этой территории состояние и разнообразие единой по происхождению группировки популяций остаётся на близком к естественному уровню. Сокращение возрастного ряда и преобладание в популяциях медленнорастущих рыб как результат регулярного изъятия крупных и быстрорастущих особей (Коротаева, 2003; Зиновьев и др., 2011; Михеев и др., 2014) наблюдается только в относительно густонаселённых и доступных для отлова реках, тогда как в большинстве водотоков и озёр сохраняется нормальная структура популяций.

Европейский хариус, как и другие виды рода *Thymallus*, проявляют значительную внутривидовую разнокачественность (Павлов и др., 2000). В

рассматриваемом регионе многочисленные популяции вида существенно различаются по целому ряду биологических особенностей и обнаруживают генетические различия. Дальнейшие исследования закономерностей разноуровневой дифференциации популяций европейского хариуса на Европейском Северо-Востоке России позволят углубить имеющиеся представления о микроэволюционных процессах у рыб. Особенно перспективным представляется изучение в качестве модельных относительно изолированных популяций ледниковых и подпружных озёр района водораздела бассейнов сибирских и европейских рек Приполярного и Полярного Урала.

Полученные данные не только существенно расширяют имеющуюся информацию о распространении и популяционной структуре вида, но и

**Таблица 6.** Доля разных генотипов трансферрина у европейского хариуса *Thymallus thymallus* из разных рек

Регион, река	Выборка №	Число рыб, экз.	Тип трансферрина, %			$\chi^2$ (df = 1)
			АА	АВ	ВВ	
Урал:						
Щугор	7	137	3.5/2.1	21.9/24.9	74.6/72.9	2.0
Кожим	15	61	3.3/2.4	24.6/26.3	72.1/71.2	0.3
Тиман:						
Вызь	34	43	2.3/0.3	7.0/10.9	90.7/88.7	5.6
Пижма	35	68	2.0/0.5	10.3/13.3	87.7/86.2	3.4
Кольский п-ов						
Тулома	54	47	100.0/100.0	0/0	0/0	

**Примечание.** До черты – наблюдаемое значение, после черты – ожидаемое;  $\chi^2$  – значение критерия Пирсона.

могут послужить базовым материалом при организации мероприятий по сохранению и восстановлению депрессивных и подверженных риску исчезновения популяций в Европе. Использование в рамках мероприятий по искусственному воспроизводству сохранившихся донорских популяций хариуса Европейского Северо-Востока России, включающего широкий спектр климатических и географических зон, позволит расширить возможности восстановления вида на ранее уже утраченных участках ареала.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим М.И. Черезову (ИБ Коми НЦ УрО РАН) за помощь при сборе и обработке материалов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таёжных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России”, № АААА-А17-117112850235-2.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анацкий С.Ю. 1996. Фенотипическая изменчивость хариуса, *Thymallus thymallus* (L.), в водоемах Северо-Запада России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 16 с.
- Аськеев А.О., Аськеев О.В., Аськеев И.О., Монахов С.П. 2016. Численность, встречаемость, историческое и современное распространение европейского хариуса и налима в градиентах окружающей среды в реках Республики Татарстан // Рос. журн. приклад. экологии. № 4. С. 17–22.
- Богданов В.Г., Мельниченко И.П. 2010. Граница пресноводной европейской и азиатской ихтиофауны в арктической части Полярного Урала // Экология. № 5. С. 372–377.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2019. Рыбное население водотоков Тимана. Сыктывкар: Изд-во ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 184 с.
- Захарченко Г.М. 1973. О миграциях хариуса *Thymallus thymallus* (L.) в верховьях Печоры // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 4 (81). С. 744–745.
- Зиновьев Е.А. 1979. Морфологическая характеристика двух видов хариусов реки Кожим // Сб. науч. тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ. Вып. 2. С. 69–78.
- Зиновьев Е.А. 2007. Таксономическая и экологическая структура хариусовых рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 425–452.
- Зиновьев Е.А., Бакланов М.А., Боталова И.Н. 2011. Суперкарликовая популяция хариуса реки Язовой // Вестн. УдмуртГУ. Биология. Науки о Земле. Вып. 4. С. 71–77.
- Каверин Д.А., Пастухов А.В., Новаковский А.Б. 2017. Динамика глубины сезонного протаивания тундровых мерзлотных почв (на примере площадки циркумполярного мониторинга деятельного слоя в европейской России) // Криосфера Земли. Т. 21. № 6. С. 35–44. [https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2017-6\(35-44\)](https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2017-6(35-44))
- Кортаева С.Э. 2003. Эколого-популяционные особенности хариусов Приуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь: ПермГУ, 23 с.
- Мартынов В.Г. 2007. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 416 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 292 с.
- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Михеев П.Б., Петренко Н.Г., Михеева О.И., Семенов В.В. 2014. Современное состояние поголовья европейского хариуса на особо охраняемом заповедном участке р. Вишера и в его притоках // Тр. заповедника “Вишерский” за 2011–2014 гг. Пермь: Изд-е Госзаповедника “Вишерский”. С. 109–123.
- Новоселов А.П. 2000. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах европейского северо-востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 50 с.

- Павлов Д.С., Кузищин К.В., Легкий Б.П. и др. 2000. Сравнительный морфологический анализ природных популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* верхневолжского бассейна // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 477–485.
- Пономарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 2 (30). С. 16–29.
- Пономарев В.И. 2019. Распространение рыб в малых озерах горной полосы бассейна реки Косью (Приполярный Урал) // Вестн. ПермГУ. Сер. Биология. Вып. 2. С. 187–196.  
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-2-187-196>
- Пономарев В.И., Лоскутова О.А., Серегина Е.Ю. 1998. Биотопическое распределение хариуса реки Шугор в подледный период // Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 157. С. 82–89.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Скоринова А.В., Зиновьев Е.А., Коротаева С.Э. 2014. О структуре популяций и росте европейского хариуса бассейна реки Усы // Вестн. ПермГУ. Сер. Биология. Вып. 1. С. 18–20.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.
- Титов С.В., Студенов И.И. 2005. Генетическая дифференциация европейского хариуса (*Thymallus thymallus* L.) из рек восточной части ареала (бассейны Баренцева и Белого морей) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 178–190.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 401 с.
- Aotsuka T., Asami T. 1979. A simplified apparatus for vertical stab gel electrophoresis // Jpn. J. Genetic. V. 54. № 5. P. 397–400.
- Carlstein M. 2004. Growth and survival of European grayling reared at different stocking densities // Aquacult. Int. V. 3. P. 260–264.  
<https://doi.org/10.1007/BF00118108>
- Fieseler C.A., Wolter C. 2006. A fish-based typology of small temperate rivers in the Northeastern lowlands of Germany // Limnologica. V. 36. № 1. P. 2–16.
- Koskinen M.T., Primmer C.R. 2001. High throughput analysis of 17 microsatellite loci grayling (*Thymallus* spp. Salmonidae) // Conserv. Genetics. № 2. P. 173–177.  
<https://doi.org/10.1023/A:1011886412830>
- Maire A., Laffaille P., Buisson A. 2017. Identification of priority areas for the conservation of stream fish assemblage: implications for river management in France // River Res. Appl. V. 33. № 4. P. 524–537.  
<https://doi.org/10.1002/rra.3107>
- Northcote T.G. 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*) // Rev. Fish Biol. Fish. V. 5. P. 141–194.  
<https://doi.org/10.1007/BF00179755>
- Persat H. 1996. Threatened populations and conservation of European grayling, *Thymallus thymallus* (L., 1758) // Conservation of endangered freshwater fish in Europe / Eds. Kirchhofer A., Hefti D. Basel: Birkhauser Verlag. P. 233–247.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4_23)
- Uiblein F., Jagsch A., Honsig-Erlenburg W., Weiss S. 2001. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters // J. Fish Biol. V. 59. P. 223–247.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01388.x>



УДК 597.585.1

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРНО-ПОЛОВОЙ СОСТАВ *Gymnocanthus pistilliger* (COTTIDAE) У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЕГО ЗАПАСОВ

© 2021 г. А. А. Матвеев<sup>1</sup> \*, А. А. Баланов<sup>2</sup>, В. В. Панченко<sup>2</sup>

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

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

\*E-mail: matveev.a.a@kamniro.ru

Поступила в редакцию 03.03.2020 г.

После доработки 13.03.2020 г.

Принята к публикации 17.03.2020 г.

В Охотском море, у западного побережья Камчатки, нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger* в летний период 2017 г. встречался на глубинах от 14 (минимальная глубина тралений) до 64 м. Районы максимальных концентраций *G. pistilliger* по массе и численности совпадают лишь частично. Наибольшие средние уловы по биомассе отмечены между 55° и 56° с.ш., где также зарегистрирована высокая численность вида. Максимальные средние уловы по численности получены южнее – между 53° и 54° с.ш. Наиболее обычен и обилен этот вид на глубинах до 40–50 м. Длина особей в уловах варьирует в пределах 6–26 (в среднем 18.3) см. Соотношение самцов к самкам – 0.4 : 1. Наименьшие размеры особей обоих полов отмечены в диапазоне глубин 14–20 м; с возрастанием глубины средние размеры самок и самцов увеличиваются. В летний период на западнокамчатском шельфе *G. pistilliger* встречается в широком диапазоне температуры: 0.4–12.1°C. Наибольшие уловы вида в основной части батиметрического интервала (20–50 м) приурочены к температуре 1.0–3.5°C, а в мелководной зоне (14–20 м) – 3.5–6.0°C. По результатам летних работ 2017 г. у западного побережья Камчатки учтённая численность *G. pistilliger* составила 146 млн экз., биомасса – 11.2 тыс. т.

**Ключевые слова:** нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger*, размерный состав, распределение, биомасса, западнокамчатский шельф, Охотское море.

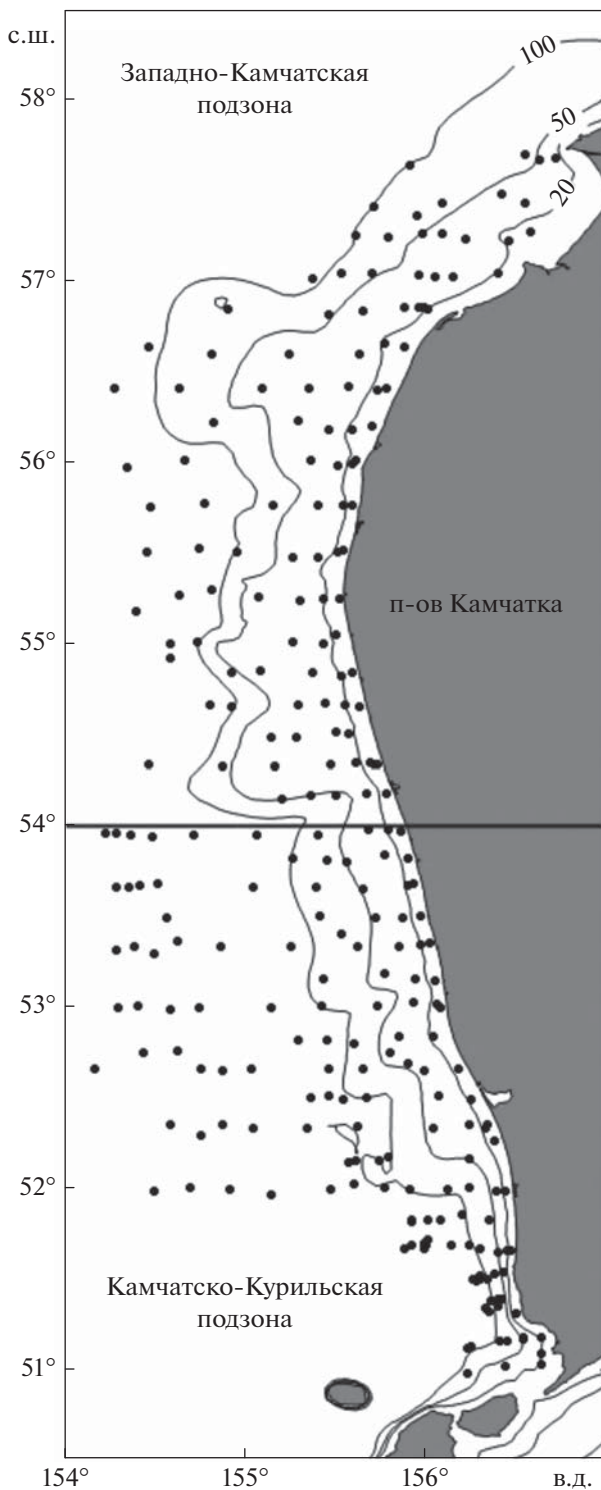
DOI: 10.31857/S004287522102017X

Среди представителей семейства Cottidae виды рода *Gymnocanthus* наиболее широко распространены (Андрияшев, 1954; Wilson, 1973). Одним из шести видов этого рода, обитающих в Северном полушарии, является нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger*. Арктическо-бореальный вид, широко распространённый в Северо-Западной Пацифике от южной части Японского моря до юго-восточного побережья Аляски, в Беринговом и Охотском морях, вдоль тихоокеанского побережья Курильских о-вов и о-ва Хоккайдо, а также в Чукотском море (Линдберг, Красюкова, 1987; Allen, Smith, 1988; Борец, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Новиков и др., 2002; Федоров и др., 2003; Yamazaki et al., 2013). Считается промысловым видом, однако промыслом используется слабо, оставаясь перспективным объектом рыболовства (Токранов, 1987; Панченко, 2013).

Целенаправленные исследования распределения и других аспектов биологии нитчатого бычка

проводились в российских водах Японского моря, преимущественно в зал. Петра Великого (Вдовин и др., 1994; Вдовин, Дударев, 2000; Шелехов, Панченко, 2007; Панченко, 2012, 2013; Панченко и др., 2020), у восточного побережья Берингова моря (Hoff, 2000) и в прикамчатских водах (Токранов 1981а, 1981б, 1985а, 1985б, 1987, 1993). При этом в литературе до сих пор встречаются противоречивые данные о предельных глубинах его обитания (Андронов, Датский, 2014; Матвеев, Терентьев, 2016; Баланов, Матвеев, 2018). Наибольшей численности этот вид достигает у западного побережья Камчатки, в водах Охотского моря (Токранов, 2017).

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют дополнить и уточнить сведения о пространственном и батиметрическом распределении, описать размерный и половой состав, а также оценить состояние запасов нитчатого шлемо-



**Рис. 1.** Схема траловых станций (●) у западного побережья Камчатки, июнь–июль 2017 г.: 54° с.ш. – граница между Западно-Камчатской и Камчатско-Курильской промысловыми подзонами, (–) – изобаты 20, 50 и 100 м.

носа у западного побережья Камчатки в летний период.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положен материал, собранный на шельфе Западной Камчатки в Охотском море во время донной траловой съёмки на НИС “ТИНРО” 22.06–31.07.2017 г. Траления выполняли в пределах Западно-Камчатской и Камчатско-Курильской рыбопромысловых подзон (50°58′–57°28′ с.ш.; граница между подзонами проходит по 54° с.ш.) по стандартной сетке станций (рис. 1). Работы выполняли в светлое время суток, со средней скоростью траления 2.9 узла. Орудием лова служил донный трал типа ДТ 27.1 (горизонтальное раскрытие 16.3 м, длина верхней подборы 27.1 м, периметр трала 33.7 м). Всего проведено 255 учётных тралений на глубинах от 14 до 409 м. Так как нитчатый шлемоносец в период съёмки не встречался глубже 64 м, сведения по его встречаемости, уловах, температуре обитания и оценки запасов рассчитаны для диапазона глубин 14–64 м. В этом диапазоне выполнено 133 траления (табл. 1).

Разбор улова и ихтиологические исследования выполняли по общепринятым методикам (Борец, 1997). Ранее были установлены надёжные диагностические признаки *G. pistilliger* (Баланов, Матвеев, 2018), что позволило идентифицировать особей этого вида с высокой точностью. У рыб измеряли полную длину ( $TL$ )<sup>1</sup> и массу; всего промерено 3310 экз. *G. pistilliger*, из них 2361 самок и 949 самцов. Расчёт запасов проводили методом сплайн-аппроксимации с использованием компьютерной геоинформационной системы ГИС “Карт-Мастер”, разработанной ВНИРО для обработки данных разнообразных биоресурсных съёмок, в том числе и траловых (Бизиков и др., 2007). Для расчёта численности и биомассы принят коэффициент уловистости, равный 0.5 (Борец, 1985). В тексте и таблицах данные по уловам приводятся в расчёте на 1 ч траления (кг/ч и экз/ч).

Температуру придонного слоя воды измеряли STD-зондом SBE 19plus V2 (Sea-Bird Electronics, Inc., США). Результаты фоновых наблюдений обработаны с использованием пакета программ фирмы-производителя STD-зонда. Для построения карт распределения использовали специализированную программу Surfer ver. 11.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В июне–июле 2017 г. *G. pistilliger* встречался вдоль всей исследованной акватории западнокамчатского шельфа (рис. 2). За исключением южных акваторий, располагающихся между 51°–52° с.ш., частота встречаемости данного вида была высока.

<sup>1</sup> У исследуемого вида полная длина равна длине по Смитту.

**Таблица 1.** Число тралений, выполненных на шельфе Западной Камчатки на глубинах 14–64 м в июне–июле 2017 г.

Диапазон глубин, м	Расположение участков траления, ° с.ш.							
	51–52	52–53	53–54	54–55	55–56	56–57	57–58	51–58
14.0–20.0	3	4	8	5	4	5	2	31
20.1–30.0	3	3	4	3	5	5	3	26
30.1–40.0	5	5	5	4	2	1	1	23
40.1–50.0	4	3	1	4	3	3	3	21
50.1–64.0	7	5	7	3	3	4	3	32
14.0–64.0	22	20	25	19	17	18	12	133

**Таблица 2.** Встречаемость, средние значения уловов и массы особи нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в разных широтных участках западнокамчатского шельфа в июне–июле 2017 г.

Показатель	Расположение участков траления, ° с.ш.							В среднем
	51–52	52–53	53–54	54–55	55–56	56–57	57–58	
Встречаемость, %	31.8	65.0	88.0	89.5	94.1	94.4	91.7	77.4
Уловы за 1 ч траления:								
– масса, кг	6.7	39.6	37.8	37.8	55.0	13.8	10.0	32.1
– число рыб, экз.	109	547	626	454	685	166	135	454
Средняя масса особи, г	61	72	60	83	80	83	74	71
Число тралений	22	20	25	19	17	18	12	133

**Таблица 3.** Запасы нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* у западного побережья Камчатки, по данным донной траловой съёмки (июнь–июль 2017 г.)

Показатель	Подзона		Всего
	Западно-Камчатская	Камчатско-Курильская	
Биомасса, тыс. т	6.7	4.5	11.2
Численность, млн экз.	84.9	61.1	146.0
Плотность скоплений:			
– биомасса, кг/км <sup>2</sup>	217.3	140.6	178.5
– численность, экз/км <sup>2</sup>	2745.1	1927.2	2330.9

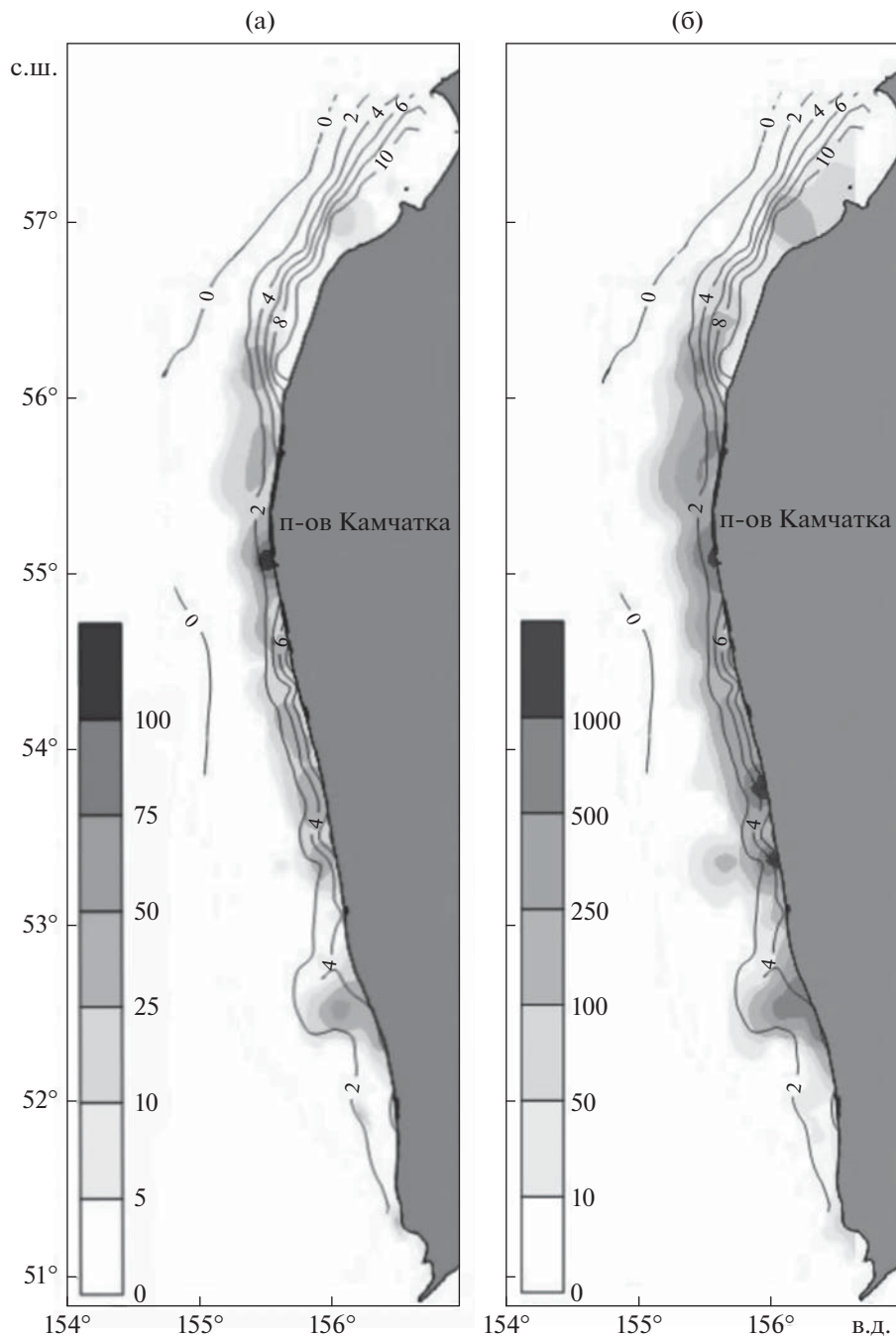
Особенно это характерно для участков между 56° и 58° с.ш., однако здесь, в северной части исследованного района, его уловы оказались небольшими (табл. 2). Распределение уловов *G. pistilliger* по исследованному району характеризовалось значительной неоднородностью. Максимальный улов (300 кг/ч, 2700 экз/ч) получен в координатах 55°06' с.ш. и 155°50' в.д. Средний улов за весь период работ составил 32 кг/ч, или 454 экз/ч

Районы наибольших концентраций *G. pistilliger* по массе и численности совпадали лишь частично. При осреднении через 1° наибольшие средние уловы по массе получены между 55° и 56° с.ш., где также отмечалась высокая численность вида. Тогда как максимальные средние уловы по численности отмечены южнее – между 53° и 54° с.ш., од-

нако в весовом выражении они здесь были заметно ниже, чем в вышеуказанном северном диапазоне широт (рис. 2, табл. 2).

Суммарно по двум подзонам учтённая биомасса *G. pistilliger* составила 11.2 тыс. т, а численность – 146.0 млн экз.; абсолютные и относительные показатели биомассы и численности в Западно-Камчатской подзоне в 1.4–1.5 раза выше, чем в Камчатско-Курильской (табл. 3).

На западнокамчатском шельфе *G. pistilliger* встречался на глубинах от 14 до 64 м, хотя наиболее обычен он был до 50-метровой изобаты (табл. 4). Максимальная частота встречаемости и наибольшее число особей в улове за час траления отмечены на глубинах 14–20 м; самый высокий средний улов по массе – в диапазоне 20–30 м; с увеличени-



**Рис. 2.** Распределение нитчатого шлемоносца *Gynnocanthus pistilliger* на западнокамчатском шельфе в июне–июле 2017 г.: а – масса, кг/ч траления; б – численность, экз/ч траления; (–) – изотермы придонного слоя воды, °С.

ем глубины все эти показатели снижались. Минимальные уловы (<2 кг/ч) наблюдались на глубинах более 50 м.

Уловы *G. pistilliger* отмечены в широком диапазоне температуры придонного слоя воды: 0.4–12.1°C (рис. 2, 3; табл. 4). Стабильно высокие концентрации были приурочены к температурному фону 1.0–3.0°C на глубинах 20–50 м. На малых глубинах (14–20 м) относительно высокие уловы зарегистрированы

в температурном диапазоне 3.0–6.0°C. (рис. 3). Наиболее высокие значения температуры придонного слоя наблюдались в районе к северу от 56° с.ш. (рис. 2), где воды северной ветви Западно-Камчатского течения попадают в зал. Шелихова, в результате часть шельфа вокруг м. Южный занята прогретыми и относительно распределенными водами антициклонической циркуляции (Фигуркин, 2002). В этом районе неболь-

**Таблица 4.** Встречаемость, средние значения уловов, размеры нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* и температура в разных диапазонах глубин западнокамчатского шельфа в июне–июле 2017 г.

Показатель	Диапазон глубин, м					В среднем
	14.0–20.0	20.1–30.0	30.1–40.0	40.1–50.0	50.1–64.0	
Встречаемость, %	90.3	96.2	82.6	85.7	40.6	77.4
Уловы за 1 ч траления:						
– масса, кг	30.0	51.4	35.9	22.8	6.6	32.1
– число рыб, экз.	625	620	416	265	81	454
Средняя масса особи, г	48	83	86	86	81	71
Длина (TL), см:						
– самки	<u>17.6 (607)</u> 8–25	<u>19.4 (1218)</u> 10–26	<u>20.6 (267)</u> 9–25	<u>19.6 (215)</u> 13–26	<u>20.6 (54)</u> 13–26	<u>19.1 (2361)</u> 8–26
– самцы	<u>14.0 (204)</u> 6–21	<u>16.3 (413)</u> 7–22	<u>16.9 (187)</u> 10–23	<u>16.0 (131)</u> 12–22	<u>17.0 (14)</u> 12–20	<u>15.9 (949)</u> 6–23
Температура у дна, °C	6.7	5.2	3.1	3.2	1.8	4.4
Число тралений	31	26	23	21	32	133

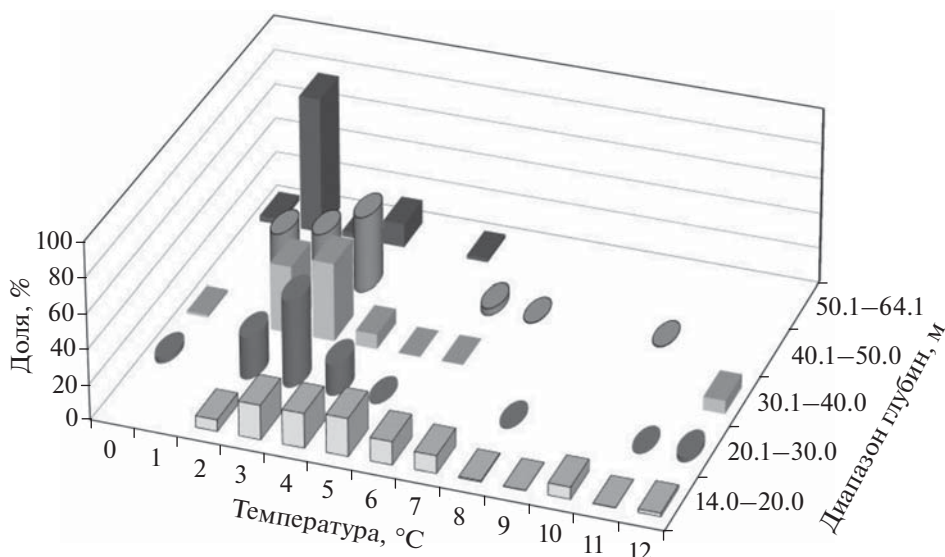
**Примечание.** Над чертой: за скобками – среднее значение, в скобках – число исследованных рыб, экз.; под чертой – пределы варьирования. Указана температура в местах поймок вида.

шие уловы *G. pistilliger* отмечены в интервале глубин 30–50 м, где температура придонного слоя воды составляла 10–12°C.

Длина особей *G. pistilliger* в уловах варьировала в пределах 6–26 (в среднем 18.3) см (рис. 4). Самки в уловах были представлены особями TL 8–26 (19.1) см, среди них преобладали рыбы TL 18–22 см (65%). Размерный ряд самцов по сравнению с самками короче, а средняя длина заметно меньше – 6–23 (15.9) см; доминировали особи TL 15–19 см

(около 67%). В целом соотношение самцов к самкам равнялось 0.4 : 1. Среди мелких рыб (TL < 15 см) самцы численно преобладали над самками. При увеличении длины соотношение полов выравнивалось, и по достижении TL 18 см доля самок в каждом последующем сантиметровом классе возрастала вплоть до полного отсутствия самцов среди рыб TL > 22 см.

У особей обоих полов наименьшие средние значения длины и массы зарегистрированы в диа-



**Рис. 3.** Доля (% общей массы уловов) нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в разных диапазонах глубин в зависимости от придонной температуры на западнокамчатском шельфе в июне–июле 2017 г.

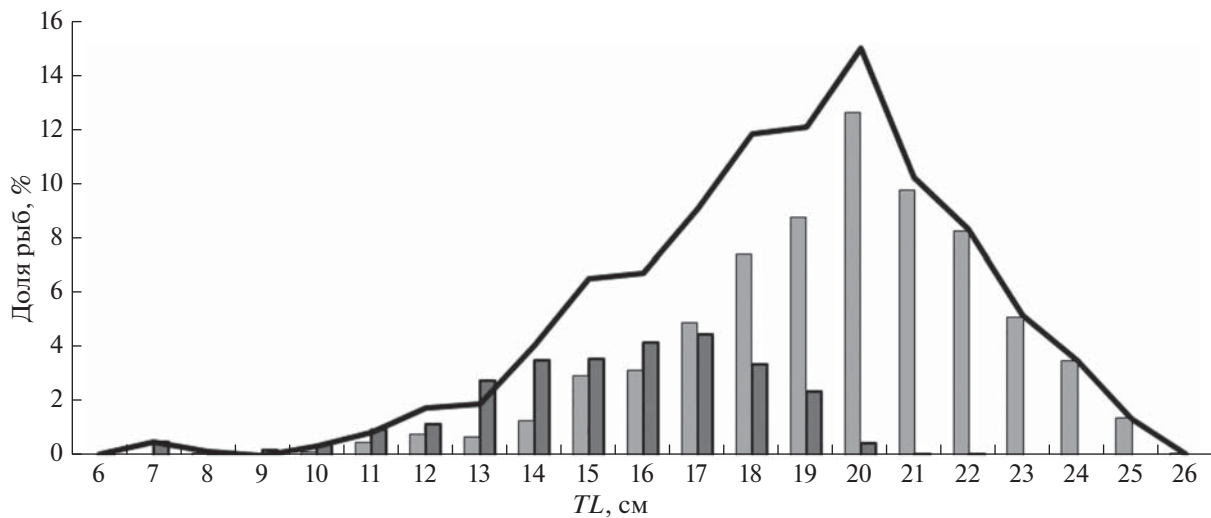


Рис. 4. Размерный состав ( $TL$ ) уловов нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* у западного побережья Камчатки в июне–июле 2017 г.: (■) – самки, (▒) – самцы, (—) – оба пола.

пазоне малых глубин – 14–20 м (табл. 4). Далее отмечалось увеличение средних размеров самок и самцов. Широкий диапазон варьирования длины у особей обоих полов отмечался на глубинах 14–40 м; с увеличением глубины размерный ряд был заметно короче, особенно среди самцов.

Соотношение полов у исследуемого вида в разных диапазонах глубин было не одинаково (рис. 5). В целом в уловах преобладали самки (73%), их доминирование с увеличением глубины постепенно снижалось с 81 (14–20 м) до 65% (40–64 м).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

На западнокамчатском шельфе в летний период 2017 г. частота встречаемости *G. pistilliger* была

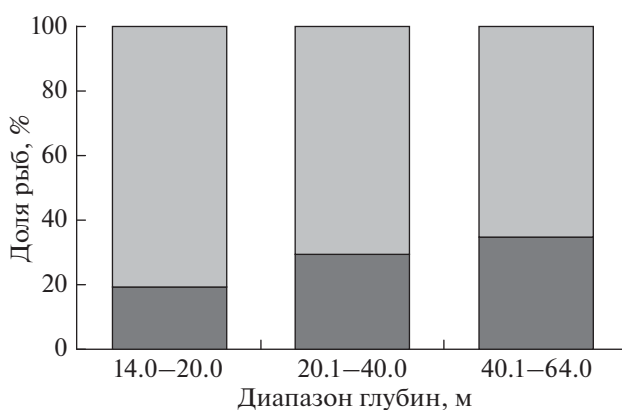


Рис. 5. Соотношение самок и самцов нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в разных диапазонах глубин на западнокамчатском шельфе в июне–июле 2017 г.; обозначения см. на рис. 4.

высока во всех широтных диапазонах по всему исследованному району. Он относится к характерным и массовым видам восточной части Охотского моря (Токранов, 1981б; Борец, 1989; Баланов, Матвеев, 2018).

Довольно сложно провести сравнение летнего распределения *G. pistilliger* на шельфе Западной Камчатки с данными литературы. Предыдущие исследования проводились разными орудиями лова и не всегда в сравниваемые сроки (Токранов, 1981б). Кроме того, имеются обоснованные сомнения в верности видовой идентификации данного вида в отдельных съёмках (Матвеев, Терентьев, 2016). Тем не менее практически во всех работах отмечено, что *G. pistilliger* встречается по всему западнокамчатскому шельфу на глубине до 60–80 м; его основные концентрации, как и в период наших работ, обычно фиксируются в центральной и северной частях данного района между 53° и 57° с.ш. (Токранов, 1981б; Матвеев, Терентьев, 2016).

Впервые обнаружено несовпадение пространственного распределения уловов *G. pistilliger* по численности и биомассе (рис. 2). В южной части исследованного района (между 53° и 54° с.ш.) доля мелких рыб (с невысокой средней массой) была значительно больше, чем в его северной части (55°–57° с.ш.) (табл. 2). На данный момент трудно судить о стабильности такого характера распределения *G. pistilliger* в летний период, поскольку в источниках литературы нет данных для сравнения.

По сведениям Токранова (1981а, 1981б), *G. pistilliger* на западнокамчатском шельфе летом встречается начиная с минимальных глубин исследова-



ния, варьирующих в научных донных траловых съёмках от 10 до 15 м. Мы также отмечали его поимки начиная с минимальных глубин, причём наибольшая плотность рыб оказалась приурочена к глубинам <20 м. Исходя из этого, можно предположить, что часть популяции в летний период обитает и на меньших, не охватываемых съёмками глубинах, в связи с чем часть запаса остаётся недоучтённой. Выявленная нами тенденция уменьшения размеров и массы рыб с уменьшением глубины позволяет констатировать, что недоучёт численности происходит в большей степени, чем недоучёт биомассы.

Можно предположить, что повышенные уловы рыб мелкого размера между 53° и 54° с.ш. вызваны теми же причинами. В северной части исследованного района шельф шире (рис. 1), и, по видимому, мелкие особи *G. pistilliger* распределяются по нему и в меньшей степени выходят на глубины >10–15 м, в связи с чем не учитываются в уловах. Южнее 54° с.ш. мелководная часть шельфа более узкая, и молодь вынуждена выходить на глубины >10–15 м в большей степени, что и ведёт за собой увеличение численности в уловах (рис. 2). Нужны дополнительные исследования (в первую очередь, на глубинах 0–15 м), чтобы проверить это предположение.

Представленные в настоящей работе данные о батиметрическом распределении *G. pistilliger* в охотоморских водах Западной Камчатки в летний период близки к данным Токранова (1981а, 1981б) и Борца (1989). Наиболее заселёнными этим видом на шельфе Западной Камчатки являются глубины от 10–15 до 40–50 м. В летний период особи *G. pistilliger* в этом районе, как правило, не опускаются глубже 65 м. Лишь отдельные экземпляры встречаются на глубинах 60–80 м (Токранов, 1981б; Борец, 1989). Вместе с тем имеются сведения об обитании *G. pistilliger* летом в охотоморских прикамчатских водах и глубже. По результатам летней траловой съёмки, выполненной в 1996 г. у западного побережья Камчатки, максимальные глубины поимок этого вида отмечены между изобатами 201 и 300 м (Терентьев, 1998). Однако эти данные значительно отличаются от массива достоверных сведений о вертикальном распределении *G. pistilliger* (Токранов, 1981а, 1981б, 1987, 1988; Борец, 1989; наши данные). Можно предположить, что это вызвано либо неверным определением вида (за *G. pistilliger* принимался другой вид рода *Gymnocanthus*), либо в улове были особи из предыдущего мелководного траления. Подробно эти причины разобраны ранее (Баланов, Матвеев, 2018).

Известно, что в восточной части Берингова моря в летний период *G. pistilliger* обитает в прибрежных водах, как правило, на глубинах <50 м (Hoff, 2000). По нашим данным, в водах Западной

Камчатки вертикальное распределение этого вида очень похоже на то, что известно для восточной части Берингова моря (Токранов, 1981а, 1981б; Борец, 1989). В южной части ареала, в зал. Петра Великого (Вдовин и др., 1994; Панченко, Зуенко, 2009), как и в целом в Японское море (Панченко и др., 2020), *G. pistilliger* в летний период на глубинах <15 м представлен лишь эпизодическими поимками и концентрируется в батиметрическом диапазоне 40–80 м.

По данным Токранова (1981а, 1981б), *G. pistilliger* на западнокамчатском шельфе в летний период имеет относительно широкую термопатию – 0–12°C, а наибольшее число особей встречается в диапазоне 6–12°C. Наши данные подтверждают, что *G. pistilliger* в этом районе в летний период обитает при положительной температуре в тех же пределах, однако предпочитаемый температурный фон был ниже: наибольшие уловы на глубинах > 20 м были получены при температуре 1–3°C, а в мелководной зоне (14–20 м) – 3–6°C (рис. 3). Объективность полученной информации о температурных пределах обитания *G. pistilliger* для июня–июля подтверждается данными нашего предыдущего исследования, когда в эти же месяцы 2013 и 2014 гг. основные его скопления отмечались при средней температуре воды у дна – соответственно 2.9 и 3.0°C (Матвеев, Терентьев, 2016). Различия в наших данных и данных Токранова (1981а, 1981б), наиболее вероятно, вызваны двумя причинами. Во-первых, Токранов (1981б, Табл. 3) не приводит точные глубины, на которых собраны данные для таблицы в его работе. Если основной материал получен на глубинах до 20 м, то вполне понятно, что ряд предпочтений вида по температуре должен быть сдвинут в сторону более высоких значений. Во-вторых, в 1977–1979 гг. материал собирали в июне–сентябре без разделения на месяцы (Токранов, 1981б). Если предположить, что основные сборы выполняли в августе–сентябре, то данные Токранова (1981а, 1981б) отражают термопатию *G. pistilliger* в наиболее тёплый период года, тогда как наши данные – в более холодный период начала летнего прогрева вод шельфа Западной Камчатки (Фигуркин, 2002).

Более высокие температурные предпочтения вида в мелководной зоне в значительной степени обусловлены обитанием молоди в прогреваемом мелководье. Напомним, что размеры и масса рыб с глубиной в целом увеличиваются. Вертикальную зональность размерных групп ранее также отмечал Токранов (1981а, 1987). Подобные различия в батиметрическом распределении особей *G. pistilliger* разного размера описаны и в южной части ареала (Панченко, Зуенко, 2009; Панченко и др., 2020).

Возможно, особенностями гидрологического режима обусловлено и различие в размерах, дости-

гаемых *G. pistilliger* в разных районах обитания. На юге предельная длина этого вида составляет 33 см (Панченко и др., 2016), в более же суровых условиях восточной части Берингова моря — лишь 20.1 см (Hoff, 2000). По данным Токранова (1987), у охотоморского побережья Камчатки предельный размер *G. pistilliger* составляет 27 см. В наших уловах этот показатель несколько меньше — 26 см, что объясняется низкой численностью рыб крупного размера, в связи с этим они присутствуют в уловах далеко не в каждой съёмке. Отсутствие в уловах молоди  $TL < 6$  см, по всей видимости, обусловлено тем, что сеголетки обитают на глубинах  $< 14$  м. Ранее Токранов (1981a) отмечал, что с увеличением глубины средняя длина особей *G. pistilliger* возрастает более чем на 6 см. Наши данные подтверждают указанную тенденцию, но этот показатель увеличивается лишь на 3 см: у самцов — с 14.0 до 17.0 см, у самок — с 17.6 до 20.6 см (табл. 4).

Для *G. pistilliger* характерен половой диморфизм, проявляющийся, в частности, в достижении самками больших, чем самцы, размеров. В разных районах самки численно преобладают над самцами. Это наблюдается в Беринговом (Hoff, 2000) и Японском морях (Панченко, 2012), в водах западнокамчатского шельфа (Токранов, 1987, 2016; наши данные). Происходит это за счёт повышения с возрастанием размеров доли самок в нерестовой части популяции в результате большей продолжительности их жизни (Токранов, 1987; Панченко, 2012; Токранов, Орлов, 2012). Видимо, преобладание самок в популяциях *G. pistilliger* является составной частью жизненной стратегии вида.

Соотношение полов в разных диапазонах глубин у исследуемого вида не одинаково. Выявлена достаточно выраженная тенденция уменьшения доли самок с возрастанием глубины (рис. 5). Схожая (только более ярко выраженная) картина снижения летом доли самок с увеличением глубины отмечена и в Беринговом море (Hoff, 2000). Вероятно, подобное распределение полов в летний период характерно для северных районов, тогда как на юге ареала, в зал. Петра Великого, отмечена обратная тенденция: летом с возрастанием глубины доля самок увеличивается (Панченко и др., 2020).

Столь резкие различия в вертикальном распределении *G. pistilliger* (в целом и между полами) между северными районами и Японским морем, по-видимому, обусловлены особенностями гидрологии этих регионов. Если в восточной части Берингова и Охотского морей температура 2–12°C в летний период характерна именно для верхнего 50-метрового слоя (Морошкин, 1966; Арсеньев, 1967), то в Японском море температура верхних 20–30 м может достигать 22–24°C (Зуенко, 2008), что явно неприемлемо для *G. pistilliger*. На крайнем юге своего ареала данный вид находит усло-

вия для нормального существования, уходя на большие глубины.

В прикамчатских водах *G. pistilliger* нерестится в декабре—январе на глубинах 80–110 м при слабopоложительной (1.0–1.2°C) температуре придонных вод (Токранов, 1987). К сожалению, автор не приводит данные о соотношении полов во время нереста. Однако есть сведения из зал. Петра Великого (Японское море), что в преднерестовых скоплениях соотношение полов близко 1 : 1, хотя в нагульный период самок всегда больше (Вдовин и др., 1994). Из этого можно предположить, что летом, в нагульный период, увеличение доли самцов с глубиной в северных областях ареала вызвано смещением части самцов в сторону нерестилищ, куда они подходят раньше самок. В зал. Петра Великого (а, вероятно, и в целом в южной части ареала) нерест, также приуроченный к холодному периоду года, проходит на гораздо меньших глубинах верхней части шельфа (Вдовин и др., 1994; Панченко и др., 2020).

Первые известные оценки биомассы *G. pistilliger*, обитающего у западного побережья Камчатки, приведены в работах Борца (1985) и Токранова (1988) — соответственно 1.0 и 5.4 тыс. т. По данным Савина с соавторами (2011), в июле—августе 2010 г. биомасса *G. pistilliger* здесь составляла чуть более 5.1 тыс. т, т.е. была близка к оценкам второго автора. Однако в основном этот показатель был выше и в отдельные годы приближался к 10 тыс. т и более: 9.9 (2007), 11.3 (2002) и 13.7 тыс. т (2005). В среднем для периода 1982–2010 гг. биомасса *G. pistilliger* западнокамчатского шельфа оценивалась на уровне 7.3 тыс. т. Горбатенко и Савин (2012) приводят оценки биомассы *G. pistilliger* в качестве кормового объекта для массовых демерсальных видов рыб: среднемноголетнее за период 2005–2010 гг. потребление нитчатого шлемоносца составляет 25.5 тыс. т, соответственно запас должен быть на порядок выше, что, по нашему мнению, определёнno завышенная оценка. По данным Шунтова и Темных (2018), среднемноголетний уровень биомассы *G. pistilliger* западнокамчатского шельфа для 1977–2010 гг. составляет 12.7 тыс. т. Наши усреднённые многолетние оценки биомассы вида для периода 1986–2015 гг. находились на том же уровне, составляя чуть более 10 тыс. т (Матвеев, Терентьев, 2016).

По данным настоящего исследования, летом 2017 г. у западного побережья Камчатки учтённая численность *G. pistilliger* составляет 146 млн экз., биомасса — 11.2 тыс. т, что соответствует среднемноголетним оценкам и может свидетельствовать о стабильном состоянии популяции исследуемого района.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряишев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андронов П.Ю., Датский А.В. 2014. Закономерности пространственной изменчивости структуры донных сообществ рыб шельфа северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 177. С. 40–76.
- Арсеньев В.С. 1967. Течения и водные массы Берингова моря. М.: Наука, 135 с.
- Баланов А.А., Матвеев А.А. 2018. Диагностика *Gymnoscaphus pistilliger* (Pallas, 1814) и *G. galeatus* Bean, 1881 (Scorpaeniformes: Cottidae) в районах их совместного обитания // Биология моря. Т. 44. № 5. С. 365–368. <https://doi.org/10.1134/S0134347518050091>
- Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. 2007. Географическая информационная система “Картмастер” // Рыб. хоз-во. № 1. С. 96–99.
- Борец Л.А. 1985. Состав и биомасса донных рыб на шельфе Охотского моря // Биология моря. № 4. С. 54–59.
- Борец Л.А. 1989. Закономерности вертикального распределения донных рыб в летний период на западнокамчатском шельфе // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 370–376.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены Российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Вдовин А.Н., Дударев В.А. 2000. Сравнительная оценка количественных учетов рыбной сырьевой базы Приморья // Вопр. рыболовства. Т. 1. № 4. С. 46–57.
- 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.
- Горбатенко К.М., Савин А.Б. 2012. Состав, биомасса и трофические характеристики рыб на западнокамчатском шельфе // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 40–61.
- Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Матвеев А.А., Терентьев Д.А. 2016. Промысел, многолетняя динамика биомассы, распределение и размерный состав массовых видов рогатковых Cottidae у западного побережья Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 41. С. 17–42. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.41.17-42>
- Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука, 68 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Панченко В.В. 2012. Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnoscaphus* (Cottidae) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 234–247.
- Панченко В.В. 2013. Размерно-возрастной состав и динамика численности нитчатого шлемоносца *Gymnoscaphus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2 (54). С. 208–218.
- Панченко В.В., Зуенко Ю.И. 2009. Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Там же. Т. 10. № 4. С. 750–763.
- 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 // Вопр. ихтиологии. 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 *Gymnoscaphus pistilliger* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Там же. Т. 60. № 2. С. 174–182. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020174>
- Савин А.Б., Ильинский Е.И., Асеева Н.Л. 2011. Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 149–165.
- Терентьев Д.А. 1998. Состав и биомасса донных рыб у западного побережья Камчатки по результатам учетной траловой съемки летом 1996 года // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. IV. С. 28–32.
- Токранов А.М. 1981а. Некоторые вопросы биологии нитчатого бычка *Gymnoscaphus pistilliger* (Pallas) прикамчатских вод // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 155–156.
- Токранов А.М. 1981б. Распределение керчаковых (Cottidae, Pisces) на западнокамчатском шельфе в летний период // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 2. С. 229–237.
- Токранов А.М. 1985а. Питание рогатковых рода *Gymnoscaphus* Swainson (Cottidae) прикамчатских вод // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 3. С. 433–437.
- Токранов А.М. 1985б. Изменение численности рогатковых (Cottidae) в прикамчатских водах // Тез. докл. Всесоюз. совещ. “Исследования и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технически средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана”. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 69.
- Токранов А.М. 1987. О размножении рогатковых рыб рода *Gymnoscaphus* (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 6. С. 1026–1030.
- Токранов А.М. 1988. Видовой состав и биомасса рогатковых (Pisces: Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 4. С. 61–69.
- Токранов А.М. 1993. О половом диморфизме массовых видов рогатковых (Cottidae) прикамчатских вод // Там же. Т. 98. Вып. 6. С. 19–26.
- Токранов А.М. 2016. О половом диморфизме у рогатковых рыб (Cottidae, Pisces) прикамчатских вод // Матер. Междунар. конф. “XXX Люблинские чтения—2016. Современные проблемы эволюции и экологии”. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 124–131.
- Токранов А.М. 2017. Рогатковые рыбы рода *Gymnoscaphus* (Cottidae) прикамчатских вод и проблемы исполь-

- зования их ресурсов // Матер. VIII Всерос. науч.-практ. конф. "Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование". Ч. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 176–180.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2012. Особенности распределения и экологии двух видов рогатковых рыб рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 658–671.
- 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.
- Фигуркин Л.А. 2002. Развитие океанологических условий западной Камчатки по данным мониторинговых наблюдений 1997 и 2000 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 1. С. 103–116.
- Шелехов В.А., Панченко В.В. 2007. Возраст и рост нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в водах южного Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 228–237.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2018. Среднемноголетняя биомасса и доминирующие виды рыб в донных и придонных биотопах охотского моря. 1. Состав и количественное соотношение видов на шельфе разных районов моря // Изв. ТИНРО. Т. 193. С. 3–19. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-3-19>
- Allen M.L., Smith G.B. 1988. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and North-Eastern Pacific // US Dept. Comm. NOAA Tech. Rept. NMFS. № 66. 151 p.
- Hoff J.R. 2000. Biology and ecology of threaded sculpin, *Gymnocanthus pistilliger*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. V. 98. № 4. P. 711–722.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., XXXVII + 1037 p. + 40 Pls.
- Wilson D.E. 1973. Revision of the cottid genus *Gymnocanthus*, with a description of their osteology: PhD Thesis. Vancouver, Canada: Univ. British Columbia, 223 p.
- Yamazaki A., Markevich A., Munehara H. 2013. Molecular phylogeny and zoogeography of marine sculpins in the genus *Gymnocanthus* (Teleostei; Cottidae) based on mitochondrial DNA sequences // Mar. Biol. V. 160. P. 2581–2589. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2250-4>

УДК 597.08

## ВОЗРАСТ, РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ ЗОЛОТИСТОГО ПАГРА *PAGRUS PAGRUS* (SPARIDAE) У ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БРАЗИЛИИ<sup>#</sup>

© 2021 г. П. А. С. Коста<sup>1</sup>\*, А. К. Брага<sup>1</sup>, Ж. М. С. Виэйра<sup>2</sup>,  
К. Э. Л. Феррейра<sup>2</sup>, М. К. Барбоса<sup>2</sup>, Р. Р. Б. Сао-Клементе<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Федеральный университет штата Рио-де-Жанейро, Рио-де-Жанейро, Бразилия

<sup>2</sup> Федеральный университет Флуминенсе, Нитерой, Бразилия

\*E-mail: paulocosta.unirio@gmail.com

Поступила в редакцию 22.05.2020 г.

После доработки 26.05.2020 г.

Принята к публикации 26.05.2020 г.

Изучены возраст, рост и длина при достижении половой зрелости золотистого пагра *Pagrus pagrus* у юго-восточного побережья Бразилии. В общей сложности было проанализировано 798 отолитов, собранных на коммерческом удебном промысле в период с января по декабрь 2017 г. Возраст и рост оценивали путем подсчёта и измерения приростов на тонких срезах отолитов (сагитта), а длину наступления половой зрелости оценивали на основе макроскопического анализа гонад. Годовая периодичность закладки непрозрачных зон была подтверждена с помощью анализа предельных приростов. Кривые роста были оценены путём подстановки наблюдаемых данных по длине и возрасту в модель роста Бергаланфи. Закладка одиночных годовых колец происходит летом, с ноября по февраль, связана с подъёмом субтропических южноатлантических центральных вод (14.9–18.0°C) в прибрежье и с началом репродуктивной активности. Максимальный наблюдаемый возраст составил 11 лет у самок и 12 лет у самцов. Параметры уравнения роста Бергаланфи были следующими: самцы –  $L_{\infty} = 419.9$  мм,  $k = 0.347$  года<sup>-1</sup>,  $t_0 = -0.199$ ; самки –  $L_{\infty} = 503.8$  мм,  $k = 0.253$  года<sup>-1</sup>,  $t_0 = -0.154$ ; оба пола –  $L_{\infty} = 461.0$  мм,  $k = 0.290$  года<sup>-1</sup>,  $t_0 = -0.260$ ). Средняя длина и возраст начала полового созревания оценены в 258 мм и 2.5 года и 274 мм и 3.0 года для самцов для самок соответственно. Особи обоих полов вступают в удебный промысел в среднем в возрасте 4 лет при длине 327 мм, когда полностью достигают половой зрелости.

*Ключевые слова:* возраст, рост, длина созревания, Юго-Восточная Бразилия, *Pagrus pagrus*, золотистый пагр.

DOI: 10.31857/S0042875221020053

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

УДК 597.58.591.53

## ПИТАНИЕ РЫБ ПОДВОДНЫХ ПОДНЯТИЙ КИТОВОГО ХРЕБТА (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АТЛАНТИКА). 1. БЕСПУЗЫРНЫЙ ОКУНЬ *HELICOLENUS MOUCHEZI*, КАБАН-РЫБА *PENTACEROS RICHARDSONI*, КРАСНОГЛАЗКА *EMMELICHTHIS NITIDUS* ПОДВОДНОЙ ГОРЫ ВАЛЬДИВИЯ

© 2021 г. А. В. Гущин\*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: Poseidon-47@rambler.ru

Поступила в редакцию 30.03.2020 г.

После доработки 20.04.2020 г.

Принята к публикации 21.04.2020 г.

Исследованы особенности питания беспузырного окуня *Helicolenus mouchezi*, кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* и красноглазки *Emmelichthys nitidus nitidus*, обитающих на подводном поднятии Вальдивия (центральная часть Китового хребта). В дневное время эти рыбы образуют скопления на вершине подводного поднятия; основу спектра их питания составляют организмы макропланктона – пиросома *Pyrosoma atlanticum* и аппендикулярия *Fritillaria* sp., которые опускаются на поднятие в ходе суточной вертикальной миграции организмов звукорассеивающих слоёв. Донные организмы в небольших количествах отмечены только в пище беспузырного окуня. В ночное время, когда организмы звукорассеивающих слоёв мигрируют к поверхности, скопления исследуемых видов рыб на вершине распадаются, интенсивность их питания снижается или они прекращают питаться.

**Ключевые слова:** беспузырный окунь *Helicolenus mouchezi*, кабан-рыба *Pentaceros richardsoni*, красноглазка *Emmelichthys nitidus nitidus*, питание, Китовый хребет, подводное поднятие Вальдивия, Атлантический океан.

DOI: 10.31857/S0042875221020107

Китовый хребет располагается в Юго-Восточной Атлантике и простирается на 1500 км от побережья Африки до о-вов Тристан-да-Кунья; его ширина в северной части составляет 500–600 км, в юго-западной – >1000 км. Хребет состоит из трёх блоков подводных поднятий и имеет повышенную вулканическую активность (Ильин, 1976). Часть поднятий хребта имеет плоские вершины и абразионные террасы на склоне. Другой характерной особенностью части вершин поднятий хребта является отсутствие рыхлых осадков, что указывает на высокую динамическую активность придонных вод (Ломакин, 2014). Воды подводных поднятий Китового хребта обладают повышенной биологической продуктивностью (Дубравин, 2001, 2013). Рыбы в зоне подводных гор образуют постоянные или временные скопления. На части подводных поднятий Китового хребта ведётся промысел (Архипов и др., 2016). Видовой состав сообщества рыб подводных поднятий изучен (Sivertsen, 1945; Пахоруков, 1980, 2003; Трунов, 1981; Пахоруков, Парин, 2012; Caselle et al., 2017; Павлов, Кукуев, 2019). На подводных поднятиях Китового

хребта обитают 116 видов рыб из 46 семейств (Пахоруков, Парин, 2012). В упомянутых работах приводятся данные по биологии и распространению этих видов, но практически нет сведений по питанию.

Цель работы – изучить питание беспузырного окуня *Helicolenus mouchezi*, кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* и красноглазки *Emmelichthys nitidus nitidus*, обитающих на подводном поднятии Вальдивия.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в экспедиции НИС “Садко” в декабре–январе 1989–1990 гг. из траловых уловов на подводном поднятии Вальдивия. Донные траления выполняли в светлое время суток на плоской вершине поднятия на глубинах 214–240 м модифицированным донным тралом “Хек-4М” с горизонтальным раскрытием 32 м. Время траления составляло 25–30 мин. Траления выполняли по показаниям рыбопоисковых эхолотов с частотами 19.7 и 135 кГц (рыбные скопления отмеча-



лись на экране эхолота в виде “щёточки” на грунте). Для оценки суточной динамики питания кабан-рыбы привлечены сборы из уловов пелагического трала в тёмное время суток.

У отобранных из улова случайным образом рыб определяли абсолютную длину ( $TL$ ) и массу тела, пол, стадию зрелости половых продуктов (по 6-балльной шкале), степень переваренности пищи и ожирения внутренностей по 5-балльной шкале (Инструкция ..., 1977). Суточную динамику питания кабан-рыбы изучали в полевых условиях (по 100 экз. из трала, всего 600 экз.): визуально оценивали наполнение желудков по 5-балльной шкале (0–4), определяли компоненты пищи и соотношение их массы (в %). Для анализа состава пищи в камеральных условиях желудочно-кишечные тракты рыб (весь тракт полностью) фиксировали 6%-ным раствором формальдегида.

В камеральных условиях пищевой комков, извлечённый из желудочно-кишечного тракта, анализировали по стандартной методике (Методическое пособие ..., 1974). Все пищевые организмы определяли до возможного таксона. Массу содержимого пищевого комка и отдельных компонентов взвешивали с точностью до 10 мг, подсчитывали число организмов, определяли их размеры. Индекс наполнения желудочно-кишечных трактов (ИНЖ, ‰) определяли как отношение общей массы пищи к массе рыбы; среднее значение ИНЖ рассчитывали относительно общего числа рыб, включая непитавшихся. Оценивали долю отдельных пищевых компонентов (% общей массы пищи) и частоту их встречаемости (ЧВ, %) как отношение числа находений данного компонента пищи к общему числу всех компонентов пищи. Индекс длины жертвы (ИДЖ, %) рассчитывали как отношение длины жертвы к длине хищника, если это позволяло состояние переваренности объекта питания. Всего проанализировали 109 желудочно-кишечных трактов беспузырного окуня, 66 — кабан-рыбы, 48 — красноглазки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Уловы донных тралений в дневное время на подводном поднятии Вальдивия состояли из кабан-рыбы (75–80% массы улова), беспузырного окуня (3–12%), красноглазки (1–2%); остальные виды (берикс *Beryx splendens*, рыба-сабля *Lepidopus caudatus*, рувета *Ruvettus pretiosus*, Etmopteridae, Moustophidae и Macrouridae) встречались единично.

**Беспузырный окунь** в уловах был представлен особями  $TL$  170–460 мм и массой 55–1700 г (табл. 1). Самцы составляли 65.2%, самки — 30.5%, ювенильные особи — 4.3%.

Среди самцов преобладали неполовозрелые и созревающие особи с гонадами II (46.6%) и III

(45.2%) стадий зрелости; среди самок — неполовозрелые особи с гонадами II стадии зрелости (77.4%). Степень ожирения внутренностей составляла в среднем 2.5 балла, доля непитающихся особей — 34%, ИНЖ — 86‰ (табл. 2).

По встречаемости и массовой доле в пище беспузырного окуня доминировала пиросома *Pyrosoma atlanticum* — соответственно 67 и 83% (табл. 2). Вторую позицию занимали рыбы (13 и 11%); часть рыбной пищи у особей, пойманных во второй половине дня, была представлена отходами промысла. Рыба в большинстве случаев была сильно переварена (за исключением отходов промысла), что затрудняло её определение. До вида удалось определить только *Tetragonurus cuveri* и до рода — *Ophidion* sp. Ракообразные, судя по частоте встречаемости (8.8%) и их доле (2% массы пищи), играют второстепенную роль в питании данного вида. Помимо планктонных организмов в пищеварительных трактах окуня были обнаружены актинии (Actiniaria).

Интенсивность питания беспузырного окуня менялась в течение светлого времени суток. Судя по высокой степени переваренности пищи (1.8 балла), наблюдаемой в 5–6 ч утра, в ночное время данный вид питался слабо или не питался совсем (табл. 2). Максимальная накармливаемость (ИНЖ 128‰) и низкая степень переваренности отмечены у особей, выловленных в 10–11 ч; при этом доля основного объекта питания (пиросома) достигала 91% массы пищи.

**Кабан-рыба** в уловах была представлена особями  $TL$  340–580 мм и массой 840–4570 г (табл. 1). Самцы составляли 37.9%, самки — 62.1%. Особи с гонадами III стадии зрелости среди самцов преобладали (52.0%), а среди самок доминировали (87.8%). Степень ожирения внутренностей составила в среднем 3.1 балла, пустых желудков — 13.6%, ИНЖ — 96‰ (табл. 3).

Основу питания кабан-рыбы составляла пиросома *P. atlanticum* — 86% ЧВ и 98% массы пищи; остальные объекты встречались в незначительном количестве (табл. 3). Сходные данные были получены при полевом анализе суточной динамики питания: доля пиросома варьировала в пределах 85–98% массы содержимого желудков (табл. 4). В вечернее время отмечалось потребление отходов промысла рыб. Наиболее интенсивно кабан-рыба питалась в дневное время.

**Красноглазка** в уловах была представлена особями  $TL$  210–420 мм и массой 90–680 г (табл. 1). Большинство самцов и самок были неполовозрелыми (II стадии зрелости гонад) — соответственно 83.3 и 62.5%. Красноглазка питалась слабо, более половины желудков (58%) были пустыми; среднее значение ИНЖ составило 10.5‰, при этом степень ожирения внутренностей была высокой — 2.9 балла (табл. 5).

**Таблица 1.** Биологическая характеристика беспузырного окуня *Heisolepis toulchezi*, кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* и красноглазки *Emmelichthys nitidus nitidus* на подводном поднытии Вальдивия

Вид (число рыб, экз.)	Длина (TL), мм	Масса, г	Доля особей, %				Стадия зрелости гонад, % числа особей				
			Самцы		Самки		Самцы		Самки		
			Самцы	Самки	Молодь	Самцы	Самки	Самцы	Самки		
Беспузырный окунь (109)	$277.0 \pm 5.8$ (60.1) 170–460	$406.5 \pm 28.6$ (298.4) 55–1700	65.2	30.5	4.3	46.6	45.2	8.2	77.4	22.6	–
Кабан-рыба (666)	$430.1 \pm 6.9$ (56.0) 340–5800	$1842.6 \pm 103.8$ (843.0) 840–4570	37.9	62.1	–	20.0	52.0	28.0	2.4	87.8	9.8
Красноглазка (48)	$302.0 \pm 8.0$ (56.1) 210–420	$266.3 \pm 26.9$ (186.6) 90–680	50.0	50.0	–	83.3	12.5	4.2	62.5	29.2	8.3

**Примечание.** Над чертой – среднее значение и его ошибка, в скобках – стандартное отклонение, под чертой – пределы варьирования показателя, “–” – нет данных.

**Таблица 2.** Характеристика питания беспузырного окуня *Helicolenus mouchezi* поднятия Вальдивия в светлое время суток

Компонент пищи и другие показатели	Период суток, ч										Длина жертвы, мм	ИДЖ, %
	05–06		10–11		13–15		18–19		05–19			
	ЧВ, %	М, %	ЧВ, %	М, %	ЧВ, %	М, %	ЧВ, %	М, %	ЧВ, %	М, %		
Actiniaria			5.9	3.4	10.0	10.9			6.6	3.9	$23.5 \pm 1.7$ 4.1	$7.4 \pm 0.4$ 1.1
Scyphozoa	5.6	0.3							1.1	0.1	22.0	8.1
Mysidacea			2.9	0.1					1.1	0.1	34.0	10.97
Euphausiidae			5.9	0.4					2.2	0.2	$8.0 \pm 0.1$ 0.3	$2.5 \pm 0.1$ 0.4
Hyperiididae							6.2	0.3	1.1	0.1	11.0	4.1
Decapoda			2.9	0.8	5.0	5.2	6.2	0.8	3.3	1.3	$26.0 \pm 7.4$ 12.8	$10.0 \pm 3.1$ 5.4
<i>Oplophorus novaezealandiae</i>			2.9	0.5					1.1	0.3	34.0	14.8
Salpidae ( <i>Salpa</i> sp.)							6.2	2.1	1.1	0.2	20.0	7.41
Pyrosomida ( <i>Pyrosoma atlanticum</i> )	77.8	59.2	70.7	90.7	75.0	82.4	56.3	79.7	67.0	82.7	$52.9 \pm 2.7$ 21.2	$20.4 \pm 1.1$ 8.6
Рыбы:												
– <i>Tetrogonurus cuveri</i>			2.9	3.6					1.1	2.0	100.0	40.0
– <i>Ophidion</i> sp.	5.6	35.9							1.1	5.5	200.0	62.5
– неопределённая	11.0	4.6	5.9	0.5	10.0	1.5	18.8	16.8	11.0	3.6	$34.6 \pm 7.8$ 18.0	$13.2 \pm 2.1$ 6.5
Переваренная пища							6.3	0.3	2.2	<0.1		
Число желудков общее/с пищей	23/16		41/26		25/18		20/12		109/72			
Ожирение внутренностей, баллы									$2.5 \pm 0.1$ 0.9			
Переваренность пищи, баллы	$2.0 \pm 0.2$ 0.8		$1.4 \pm 0.1$ 0.5		$1.4 \pm 0.1$ 0.6		$1.5 \pm 0.2$ 0.9		$1.6 \pm 0.1$ 0.7			
Переваренность Pyrosomida, баллы	$1.8 \pm 0.2$ 0.8		$1.2 \pm 0.1$ 0.4		$1.3 \pm 0.1$ 0.5		$1.2 \pm 0.1$ 0.3					
Индекс наполнения желудков, ‰	$62.7 \pm 22.7$ 109.0		$127.7 \pm 26.8$ 171.6		$57.0 \pm 12.3$ 61.6		$61.5 \pm 16.2$ 72.3		$85.6 \pm 12.2$ 127.2			

**Примечание.** Здесь и в табл. 4, 5, 7: ЧВ – частота встречаемости компонента, М – доля массы пищи, ИДЖ – индекс длины жертвы; над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – стандартное отклонение.

Основным объектом питания красноглазки по частоте встречаемости была аппендикулярия *Fritillaria* sp. (71%), но по массе в пищевом комке доминировала пиросома *P. atlanticum* (69%).

**Распределение и вертикальные миграции макропланктона** отслеживали по положению звукорассеивающих слоёв (ЗРС), хорошо видимых с помощью эхолота. В тёмное время суток ЗРС располагались у поверхности: их нижняя граница в 20–24 ч находилась на глубине  $\leq 25$  м, в 0–4 ч –  $\leq 25$  м, а нижняя – соответственно на глубине 100–120 и 30–75 м. Утром (4–8 ч) верхняя граница ЗРС сме-

щалась на глубину 60–150 м, а нижняя на 180–240 м. Максимальная глубина залегания ЗРС регистрировалась в период с 8 до 16 ч: верхняя и нижняя границы находились на горизонтах 290–350 и 350–450 м; в 16–20 ч границы ЗРС перемещались на меньшие глубины – соответственно 200–320 и 300–400 м.

### ОБСУЖДЕНИЕ

На подводном поднятии Вальдивия в декабре–январе основными объектами питания ис-

**Таблица 3.** Характеристика питания кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* на поднятии Вальдивия

Компонент пищи и другие показатели	ЧВ, %	М, %	Длина жертвы, мм	ИДЖ, %
Decapoda	1.5	0.1		
Euphausiidae	1.5	<0.1		
Hyperiididae ( <i>Platyscelus ovoides</i> )	6.2	0.1	$\frac{12.0 \pm 0.4}{0.8}$	$\frac{0.9 \pm 0.1}{0.8}$
Salpidae ( <i>Salpa</i> sp.)	3.1	1.2		
Appendicularia ( <i>Fritillaria</i> sp.)	1.5	0.4		
Pyrosomida ( <i>Pyrosoma atlanticum</i> )	86.2	98.2	$\frac{71.0 \pm 4.3}{23.5}$	$\frac{146.9 \pm 9.3}{0.3}$
Число желудков общее/с пищей			66/57	
Ожирение внутренностей, баллы			$\frac{3.1 \pm 0.1}{0.5}$	
Переваренность пищи, баллы			$\frac{1.7 \pm 0.1}{0.5}$	
Индекс наполнения желудков, ‰			$\frac{96.1 \pm 8.8}{66.1}$	

**Таблица 4.** Суточная динамика питания (М, %) кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* на поднятии Вальдивия по визуальным данным полевого анализа

Компонент пищи и другие показатели	Период суток, ч					
	02–04*	04–08	08–12	12–16	16–20	20–24*
Actiniaria		2	1	3		
Crustacea	1	1	1	2	1	5
Pyrosomida	98	97	98	95	85	95
Рыба	1				14**	
Число желудков общее/с пищей	100/45	100/26	100/80	100/85	100/67	100/55
Наполнение желудков, баллы	0.47	1.18	2.83	2.70	0.83	0.76

**Примечание.** \*По данным уловов пелагического трала; \*\*отходы промысла рыб.

**Таблица 5.** Характеристика питания красноглазки *Emmelichthys nitidus nitidus* на поднятии Вальдивия

Компонент пищи и другие показатели	ЧВ, %	М, %	Длина жертвы, мм	ИДЖ, %
Appendicularia ( <i>Fritillaria</i> sp.)	71.4	26.7	$\frac{14.6 \pm 3.0}{1.2}$	$\frac{48.0 \pm 3.2}{12.3}$
Salpidae ( <i>Salpa</i> sp.)	4.8	2.3		
Pyrosomida ( <i>Pyrosoma atlanticum</i> )	9.5	69.1	35–70	85.4–241.4
Hyperiididae ( <i>Phronima</i> sp.)	4.8	0.7		
Переваренная пища	9.5	1.2		
Число желудков общее/с пищей			48/20	
Ожирение внутренностей, баллы			$\frac{2.9 \pm 0.1}{0.9}$	
Переваренность пищи, баллы			$\frac{2.0 \pm 0.2}{0.9}$	
Индекс наполнения желудков, ‰			$\frac{10.5 \pm 6.8}{47.2}$	

следованных видов являются пиросома и аппендикулярии, входящие в состав пелагического макропланктона; доля прочих объектов невелика. Пиросома *P. atlanticum* — массовый вид, образующий в районе подводных поднятий Китового хребта большие концентрации (Soest, 1981). Пиросомы представляют собой трубчатые колонии диаметром 2–5 см и длиной от нескольких сантиметров до нескольких метров. Практически все пиросомы в пищевом коме — фрагменты большой колонии, от которой рыбы откусили часть.

Данные по питанию беспузырного окуня отсутствуют. Пища его близкого вида *Helicolenus dactylopterus* состоит из широкого спектра донных беспозвоночных и рыб (Hureau, Litvinenko, 1986; Macpherson, 1989; Meyer, Smale, 1991). По-видимому, на поднятии Вальдивия пиросомы были наиболее доступной пищей для беспузырного окуня. Актинии как представители бентоса в его питании составляли незначительную долю (табл. 2). Судя по объёмке трала, актинии на подводном поднятии Вальдивия встречаются в массе и являются одним из ведущих видов бентоса. Присутствие донных организмов в питании позволяет допустить, что в период снижения доступной пелагической пищи беспузырный окунь может переходить к питанию бентосными организмами. По степени переваренности рыб (*Tetrogonurus cuveri* и *Ophidion* sp.) можно предположить, что они стали жертвами окуня в ночные часы.

Кабан-рыба в Юго-Восточной Атлантике встречается у о-вов Тристан-да-Кунья, на подводных поднятиях Китового хребта и на материковом склоне Южной Африки (Heemstra, 1986a; Пахоруков, 2003; Пахоруков, Парин, 2012; FIRMS, 2019). На подводном поднятии Вальдивия почти вся пища кабан-рыбы имела пелагическое происхождение. В двух желудках гипериида *Platyscelus ovoides* находилась внутри проглоченной сальпы и в таком виде стала добычей кабан-рыбы.

Красноглазка распространена в южной части Индо-Пацифики, в юго-восточной части Атлантического океана, в водах о-вов Тристан-да-Кунья, на поднятиях Китового хребта, в частности на поднятии Вальдивия (Пахоруков, 1980, 2003; Трунов, 1981, Heemstra, 1986b; Пахоруков, Парин, 2012; Павлов, Кукуев, 2019). В водах Тасмании она потребляет широкий спектр видов макропланктона (Welsford, Lyle, 2003; Ward et al., 2015); на материковом склоне Западной Индии — копепоид и планктонных остракод (Kagurprasamy et al., 2008). На шельфе и материковом склоне Южной Африки ее пища состоит из макропланктона с преобладанием эуфаузиид (Meyer, Smale, 1991). В декабре в водах подводного поднятия Вальдивия красноглазка также питалась макропланктоном, но в её пище доминировали пиросомы и аппендикулярии.

Исследуемые виды питаются макропланктоном на поверхности вершины или в придонном слое вершины подводного поднятия. На основании наблюдений из подводного аппарата Пахоруков (2003) относит беспузырного окуня к донным видам рыб, кабан-рыбу — к придонным, а красноглазку — к наддонным и наддонно-пелагическим. Высокая турбулентность на плоской вершине подводного поднятия Вальдивия препятствует образованию рыхлых осадков. На это указывают пробы грунта. Частицы осадка сносятся с вершины током воды (Ломакин, 2014). В отсутствие рыхлых осадков (необходимой станции для значительного числа донных организмов) здесь поселяются прикрепленные к твёрдому субстрату организмы, в том числе актинии. Нагульные скопления беспузырного окуня, кабан-рыбы и красноглазки образуются в дневное время благодаря концентрации на плоской вершине подводного поднятия макропланктона, прежде всего пиросом и аппендикулярий, опустившихся на поднятие в ходе суточной вертикальной миграции ЗРС. По этой же причине скопления рыб на вершине распадаются в ночное время, когда организмы ЗРС мигрируют к поверхности. Обилие доступной пищи в виде пелагического макропланктона объясняет его доминирование в питании донных и придонных рыб, для которых такой характер питания не типичен.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Р.Н. Буруковскому (КГТУ) за помощь в определении ракообразных, С.А. Евсеенко (ИО РАН) и Е.И. Кукуеву (АтлантНИРО) за помощь и поддержку.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИО РАН № 0149-2019-0008.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипов А.Г., Гербер Е.М., Касаткина С.М. и др. 2016. Использование сырьевой базы рыболовным флотом Российской Федерации в Атлантическом океане в зонах ответственности АтлантНИРО // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 41–59.
- Дубравин В.Ф. 2001. Поверхностные водные массы и формирование зон биологической продуктивности Атлантического океана. СПб.: Гидрометеоиздат, 125 с.
- Дубравин В.Ф. 2013. Атлас термохалинной и биогеографической структур вод Атлантического океана. Калининград: Капрос, 471 с.
- Ильин А.В. 1976. Геоморфология Атлантического океана. М.: Наука, 232 с.
- Инструкция по производству биологических работ и первичной обработке данных на судах Запрыбпромразведки. 1977. Калининград: Запрыбпромразведка, 200 с.

- Ломакин И.Э. 2014. Террасы подводных гор и тектоника дна Мирового океана. Саарбрюккен: LAP Lambert Acad. Publ., 103 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Павлов В.П., Кукуев Е.И. 2019. Промысловая фауна, ассоциированная с подводными поднятиями юго-восточной части Атлантического океана: по материалам экспедиций АтлантНИРО и управления “Запробпротразведка” 1968–1989 гг. // Тр. АтлантНИРО. Т. 3. № 1 (7). С. 62–78.
- Пахоруков Н.П. 1980. Глубоководные придонные рыбы Китового хребта и прилежащих районов // Рыбы открытого океана / Под ред. Парина Н.В. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 19–31.
- Пахоруков Н.П. 2003. Рыбы подводных гор тропической зоны мирового океана: состав фауны, поведение и экологическая классификация: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО РАН, 24 с.
- Пахоруков Н.П., Парин Н.В. 2012. Визуальные наблюдения из подводного обитаемого аппарата “Север-2” за рыбами Китового хребта (Атлантический океан) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 637–650.
- Трунов И.А. 1981. Ихтиофауна подводной банки Вальдивия (юго-восточная Атлантика) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. № 5. С. 51–64.
- Caselle J.E., Hamilton S.L., Davis K. et al. 2017. Ecosystem assessment of the Tristan Da Cunha Islands // National Geographic Pristine Seas, Royal Society for Protection of Birds and Tristan da Cunha Government. Exped. Rept., 93 p. (<https://media.nationalgeographic.org/assets/file/PristineSeasTristandaCunhaScientificReport.pdf>)
- FIRMS. 2019. Pelagic armourhead – South East Atlantic. (<http://firms.fao.org/firms/resource/13379/en>. Version 01/2020)
- Heemstra P.C. 1986a. Pentacerotidae // Smiths’ sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Berlin: Springer-Verlag. P. 622–623.
- Heemstra P.C. 1986b. Emmelichthyidae // Smiths’ sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Berlin: Springer-Verlag. P. 637–638.
- Hureau J.C., Litvinenko N.I. 1986. Scorpaenidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 3 / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 1211–1229.
- Karuppasamy P.K., Balachandran K., Simmy G. et al. 2008. Food of some deep sea fishes collected from the eastern Arabian Sea // J. Mar. Biol. Ass. India. V. 50. № 2. P. 134–138.
- Macpherson E. 1989. Influence of geographical distribution, body size and diet on population density of benthic fishes off Namibia (South West Africa) // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 50. P. 295–299.
- Meyer M., Smale M. J. 1991. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape South and west coasts of South Africa. 2. Benthic and epibenthic predators // S. Afric. J. Mar. Sci. V. 11. № 1. P. 409–442.  
<https://doi.org/10.2989/025776191784287682>
- Sivertsen E. 1945. Fishes of Tristan da Cunha, with remarks on age and growth based on scale readings // Results of the Norwegian Sci. Exped. to Tristan da Cunha 1937–1938. № 12. 44 p.
- Soest R.W.M. 1981. A monograph of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea) // J. Plankton Res. V. 3. № 4. P. 603–631.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/3.4.603>
- Ward T.M., Ivey A.R., Earl J. 2015. Commonwealth small pelagic fishery: fishery assessment report // Publ. F2010/000270-6. SARDI Res. Rept. Ser. № 847. 113 p.
- Welsford D.C., Lyle J.M. 2003. Redbait (*Emmelichthys nitidus*): a synopsis of fishery and biological data. Hobart: Mar. Res. Lab.; TAFI; Univ. Tasman., 32 p.



УДК 597.553.1:575

## ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА НА ОСНОВЕ МИКРОСАТЕЛЛИТНОГО АНАЛИЗА

© 2021 г. Д. С. Курнос<sup>1</sup>, \*, С. Ю. Орлова<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

\*E-mail: denkurnos@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2020 г.

После доработки 22.07.2020 г.

Принята к публикации 24.07.2020 г.

Исследована популяционно-генетическая структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в северо-западной части Тихого океана на основе анализа полиморфизма 11 микросателлитных локусов. Обнаружены достоверные генетические различия между озёрными и морскими формами сельди ( $F_{ST}$  0.0197–0.0521). Сельди озёр Айнское и Вилкой являются отдельными популяциями. Выборки морских форм по индексу генетической дифференциации  $F_{ST}$  (0.0086–0.0218) разделяются на две географические группы – группу Охотского и Японского морей и группу Берингова моря. Внутри этих групп дифференцированы пять популяционных группировок: 1) зал. Петра Великого, 2) северо-западной части Охотского моря (охотская), 3) зал. Шелихова (гижигинская), 4) Карагинского залива, 5) северной части Берингова моря. В период высокой численности у сельди отсутствуют чёткие экологические границы, её популяционная структура может измениться за несколько поколений на значительной части ареала. Современную популяционную структуру морских форм сформировали депрессия численности в Беринговом море и вспышка численности в Охотском море.

**Ключевые слова:** тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, популяционная структура, микросателлитные локусы, генетическая изменчивость, молекулярно-генетический анализ, Северная Пацифика.

DOI: 10.31857/S0042875221020132

Основное направление филогеографических исследований – изучение влияния исторических событий и современных процессов на распространение и популяционную структуру видов (Avise, 2000). На данный момент популяционная структура пелагических морских рыб изучена недостаточно хорошо (Jorgensen et al., 2005; Machado-Schiaffino et al., 2009; Савенков и др., 2018; Orlova et al., 2019b). Отсутствие барьеров и совместные зоны миграций могут облегчить обмен генами между популяциями и усложнить определение границ между ними (Palumbi, 1994). Факторы, которые могут ограничить поток генов у таких популяций, условно можно разделить на несколько типов: исторические (малые ледниковые периоды, изменение уровня моря), поведенческие (период нереста и нагула) и гидрологические (современные океанические течения, температура, солёность) (Shaw et al., 1999; Bekkevold et al., 2005; Jorgensen et al., 2005; Skarstein et al., 2007). Слабая выраженность этих факторов во время роста численности среди популяций пелагических рыб также усложняет определение их

популяционной структуры (Строганов и др., 2013; Савенков и др., 2014; Orlova et al., 2019b; Smirnova et al., 2019).

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* – неритическая рыба, обитает в пределах континентального шельфа и над глубинами в смежных районах, образуя локальные стада, которые различаются численностью, биологическими и экологическими характеристиками, районами нереста и нагула (Андряшев, Чернова, 1994; Ivshina, 2000; Науменко, 2001). Ареал этого вида крайне широк: от Берингова пролива по шельфу Евразийского континента до Корейского п-ова, а по шельфу Североамериканского континента до Сан-Диего (Калифорния) (Науменко, 2001).

Ранее полагали, что большинство нерестовых скоплений тихоокеанской сельди представляют собой отдельные популяции, различающиеся по морфологическим признакам, а также времени и месту нереста (Фролов, 1964; Науменко, 2001; Смирнов и др., 2005). Однако с развитием генети-

ческих методов картина пространственного распределения популяций северо-западной части Тихого океана существенно изменилась. Первым этапом в исследованиях популяционной структуры сельди стало применение нового вида маркеров (Рыбникова и др., 1983; Рыбникова, 1985). Полученные на основании анализа аллозимов результаты демонстрировали однородность выборок северной и юго-западной части Японского моря. Аналогичный результат, свидетельствующий об отсутствии локальных популяций в Японском море и северной части Охотского моря, был получен и при исследовании полиморфизма митохондриальной ДНК (мтДНК) (Горбачев и др., 2011; Grant et al., 2012; Liu et al., 2012; Shimizu et al., 2018; Orlova et al., 2019a). В результате исследований с использованием микросателлитных локусов (Liu et al., 2012; Семенова и др., 2012; Курносов и др., 2016) сформировались две точки зрения на популяционную структуру сельди. Согласно первой дифференциация между популяциями отсутствует или предполагается наличие всего двух суперпопуляций, разделённых границей в северо-западной части Берингова моря, и присутствие нескольких малочисленных стад на периферии ареала (Liu et al., 2012). Вторая точка зрения предполагает наличие более сложной популяционной структуры (Beacham et al., 2008; Курносов и др., 2016; Семенова и др., 2018). В предыдущих исследованиях (Курносов и др., 2016; Orlova et al., 2019a) мы показали наличие дифференцированных озёрных популяций сельди, а также генетические различия между популяциями в Охотском и Беринговом морях.

Цель работы – изучить популяционную структуру тихоокеанской сельди северо-западной части Тихого океана (оценка генетического разнообразия внутри Японского, Охотского и Берингова морей) с использованием микросателлитных ДНК-маркеров.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образцы тканей от 1245 особей были собраны в 31 локация Японского, Охотского и Берингова морей в 2007–2016 гг. (табл. 1, рис. 1). Пять выборок были собраны в море в преднерестовый период (Kagan142\_2012, Kagan151\_2012, Chuktin2015, Verkagan2011, Vermtin2007), остальные на нерестилищах.

Пробы тканей (кусочек мышечной ткани или грудного плавника) фиксировали в 96%-ном этаноле. Выделение и очистку ДНК проводили с помощью набора для выделения ДНК Wizard SV 96 Genomic DNA Purification System (Promega, США) согласно протоколу фирмы-изготовителя.

Апробировано 19 микросателлитных локусов. По итогам предварительных исследований (Кур-

носов и др., 2016) выбраны 11 наиболее подходящих для дальнейшей работы тетрауклеотидных микросателлитных локусов (табл. 2). Из них четыре локуса ранее были разработаны для исследований атлантической сельди *S. harengus*. Прямой праймер каждого локуса содержал одну из трёх флуоресцентных меток (HEX, FAM, TAMRA). Праймеры формируют четыре мультиплекса.

Для проведения реакций амплификации были подобраны следующие условия: денатурация ДНК – 95°C в течение 5 мин. Далее следовали 34 цикла: 15 с денатурации ДНК матрицы при 92°C, 30 с отжига праймеров при 60°C и синтеза новых цепей в течение 1 мин при 72°C. Затем следовала завершающая элонгация 5 мин при 72°C. После проведения полимеразной цепной реакции полученный продукт амплификации микросателлитных локусов в объёме 2 мкл очищали от примесей методом этанол-преципитации (Silva et al., 2001). Электрофоретическое разделение продуктов амплификации проводили с помощью системы капиллярного электрофореза ABI 3100 Genetic Analyzer. Полученные исходные хроматограммы обрабатывали с помощью программного обеспечения GeneMarker software 1.2. Оценку индекса генетической дифференциации ( $F_{ST}$ ) и уровней значимости генетических различий осуществляли с помощью программы Arlequin 3.5. GenAlEx 6.41. (Excoffier, Lischer, 2010), визуализацию значений  $F_{ST}$  проводили с помощью пакета программы R 3.0.0.

Оценку уникальности аллельного состава исследованных выборок по микросателлитным локусам проводили в программе STRUCTURE 2.3.4. для определения принадлежности особей к той или иной популяции (Pritchard et al., 2000). Значение числа популяционных групп задавалось от 1 до 12, повторность была равна 5. Предполагая возможное смешанное происхождение группировок, использовали модель admixture с параметрами LOCOPRIOR, Initial Value of ALPHA–0.08 (Wang, 2017), шагов MCMC 500000, исключая первые 50000. Определение оптимального числа кластеров проводили в программе STRUCTURE HARVESTER (Earl, Vonholdt, 2012).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ микросателлитных локусов показал высокую степень полиморфизма всех 11 тетрауклеотидных локусов. Наибольшее число аллелей было обнаружено в локусе *Spa104* – 32, наименьшее в *Cha1017* – 10. Среднее число аллелей составило 19.6.

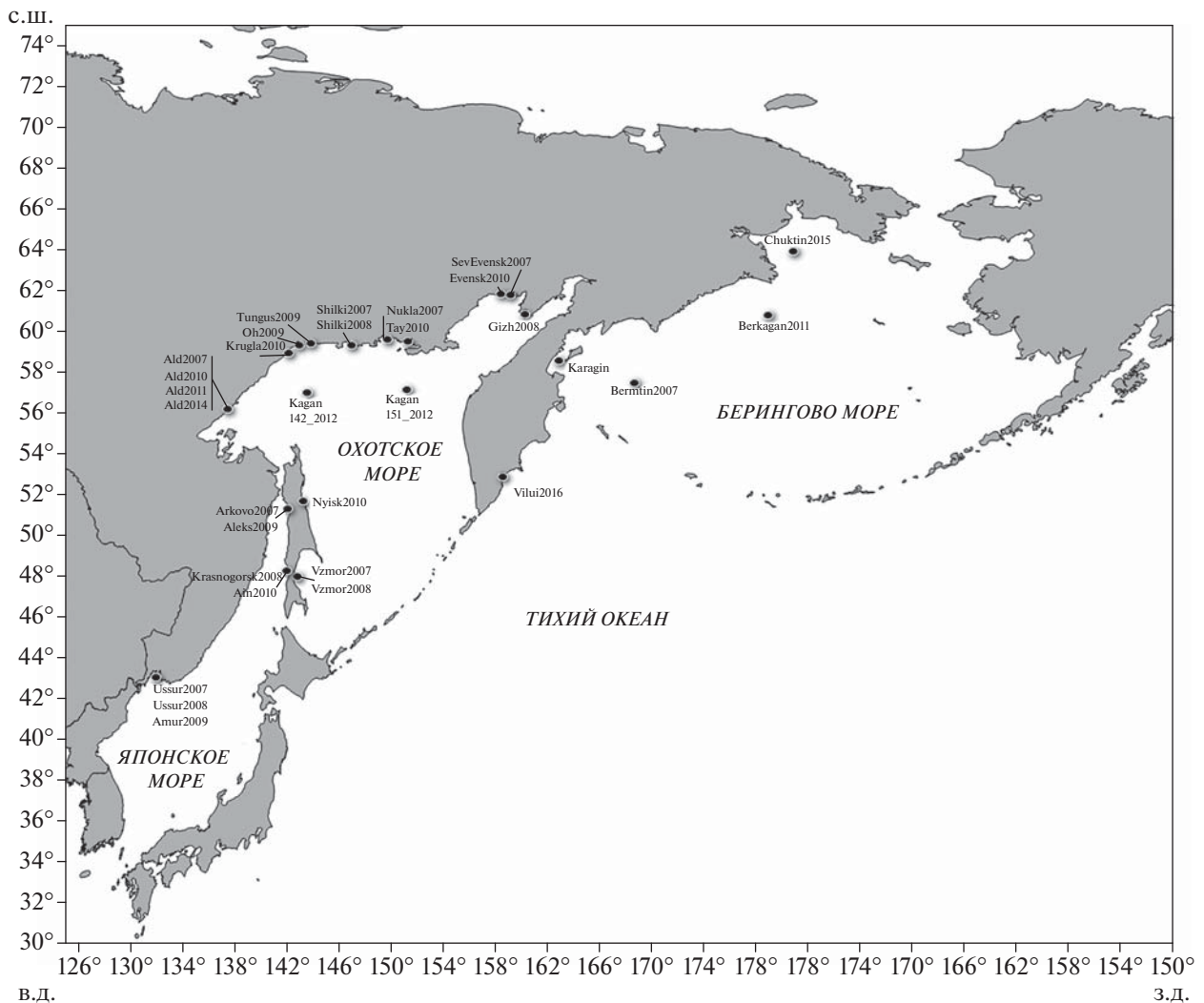
Исследованные выборки не показали отклонений от равновесия Харди–Вайнберга по большинству локусов, за исключением разработанных для атлантической сельди *S. harengus* (Приложение 1).

Таблица 1. Места сбора и объём выборок тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*

№	Название выборки	Место сбора	Год	Координаты		Число проб
				с.ш.	в.д.	
		<b>Японское море</b>				
1	Ussur2007	зал. Уссурийский	2007	43°19'1"	132°32'6"	37
2	Ussur2008	То же	2008	43°19'1"	132°32'6"	41
3	Amur2009	зал. Амурский	2009	43°29'2"	131°48'0"	44
4	Krasnogorsk2008	пос. Красногорск	2008	48°24'6"	142°04'8"	42
5	Ain2010	оз. Айнское, Сахалин	2010	48°29'4"	142°03'0"	42
6	Arkovo2007	зал. Александровский	2007	50°57'0"	142°10'2"	41
7	Aleks2009	То же	2009	50°57'0"	142°10'2"	43
		<b>Охотское море</b>				
8	Vzmor2007	зал. Терпения	2007	47°51'0"	142°34'2"	42
9	Vzmor2008	То же	2008	47°51'0"	142°34'2"	38
10	Nyisk2010	зал. Ныйский	2010	51°54'6"	143°10'8"	43
11	Ald2007	зал. Алдома	2007	56°48'0"	138°29'4"	38
12	Ald2010	То же	2010	56°48'0"	138°29'4"	23
13	Ald2011	—“—	2011	56°48'0"	138°29'4"	48
14	Ald2014	—“—	2014	56°48'0"	138°29'4"	43
15	Kagan142_2012	открытые воды	2012	57°11'4"	142°45'6"	48
16	Kagan151_2012	То же	2012	57°14'4"	151°37'8"	45
17	Krugla2010	б. Круглая	2010	59°12'6"	142°34'8"	46
18	Oh2009	пос. Охотск	2009	59°20'4"	143°13'2"	32
19	Tungus2009	б. Тунгусская	2009	59°21'6"	145°34'2"	38
20	Shilki2007	б. Шилки	2007	59°16'2"	147°37'2"	46
21	Shilki2008	То же	2008	59°16'2"	147°37'2"	42
22	Tay2010	зал. Амахтонский	2010	59°42'0"	149°22'8"	22
23	Nukla2007	То же	2007	59°10'2"	151°30'0"	47
24	SevEvensk2007	зал. Шелихова	2007	61°45'0"	157°33'0"	48
25	Gizh2008	То же	2008	61°45'6"	160°1'8"	41
26	Evensk2010	—“—	2010	61°51'0"	159°9'0"	30
27	Vilui2016	оз. Виллюй, Камчатка	2016	52°49'2"	158°32'4"	39
		<b>Берингово море</b>				
28	Karagin	зал. Карагинский	2008	57°52'2"	162°06'6"	39
29	Chuktin2015	открытые воды	2015	63°18'6"	175°26'4"	29
30	Berkagan2011	То же	2011	61°01'0"	179°18'0"	46
31	Bermtin2007	—“—	2007	57°41'4"	165°00'0"	42

Наибольшее генетическое разнообразие наблюдалось в выборке из Охотского моря (Nukla2007), наименьшее – в выборке Японского моря (Ussur2007). В среднем выборки из Берингова моря обладают меньшим разнообразием, чем выборки из Охотского и Японского морей (рис. 2, Приложение 1). Полученные в результате попарной оценки генетической дифференциации значения  $F_{ST}$  варьировали от 0 до 0.0639 (рис. 2, Приложение 2). Максимальные и достоверно значи-

мые значения  $F_{ST} = 0.0639$  обнаружены между выборками из озёр Айнское и Виллюй (Ain2010, Vilui2016) и остальными выборками (0.0197–0.0521). Наименьшие значения  $F_{ST}$  наблюдались между выборками из Охотского моря (Ald2007, Kagan151\_2012, Shilki2008). По наибольшему расхождению  $F_{ST}$  (0.0086–0.0324) морские выборки достоверно разделились на две географические группы: группу Охотского и Японского морей и группу Берингова моря. Среди выборок Охотско-



**Рис. 1.** Карта сбора выборок (●) тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*: Японское море: Ussur2007, Ussur2008 – Уссурийский залив, Amur2009 – Амурский залив, Krasnogorsk2008 – пос. Красногорск, Ain2010 – оз. Айнское, Сахалин; Arkovo2007, Aleks2009 – зал. Александровский; Охотское море: Vzmor2007, Vzmor2008 – зал. Терпения, Nyisk2010 – зал. Ныйский; Ald2007, Ald2010, Ald2011, Ald2014 – зал. Алдома; Kagan142\_2012, Kagan151\_2012 – открытые воды; Krugla2010 – б. Круглая, Oh2009 – пос. Охотск, Tungus2009 – б. Тунгусская; Shilki2007, Shilki2008 – бух. Шилки; Tay2010, Nukla2007 – зал. Амахтонский; SevEvensk2007, Gizh2008, Evensk2010 – зал. Шелихова; Vilui2016 – оз. Виллой, Камчатка; Берингово море: Karagin – зал. Карагинский; Chuktin2015, Berkagan2011, Bermtin2007 – открытые воды.

го моря отдельную группу формируют выборки зал. Шелихова (Gizh2008, Evensk2010, SevEvensk2007), но достоверные отличия  $F_{ST}$  (от 0 до 0.018) наблюдаются не для всех пар. Среди выборок Японского моря отдельную группу формируют выборки зал. Петра Великого (Amur2009, Ussur2007, Ussur2008), но достоверные отличия  $F_{ST} = 0.0017–0.0324$  также наблюдались не для всех пар. В Беринговом море выборка Карагинского залива (Karagin) не имеет достоверных отличий от выборок зал. Шелихова.

Более детальное деление на группировки было получено при оценке уникальности аллельного состава микросателлитных локусов. Оптимальным является отнесение всех образцов к четырём кла-

стерам. По вероятностям принадлежности особей к этим кластерам выборки объединяются в четыре группировки (рис. 3). Первая группировка включает две выборки – из Японского моря (Krasnogorsk2008) и из оз. Айнское (Ain2010). Вторую образует выборка из оз. Виллой (Vilui2016). Остальные выборки разбились на две большие географические группы: Берингова моря и Японского и Охотского морей.

## ОБСУЖДЕНИЕ

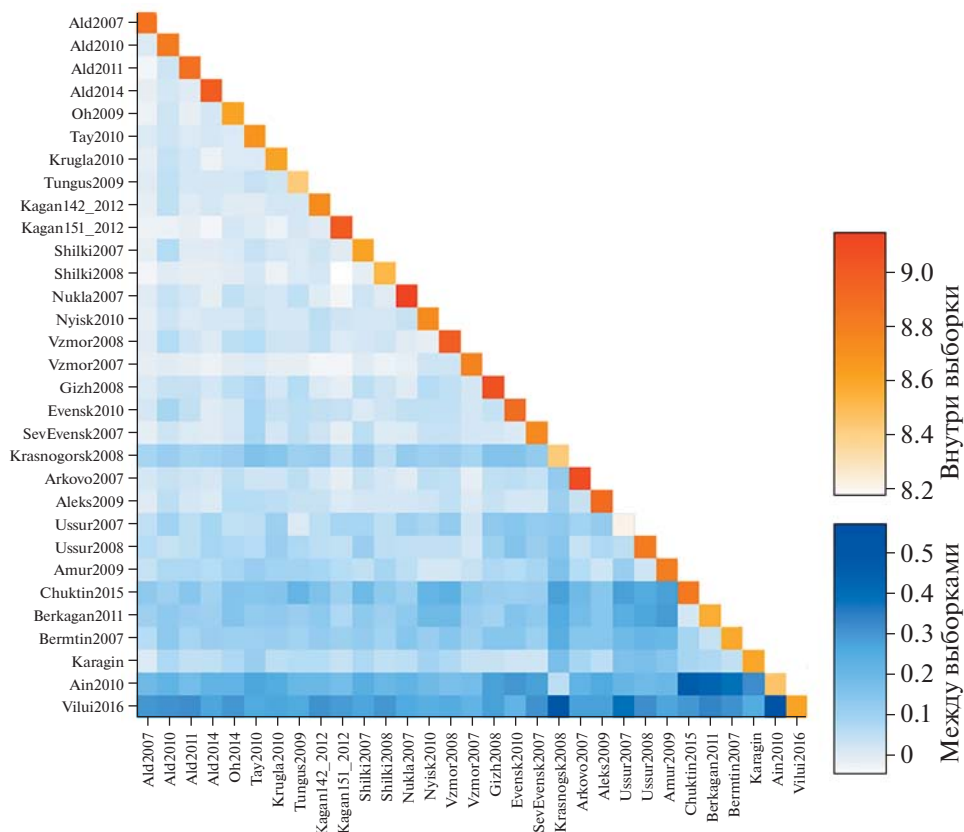
При анализе истории исследований популяций атлантической и тихоокеанской сельдей с помощью генетических методов в полученных

**Таблица 2.** Характеристика микросателлитных локусов

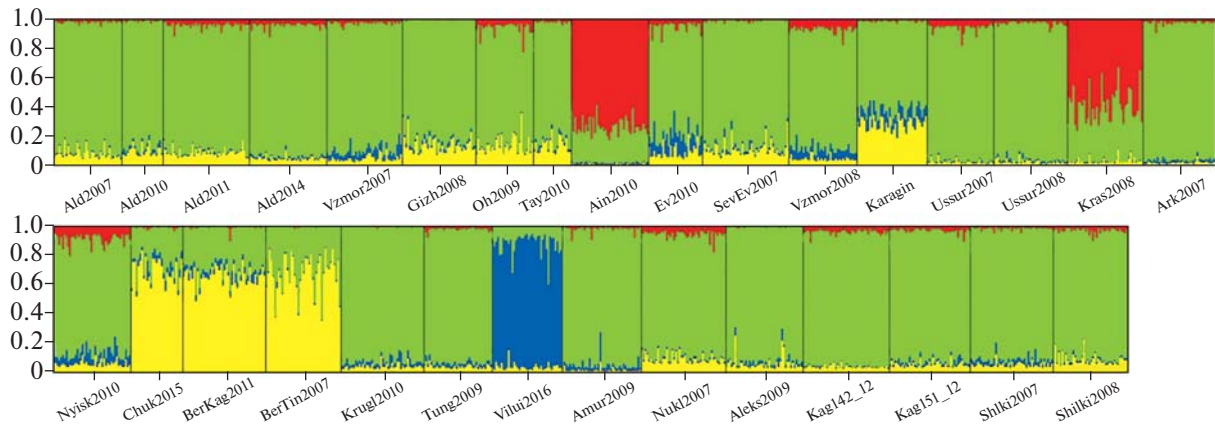
Мультиплекс	Локус	Число аллелей	Размер фрагмента, п.н.	Метка	Температура отжига, °С	Источник информации
Multiplex1	<i>Cpa113</i>	20	130–210	TAMRA	60	Olsen et al., 2002
	<i>Cpa112</i>	14	230–310	R6G	60	То же
	<i>Cpa108</i>	13	210–290	FAM	60	–“–
	<i>Cha1017</i>	6	140–180	FAM	60	McPherson et al., 2001
Multiplex2	<i>Msild32</i>	16	160–260	FAM	60	Libungan et al., 2012
	<i>Cpa104</i>	23	160–270	R6G	60	Olsen et al., 2002
Multiplex3	<i>Cha1059</i>	13	40–100	FAM	60	McPherson et al., 2001
	<i>Cpa111</i>	17	220–310	FAM	60	Olsen et al., 2002
	<i>Cpa114</i>	18	180–260	R6G	60	То же
Multiplex4	<i>Cpa105</i>	21	150–270	R6G	60	–“–
	<i>Cha1202</i>	10	80–130	FAM	60	McPherson et al., 2001

результатах можно заметить общие для этих видов противоречия. В более ранних работах по изучению популяционной структуры с использованием аллозимов и мтДНК не были обнаружены генетические неоднородности, несмотря на значительный географический масштаб работ (Ру-

man et al., 1984; Рыбникова, 1985; King et al., 1987; Kornfield, Bagdanowicz, 1987; Dahle, Eriksen, 1990; Пушникова, Рыбникова, 1991; Лапинский и др., 2008; Горбачев и др., 2011; Grant et al., 2012). В исследованиях с применением микросателлитных маркеров была обнаружена генетическая диффе-



**Рис. 2.** Диаграмма попарных различий и разнообразия выборок (обозначения выборок см. на рис. 1) тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*.



**Рис. 3.** Кластерный анализ выборок тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* на основе алгоритма программы STRUCTURE 2.3.4: разные цвета соответствуют четырём кластерам и отображают вероятность принадлежности к ним особей; обозначения выборок см. на рис. 1.

ренциация между популяциями (Shaw et al., 1999; Sugaya et al., 2008; Liu et al., 2012; Семенова, 2012; Курносов и др., 2016). Во время изучения возможности применения микросателлитных маркеров для генетических исследований рыб было высказано предположение о том, что более высокие показатели мутации (и, как следствие, полиморфизма у микросателлитных маркеров) приводят к повышению эффективности дифференцирования популяций в сравнении с исследованиями, базирующимися на анализе аллозимов и мтДНК (Goudet, 1995; Rousset, Raymond, 1995). Позже это предположение было подтверждено на примерах изучения популяционной структуры и других видов (Estoup et al., 1998; Ruzzante et al., 1998; Shaw et al., 1999).

Полузакнутый характер Охотского и Японского морей, отделённость Берингова моря Камчатским п-овом и Алеутским архипелагом могут служить барьером, препятствующим смешиванию популяций. Нерест сельди происходит в бухтах и лагунах, икра крепится на водоросли, личинки обитают в районе нерестилищ до полного рассасывания желточного мешка и перехода на активное питание (Фридлянд, 1951; Дарда, 1960). Учитывая все эти факторы, мы ожидали найти генетические различия не только между популяциями, населяющими Японское, Охотское и Берингово моря, но и внутри этих морей. Наибольшие отличия по микросателлитам были получены между выборками из озёр Вилуй и Айнское и всеми морскими выборками. Этот результат согласуется с полученными ранее выводами (Orlova et al., 2019b) о том, что тихоокеанские сельди каждого озера являются в генетическом плане обособленными и могут быть выделены в отдельную группировку озерных форм. Выборка из Японского моря (Krasnogsk2008), собранная рядом с устьем реки, вытекающей из оз. Айнское, вероятно, состоит из смеси озёрной и морской форм сельди, что объ-

ясняет её дифференциацию от морской формы и генетическое сходство с озёрной.

Самую крупную группировку формирует сельдь Охотского и Японского морей. Слабая достоверная дифференциация наблюдается только для выборок с самой южной (зал. Петра Великого) и северной (зал. Шелихова) части ареала. Сельдь из этих заливов многие исследователи считают отдельными популяциями (Посадова, 1988; Рыбникова, 1999; Науменко, 2001; Смирнов, 2009; Горбатенко и др., 2013). Подобный результат может быть следствием роста численности популяций северо-западной части Охотского моря начиная с 1995 г. (Мельников, 2005; Антонов и др., 2016). Появление в этом районе сверхурожайных поколений привело к экспансии охотской сельди в Японское море в настоящее время (Shimizu et al., 2018). Это объясняет результат, полученный по образцам сельди, собранным в 1980-х гг. (Рыбникова, 1985; Картавцев и др., 2008), когда численность сельди Охотского моря находилась на низком уровне (Антонов и др., 2016). Авторы сделали выводы о существовании генетической дифференциации тихоокеанской сельди, обитающей в зал. Петра Великого, западного и восточного побережья Сахалина и северной части Охотского моря. Можно предположить, что при низкой численности сельдь образует обособленные локальные стада, обитающие в заливах и не совершающие длительных миграций. Численность сельди заливов Петра Великого и Шелихова в последние десятилетия находится на низком уровне (Науменко, 2012). Через некоторое время, учитывая адаптацию вида к условиям окружающей среды через естественный отбор, возможна генетическая дифференциация этих стад. Однако рост численности сельди северо-западной части Охотского моря в последние 25 лет привёл к смешению разных стад и отсутствию чётких генетических различий между сель-



дью Охотского и Японского моря. Результат этого смешения можно наблюдать в увеличении числа недостоверных различий между выборками из зал. Петра Великого и из Охотского моря. Для выборки 2007 г. (Ussur2007) таких пар обнаружено две, для выборки 2009 г. (Amur2009) — уже пять. Это объясняет и то, что наибольшее генетическое разнообразие мы получили в выборках Сахалина, являющегося контактной зоной для особей, обитающих в этих морях.

Между Охотским морем и северной частью Берингова моря обнаружены достоверные генетические различия по индексу дифференциации ( $F_{ST}$  0.0086–0.0218), которые ранее выявили и другие исследователи (Grant et al., 2012; Liu et al., 2012). Подобный разрыв объясняется изоляцией сельди восточной части Берингова моря в период плейстоценового оледенения. По нашим данным, сельдь Берингова моря разбивается на две группы: северной части моря и Карагинского залива. Интересно отметить, что достоверные отличия выборки из Карагинского залива от выборок из зал. Шелихова Охотского моря не обнаружены. Это можно объяснить способностью сельди зал. Шелихова совершать длительные миграции (Правоторова, 1965; Шунтов, 2001). По данным проведенного в 1958–1968 гг. мечения сельди (фондовые материалы МагаданНИРО; Правоторова, 1991), меченые весной в зал. Шелихова особи были обнаружены как в этом заливе (повторно пришли на нерест), так и в Кроноцком заливе, находящемся в 500 км от Карагинского залива. Можно предположить, что в период высокой численности этот миграционный путь с западного побережья Камчатки к восточному привёл сельдь из зал. Шелихова в Карагинский залив. Сельдь Карагинского залива совершает морские миграции только в годы высокой численности (Науменко, 2001), в остальное время её ареал ограничен водами Карагинского и Олоторского заливов. Наличие достоверной генетической дифференциации между группами внутри Берингова моря при небольшом географическом расстоянии согласуется с их низкой численностью (Науменко, 2012; Антонов и др., 2016).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате наших исследований у морских форм тихоокеанской сельди северо-западной части Тихого океана выявлены пять популяционных группировок: зал. Петра Великого, северо-западной части Охотского моря, зал. Шелихова, Карагинского залива и северной части Берингова моря. Популяционную структуру озёрных форм тихоокеанской сельди, учитывая их генетическую обособленность, логично рассматривать отдельно от морских форм. В данном исследовании сельди озёр Айнское и Виллой рассматриваются в качестве отдельных популяций.

Выявленная популяционная структура является результатом как исторических, так и современных процессов. К историческим процессам относятся: образование озёрных форм сельди во время изменения уровня моря в среднем голоцене (6.0–7.5 тыс. лет назад); формирование популяции сельди в северо-восточной части Берингова моря во время географической изоляции в период плейстоценового оледенения (Жузе, 1962). Современные процессы сформировали низкую пространственно-генетическую дифференциацию, которую мы наблюдаем в настоящее время в Охотском и Японском морях. Активное расселение сельди северо-западной части Охотского моря нивелировало внутривидовую подразделённость на значительной части ареала. Дифференциация популяций заливов Петра Великого и Шелихова наблюдается благодаря их удаленности от зоны экспансии охотоморской сельди и многолетнему состоянию низкой численности. Учитывая способность сельди к расселению и отсутствие чётких экологических границ, можно предположить, что её популяционная структура может измениться за несколько поколений на значительной части ареала.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность А.В. Орлюк и И.К. Трофимову (КамчатНИРО), принимавшим участие в сборе материалов, использованных в данной статье; А.М. Орлову (ВНИРО) и И.В. Мельникову (ТИНРО) за критическое прочтение рукописи и высказанные ценные замечания.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-34-00431.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П., Чернова Н.В. 1994. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 435–456.
- Антонов Н.П., Датский А.В., Мазникова О.А., Митенкова Л.В. 2016. Современное состояние промысла тихоокеанской сельди в дальневосточных морях // Рыб. хоз-во. № 1. С. 54–58.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В., Кияшко С.И. и др. 2013. Стадоспецифичность и трофический статус сельди в пелагиали северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 172. С. 237–252.
- Горбачев В.В., Соловечук Л.Л., Черноиванова Л.А. 2011. Внутривидовая структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Val. Японского и южной части Охотского морей по данным об изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК // Биология моря. Т. 37. № 6. С. 472–476.



- Дарда М.А. 1960. О распределении личинок и сеголетков сельди у юго-западного побережья Сахалина // Сб. работ по биологии, технике рыболовства и технологии. Вып. 1. Южно-Сахалинск: Изд-во СахТИНРО. С. 15–26.
- Жузе А.П. 1962. Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР, 260 с.
- Картавец Ю.Ф., Пушникова Г.М., Рыбникова И.Г. 2008. Многомерный морфометрический анализ комплекса внешних признаков сельди *Clupea pallasii* (Clupeiformes: Clupeidae) из вод Сахалина: исследование дифференциации популяций // Биология моря. Т. 34. № 5. С. 324–335.
- Курнос Д.С., Орлова С.Ю., Смирнова М.А. 2016. Генетическая изменчивость тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii* Val.) Охотского моря и озера Айнского по микросателлитным локусам // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 116–121.
- Лапинский А.Г., Смирнов А.А., Горбачев В.В., Соловчук Л.Л. 2008. Генетическая дифференциация северо-охомотоморской группировки тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 (Clupeidae, Clupeiformes) по данным RAPD // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 1 (33). С. 128–137.
- Мельников И.В. 2005. Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* (Val.): некоторые итоги и перспективы исследований // Изв. ТИНРО. Т. 141. С. 135–145.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский.: Камчат. печат. двор, 334 с.
- Науменко Н.И. 2012. О численной депрессии в некоторых популяциях тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Val. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 24. С. 68–74.
- Посадова В.П. 1988. Состояние запасов сельди залива Петра Великого // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 64–69.
- Правоторова Е.П. 1965. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебанием ее численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. Т. 59. С. 102–128.
- Правоторова Е.П. 1991. Распределение гижигинско-камчатской сельди в период нереста и нагула, состояние ее запасов и рекомендации по их освоению // Тез. докл. отчет. сессии ТИНРО и его отделений по результатам науч.-исслед. работ 1990 г. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 47–48.
- Пушникова Г.М., Рыбникова И.Г. 1991. О популяционной структуре сельди северо-западной Пацифики // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 169–170.
- Рыбникова И.Г. 1985. Популяционно-генетическая структура сельдей Охотского моря // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 57–62.
- Рыбникова И.Г. 1999. Популяционная структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Valenciennes) Японского и Охотского морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 23 с.
- Рыбникова И.Г., Упрямов В.Е., Пушникова Г.М. 1983. Электрофоретический анализ белков озерных сельдей Сахалина и Камчатки // Матер. II регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока “Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана”. Владивосток. С. 63–64.
- Савенков В.В., Шпигальская Н.Ю., Варкентин А.И. и др. 2014. Изменчивость микросателлитных локусов в выборках минтая из нерестовых скоплений Охотского, Берингова морей и тихоокеанских вод, прилегающих к Северным Курильским островам // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 34. С. 72–80.
- Савенков В.В., Шпигальская Н.Ю., Варкентин А.И. и др. 2018. Дифференциация минтая (*Theragra chalcogramma*) Охотского моря по микросателлитным локусам // Там же. Вып. 48. С. 5–13.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Строганов А.Н. и др. 2012. Предварительные данные по изменчивости четырех микросателлитных локусов у тихоокеанских сельдей *Clupea pallasii* // Генетика. Т. 48. № 1. С. 97–103.
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Афанасьев К.И. и др. 2018. Микросателлитная изменчивость тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Val., 1847 Охотского и Берингова морей // Генетика. Т. 54. № 3. С. 349–360. <https://doi.org/10.7868/S0016675818030086>
- Смирнов А.А. 2009. Гижигинско-камчатская сельдь. Магадан: Изд-во МагаданНИРО, 149 с.
- Смирнов А.А., Марченко С.Л., Кащенко Е.В. 2005. Оценка популяционного статуса сельди Тауйской губы Охотского моря по результатам морфометрического анализа 2001–2002 гг. // Тез. докл. VI науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 253–255.
- Строганов А.Н., Блейл М., Оберст Р. и др. 2013. О дифференциации группировок трески (*Gadus morhua* L.) Балтийского моря // Генетика. Т. 49. № 9. С. 1079–1087. <https://doi.org/10.7868/S0016675813080158>
- Фридлянд И.Г. 1951. Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 35. С. 105–146.
- Фролов А.П. 1964. Морфологическая характеристика сельдей вод Сахалина // Там же. Т. 55. С. 39–53.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 580 с.
- Avise J.C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge: Harvard Univ. Press, 447 p.
- Beacham T.D., Schweigert J.F., McConnachie C. et al. 2008. Use of microsatellites to determine population structure and migration of Pacific herring in British Columbia and adjacent regions // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 137. № 6. P. 1795–1811. <https://doi.org/10.1577/T08-033.1>
- Bekkevold D., Andre C., Dahlgren T.G. et al. 2005. Environmental correlates of population differentiation in Atlantic herring // Evolution. V. 59. P. 2656–2668. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00977.x>
- Dahle G., Eriksen A.G. 1990. Spring and autumn spawners of herring (*Clupea harengus*) in the North Sea, Skagerrak and Kattegat, population genetic analysis // Fish. Res. V. 9. P. 131–141. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(90\)90060-9](https://doi.org/10.1016/0165-7836(90)90060-9)
- Earl D.A., Vonholdt B.M. 2012. Structure harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and

- implementing the Evanno method // *Conserv. Gen. Resour.* V. 4. № 2. P. 359–361.  
<https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Estoup A., Rousset F., Michalakis Y. et al.* 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*) // *Mol. Ecol.* V. 7. P. 339–353.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1998.00362.x>
- Excoffier L., Lischer H.E.L.* 2010. Arlequin suite ver. 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Mol. Ecol. Resour.* V. 10. № 3. P. 564–567.  
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Goudet J.* 1995. F-Stat (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics // *J. Hered.* V. 86. № 6. P. 485–486.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627>
- Grant W.S., Liu M., Gao T., Yanagimoto T.* 2012. Limits of Bayesian skyline plot analysis of mtDNA sequences to infer historical demographies in Pacific herring (and other species) // *Mol. Phylog. Evol.* V. 65. P. 203–212.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.06.006>
- Ivshina E.R.* 2000. Decline of the Sakhalin-Hokkaido herring spawning grounds near the Sakhalin coast // *Herring: expectations for a new millennium. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-01-04.* P. 245–254.
- Jorgensen H.B.H., Hansen M.M., Bekkevold et al.* 2005. Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea // *Mol. Ecol.* V. 14. C. 3219–3234.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02658.x>
- King D.P.F., Ferguson A., Moffett I.J.J.* 1987. Aspects of population genetics of herring, *Clupea harengus* around the British Isles and in the Baltic Sea // *Fish. Res.* V. 6. P. 35–52.  
[https://doi.org/10.1016/0165-7836\(87\)90005-1](https://doi.org/10.1016/0165-7836(87)90005-1)
- Kornfield I., Bogdanowicz S.M.* 1987. Differentiation of mitochondrial-DNA in Atlantic herring *Clupea harengus* // *Fish. Bull.* V. 85. P. 561–568.
- Libungan L.A., Olafsdottir G., Skirnisdottir S.* 2012. Fourteen new microsatellite markers for Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *J. Fish Biol.* V. 81. P. 1422–1426.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03391.x>
- Liu M., Lin L., Gao T. et al.* 2012. What maintains the central North Pacific genetic discontinuity in Pacific herring? // *PLoS ONE.* V. 7. № 12. Article e50340.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050340>
- Machado-Schiaffino G., Campo D., Garcia-Vazquez E.* 2009. Strong genetic differentiation of the Austral hake (*Mevlucius australis*) across the species range // *Mol. Phylog. Evol.* V. 53. P. 351–356.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.02.017>
- McPherson A.A., O'Reilly P.T., McParland T.L. et al.* 2001. Isolation of nine novel tetranucleotide microsatellites in Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Mol. Ecol. Resour.* V. 1. № 1–2. P. 31–32.  
<https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2000.00012.x>
- Olsen J.B., Lewis C.J., Kretschme E.J. et al.* 2002. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from Pacific herring // *Mol. Ecol. Notes.* V. 2. № 2. P. 101–103.  
<https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00160.x>
- Orlova S.Yu., Kurnosov D.S., Chikurova E.A., Shchepetov D.M.* 2019a. Genetic relationship between lake and marine forms of Pacific herring *Clupea pallasii* // *J. Ichthyol.* V. 59. № 6. P. 843–852.
- Orlova S.Y., Smirnova M.A., Stroganov A.N. et al.* 2019b. Population structure and microevolution of Pacific cod *Gadus macrocephalus* based on the analysis of the control region (mtDNA) polymorphism // *Rus. J. Genet.* V. 55. № 5. P. 580–591.  
<https://doi.org/10.1134/S1022795419040100>
- Palumbi S.R.* 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation // *Ann. Rev. Ecol. Systemat.* V. 25. P. 547–572.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics.* V. 155. P. 945–959.
- Rousset F., Raymond M.* 1995. Testing heterozygote excess and deficiency // *Ibid.* V. 140. P. 1413–1419.
- Ruzzante D.E., Taggart C.T., Cook D.* 1998. A nuclear DNA basis for shelf- and bank-scale population structure in NW Atlantic cod (*Gadus morhua*): Labrador to Georges Bank // *Mol. Ecol.* V. 7. P. 1663–1680.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00497.x>
- Ryman N., Lagercrantz U., Andersson L. et al.* 1984. Lack of correspondence between genetic and morphologic variability patterns in Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Heredity.* V. 53. P. 687–704.  
<https://doi.org/10.1038/hdy.1984.127>
- Shaw P.W., Turan C., Wright J.M. et al.* 1999. Microsatellite DNA analysis of population structure in Atlantic herring (*Clupea harengus*), with direct comparison to allozyme and mtDNA data // *Ibid.* V. 83. P. 490–499.  
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885860>
- Shimizu Y., Takahashi H., Takayanagi S.* 2018. Population structure of the Pacific herring, *Clupea pallasii*, around Hokkaido Island inferred on the basis of mitochondrial DNA sequences // *Sci. Rept. Hokkaido Fish. Res. Inst.* № 94. P. 1–40.
- Silva W.A., Costa M.C.R., Jr., Valente V. et al.* 2001. PCR template preparation for capillary DNA sequencing // *Bio-Techniques.* V. 30. № 3. P. 537–540.  
<https://doi.org/10.2144/01303st05>
- Skarstein T.H., Westgaard J.I., Fevolden S.E.* 2007. Comparing microsatellite variation in north east Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) to genetic structuring as revealed by pantophysin (PanI) // *J. Fish Biol.* V. 70C. P. 271–290.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01456.x>
- Smirnova M.A., Orlova S.Y., Orlov A.M.* 2019. The population genetic organization of Pacific cod *Gadus macrocephalus* in the North Pacific based on microsatellite analysis // *J. Ichthyol.* V. 59. № 4. P. 555–565.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945219040155>
- Sugaya T., Sato M., Yokoyama E. et al.* 2008. Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of Northern Japan // *Fish. Sci.* V. 74. P. 579–588.  
<https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2008.01561.x>
- Wang J.* 2017. The computer program STRUCTURE for assigning individuals to populations: easy to use but easier to misuse // *Mol. Ecol. Resour.*  
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12650>

УДК 597.08.591.3.574.52

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХТИОПЛАНКТОНА В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА У БЕРЕГОВ КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ) В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ СЕЗОН 2017 Г.

© 2021 г. Т. Н. Климова<sup>1</sup>, \*, А. А. Субботин<sup>1</sup>, И. В. Влодович<sup>1</sup>,  
Ю. А. Загородняя<sup>1</sup>, П. С. Подрезова<sup>1</sup>, О. А. Гарбазей<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей РАН – ИнБИОМ РАН, Севастополь, Россия

\*E-mail: tnklm@mail.ru

Поступила в редакцию 23.03.2020 г.

После доработки 26.03.2020 г.

Принята к публикации 26.03.2020 г.

Представлены особенности видового состава, пространственного распределения и трофических взаимоотношений ихтио- и зоопланктона в весенне-летний период 2017 г. в зависимости от интенсивности прогрева верхнего слоя моря на фоне перестройки системы поверхностных течений от зимнего к летнему типу циркуляции. В апреле–мае низкие значения температуры поверхности моря (8.0–9.0°C) на шельфе Крымского п-ова от Керченского пролива до м. Сарыч привели к пролонгированию результативного нереста умеренноводных видов рыб. Максимальная численность икры *Sprattus sprattus* достигала 162.8 шт/м<sup>2</sup>, а личинок – 116.0 экз/м<sup>2</sup>. Теплолюбивые виды встречались только в западном секторе исследований – от Гераклеяского п-ова до м. Тарханкут, где температура воды была максимальной и достигала 14–15°C. В июне–июле запаздывание летнего гидрологического сезона не способствовало прогреву верхнего квазиоднородного слоя, его толщина варьировала от 1–5 до 10–15 м. Несмотря на большое число видов в ихтиопланктоне, максимальная численность икры не превышала 50 шт/м<sup>2</sup>, а личинок – 14 экз/м<sup>2</sup>. Доля личинок умеренноводных видов рыб в среднем составляла 32%, а в глубоководных районах достигала 40%. В питании личинок рыб как в весенний, так и в летний сезон преобладали ювенильные стадии копепод холодолюбивого комплекса.

*Ключевые слова:* ихтиопланктон, кормовой зоопланктон, питание личинок рыб, гидрологический сезон, циркуляция вод, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875221020119

В Чёрном море выделяют две группы собственно морских рыб, которые достоверно размножаются в морях умеренного пояса с хорошо выраженной сезонностью: умеренноводные бореально-атлантические реликты и тепловодные южнобореальные, субтропические и тропические виды (Расс, 1965). Видовой состав и численность ихтиопланктона в разных районах моря в значительной мере определяются термохалинной структурой и динамикой вод (Климова и др., 2019). Нерест теплолюбивых видов рыб в Чёрном море наблюдается с апреля по октябрь при температуре поверхности моря 14–27°C и ограничен верхним квазиоднородным слоем моря. Массовый нерест умеренноводных видов рыб обычно приурочен к зимнему гидрологическому сезону и ограничен декабрём–февралём. Благодаря наличию холодного промежуточного слоя в Чёрном море в летний гидрологический сезон, икра и личинки некоторых видов рыб с многопорционным нерестом (шпрот *Sprattus sprattus*, мерланг *Merlangius merlangus*, француз-

ская тресочка *Trisopterus luscus*) присутствуют в ихтиопланктоне круглый год (Алеев, 1958; Расс, 1965; Alonso-Fernández, 2011; Klimova, Podrezova, 2018). Глобальное потепление наиболее явно прослеживается в морских экосистемах умеренного пояса, имеющих чёткие сезонные различия, которые и определяют видовые особенности фенологии гидробионтов (Edwards, Richardson, 2004; Visser, Both, 2005). Показано, что изменения в фенологии нереста как теплолюбивых, так и холодолюбивых рыб приводят к одновременному присутствию в ихтиопланктоне личинок теплолюбивого и умеренноводного комплексов (Edwards, Richardson, 2004; Visser, Both, 2005; Auth et al., 2017). В настоящее время массовый нерест шпрота в Чёрном море наблюдается в ноябре (Klimova, Podrezova, 2018). Расширился нерестовый сезон теплолюбивых видов рыб. Если результативный нерест массового теплолюбивого вида хамсы *Engraulis encrasicolus* ранее ограничивался июнем–сентябрём, то в настоящее время личинки хамсы встре-

чаются в планктоне с мая по октябрь (Дехник, 1970; Климова и др., 2019).

Цель работы — изучить особенности видового разнообразия, пространственного распределения ихтиопланктона и трофических взаимоотношений личинок рыб в планктонном сообществе Чёрного моря у Крымского п-ова в весенний и в начале летнего гидрологического сезонов 2017 г. в зависимости от гидрологического режима и состояния кормовой базы рыб

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран 22.04–06.05 и 14.06–06.07.2017 г. в шельфовых и глубоководных районах Чёрного моря у берегов Крыма в 94-м и 95-м рейсах НИС “Профессор Водяницкий”. Ихтиопланктон собирали обратно-конической сетью Богорова–Расса (БР 80/113, площадь входного отверстия 0.5 м<sup>2</sup>, ячея газа 400 мкм). Одновременно с ловами ихтиопланктона отбирали пробы зоопланктона сетью Джели (диаметр входного отверстия 38 см, ячея газа 140 мкм). Ихтиопланктон и зоопланктон собирали в режиме тотальных вертикальных ловов. На мелководных станциях облавливали слой от поверхности до дна, а в глубоководной части моря — до границы сероводородной зоны, определяемой по изопикне  $\delta t = 16.2$  усл. ед. по данным зонда “Sea-Bird STDplus”. Пробы для последующей обработки в лаборатории фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Всего собрано и проанализировано 159 проб ихтиопланктона (59 — в 94-м и 100 — в 95-м рейсе) и 40 проб зоопланктона, собранных в двух рейсах.

Идентификацию ихтиопланктона проводили по описанным ранее методикам (Дехник, 1973; Russell, 1976). Видовые названия гидробионтов даны по Всемирному реестру морских видов (WoRMS, 2019). Рассчитывали индексы разнообразия (Shannon, Weaver, 1949; Simpson, 1949; Pielou, 1966; Одум, 1986). Численность ихтиопланктона приведена под 1 м<sup>2</sup> морской поверхности, а зоопланктона — в 1 м<sup>3</sup>. Питание личинок рыб анализировали по методике Дуки и Синюковой (1976). Для перехода от размерных характеристик зоопланктона к единицам биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения (Петипа, 1957; Численко, 1968). Для анализа гидрологического режима и поверхностной циркуляции вод использованы материалы рейсовых наблюдений (Артамонов и др., 2019), космические снимки поверхности моря в инфракрасном (ИК) диапазоне и альтиметрические данные за период с середины апреля до середины июля 2017 г. (Морской портал, 2019), а также данные ежемесячных наблюдений за температурой и солёностью вод в прибрежной зоне Севастополя (Трошенко и др., 2019).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

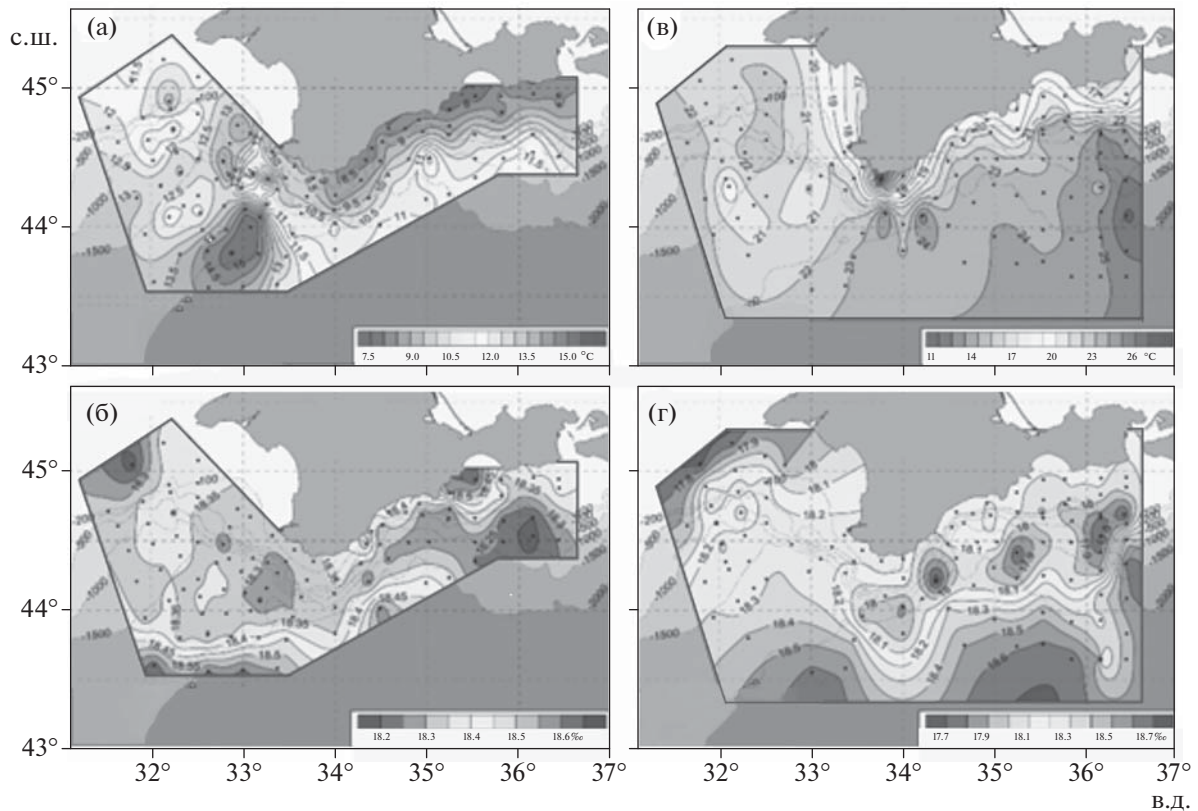
### Особенности гидрологического режима

Анализ доступной информации о термическом режиме поверхностных вод на примыкающей к Крымскому п-ову акватории Чёрного моря за период, предшествующий нашим съёмкам, показал, что зимний гидрологический сезон 2016–2017 г. начался в декабре 2016 г. и продолжался до середины апреля 2017 г. Медленное повышение температуры поверхности моря (ТПМ) с градиентами  $>0.1^{\circ}\text{C}/\text{сут}$  ( $3.0\text{--}3.5^{\circ}\text{C}/\text{мес.}$ ), соответствующее весеннему гидрологическому сезону, наблюдалось с середины апреля по конец мая. Интенсивный прогрев поверхностного слоя воды, вызвавший резкий рост ТПМ с градиентами  $\sim 0.2^{\circ}\text{C}/\text{сут}$  и характеризующий начало летнего гидрологического сезона, начался лишь в начале июня.

Весенний гидрологический сезон характеризуется перестройкой системы поверхностных течений от зимнего типа циркуляции к летнему. В апреле–мае, согласно геострофическим расчётам и данным инструментальных наблюдений (Артамонов и др., 2019), основными элементами циркуляции поверхностных вод являлись северная периферия Основного Черноморского течения (ОЧТ) и два квазистационарных антициклонических вихря (АЦВ), характерные для этого времени года: Севастопольский (СевАЦВ) — над Большой топографической ложбиной (БТЛ) к западу от Крымского п-ова и Крымский (КраЦВ) — к югу от м. Меганом (Oguz et al., 1993; Korotaev et al., 2003; Иванов, Белокопытов, 2011; Климова и др., 2019).

При измеренных значениях ТПМ от  $8.0\text{--}8.5$  до  $14.5\text{--}15.5^{\circ}\text{C}$  наиболее прогретыми оказались воды ОЧТ в западном секторе исследований (м. Тарханкут–Гераклейский п-ов) и СевАЦВ, а наименее — прибрежной зоны шельфа Крыма от Керченского пролива до м. Сарыч (Артамонов и др., 2019) (рис. 1а). Поверхностные воды северной периферии ОЧТ в центральном (м. Сарыч–Алушта) и восточном (Алушта–Керченский пролив) секторах исследуемой акватории были прогреты лишь до  $11.0\text{--}11.5^{\circ}\text{C}$ . На начальной стадии весеннего прогрева термическая структура толщи вод характеризовалась квазиоднородным вертикальным распределением зимнего типа.

В зонах влияния вод струи ОЧТ верхний слой моря толщиной до 5–10 м занимала прослойка относительно тёплых вод ( $>10^{\circ}\text{C}$ ) с максимальными вертикальными градиентами температуры. Холодный промежуточный слой (ХПС) в его классическом виде (Иванов, Белокопытов, 2011) наблюдался на большей части исследуемой акватории в виде локальных пятен повышенных и пониженных значений температуры в его ядре. При этом области с минимальными значениями температуры ( $7.0\text{--}7.3^{\circ}\text{C}$ ) соответствовали максимальному заглублению ядра ХПС (до 60–80 м) и были



**Рис. 1.** Распределение температуры (а, в) и солёности (б, г) поверхностного слоя воды Чёрного моря у берегов Крыма, по данным съёмок 2017 г.: а, б – апрель; в, г – июнь (по: Артамонов и др., 2019, с изменениями); (●) – станции.

приурочены к зонам вероятной конвергенции вдоль внешней границы струи ОЧТ над свалом глубин и на северной периферии СевАЦВ.

Солёность поверхностных вод варьировала в пределах 18.2–18.7‰. На большей части акватории солёность составляла 18.2–18.4‰, а максимальные значения (до 18.5–18.7‰) отмечены в прибрежной зоне к юго-западу от Феодосийского залива и в юго-западной части полигона на северной периферии западного ядра основного циклонического круговорота (ОЦК) (рис. 1б).

Период выполнения летней съёмки (14.06–06.07.2017 г.) совпал с начальной фазой летнего гидрологического сезона. Сезонное ослабление ОЧТ и его активное меандрирование вдоль континентального склона, а также интенсивный прогрев поверхностного слоя моря привели к существенной перестройке в циркуляции и термохалинной структуре вод. При сохранении наиболее значимых динамических образований, отмеченных во время выполнения весенней съёмки, активизация циклонического меандра ОЧТ в северо-западной части моря вдоль западного склона БТЛ привела к усилению СевАЦВ и его смещению на восток ложбины. Одновременно отмечено перемещение западного ядра ОЦК на север. В

восточном секторе исследований КраЦВ сместился вдоль границ шельфа на юго-запад к району Алушты.

Наиболее прогретые (до 25–26°C) воды занимали юго-восточную часть исследуемой акватории. Менее прогретые (до 23–24°C) воды соответствовали зоне локализации СевАЦВ. Прибрежная зона вдоль всего Крымского п-ова от Керченского пролива до п-ова Тарханкут характеризовалась пониженными (до 16–18°C) значениями ТПМ. На этом фоне минимальные значения ТПМ (11–12°C) наблюдались в районе м. Сарыч (Артамонов и др., 2019) (рис. 1в). Подобное распределение ТПМ является признаком проявления квазистационарного прибрежного апвеллинга (ПА). Анализ космических снимков в ИК-диапазоне позволил выделить важный элемент поддержания ПА – активную грибовидную структуру – вихревой диполь (ВД). Обнаруженный ВД зародился в северо-восточной части моря южнее Таманского п-ова 5–6 июня в результате резкого усиления северо-восточного ветра по типу “боры”. Перемещение ВД из прибрежной зоны в сторону открытого моря происходило вдоль свала глубин и наблюдалось на космических снимках в ИК-диапазоне вплоть до его полной трансформа-



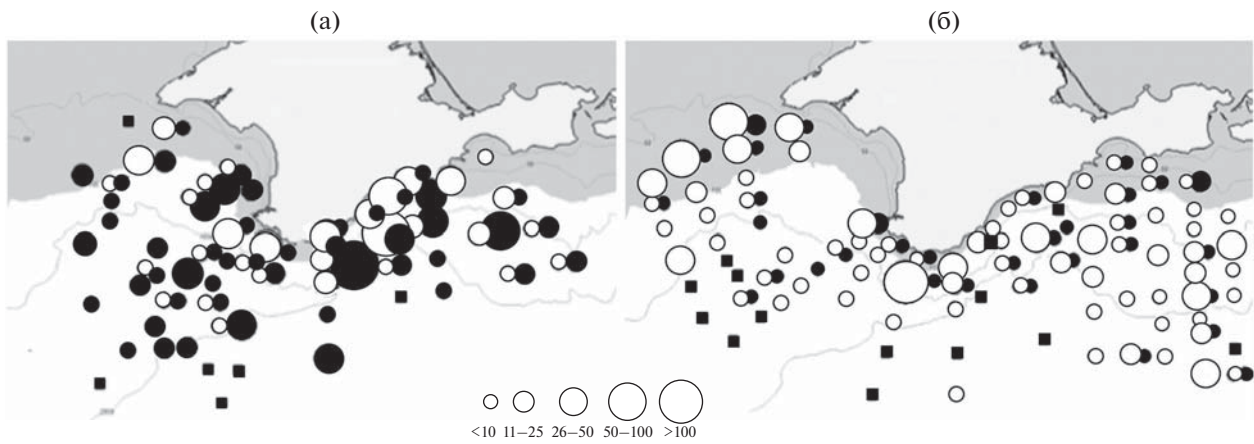


Рис. 2. Распределение ихтиопланктона у берегов Крыма в апреле–мае (а) и июне–июле (б) 2017 г.: (■) – пустые пробы, (○) – икра, шт/м<sup>2</sup>; (●) – личинки, экз/м<sup>2</sup>.

ции на траверзе Ялтинского залива 25–26 июня. Процесс развития и трансформации ВД соответствовал классической схеме и данным наблюдений аналогичного явления (Гинзбург, Федоров, 1984; Гришин, Субботин, 1992). В своей тыловой части ВД обеспечил компенсационный подъём подповерхностных вод в прибрежной зоне моря от Анапы до Керченского пролива и усиление ПА вдоль побережья Юго-Восточного Крыма. При этом в самой струе ВД ТПМ отличалась от окружающих вод на 3–4°C.

Запаздывание летнего гидрологического сезона привело к тому, что толщина верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) в период съёмки не превышала 10–15 м. При этом максимальные значения наблюдались в зонах СевАЦВ и КраЦВ, а минимальные (1–5 м) соответствовали зонам подъёма вод в ПА на большей части прибрежной зоны Крыма. Параметры ХПС (толщина, глубина залегания ядра и минимальные значения температуры) также соответствовали положению основных динамических образований: наиболее высокие значения температуры (7.8–8.0°C), минимальные показатели толщины и глубины залегания ядра (40–45 м) были приурочены к зонам подъёма вод в восточном и западном циклонических круговоротах, а минимальные значения температуры (7.0–7.3°C) и максимальные глубины залегания ядра (85–90 м) отмечены в виде локальных пятен вдоль зоны конвергенции на внешней границе ОЧТ и в областях СевАЦВ и КраЦВ.

В поле распределения поверхностной солёности значительных изменений по сравнению с весенней съёмкой не произошло. Большую часть исследуемой акватории занимали воды верхней черноморской водной массы солёностью 18.0–18.7‰ (Иванов, Белокопытов, 2011). Наименее солёные воды (17.8–17.9‰) наблюдались в северо-западной части полигона к юго-западу от м. Тарханкут и

в восточной части полигона в виде цепочки линз распреснённых поверхностных вод вдоль оси перемещения ВД (рис. 1г).

#### Видовой состав и распределение ихтиопланктона

В период весенней съёмки (22.04–06.05.2017 г.) ихтиопланктон был представлен шестью видами икры и личинок рыб. Средняя численность икры составляла 13.7 шт/м<sup>2</sup>, а личинок – 14.4 экз/м<sup>2</sup>. Икра весенненерестующей камбалы-калкана *Scophthalmus maeoticus* встречалась единично только на шельфе до глубины 150 м от траверза Карадага до м. Тарханкут; причём живые икринки были отмечены только у м. Тарханкут. Личинки теплолюбивых пелагической иглы-рыбы *Syngnathus schmidti* и бычка-бубыря малого *Pomatoschistus minutus* были отмечены только в западном секторе исследований на траверзе Каламитского залива и на прибрежной станции у Балаклавы. Ихтиопланктон отсутствовал на одной станции у м. Тарханкут, а также на глубоководных участках юго-западного и центрального секторов съёмки (рис. 2а).

Продолжался нерест умеренноводных шпрота, мерланга и французской тресочки (Klimova, Rodrezova, 2018). Средняя численность икры шпрота составляла 12.2 шт/м<sup>2</sup>, а мерланга не превышала 1.1 шт/м<sup>2</sup> (табл. 1). Разновозрастные личинки *S. sprattus* и *T. luscus* встречались во всех районах исследования. Шпрот доминировал в ихтиопланктоне, доля его икры составляла 89%, а личинок – 96%. На станциях у Южного берега Крыма максимальная численность икры шпрота составляла 162.8 шт/м<sup>2</sup>, личинок – 116 экз/м<sup>2</sup> (рис. 2а).

В период летней съёмки (14.06–06.07.2017 г.) ихтиопланктон был представлен икрой и личинками 24 видов рыб из 18 семейств. Средняя численность икры составляла 11.9 шт/м<sup>2</sup>, а личинок

**Таблица 1.** Видовой состав ихтиопланктона, а также средняя численность икры и личинок рыб у Крымского п-ова (22.04–06.05 и 14.06–06.07.2017 г.), % общей численности

Видовой состав и другие показатели	Апрель–май		Июнь–июль	
	Икра	Личинки	Икра	Личинки
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)			82.49	13.00
<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)	89.05	95.84	0.34	28.00
<i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)	8.03		3.03	2.00
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)		2.78		2.00
<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810				1.00
<i>Syngnathus schmidtii</i> Popov, 1927		0.69		20.00
<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758			0.34	1.00
<i>Lepadogaster candolii</i> Risso, 1810				2.00
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758				14.00
<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)		0.69		5.00
<i>P. pictus</i> (Malm, 1865)				2.00
<i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810)				1.00
<i>Ctenolabrus rupestris</i> (Linnaeus, 1758)				1.00
<i>Symphodus rostratus</i> (Bloch, 1791)				1.00
<i>S. ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)				1.00
<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758			0.17	
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)			8.75	
<i>Mullus barbatus barbatus</i> Linnaeus, 1758			1.68	
<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)			0.50	
<i>Sciaena umbra</i> Linnaeus, 1758			0.34	
<i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758)			1.01	
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)			0.67	6.00
<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)			0.34	
<i>Scophthalmus maeoticus</i> (Pallas, 1814)	2.92		0.34	
Число видов	3	4	13	16
Средняя численность, шт/м <sup>2</sup> /экз/м <sup>2</sup>	13.70	14.40	11.88	2.00
Стандартное отклонение	29.45	18.85	20.31	3.50

2.0 экз/м<sup>2</sup> (табл. 1, рис. 2б). Икра в ихтиопланктоне была представлена 13 видами из 13 семейств. Доминировала икра теплолюбивой хамсы – 82.5% общей численности икры всех встреченных видов, около 9% составляла икра ставриды *Trachurus mediterraneus*, икра остальных видов рыб встречалась только единично. Доля икры умеренноводных видов рыб (шпрот и мерланг) в сумме составляла 3.4%. Единичные икринки шпрота были отмечены над глубинами от 86 до 900 м, икра мерланга единично встречалась до 100-метровой изобаты.

Личинки были представлены 16 видами рыб из 10 семейств (табл. 1). Личинки теплолюбивых видов из демерсальной икры в сумме не превышали 27%. Доля личинок *S. schmidtii* составляла 20%. Личинки из пелагической икры в сумме составля-

ли 21%, преобладала *E. encrasicolus* (13%). Доля личинок умеренноводных рыб (шпрот, мерланг и французская тресочка) в сумме составляла 32%. Преобладали личинки шпрота (28%), которые были отмечены над глубинами от 70 до 2000 м. Мерланг встречался только на свале глубин на траверзе Севастополя и Ялты, личинки французской тресочки – над глубинами 1400 и 1800 м на траверзе Карадага и Феодосийского залива.

Численность и видовое разнообразие ихтиопланктона изменялись по мере удаления станций от берега. На шельфе Крымского п-ова (глубины ≤200 м) ихтиопланктон был представлен 20 видами (13 видов икры и 10 видов личинок) рыб. Средняя численность икры составляла 25 шт/м<sup>2</sup>, личинок – 3.2 экз/м<sup>2</sup>. В пробах доминировала (94.4%) икра теплолюбивых видов рыб. При этом 77%



**Таблица 2.** Индексы видового разнообразия ихтиопланктона у Крымского п-ова в июне–июле 2017 г.

Индекс	Шельф	Глубоководные районы
Видового разнообразия	2.06	1.00
Видового богатства	13.84	10.63
Доминирования	0.46	0.72
Выровненности	0.47	0.29

приходилось на икру хамсы и 12% – на икру ставриды, икра остальных 9 видов встречалась единично. Икра умеренноводных рыб была представлена шпротом и мерлангом. Преобладали личинки теплолюбивых видов рыб, из них личинки из демерсальной икры составляли 46.7%, из пелагической – 36.3%. Личинки умеренноводных рыб были представлены только шпротом, их доля в общей численности личинок на шельфе была достаточно высокой (16%). Средняя численность и число видов в ихтиопланктоне были сопоставимы с показателями июля 1989–1992 гг., когда в период массового нереста теплолюбивых видов рыб на шельфе у Крымского п-ова число видов едва достигало 15, а численность икры и личинок не превышала соответственно 22 шт/м<sup>2</sup> и 3 экз/м<sup>2</sup>. Однако в эти годы (Климова, 1998) наблюдалась деградация планктонного сообщества в связи с вселением и массовым развитием гребневика *Mnemiopsis leidyi*.

В глубоководных участках моря (глубины >200 м) ихтиопланктон в основном собирали в последних числах июня и начале июля. Здесь были идентифицированы 12 видов икры и личинок рыб. Средняя численность икры составляла 7.3 шт/м<sup>2</sup>, личинок – 1.4 экз/м<sup>2</sup>. Теплолюбивые виды были представлены икрой хамсы (94%) и ставриды (4%), а умеренноводные – шпрота и мерланга (2%). Среди личинок в пробах преобладали личинки теплолюбивых видов рыб (60%). Личинки из демерсальной икры составляли 51%, все они, по-видимому,

были вынесены сюда с прибрежных участков шельфа. Доля личинок умеренноводных видов рыб составляла 40% (35% – шпрот).

Для оценки состояния ихтиопланктонных комплексов над разными глубинами были рассчитаны индексы разнообразия (Shannon, Weaver, 1949; Simpson, 1949; Одум, 1986; Pielou, 1966). Наиболее благоприятные условия для эмбрионального и постэмбрионального развития рыб были на шельфе Крымского п-ова (табл. 2). В глубоководных районах число видов в ихтиопланктоне было в два раза ниже, чем на шельфе, индекс видового богатства снизился с 13.84 до 10.63. Здесь наблюдался интенсивный нерест хамсы, доля её икры в пробах превышала 95% (индекс доминирования 0.72), что способствовало снижению показателей индексов видового разнообразия и выровненности.

### Зоопланктон и питание личинок рыб

В работе приведены сведения о зоопланктоне как кормовой базе рыб, для которого Кусморская (1950) предложила термин “кормовой зоопланктон”. Используя этот термин, мы подразумеваем всех зоопланктёров, которых потребляют рыбы. В апреле–мае кормовой зоопланктон был представлен обычными черноморскими видами. Обнаружены шесть видов копепод (*Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus*, *Oithona similis* и вселенец *O. davisae*), единично встречалась кладоцера *Pleopis polyphemoides*. Личинки донных животных были представлены моллюсками (*Bivalvia* и *Gastropoda*), полихетами (*Polychaeta*) и усоногими раками (*Cirripedia*). Все они были малочисленными в планктоне. Постоянно присутствовали аппендикулярии *Oikopleura (Vexillaria) dioica* и сагитты *Parasagitta setosa*, крайне редко встречались коловратки рода *Synchaeta*. Количественные показатели зоопланктона в весенне-летний период 2017 г. приведены в табл. 3.

На шельфе копеподы составляли 93.2% численности и 70.3% биомассы кормового зоопланктона. На свале глубин их вклад мало изменился по

**Таблица 3.** Численность и биомасса зоопланктона в Чёрном море у берегов Крыма весной и летом 2017 г.

Показатель	Апрель–май			Июнь–июль
	Шельф (<100 м)	Свал глубин (100–200 м)	Глубоководные районы (>200 м)	Глубоководные районы (>200 м)
Численность, экз/м <sup>3</sup> :				
– копеподы	1545.5	1245.4	1285.5	839.5
– кормовой зоопланктон	1658.7	1325.2	1375.3	879.2
Биомасса, мг/м <sup>3</sup> :				
– копеподы	79.91	53.98	68.88	42.60
– кормовой зоопланктон	103.70	88.87	197.98	96.90

**Таблица 4.** Размерный состав личинок шпрота *Sprattus sprattus* и число личинок с пищей в 1986 и 2017 гг.

Показатель	Март–апрель 1986 г.			Апрель–май 2017 г.			Июнь–июль 2017 г.		
	Ткач и др., 1991			Наши данные					
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Число личинок, экз.	18	84	258	308	64	13	3	12	4
Доля личинок, %	5	23	72	80	16	4	16	63	21
Средняя длина ( <i>TL</i> ), мм	4.7	10.8	16.9	5.6	12.7	18.1	5.1	13.4	18.2
Личинки с пищей в кишечнике:									
– число особей, экз.	9	6	38	29*	36	6	1*	10	4
– доля, % особей в группе	50	7	15	14	56	46	33	83	100

**Примечание.** Размерные группы: I – полная длина (*TL*) ≤ 10.0 мм, II – 10.1–16.0 мм, III – 16.1–22.0 мм; \**TL* ≥ 4.3 мм.

численности (94.0%), а по биомассе снизился до 60.7%. В глубоководной части моря доля копепод в кормовом зоопланктоне по численности осталась практически такой же (93.5%), но существенно уменьшилась по биомассе (34.8%) в пользу присутствующих в пробах крупных сагитт. Численность копепод уменьшилась на свале глубин и оставалась на том же уровне в открытом море. Биомасса копепод была минимальной на свале глубин, увеличиваясь на шельфе и в глубоководных районах моря. Среди копепод доминировали холодолюбивые виды: *S. euxinus* и *P. elongatus*, причём первый преобладал по биомассе, а второй – по численности на всей исследованной акватории.

Видовой состав зоопланктона в глубоководной части моря в июне–июле 2017 г. мало изменился. Появилась тепловодная копепода *Centropages ponticus*, которая встречалась единично и составляла, как и циклопиды *O. davisae*, доли процента численности копепод. Как и весной, существенную часть кормового зоопланктона составляли копеподы – 95.5% численности и 44% биомассы. Среди копепод по-прежнему доминировали холодолюбивые виды – *S. euxinus* и *P. elongatus*, причём, как и весной, первый вид преобладал по биомассе, второй – по численности. Более половины биомассы кормового зоопланктона приходилось на сагитты (55.8%), среди которых преобладали крупные экземпляры. В целом численность и биомасса копепод, как и всего кормового зоопланктона, в глубоководной части моря летом оказалась ниже, чем весной. Обращает на себя внимание низкая численность мелкоразмерной фракции рачкового зоопланктона летом. В частности, науплиусы копепод отряда Calanoida весной составляли 30.2% численности копепод, тогда как летом их доля снизилась до 19.0%.

В апреле–мае 2017 г. в ихтиопланктонных пробах доминировали личинки шпрота. Опубликованные данные о размерно-весовом составе и особенностях питания личинок шпрота на шельфе и в глубоководной части Чёрного моря у Крым-

ского п-ова относятся к марту–апрелю 1986 г. (Ткач и др., 1991). Для сравнительного анализа размерного состава и питания личинок шпрота весной 2017 и 1986 гг. мы распределили личинок на три размерные группы, аналогичные приведённым в упомянутой работе (табл. 4). Средняя длина личинок в этих размерных группах в апреле–мае 2017 г. оказалась больше, чем весной 1986 г. По данным Дехник (1973), в марте–апреле шпрот обычно завершает нерест. В 1986 г. доля личинок младшей возрастной группы (3.5–10.0 мм) составляла только 5%. В апреле–мае 2017 г. интенсивный нерест шпрота продолжался, о чём свидетельствует высокая доля (80%) личинок *TL* ≤ 10 мм в общей численности личинок.

Весной 2017 г. основными объектами питания личинок шпрота были ювенильные стадии копепод, в основном Calanoida, которые встречались в кишечниках в сильно переваренном виде. Число копепод в одном кишечнике варьировало в пределах 1–21 экз., их размер – 0.15–0.35 мм. Кроме того, в пищевом комке в небольшом количестве встречались яйца гидробионтов (1–4 шт. на один кишечник). Доля личинок с пищей в размерных группах II и III была выше, чем в 1986 г. (табл. 4). Низкую долю личинок с пищей в размерной группе I в 2017 г. можно объяснить высокой численностью в сборах личинок *TL* ≤ 4.3 мм, у которых, согласно данным Дехник (1973), ещё нет ротового отверстия.

Видовой состав объектов питания личинок шпрота в 1986 и 2017 гг. несколько различался. В марте–апреле 1986 г. (Ткач и др., 1991) основной их пищей были копеподы *Oithona nana*, *P. elongatus*, *Calanus helgolicus* (в настоящее время *S. euxinus*), *P. parvus* ювенильных и взрослых стадий развития; при этом науплиусы *O. nana* составили от 14.3 до 75.0% числа всех потреблённых объектов. В 2017 г. виды семейства Oithonidae не обнаружены в кишечниках личинок шпрота, что связано с исчезновением из планктона массового круглогодичного вида *O. nana* (Загородняя, Скрыбин,

1995), а вселенец 2000-х гг. — *O. davisae* (Загородняя, 2002) — массового развития достигает в тёплое время года (Темных и др., 2012). В период весенней съёмки *O. davisae* была обнаружена только на нескольких станциях; её численность была крайне низкой и составляла в среднем на шельфе и в глубоководной части моря соответственно 0.33 и 1.70 экз/м<sup>3</sup>.

Питание личинок рыб в июне—июле 2017 г. изучено у личинок (70 экз.), относящихся к 12 видам. Личинки шпрота (19 экз.) были представлены широким размерным диапазоном (*TL* 1.7–20.0 мм); их средняя длина была сопоставима с таковой в апреле—мае 2017 г., но больше, чем весной 1986 г. (табл. 4). В кишечниках личинок шпрота отмечены копеподы (*Calanoida*) ювенильных стадий — от 1 до 7 экз. на один кишечник. Из 18 личинок пелагической иглы, пойманных в глубоководной части моря (глубины >200 м), у 2 экз. (*TL* 8.2 и 20.0 мм) пища в кишечниках не обнаружена; у остальных личинок (*TL* 14.2–20.0 мм) в пищевом комке идентифицированы копеподы *Calanoida* размером 0.15–0.58 мм — 1–10 экз. на один кишечник. У иглы-рыбы *TL* 14.6 мм, пойманной на меньших глубинах (≤200 м), в кишечнике идентифицированы 6 экз. копепод (*Calanoida*) 0.2–0.4 мм. У личинок морского карася *Diplodus annularis* (5 экз. *TL* 3.5–4.4 мм), пойманных на шельфе (<200 м), в кишечниках обнаружены копеподы ювенильных стадий размером 0.12–0.35 мм и единичные яйца гидробионтов. У 10 личинок семейства *Gobiidae* (*TL* 3.7–10.0 мм) в пищевом комке, кроме копепод (*Calanoida*), отмечены *Cladocera* sp. и яйца гидробионтов; у 6 личинок *TL* 2.6–5.0 мм пищевые объекты не обнаружены. Личинки остальных видов рыб были представлены единичными экземплярами, качественный состав содержимого кишечников которых практически не отличался от преобладающих в пробах у личинок других видов и был представлен в основном копеподами ювенильных стадий.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Первая съёмка (22.04–06.05.2017 г.) соответствовала завершению нереста умеренноводных и началу нерестового сезона теплолюбивых видов рыб, вторая съёмка (14.06–06.07.2017 г.) — периоду начала активного нереста теплолюбивых видов рыб. Анализ серии последовательных космических снимков в ИК-диапазоне (Морской портал, 2019) позволил изучить динамику процесса прогрева поверхностных вод на разных этапах гидрологических сезонов и объяснить выявленные особенности видового состава и пространственного распределения ихтиопланктона.

На начальном этапе весенней съёмки диапазон изменчивости ТПМ составил 8–12°C: минимальные значения ТПМ (8–9°C) наблюдались в при-

брежной зоне Крыма от Керченского пролива до Гераклеийского п-ова, а максимальные (11–12°C) — на акватории Каламитского залива. К концу съёмки прогрев верхних слоёв воды привёл к пространственной перестройке поля ТПМ. При диапазоне изменчивости ТПМ 9–15°C наиболее прогретыми остались акватория Каламитского залива и воды ОЧТ в западном секторе исследований с резкой границей от м. Тарханкут в юго-западную часть моря, а наиболее холодные воды отмечены в восточном секторе исследований.

В период весенней ихтиопланктонной съёмки теплолюбивые виды были обнаружены только в наиболее прогретых водах на траверзе Каламитского залива. На шельфе и в глубоководных районах моря Крымского п-ова от Гераклеийского п-ова до Керченского пролива температура воды была благоприятной для нереста умеренноводных видов рыб. В пробах доминировали икра и личинки шпрота. На траверзе Южного берега Крыма максимальная численность икры шпрота составляла 162.8 шт/м<sup>2</sup>, а личинок — 116 экз/м<sup>2</sup>. О массовом результативном нересте шпрота свидетельствовала и высокая доля личинок младшей возрастной группы (80%).

Состояние кормовой базы в районе исследований способствовало выживанию личинок шпрота, что подтверждается низкой долей личинок с пустым кишечником. На шельфе и в глубоководных районах исследований преобладали копеподы (>90% численности кормового зоопланктона); среди них доминировали холодноводные виды — *S. euxinus* и *P. elongatus*, которые обычно составляют основу пищи шпрота. Доля мелко-размерной фракции в кормовом зоопланктоне превышала 50%. В кишечниках личинок шпрота преобладали копеподы ювенильных стадий, в основном *Calanoida*, чьи науплиусы составляли 30% численности мелко-размерной фракции кормового зоопланктона. Сравнительно высокая биомасса в глубоководных участках моря крупных хищных сагитт не оказывала существенного влияния на численность рачкового зоопланктона, так как сагитту активно поедает взрослый шпрот. По данным Чаянова (1958), доля сагитт в кишечниках шпрота достигала 90%.

Период летней съёмки соответствовал переходу от весеннего к летнему гидрологическому сезону и сопровождался резким ростом ТПМ и формированием летнего типа термической стратификации (Артамонов и др., 2019). Пространственно-временные изменения в характере распределения ТПМ происходили в соответствии с региональной инерционностью прогрева толщи вод и с влиянием разных квазистационарных (АЦВ и ОЦК) и нестационарных (ПА и ВД) динамических структур. В середине июня диапазон изменчивости ТПМ составлял 18–22°C с максимальны-

ми значениями на большей части исследуемой акватории, включая ОЧТ, СевАЦВ и КраАЦВ, а минимальными – в узкой прибрежной зоне Крыма от Керченского пролива до Гераклейского п-ова, как следствие проявления “скрытого” ПА. К началу июля ТПМ повысилась до 19–26°C. Наиболее прогретыми оказались воды из системы ОЧТ в восточной части полигона, при этом в прибрежной зоне Крыма ТПМ увеличилась до 23–24°C. Минимальными значениями ТПМ (19–20°C) характеризовались северные периферии западного и восточного ядер ОЦК. В период съёмки максимальная толщина ВКС не превышала 10–15 м, а минимальная в зонах апвеллинга снижалась до 1–5 м.

Нерест теплолюбивых видов рыб и ранние стадии их развития проходят исключительно в пределах ВКС, где температура воды благоприятна для эмбрионального и постэмбрионального развития рыб. В шельфовых и глубоководных районах Чёрного моря у Крымского п-ова в ихтиопланктоне были идентифицированы 24 вида рыб. Видовой состав ихтиопланктона соответствовал началу летнего нерестового сезона, при этом средняя численность икры (11.9 шт/м<sup>2</sup>) и личинок (2.0 экз/м<sup>2</sup>) были сравнительно низкими: например, во II декаде июня 2016 г. при том же видовом составе средняя численность икры была вдвое, а личинок – в пять раз выше (Игнатъев и др., 2017). В глубоководных районах моря преобладали личинки умеренноводных (40%) и теплолюбивых видов рыб из демерсальной икры (51%), пойманные в основном в северо-восточном секторе исследований. Вынос личинок теплолюбивых видов рыб (обитателей прибрежных акваторий Чёрного моря) в глубоководные районы исследований, вероятно, произошёл благодаря активной грибовидной структуре (ВД), которая образовалась в I декаде июня и перемещалась вдоль свала глубин в сторону открытого моря вплоть до полной трансформации на траверзе Ялты в III декаде июня. Её перемещение сопровождалось компенсационным подъёмом подповерхностных вод в прибрежной зоне моря от Анапы до Керченского пролива и усилением прибрежного апвеллинга вдоль юго-восточного побережья Крыма, что привело к снижению численности икры и личинок теплолюбивых видов рыб и продолжению результативного нереста шпрота.

В летний период численность личинок оказалась существенно ниже, чем в весенний, что, вероятно, связано с особенностями температурного режима моря в связи с запаздыванием летнего гидрологического сезона. Июнь 2017 г. был холодным для эмбрионального развития теплолюбивых рыб. В кормовом зоопланктоне по-прежнему доминировали холодолюбивые виды – *S. euxinus* и *P. elongatus*. Известно, что виды холодолюбивого комплекса имеют преимущественное развитие в весенний период, а в отдельных случаях и в летний (Грезе, Федорина, 1979), что мы и наблюдали в июне 2017 г.

Вероятно, шпрот уже завершал свой нерест и мигрировал в прибрежные акватории моря на летний нагул (Алеев, 1958), так как его икра и личинки встречались единично. В отсутствие хищников и конкурентов в питании доля крупных сагитт в биомассе кормового зоопланктона возросла до 55.8%. По сравнению с весенним сезоном исследований численность и биомасса рачкового зоопланктона в глубоководных районах снизилась в 1.5 раза, а доля науплиусов копепод составляла всего 19% численности Calanoida. Снижение мелкоразмерной фракции в кормовом зоопланктоне, по-видимому, послужило отрицательным фактором для выживания личинок прибрежных видов рыб, вынесенных в глубоководные районы исследований.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В апреле–мае 2017 г. диапазон изменчивости ТПМ составлял 8–15°C. Более прогретыми оказались воды Каламитского залива и воды ОЧТ в западном секторе исследований с субмеридиональной границей от м. Тарханкут. Более холодные воды отмечены в прибрежной зоне Крыма от Гераклейского п-ова до Керченского пролива. При низких значениях температуры воды вдоль Крымского п-ова наблюдался активный нерест умеренноводного шпрота. Теплолюбивые виды ихтиопланктона (икра камбалы-калкана, личинки бычков и иглы-рыбы) встречались только в западном секторе исследований, где температура поверхности воды в море достигала 15°C.

В июне–начале июля 2017 г. из-за запаздывания летнего гидрологического сезона толщина верхнего квазиоднородного слоя в среднем не превышала 10–15 м, а в прибрежье в зонах влияния “скрытого” апвеллинга сокращалась до 1–5 м. Средняя численность икры и личинок теплолюбивых видов рыб была значительно ниже, чем в июне 2016 г. Доля личинок умеренноводных видов рыб в среднем составляла 32%, а в глубоководных районах достигала 40%. В I декаде июня 2017 г. резкое усиление северо-восточного ветра привело к образованию активной грибовидной структуры (ВД) в прибрежной зоне к югу от Таманского п-ова и выносу личинок прибрежных видов рыб из демерсальной икры в глубоководные районы, где их доля в общей численности личинок рыб составила 51%.

В период исследований весной и летом 2017 г. не выявлено существенных различий в качественном составе пищи личинок разных видов рыб на шельфе и в глубоководных районах моря. В оба сезона в питании личинок рыб преобладали копеподы отряда Calanoida ювенильных стадий, копеподы взрослые и старших стадий доминировали в зоопланктоне. Одновременное присутствие в пробах личинок широкого размерного диапазона уме-

ренноводных и теплолюбивых видов рыб, наличие личинок с разным типом питания, а также низкая доля личинок с пустыми кишечниками косвенно свидетельствуют о благоприятных условиях для их выживания. Это подтверждает состояние кормовой базы, так как, несмотря на снижение количественных показателей кормового зоопланктона летом в глубоководных районах моря, отмечено преобладание в планктоне копепод с относительно высокой долей науплиусов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИнБЮМ РАН по темам: “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” (№ АААА-А18-118020890074-2) и “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ технических продуктов морского генезиса” (№ АААА-А18-118021350003-6); при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований “Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)” (№ 18-44-920022) и “Роль глобальных и локальных факторов в формировании иктиопланктонных сообществ Чёрного моря” (№ 18-44-920007).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1958. О биологии и хозяйственном значении черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Тр. Севастоп. биостанции. Т. 10. С. 90–107.
- Артамонов Ю.В., Федирко А.В., Скрипалева Е.А. и др. 2019. Структура вод в зоне Основного Черноморского течения весной и летом 2017 г. (94-й, 95-й рейсы НИС “Профессор Водяницкий”) // Экол. безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. № 1. С. 16–28. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-1-16-28>
- Гинзбург А.И., Фёдоров К.Н. 1984. Грибовидные течения в океане (по данным спутниковых изображений) // Исследования Земли из космоса. № 3. С. 18–26.
- Грезе В.Н., Федорина А.И. 1979. Численность и биомасса зоопланктона // Основы биологической продуктивности Чёрного моря / Под ред. Грезе В.Н. Киев: Наук. думка. С. 157–164.
- Гришин Г.А., Субботин А.А. 1992. Изучение вихревого диполя в Чёрном море по спутниковым данным и судовым измерениям // Исследование Земли из космоса. № 5. С. 56–64.
- Дехник Т.В. 1970. Распределение и численность пелагических икринок и личинок // Размножение и экология массовых рыб Чёрного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев: Наук. думка. С. 59–88.
- Дехник Т. В. 1973. Иктиопланктон Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 234 с.
- Дука Л.А., Синюкова В.И. 1976. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка, 133 с.
- Загородняя Ю.А. 2002. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Чёрное море? // Экология моря. Вып. 61. С. 43.
- Загородняя Ю.А., Скрябин В.А. 1995. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Чёрного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: Изд-во МГИ НАНУ. С. 87–95.
- Иванов В.А., Белокопытов В.Н. 2011. Океанография Чёрного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 212 с.
- Игнатъев С.М., Мельников В.В., Климова Т.Н. и др. 2017. Макро- и иктиопланктон прибрежных районов Крыма летом 2016 г. // Системы контроля окружающей среды. Вып. 8 (28). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 93–101.
- Климова Т.Н., Субботин А.А., Мельников В.В. и др. 2019. Пространственное распределение иктиопланктона у Крымского полуострова в летний нерестовый сезон 2013 г. // Мор. биол. журн. Т. 4. № 1. С. 63–80. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.06>
- Кусморская А.П. 1950. О зоопланктоне Чёрного моря // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 14. С. 177–214.
- Морской портал. 2019. Архив данных по Чёрному морю. [http://dvs.net.ru/mp/data/main\\_ru.shtml](http://dvs.net.ru/mp/data/main_ru.shtml). Version 09/2019
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир, 376 с.
- Петина Т.С. 1957. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // Тр. Севастоп. биостанции. Т. 9. С. 39–57.
- Расс Т.С. 1965. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М.: Наука, 107 с.
- Темных А.В., Токарев Ю.Н., Мельников В.В., Загородняя Ю.А. 2012. Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических Сорепода в открытых водах у юго-западного Крыма (Чёрное море) осенью 2010 г. // Мор. экол. журн. Т. 11. № 2. С. 75–84.
- Ткач А.В., Глущенко Т.И., Загородняя Ю.А. 1991. Питание личинок и мальков черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) в ранне-весенний период // Экология моря. Вып. 37. С. 56–61.
- Троценко О.А., Субботин А.А., Еремин И.Ю. 2019. Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двусторчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя // Уч. зап. КФУ. Сер. география и геология. Т. 5. № 71. № 2. С. 308–321.
- Чаянова Л.А. 1958. Питание черноморского шпрота // Тр. ВНИРО. Т. 36. С. 106–127.
- Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской зообентос и планктон). Л.: Наука, 106 с.
- Alonso-Fernández A. 2011. Bioenergetics approach to fish reproductive potential: case of *Trisopterus luscus* (Teleostei) on the Galician Shelf (NW Iberian Peninsula): Ph. D. Thesis. Vigo, Spain: Univ. Vigo, 280 p.
- Auth T.D., Daly E.A., Brodeur R.D., Fisher J.L. 2017. Phenological and distributional shifts in ichthyoplankton associated with recent warming in the northeast Pacific Ocean // Glob-

- al Change Biol. V. 24. № 1. P. 259–272.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13872>
- Edwards M., Richardson A.J.* 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // *Nature*. V. 430. P. 881–884.  
<https://doi.org/10.1038/nature02808>
- Klimova T.N.* 1998. Dynamics of species composition and numbers of ichthyoplankton of the Black Sea in the area of the Crimea in the summer periods of 1988–1992 // *J. Ichthyol.* V. 38. № 8. P. 645–651.
- Klimova T.N., Podrezova P.S.* 2018. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // *Region. Stud. Mar. Sci.* V. 24. P. 260–269.  
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
- Korotaev G., Oguz T., Nikiforov A., Koblinsky C.* 2003. Seasonal, interannual, and mesoscale variability of the Black Sea upper layer circulation derived from altimeter data // *J. Geophys. Res.* V. 108. № C4. P. 19(1)–19(15).  
<https://doi.org/10.1029/2002JC001508>
- Oguz T., Latun V.S., Latif M.A. et al.* 1993. Circulation in the surface and intermediate layers of the Black Sea // *Deep Sea Res.* V. 40. Pt. 1. № 8. P. 1597–1612.  
[https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90018-X](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90018-X)
- Pielou E.C.* 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession // *J. Theor. Biol.* V. 10. P. 370–383.
- Russell F.S.* 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London et al.: Acad. Press, 524 p.
- Shannon C.E., Weaver W.* 1949. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press, 117 p.
- Simpson E.H.* 1949. Measurement of diversity // *Nature*. V. 163. P. 688.  
<https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Visser M.E., Both C.* 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick // *Proc. R. Soc. Ser. B. Biol. Sci.* V. 272. № 1581. P. 2561–2569. DOI: 10/1098/rspb.2005.3356.
- WoRMS. 2019. World register of marine species. <http://www.marinespecies.org/index.php>. Version 11/2019.  
<https://doi.org/10.14284/170>

УДК 597.08

## ВЛИЯНИЕ ФИЗИЧЕСКИХ БАРЬЕРОВ НА ШИРОТНЫЕ СВЯЗИ В СИСТЕМЕ РЕКИ ГАНГ ЧЕРЕЗ МОРФОЛОГИЧЕСКУЮ ОЦЕНКУ ПОПУЛЯЦИЙ *CIRRHINUS MRIGALA* (CYPRINIDAE)<sup>#</sup>

© 2021 г. А. К. Двиведи\*

Институт дикой природы Индии, Дехрадун, Индия

\*E-mail: arvindbio@rediffmail.com

Поступила в редакцию 08.05.2020 г.

После доработки 18.06.2020 г.

Принята к публикации 19.06.2020 г.

Изучение фенотипических вариаций в изолированных популяциях помогает понять дивергентный естественный отбор, действующий на виды. Данное исследование было направлено на изучение фенотипических вариаций в диких популяциях важного промыслового вида Индии – белой циррины *Cirrhinus mrigala* (Hamilton, 1822). Для того чтобы оценить влияние физических барьеров на широтные связи реки Ганг, материал собирали из десяти локальностей в пределах всего диапазона распространения вида в реке Ганг (Индия), охватывающего вверх и вниз по течению все четыре плотины (Биджнор, Нарора, Канпур и Фаракка). Для количественной оценки степени морфологических различий между популяциями использовали геометрический морфометрический и многомерный анализы. Парные сравнения *post hoc*, дискриминантный функциональный анализ и расстояния Махаланобиса выявили морфологические различия между особями, взятыми ниже и выше плотины для всех четырёх заграждений. Фенотипическая пластичность, определяемая различиями в среде обитания или взаимодействием окружающей среды и генотипа, может играть важную роль в фенотипической дифференциации популяций рыб. Это исследование является лишь первым шагом к выделению различных запасов и выявлению миграций рыб между обследованными участками, а потому может быть полезно для разработки адекватных планов сохранения и восстановления популяций рыб в речных экосистемах, фрагментированных физическими барьерами.

*Ключевые слова:* белая циррина *Cirrhinus mrigala*, структура популяции, плотина, дифференциация на основе морфометрии, река Ганг.

DOI: 10.31857/S0042875221020090

---

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



УДК 597.553.2.574.2/34

## ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ДИНАМИКУ ВЫЛОВА (ЧИСЛЕННОСТИ) ПРИМОРСКОЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) НА ОСНОВЕ РЕТРОСПЕКТИВНЫХ ДАННЫХ (ЯПОНСКОЕ МОРЕ, ТАТАРСКИЙ ПРОЛИВ)

© 2021 г. А. В. Лысенко<sup>1</sup>, Т. А. Шатилина<sup>1</sup>, Л. А. Гайко<sup>2</sup>, \*

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

<sup>2</sup>Тихоокеанский океанологический институт Дальневосточного отделения РАН – ТОИ ДВО РАН, Владивосток, Россия

\*E-mail: gayko@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.03.2020 г.

После доработки 24.03.2020 г.

Принята к публикации 25.03.2020 г.

*Посвящается памяти коллеги и друга Александра Александровича Горяинова, положившего начало изучению влияния гидрометеорологических условий на воспроизводство тихоокеанских лососей в Приморском крае*

Проанализированы многолетние (1980–2018) данные температурного режима вод и сопряжённых с ними синоптических процессов в благоприятные и неблагоприятные годы формирования численности и возврата горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к япономорским рекам Приморского края. Показано, что низкие уловы приморской горбуши в конце прошлого века сопровождалась отрицательными аномалиями температуры прибрежных вод, а увеличение уловов в первые два десятилетия нового века – положительными. Горбуша подходит к рекам при температуре морских вод 8.6–14.9°C, а значения ниже 3.0–4.0°C являются одной из причин перераспределения анадромных миграционных потоков приморской горбуши в подзоне Приморье. На конкретных примерах описана синоптическая и гидрологическая ситуация при разной интенсивности подходов горбуши. При большой повторяемости ложбин холода, характерных для первой (холодной) стадии дальневосточного муссона, вызванного охотским антициклоном, подходы горбуши задерживались, а при усилении второй (тёплой) стадии летнего муссона, обусловленного распространением гавайского антициклона на Японское море, отмечались экстремально высокие уловы. Полученные результаты могут быть использованы для краткосрочного прогнозирования динамики подхода приморской горбуши.

**Ключевые слова:** горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, уловы, численность, скат молоди, гидрометеорологические условия, температура морских вод, синоптические процессы, Японское море, Татарский пролив.

DOI: 10.31857/S0042875221020156

Нерестовый ареал приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* расположен на территории Российской Федерации и занимает восточное побережье Японского моря от прол. Невельского на севере до р. Туманная на юге. Большая часть стада заходит на нерест в реки Хабаровского края (Ванинский и Советско-Гаванский районы). Наиболее многочисленные популяции горбуши Приморского края воспроизводятся в северных реках Тернейского района, расположенных между мысами Золотой и Олимпиады (реки Желтая, Кузнецова). К югу от р. Кузнецова до р. Джигитовка популяции малочисленны и имеют промысловое

значение только в годы высокой численности подходов. Чем южнее от м. Елагино расположена река, тем численность возвращающейся горбуши меньше. Так в водах зал. Петра Великого, на краю ареала, в период массовой нерестовой миграции горбуша встречается единично. Искусственное воспроизводство приморской горбуши незначительное, ведётся в реках подзоны Приморье на территории Хабаровского края. Изучение распределения, численности и освоение запаса приморской горбуши промыслом началось ещё в 1930-х гг. Имеется относительно много публикаций, посвящённых данному вопросу (Миловидова-Дубровская, 1937;

Кагановский, 1949; Василенко, 1959; Василенко-Лукина, 1962; Пушкарева, 1975, 1981; Гаврилов, Пушкарёва, 1996; Семенченко, 2006; Горяинов и др., 2007). Результаты сравнения таких показателей, как сроки миграции в реки, размерно-весовые характеристики, плодовитость и другие, свидетельствуют о существовании единого приморского стада от прол. Невельского на севере до зал. Петра Великого на юге. По данным официальной статистики, наибольшие уловы приморской горбуши отмечаются севернее м. Золотой на реках Совгаванского и Ванинского районов Хабаровского края, где совокупный вылов за период 1998–2019 гг. составил 56 тыс. т, тогда как южнее – в границах Тернейского района Приморского края – лишь 16 тыс. т. На протяжении этого периода только в 2018 г. разница в вылове между административными районами была незначительная. По последним данным (Семенченко, 2006; Назаров, Лысенко, 2018), с начала XXI в. доля Приморского края в общем вылове приморской горбуши в годы высокой численности (чётные) выросла до 33–47%, а ранее не превышала 10%.

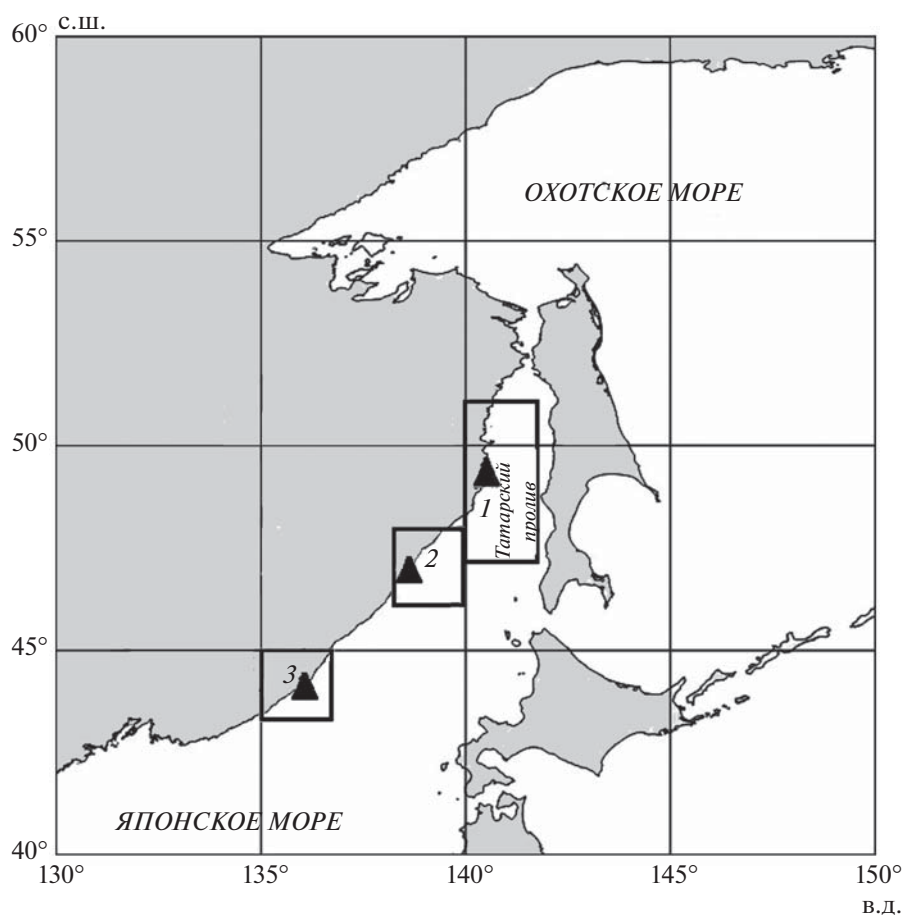
Следует признать, что механизм взаимосвязи колебаний климата и численности тихоокеанских лососей изучен недостаточно, хотя этот вопрос Леванидов (1969) поднимал ещё в конце 1960-х гг. и его продолжают обсуждать до сих пор (Котенев и др., 2015; Шунтов и др., 2019). Стоит отметить, что в последние годы этой проблеме всё же стало уделяться больше внимания, о чём свидетельствует ряд работ (Котенев и др., 2010, 2015; Кровнин и др., 2010; Бугаев, Тепнин, 2011; Фельдман, Шевляков, 2015; Бугаев и др., 2018). Недооценка действия этих взаимосвязанных составляющих часто приводит к некорректному прогнозированию динамики запаса и отсюда – к неправильному выбору стратегии эксплуатации популяций, что либо усугубляет напряжённое положение с запасами, либо может приводить к экономическим потерям. В настоящее время прогноз вылова приморской горбуши корректируется на основе фактических данных промысловых уловов и учёта производителей во время нерестового хода в реки, но не рассматривается влияние гидрометеорологических условий прибрежных морских вод на сроки подхода горбуши. Будущий возврат лососей формируется в наиболее критичные периоды выживаемости: перехода молоди из реки в море и начального морского нагула (Vernon, 1958; Шершнева, 1974; Каев, 1985; Шунтов и др., 2019). Непосредственно исследованию изменчивости гидрологических условий в прибрежных районах северо-западной части Японского моря и особенностям происходящих над районом барических процессов посвящён ряд работ (Гайко, 2005, 2006, 2007, 2013, 2016, 2019; Шатилина, Анжина, 2010, 2011; Шатилина и др., 2018, 2019). Изменение гидрологического режима морских вод, вызванное опре-

делённой синоптической ситуацией, приводит к перераспределению миграционных потоков горбуши на 700-километровом участке материкового побережья Японского моря (Семенченко, 2006). При миграции несколькими потоками из центральной части Японского моря (места морского нагула) на север гидрометеорологические условия моря вынуждают рыб разных районов происхождения (приморских, западносахалинских) отклоняться от генерального направления. Например, в отдельные годы к местам промысла, расположенным недалеко от основных рек воспроизводства Приморского края, рыбы мигрируют с севера, и их численность в водах зал. Петра Великого возрастает. Низкий хоминг горбуши, наличие большого числа слабо изолированных между собой рек, меняющаяся гидрометеорологическая обстановка во время ската молоди в море и на путях анадромной миграции приводят к неожиданным результатам: в реки заходит приморская горбуша в количестве, многократно превышающем величину родительского поколения, как, например, в 2002, 2010 и 2016 гг., или, наоборот, уловы горбуши на территории Хабаровского и Приморского краёв выравниваются (2018 г.).

Цель данной работы – на основе ретроспективных данных выявить закономерности изменения динамики численности приморской горбуши в зависимости от гидрометеорологических условий Японского моря. Для достижения этой цели поставлены следующие задачи: проанализировать динамику численности возврата горбуши в реки Приморского края в 2000–2018 гг.; исследовать гидрологический режим района в периоды покатной (скат молоди) и анадромной (с мест нагула к нерестовым рекам) миграций япономорской горбуши; изучить синоптическую обстановку в 1980–2018 гг.; сопоставить и выявить взаимосвязь между численностью приморской горбуши и гидрометеорологическими условиями.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по численности возврата горбуши в реки подзоны Приморье в 1980–2018 гг. взяты из базы официальной статистики уловов с привлечением материалов о пропуске производителей на нерест из документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (НРАФС, 2000–2019). Исходя из того что промысел горбуши в Приморье с конца 1990-х гг. осуществляется одинаковым количеством ставных неводов (пассивные орудия лова) на установленных традиционных промысловых участках, предполагается, что уловы, особенно в годы высоких подходов, адекватно отражают основные тенденции динамики численности вида в регионе. Рассмотрены сроки интенсивности подхода (возврата) производителей к основным рекам севера Тернейского муни-



**Рис. 1.** Расположение районов исследования (1–3) и гидрометеорологических станций (▲): 1 – юго-восточное побережье Хабаровского края, северо-запад Татарского пролива, гидрометеостанция (ГМС) Советская Гавань; 2 – северо-восточное Приморье, юго-запад Татарского пролива, ГМС Сосуново; 3 – юго-восточное Приморье, север Японского моря, ГМС Рудная Пристань.

ципального района Приморского края. В качестве предиктора, отражающего возврат горбуши к рекам Приморского края, использовали показатель кратности возврата относительно числа родителей ( $K_g$ ).

Температурный режим вод и синоптические процессы изучали в трёх промысловых районах (рис. 1): 1 – юго-восточное побережье Хабаровского края, северо-запад Татарского пролива (47°–51° с.ш. 140°–142° в.д.); 2 – северо-восточное побережье Приморья, юго-запад Татарского пролива (46°–48° с.ш. 138°–140° в.д.); 3 – юго-восточное побережье Приморья, север Японского моря (43°–45° с.ш. 135°–137° в.д.). Температуру морской воды в мае–июле 1980–2018 гг. в прибрежной зоне этих районов анализировали по данным гидрометеорологических станций (ГМС) – соответственно Советская Гавань, Сосуново и Рудная Пристань (архив Приморского территориального управления по гидрометеорологии и контролю природной среды). Для анализа температуры воды

исследуемых районов Японского моря и Татарского пролива использованы среднемесячные значения аномалий температуры воды по факсимильным картам архива японского метеорологического агентства в узлах регулярной сетки  $0.25^\circ \times 0.25^\circ$  в те же месяцы за период 1985–2018 гг. (NEAR-GOOS, 2019). Для исследования изменчивости температуры воды на ГМС для каждого месяца рассчитаны отклонения среднемесячного значения для каждого года от средней за период 1980–2018 гг., а для ГМС Сосуново – еще и отклонения среднедекадной температуры. Линейный тренд изменения температуры воды определяли с помощью регрессионного анализа; наличие тренда для длительности рядов 40 лет принято при  $R^2 \geq 0.1024$  ( $p < 0.05$ ).

Для анализа атмосферной циркуляции над Японским морем и прилегающими районами использовали карты средних месячных значений абсолютной барической топографии поверхности 500 гПа ( $AT_{500}$ ) и карты приземного атмосферного давле-

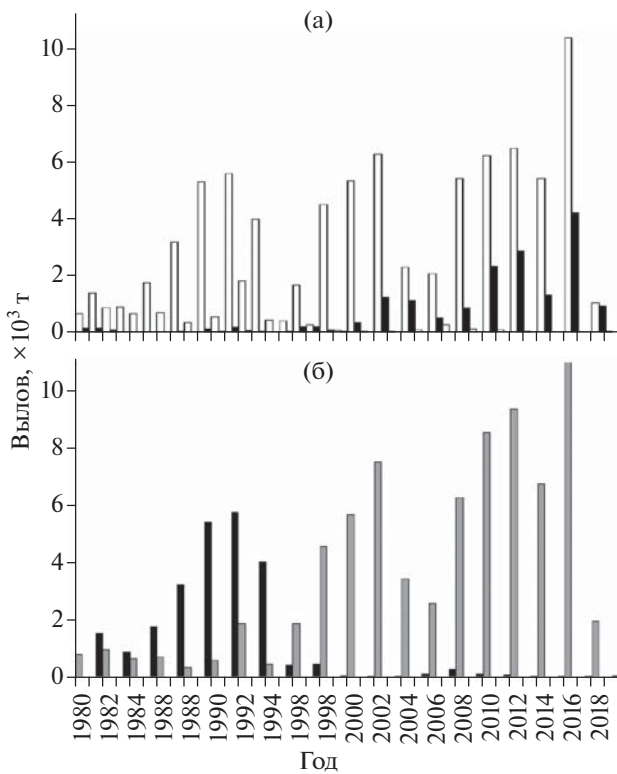


Рис. 2. Уловы горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в 1980–2018 гг.: а – Хабаровский (□) и Приморский (■) края, б – общий вылов в чётные (■) и нечётные (■) годы.

ния ( $P_0$ ): архив реанализа в узлах регулярной сетки  $2.5^\circ \times 2.5^\circ$  за период 1980–2018 гг. (NEAR-GOOS, 2019).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Динамика численности горбуши Японского моря

В целом во второй половине XX в. произошло снижение уловов приморской горбуши, что связано, возможно, со сменой циркуляционных эпох в Северном полушарии (Горяинов и др., 2007). В Хабаровском крае до 1995 г. относительно высокие уловы горбуши отмечались в нечётные годы с максимумом в 1989 и 1991 гг. – соответственно 5300 и 5600 т, а подходы горбуши к рекам Приморского края как чётных, так и нечётных лет до 2000 г. были малочисленные (рис. 2а). После смены доминирующих поколений приморской горбуши в 1994 г. с нечётных лет на чётные (рис. 2б) отмечается тренд на увеличение численности возврата рыб чётных лет: в Хабаровском крае с 1998 г., в Приморском – с 2000 г. После 1995 г. самые низкие уловы наблюдались в нечётные годы с абсолютным минимумом в 2013 и 2017 гг. (рис. 2а). За весь анализируемый период (1980–2018) наиболее высокие уловы зарегистрированы в 2002, 2010 и 2012 гг., максимальные – в 2016 г., но в 2018 г. вылов горбу-

ши как в Хабаровском, так и в Приморском крае резко упал (соответственно до 1032 и 930 т).

При рассмотрении динамики численности подходов горбуши в реки Приморского края за последние 20 лет все поколения по величине кратности возврата относительно числа родителей разделили на четыре группы: минимальная, низкая, средняя и максимальная условная выживаемость (табл. 1). В чётные годы значения  $K_g$  изменялись в пределах от 1.03 (2004) до 3.86 (2010), а в нечётные – от 0.67 (2009) до 1.95 (2011). Связь этого показателя с численностью пропущенных на нерестилища рыб не выявлена.

Сроки возврата производителей горбуши к рекам в разные годы варьировали (в среднем  $\pm 10$  сут) в зависимости от гидрометеорологических условий, среди которых важное место занимает температура прибрежных вод. В табл. 2 представлены даты подхода горбуши к рекам Приморского края и среднедекадная температура воды в июне и июле 2000–2018 гг., по данным ГМС Сосуново.

В 2000–2018 гг. температура воды в начале хода горбуши варьировала в пределах  $5.5\text{--}12.2^\circ\text{C}$  (табл. 2); при этом разница между предельными значениями в чётные ( $7.0\text{--}12.2^\circ\text{C}$ ) и нечётные ( $5.5\text{--}10.5^\circ\text{C}$ ) годы составляла  $1.5$  и  $1.7^\circ\text{C}$ . Массовый подход в чётные годы наблюдался при температуре  $9.9\text{--}14.8^\circ\text{C}$ , за исключением 2012 г., когда подход горбуши произошёл при более низких значениях ( $6.8\text{--}8.6^\circ\text{C}$ ), а в нечётные годы – при  $8.0\text{--}14.9^\circ\text{C}$ . Таким образом, в чётные и в нечётные годы горбуша массово подходила в одном и том же интервале температуры –  $8.6\text{--}14.9^\circ\text{C}$ .

Заметим, что самыми холодными годами были 2012 и 2013. В 2012 г. наблюдалась отрицательная аномалия температуры воды в начале и во время массовой миграции лосося. Так, линза холодной воды, сформировавшаяся 29–30 июня в прибрежной зоне Советско-Гаванского района Хабаровского края, спровоцировала резкое снижение поверхностной температуры воды с  $13.3$  до  $6.5^\circ\text{C}$ , а на глубине 2–3 м – до  $2.0^\circ\text{C}$ , что повлияло на динамику миграции горбуши и, соответственно, на объёмы её вылова, которые в Приморском крае 1 июля составили всего 10 т (против 40 и 45 т/сут 29 и 30 июня). После размывания холодной линзы уловы вновь начали увеличиваться и 5 июля достигли 100 т/сут. На примере 2012 г. можно заключить, что поверхностная температура воды ниже  $3\text{--}4^\circ\text{C}$  может являться одной из причин перераспределения анадромных миграционных потоков приморской горбуши в подзоне Приморье. В 2005 г. отмечалась похожая ситуация задержки и даже полного прекращения миграции рыб в реки, так как она сопровождалась аномальным понижением температуры прибрежных вод (Семенченко, 2006).

**Таблица 1.** Величины пропуска горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, возврата и его кратности относительно родителей в реках Приморского края в 2000–2019 гг.

Год нереста	Число производителей, тыс. экз.	Год		Численность возврата, тыс. экз.	Кратность возврата ( $K_0$ )	Условная выживаемость поколения*
		ската	возврата			
2000	1433.0	2001	2002	2461.00	1.72	Средняя
2001	Н.д.	2002	2003	Н.д.		
2002	1550.0	2003	2004	1599.60	1.03	Низкая
2003	Н.д.	2004	2005	94.90		
2004	900.0	2005	2006	1513.20	1.68	Средняя
2005	90.5	2006	2007	139.40	1.54	То же
2006	1150.0	2007	2008	1934.10	1.68	“_“
2007	135.0	2008	2009	89.85	0.67	Минимальная
2008	1400.0	2009	2010	5402.00	3.86	Максимальная
2009	87.4	2010	2011	170.10	1.95	Средняя
2010	3300.0	2011	2012	4126.00	1.25	Низкая
2011	165.0	2012	2013	141.33	0.86	Минимальная
2012	1550.0	2013	2014	2411.00	1.56	Средняя
2013	140.0	2014	2015	154.21	1.10	Низкая
2014	1545.0	2015	2016	4820.00	3.12	Максимальная
2015	150.0	2016	2017	128.00	0.85	Минимальная
2016	1330.0	2017	2018	1500.00	1.13	Низкая
2017	127.9	2018	2019	195.00	1.52	Средняя
2018	550.0	2019				
2019	90.0					

**Примечание.** \*Диапазоны значений кратности в выделенных группах: минимальная – <1.00, низкая – 1.00–1.49, средняя – 1.50–2.00, максимальная – >2.00. Здесь и в табл. 2: н.д. – нет данных, так как в годы низкой численности промышленный лов не вели.

Для выявления возможной взаимозависимости величины кратности подхода горбуши к приморскому побережью от климатических условий мы проанализировали температурный режим района миграции и особенности атмосферной циркуляции в мае–июле 1980–2018 гг. в трёх районах – в северо-западной и юго-западной части Татарского пролива и в северной части Японского моря (рис. 1).

#### Температура поверхностного слоя воды, по данным японского архива

*Северо-запад Татарского пролива* (рис. 3а–3в). В мае самое большое понижение температуры произошло в 1999 г., когда отклонение от средней за период 1985–2018 гг. ( $\Delta t_w$ ) составило  $-1.7^\circ\text{C}$ , довольно холодными были также 1992 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ) и 1987 гг. ( $-1.1^\circ\text{C}$ ). Наибольшие положительные аномалии ( $1.5^\circ\text{C}$ ) отмечены в 2009 г., а  $\Delta t_w > 1.0^\circ\text{C}$  – в 2002 ( $1.2^\circ\text{C}$ ) и 1996 гг. ( $1.1^\circ\text{C}$ ). В июне значительное понижение температуры воды отмечено в 1999 ( $\Delta t_w = -2.4^\circ\text{C}$ ), 1985 ( $-2.0^\circ\text{C}$ ) и 1994 ( $-1.5^\circ\text{C}$ ) гг.;

максимальные положительные  $\Delta t_w$  – в 1998 ( $1.9^\circ\text{C}$ ) и 2010 ( $1.7^\circ\text{C}$ ) гг. В июле самая низкая температура воды наблюдалась в 1982 г. ( $\Delta t_w = -3.3^\circ\text{C}$ ); значительные отрицательные аномалии были в 1985 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ), 1987 ( $-1.3^\circ\text{C}$ ), 1997 и 2018 ( $-1.1^\circ\text{C}$ ) гг. Наибольшие положительные значения  $\Delta t_w$  отмечались в 2013 ( $1.7^\circ\text{C}$ ), 2010 ( $1.6^\circ\text{C}$ ), 1990 и 2000 ( $1.5^\circ\text{C}$ ), а также в 2006 ( $1.2^\circ\text{C}$ ) и 2012 ( $1.1^\circ\text{C}$ ) гг.

В многолетнем ходе аномалий температуры воды в северо-западной части Татарского пролива в мае, июне и июле тренд статистически не значим (соответственно  $y = 0.0139x - 0.2315$  ( $R^2 = 0.0349$ ),  $y = 0.0226x - 0.3557$  ( $R^2 = 0.0601$ ) и  $y = 0.0325x - 0.5434$  ( $R^2 = 0.0881$ )). Однако линии регрессии имеют небольшой положительный наклон, т.е. прослеживается тенденция к потеплению прибрежных вод в этом районе.

*Юго-запад Татарского пролива* (рис. 3г–3е). В мае наибольшие отрицательные аномалии были отмечены в 1987 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ) и 2006 ( $-1.2^\circ\text{C}$ ); максимальное повышение температуры ( $\Delta t_w = 1.5^\circ\text{C}$ ) – в 1991, 2000 и 2002 гг. В июне самое большое пониже-

**Таблица 2.** Сроки подхода горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на нерест к рекам Приморского края и среднедекадная температура воды в этот период, по данным ГМС Сосуново, 2000–2018 гг.

Год	Дата хода		Температура воды, °С						Аномалия температуры воды ( $\Delta t_w$ ), °С					
	начала	массового	Июнь			Июль			Июнь			Июль		
			I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
2000	20–23.06	27.06–10.07	7.9	9.0	<b>10.8</b>	13.8	14.3	15.9	1.4	0.8	0.9	2.6	1.5	2.2
2001	29.06–03.07	04–15.07	6.0	7.8	<b>9.3</b>	<b>12.7</b>	<b>13.3</b>	15.0	–0.5	–0.4	–0.6	1.5	0.5	1.3
2002	18–20.06	10–18.07	7.5	<b>9.4</b>	10.9	12.8	14.0	14.2	1.0	1.2	1.0	1.6	1.2	0.5
2003	12–13.06	30.06–18.07	5.7	<b>7.2</b>	<b>10.7</b>	<b>12.4</b>	<b>14.9</b>	13.4	–0.8	–1.0	0.8	1.2	2.1	–0.3
2004	13–14.06	19–25.06	6.6	<b>7.8</b>	10.6	12.6	13.9	15.7	0.1	–0.4	0.7	1.4	1.1	2.0
2005	23–25.06	03–12.07	5.9	6.9	<b>7.2</b>	<b>11.2</b>	<b>12.4</b>	15.7	–0.6	–1.3	–2.7	0	–0.4	2.0
2006	20–23.06	10–20.07	5.7	6.8	<b>8.5</b>	10.0	12.2	15.4	–0.8	–1.4	–1.4	–1.2	–0.6	1.7
2007	15–17.06	03–09.07	6.4	<b>9.7</b>	10.5	<b>12.9</b>	<b>11.3</b>	9.7	–0.1	1.5	0.6	1.7	–1.5	–4.0
2008	27–29.06	30.06–05.07	7.0	8.3	<b>10.3</b>	9.9	15.2	15.9	0.5	0.1	0.4	–1.3	2.4	2.2
2009	Н.д.	Н.д.	7.9	7.7	8.4	10.6	12.5	15.7	1.4	–0.5	–1.5	–0.6	–0.3	2.0
2010	24–26.06	03–25.07	6.5	7.2	<b>12.2</b>	<b>14.5</b>	<b>14.8</b>	<b>16.3</b>	0	–1.0	2.3	3.3	2.0	2.6
2011	19–25.06	01–20.07	6.1	<b>7.4</b>	<b>9.3</b>	11.6	14.4	11.3	–0.4	–0.8	–0.6	0.4	1.6	–2.4
2012	15–20.06	23.06–15.07	4.6	<b>7.0</b>	8.6	6.8	11.6	13.3	–1.9	–1.2	–1.3	–4.4	–1.2	–0.4
2013	19–22.06	02.07–12.07	6.1	<b>5.5</b>	<b>9.2</b>	8.0	9.1	11.4	–0.4	–2.7	–0.7	–3.2	–3.7	–2.3
2014	13–20.06	29.06–10.07	8.5	<b>9.3</b>	<b>11.4</b>	13.9	15.9	10.9	2.0	1.1	1.5	2.7	3.1	–2.8
2015	15–17.06	03–15.07	7.4	<b>9.8</b>	11.1	11.7	<b>13.5</b>	15.7	0.9	1.6	1.2	0.5	0.7	2.0
2016	15–23.06	28.06–15.07	7.9	<b>9.2</b>	<b>10.9</b>	10.4	13.5	13.5	1.4	1.0	1.0	–0.8	0.7	–0.2
2017	20–23.06	30.06–15.07	6.3	8.0	<b>10.5</b>	13.0	14.5	15.0	–0.2	–0.2	0.6	1.8	1.7	1.3
2018	05–10.06	20.06–10.07	<b>6.3</b>	8.6	10.6	12.5	13.8	15.4	–0.2	0.4	0.7	1.3	1.0	1.7

**Примечание.**  $\Delta t_w$  – отклонение среднедекадной температуры каждого года от средней за период 2000–2018 гг.; полужирным шрифтом выделены значения температуры в начале хода, серой заливкой – в период массового хода.

ние температуры воды произошло в 2001 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ), 1985 и 1989 ( $-1.3^\circ\text{C}$ ) и 2017 ( $-1.1^\circ\text{C}$ ); максимальное повышение – в 1998 г. ( $\Delta t_w = 2.3^\circ\text{C}$ ),  $\Delta t_w > 1.0^\circ\text{C}$  – в 1991 ( $1.4^\circ\text{C}$ ) и 1988 ( $1.1^\circ\text{C}$ ) гг. В июле наибольшие отрицательные аномалии зарегистрированы в 1989 ( $-1.6^\circ\text{C}$ ), 2015 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ), 1996 и 2009 ( $-1.3^\circ\text{C}$ ) гг.; наибольшие положительные – в 1988 ( $2.2^\circ\text{C}$ ) и 1990 ( $1.6^\circ\text{C}$ ) гг.

В многолетнем ходе аномалий температуры воды в юго-западной части Татарского пролива в мае, июне и июле отрицательный тренд статистически не значим (соответственно  $y = -0.0133x + 0.2488$  ( $R^2 = 0.0329$ ),  $y = -0.0014x + 0.0343$  ( $R^2 = 0.0003$ ),  $y = -0.0014x + 0.0026$  ( $R^2 = 0.0003$ )). Лишь в мае наклон линии регрессии выражен в большей степени, т.е. в мае прослеживается тенденция к похолоданию прибрежных вод у северо-западных берегов Приморья.

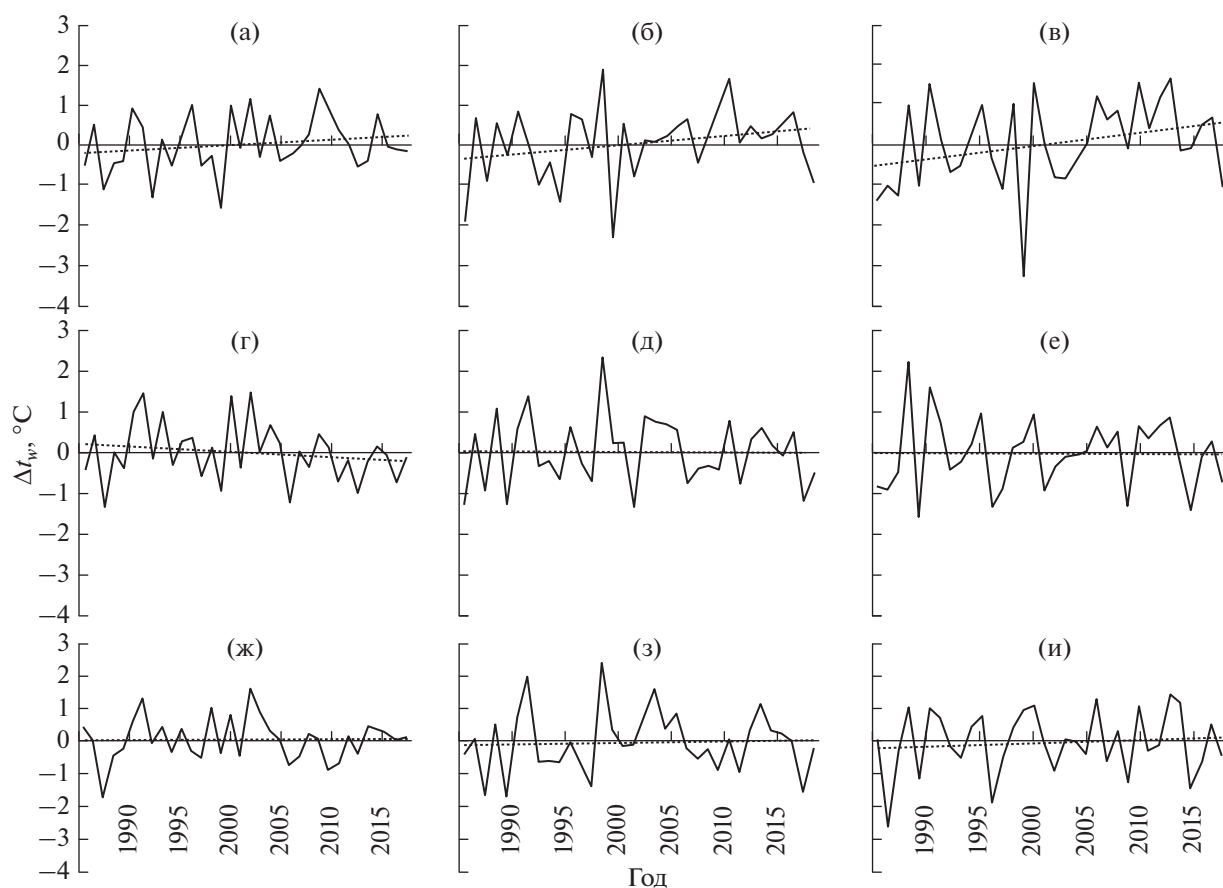
*Север Японского моря* (рис. 3ж–3и). В мае самое большое понижение температуры воды в районе, прилегающем к юго-восточному побережью Приморья и граничащем с югом Татарского пролива, зарегистрировано в 1987 ( $\Delta t_w = -1.7^\circ\text{C}$ ); наиболь-

шие положительные аномалии – в 2002 ( $1.6^\circ\text{C}$ ) и 1991 ( $1.3^\circ\text{C}$ ) гг. В июне значительные отрицательные аномалии наблюдались в 1987 и 1989 ( $-1.7^\circ\text{C}$ ), в 2017 ( $-1.6^\circ\text{C}$ ) и 1997 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ); максимальное повышение температуры – в 1998 ( $\Delta t_w = 2.4^\circ\text{C}$ ), 1991 ( $2.0^\circ\text{C}$ ), 2003 ( $1.6^\circ\text{C}$ ) и 2013 ( $1.1^\circ\text{C}$ ) гг. В июле наибольшие отрицательные значения  $\Delta t_w$  наблюдались в 1986 ( $-2.6^\circ\text{C}$ ), 1989 ( $-1.1^\circ\text{C}$ ), 1996 ( $-1.9^\circ\text{C}$ ), 2009 ( $-1.3^\circ\text{C}$ ) и 2015 ( $-1.5^\circ\text{C}$ ) гг.; наибольшие положительные значения – в 2013 ( $1.5^\circ\text{C}$ ), 2006 ( $1.3^\circ\text{C}$ ), 2014 ( $1.2^\circ\text{C}$ ), 1988, 2000 и 2010 ( $1.1^\circ\text{C}$ ) гг.

В районе юго-восточного Приморья в эти три месяца температурный тренд не выявлен ( $y = 0.001x + 0.0294$  ( $R^2 = 0.0002$ ),  $y = 0.0043x - 0.1088$  ( $R^2 = 0.002$ ),  $y = 0.0097x - 0.2061$  ( $R^2 = 0.01$ )), температура воды колеблется около среднего многолетнего значения.

#### Температура поверхностного слоя воды, по данным гидрометеорологических станций

*ГМС Советская Гавань* (рис. 4а–4в). В мае самые большие отрицательные аномалии темпера-



**Рис. 3.** Аномалии среднемесячной температуры морской воды ( $\Delta t_w$ ) в мае (а, г, ж), июне (б, д, з) и июле (в, е, и) от средней за период 1985–2018 гг.: а–в – северо-западная часть Татарского пролива, г–е – его юго-западная часть, ж–и – северная часть Японского моря; (–) –  $\Delta t_w$ , (···) – линейные тренды.

туры были отмечены в 1980 и 1987 (1.9°C), 2001 (–1.4°C), 1999 (–1.3°C) и 2005 (–1.2°C); наибольшие положительные аномалии – в 1990, 1995 и 2018 (1.5°C), 2009 и 2012 (1.4°C), 2014 (1.2°C), 1984 и 2000 (1.1°C) гг. В июне значительное понижение температуры воды было в 1981 ( $\Delta t_w = -2.0^\circ\text{C}$ ), 1983 (–1.7°C), 1987 и 1993 (–1.5°C), 1982, 1984 и 2001 (–1.1°C); наибольшее повышение – в 2010 (3.4°C), 1995 (2.4°C), 2013 (1.6°C), 2005 (1.5°C), 1991 (1.3°C) гг. В июле значительные отрицательные аномалии были отмечены в 1983 (–3.0°C), 2003 (–2.4°C), 1980 (–2.0°C), 1988 (–1.9°C), 1986 (–1.7°C), 1987 (–1.6°C), 2014 (–1.1°C); наибольшие положительные аномалии – в 2011 (2.5°C), 2010 (2.1°C), 1995 (1.8°C), 2004 и 2017 (1.6°C), 1997 и 2005 (1.4°C), 2001 (1.1°C) гг.

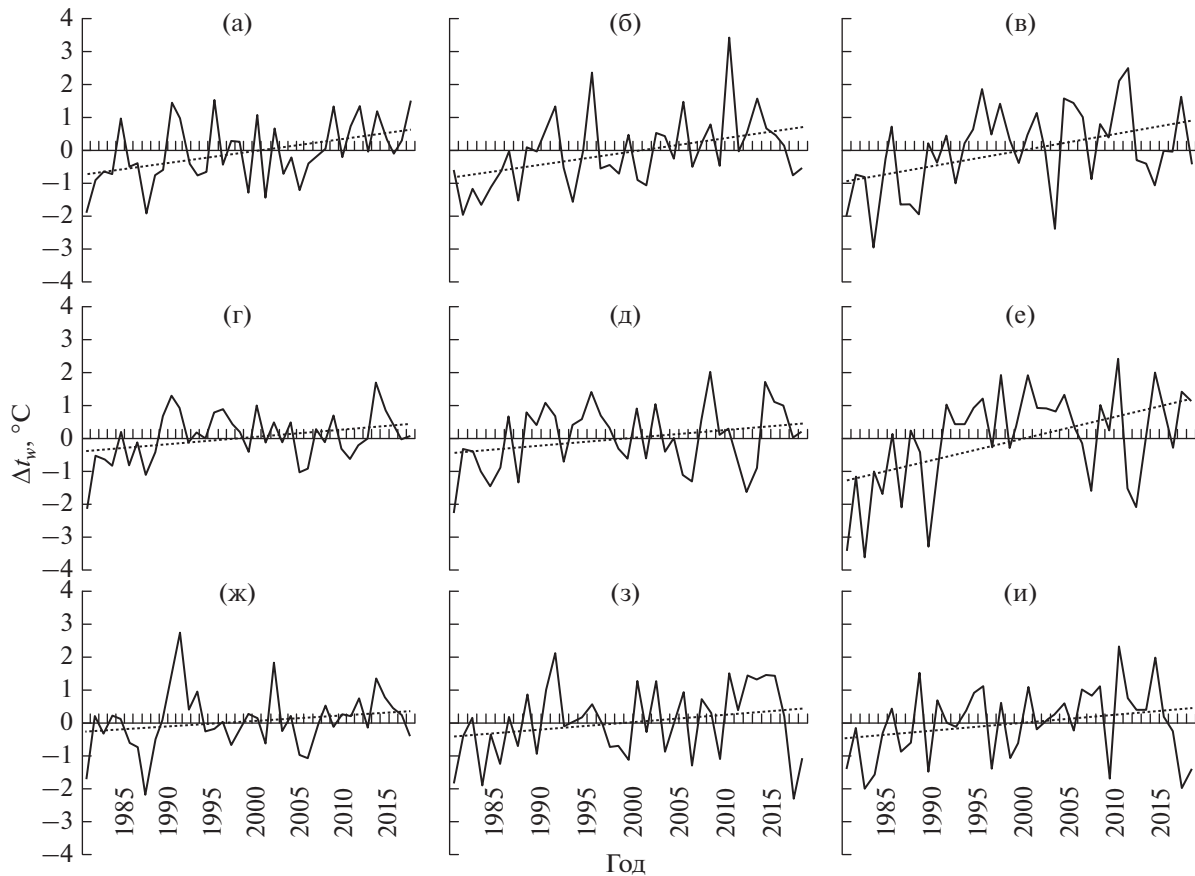
В мае, июне и июле в ходе аномалий температуры воды на ГМС Советская Гавань выявлен положительный значимый ( $p < 0.05$ ) тренд: соответственно  $y = 0.035x - 0.7392$  ( $R^2 = 0.1792$ ),  $y = 0.0406x - 0.8606$  ( $R^2 = 0.1780$ ),  $y = 0.047x - 0.9683$  ( $R^2 = 0.1801$ ), т. е. температура воды у побережья

северо-западной части Татарского пролива за рассматриваемый период повысилась.

*ГМС Сосуново* (рис. 4г–4е). В мае самые значительные отрицательные аномалии отмечены в 1980 (–2.1°C), 1987 г. (–1.1°C); наибольшие положительные аномалии – в 2014 (1.7°C) и 1990 (1.3°C) гг. В июне самое большое понижение температуры воды было в 1980 ( $\Delta t_w = -2.2^\circ\text{C}$ ), 2012 (–1.6°C), 1984 (–1.4°C), 1987 и 2006 (–1.3°C), 2005 (–1.1°C); максимальное повышение – в 2008 (2.0°C), 2014 (1.7°C), 1995 (1.4°C), 1990 и 2015 (1.1°C) гг. В июле самая низкая температура наблюдалась в 1982 ( $\Delta t_w = -3.6^\circ\text{C}$ ), 1980 (–3.4°C), 1989 (–3.3°C), 1986 и 2012 (–2.1°C), 1981 (–1.2°C), 1983 (–1.0°C), 1984 (–1.7°C), 2007 (–1.6°C), 2011 (–1.5°C); самая высокая – в 2010 ( $\Delta t_w = 2.4^\circ\text{C}$ ), 2014 (2.0°C), 1997 и 2000 (1.9°C), 2017 (1.4°C), 2004 (1.3°C), 1995 (1.2°C) гг.

В ходе аномалий температуры воды на ГМС Сосуново в мае и июле выявлен положительный значимый ( $p < 0.05$ ) тренд:  $y = 0.0209x - 0.3746$  ( $R^2 = 0.1031$ ) и  $y = 0.0643x - 1.3312$  ( $R^2 = 0.2380$ ), следовательно, у юго-западного побережья Татарского пролива в мае и июле происходит рост тем-





**Рис. 4.** Аномалии температуры морской воды ( $\Delta T_w$ ) в районах расположения гидрометеостанций в мае (а, г, ж), июне (б, д, з) и июле (в, е, и) от средней за период 1980–2018 гг.: а–в – Советская Гавань, г–е – Сосуново, ж–и – Рудная Пристань; обозначения см. на рис. 3.

пературы воды. В июне тренд не выявлен ( $y = 0.0217x - 0.4285$  ( $R^2 = 0.0643$ )), колебания температуры происходят около среднего многолетнего.

*ГМС Рудная Пристань* (рис. 4ж–4и). В мае значительные отрицательные аномалии наблюдались в 1987 ( $-2.2^\circ\text{C}$ ), 1980 ( $-1.7^\circ\text{C}$ ), 2006 ( $-1.1^\circ\text{C}$ ), 2005 ( $-1.0^\circ\text{C}$ ); положительные – в 1991 ( $2.7^\circ\text{C}$ ), 2002 ( $1.8^\circ\text{C}$ ), 1990 и 2014 ( $1.3^\circ\text{C}$ ) гг. В июне значительное понижение температуры воды отмечено в 1980 ( $\Delta T_w = -2.2^\circ\text{C}$ ), 2012 ( $-1.6^\circ\text{C}$ ), 1984 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ), 1987 и 2006 ( $-1.3^\circ\text{C}$ ), 2005 г. ( $-1.1^\circ\text{C}$ ); наибольшее повышение – в 1991 ( $2.1^\circ\text{C}$ ), 2010 ( $1.5^\circ\text{C}$ ), 2012 и 2014–2015 ( $1.4^\circ\text{C}$ ), 2000, 2002 и 2013 ( $1.3^\circ\text{C}$ ) гг. В июле значительные отрицательные аномалии были отмечены в 1982 и 2017 ( $-2.0^\circ\text{C}$ ), 2009 ( $-1.7^\circ\text{C}$ ), 1983 ( $-1.6^\circ\text{C}$ ), 1989 ( $-1.5^\circ\text{C}$ ), 1980, 1996, 2018 и 2012 ( $-1.4^\circ\text{C}$ ), 1998 г. ( $-1.1^\circ\text{C}$ ); наибольшие положительные – в 2010 ( $2.3^\circ\text{C}$ ), 2014 ( $2.0^\circ\text{C}$ ), 1988 ( $1.5^\circ\text{C}$ ), 1995, 2000 и 2008 ( $1.1^\circ\text{C}$ ) гг.

В мае, июне и июле среднемесячная температура воды у северо-западного побережья Японского моря колеблется около среднего за весь период наблюдений с несущественным ( $p > 0.05$ )

положительным трендом ( $y = 0.0165x - 0.2848$  ( $R^2 = 0.0455$ ),  $y = 0.0225x - 0.4417$  ( $R^2 = 0.0567$ ),  $y = 0.0229x - 0.4896$  ( $R^2 = 0.0584$ )).

#### Особенности барических полей во время ската и возврата приморской горбуши

Атмосферная циркуляция во многом определяет термический режим поверхностных вод и динамику течений. Основными структурными элементами циркуляции воздушных масс над Дальним Востоком в тёплый сезон являются летняя дальневосточная депрессия (ЛДД) и охотский антициклон (ОА) (Шатилина и др., 2019). Эти структуры представлены на рис. 5.

*Июнь 2012 г.* – минимальная условная выживаемость поколения 2011 г.,  $K_g = 0.86$  (табл. 1). Над большей частью Японского моря и прилегающей частью суши отмечался высотный гребень, в вершине которого находился очаг повышенных значений геопотенциала ( $H_{500}$ ). Над Охотским морем наблюдался холодный высотный циклон, в дельте высотной ложбины отмечался очаг с экс-

тремально низкими значениями  $H_{500}$ , что свидетельствует об ослаблении влияния гавайского антициклона (рис. 5в). В приземном поле центр ЛДД отмечался в координатах  $117^\circ$  в.д.  $45^\circ$  с.ш., а центр ОА –  $155^\circ$  в.д.  $46^\circ$  с.ш., что южнее их среднего климатического положения (рис. 5г). Основной поток тёплого воздуха был сосредоточен над континентальными районами Дальнего Востока, что является экстремальным, а над морем наблюдались восточные вторжения холодного воздуха по периферии антициклона, которые задерживали прогрев вод во время ската молоди горбуши. Очаг экстремально тёплых воздушных масс у земли был приурочен к вершине тропосферного гребня, а очаг холодных располагался несколько восточнее от очага экстремально низких значений  $H_{500}$  (рис. 5в). По данным ГМС Соусуново, отмечен пониженный фон поверхностной температуры воды ( $\Delta t_w = -1.6^\circ\text{C}$ ), что свидетельствует об усилении влияния холодного Приморского течения.

*Май 2009 г.* – максимальная условная выживаемость поколения 2008 г.,  $K_g = 3.86$  (табл. 1). Структура барических полей существенно отличалась от таковой в июне 2012 г. Изогипсы давления  $H_{500}$  имели зональный характер, холодная депрессия располагалась в северо-западной части материкового побережья; над районом воспроизводства в зональном потоке воздушных масс наблюдались повышенные значения  $H_{500}$  (рис. 5а). В приземном поле центр ЛДД располагался на севере ( $125^\circ$  в.д.  $57^\circ$  с.ш.); в передней части приземных циклонов, формирующих депрессию, распределялись тёплые воздушные массы (рис. 5б). Наибольшие положительные аномалии ( $1.5^\circ\text{C}$ ) были отмечены в Татарском проливе, что свидетельствует об усилении влияния на район воспроизводства тёплых вод Цусимского течения.

*Июнь 2018 г.* – средняя условная выживаемость ( $K_g = 1.13$ ) и низкий возврат поколения 2016 г. (табл. 1). Охотское море находилось под воздействием обширной холодной депрессии. Области отрицательных экстремальных значений  $H_{500}$  располагались над Охотским морем и континентальными районами Приморского края (рис. 5ж). В приземном поле над Охотским морем преобладало поле ОА. Результатом охотских вторжений было появление областей экстремально низкой температуры воздуха у земли, располагающихся над северо-западной частью Охотского моря и Татарским проливом (рис. 5з). Активной оказалась первая (холодная) стадия дальневосточного муссона, которая и определила особенности термического режима в Японском море и прилегающих районах.

*Июнь 2010 г.* – средняя условная выживаемость молоди поколения 2009 г. ( $K_g = 1.95$ ) и максимальный возврат горбуши 2010 г. (табл. 1). Центр

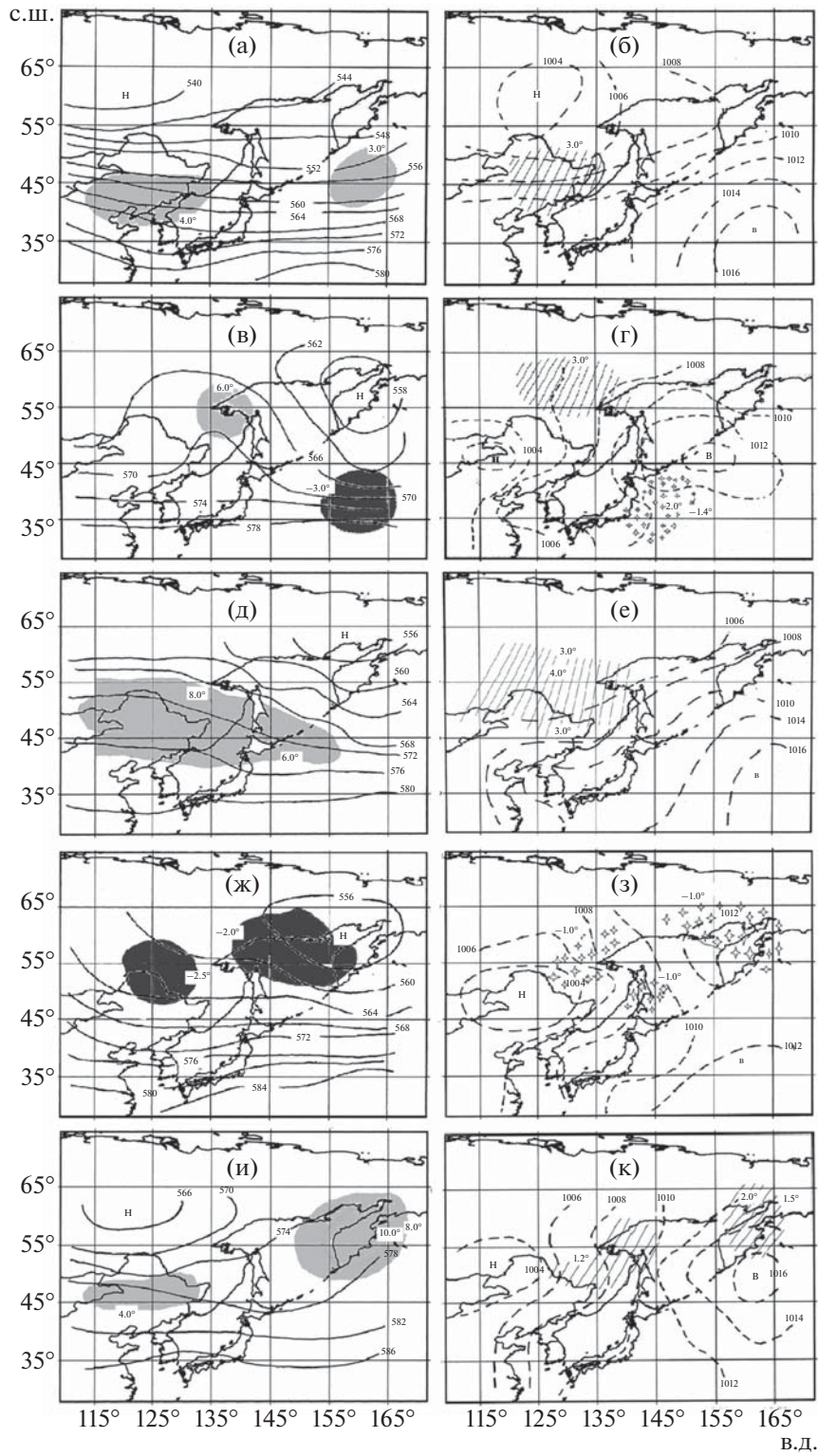
холодной тропосферной депрессии смещён в северо-восточную часть Охотского моря, Японское море находилось под влиянием тёплого тропосферного гребня. Такая структура барического поля была аномальной, что видно по положению и величинам областей с экстремальными значениями  $H_{500}$  (рис. 5д). В приземном поле отмечалась вторая (тёплая) стадия летнего муссона, очаги тёплых воздушных масс которого располагались над Амуром и северной частью Татарского пролива (рис. 5е). Эти условия определяли экстремально тёплый режим в рассматриваемых районах Японского моря.

*Июль 2016 г.* – максимальная условная выживаемость поколения 2014 г. ( $K_g = 3.12$ ) и высокий возврат горбуши (табл. 1). Центр тропосферной депрессии располагался над северо-западной частью материкового побережья Охотского моря. Области экстремальных аномалий  $H_{500}$  располагались над Амуром и восточной частью Охотского моря (рис. 5и). Центр ЛДД был смещён на восток. Японское море находилось под воздействием гребня гавайского антициклона, очаги экстремально тёплых воздушных масс локализовались над областью депрессии и над восточной частью Охотского моря. Температура воды в районах воспроизводства и миграций была выше нормы (рис. 5к).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Уловы приморской горбуши в 1980–1999 гг. были ниже, чем в 2000–2019 гг. (рис. 2). Увеличение запаса и уловов горбуши совпало с положительным направлением тренда аномалий температуры воды в прибрежной зоне в мае, июне и июле 1980–2018 гг. (рис. 4): в период низких уловов (до 2000 г.) наблюдались преимущественно отрицательные аномалии температуры, а затем стали преобладать положительные. В эти же месяцы в мористой части районов положительные аномалии температуры воды преобладают в Татарском проливе, а в северной части Японского моря их проявления незначительны (рис. 3).

Выживаемость молоди горбуши в 2009 и 2015 гг. была максимальной, что подтверждается кратностью возврата (табл. 1). В период ската молоди в мае 2009 г. температура поверхностного слоя воды была выше средней за период исследования, причём наибольшее повышение ( $\Delta t_w = 1.5^\circ\text{C}$ ) произошло на севере как в прибрежной зоне (ГМС Советская Гавань), так и мористее, что связано, возможно, с повышением влияния на район воспроизводства тёплых вод Цусимского течения. Благоприятным условиям выживания молоди соответствовала синоптическая обстановка, когда центр ЛДД располагался на  $55^\circ$  с.ш. и в передней части приземных циклонов распространялись тёплые воздушные массы.



**Рис. 5.** Среднемесячная структура поля геопотенциала ( $H_{500}$ ) (а, в, д, ж, и), приземного поля давления ( $P_0$ ) и приземной температуры воздуха ( $t_a$ ) (б, г, е, з, к): а, б – май 2009 г.; в, г – июнь 2012 г.; д, е – июнь 2010 г.; ж, з – июнь 2018 г.; и, к – июль 2016 г.; (—) – изолинии  $H_{500}$ , гПа; (- - -) – изолинии  $P_0$ , гПа; (■), (□) – области экстремально низких и экстремально высоких значений  $H_{500}$ ; (⊗), (⊚) – то же  $t_a$ , Н – центр низкого давления, В – центр высокого давления.

В 2012 г. наблюдалась низкая выживаемость молоди. В этот год очаг холодных воздушных масс у земли располагался несколько восточнее от очага экстремально низких значений  $H_{500}$  и отмечался пониженный фон поверхностной температуры воды. Так, значительное понижение ( $\Delta t_w = -1.6...-2.1^\circ\text{C}$ ), отмеченное в июне–июле на ГМС Сосуново, свидетельствует об усилении влияния холодного Приморского течения.

В июне 2018 г., когда наблюдалась средняя выживаемость молоди, активной оказалась первая (холодная) стадия дальневосточного муссона, которая и определила особенности термического режима в Японском море и прилегающих районах. Понижение температуры воды в Татарском проливе ( $\Delta t_w$  в пределах  $-0.5...-1.0^\circ\text{C}$ ) критично не повлияло на выживаемость горбуши.

Максимальный возврат горбуши проходил в 2010 и 2016 гг. при высоких положительных аномалиях температуры воды (рис. 6). Так, в июне 2010 г. максимальное повышение температуры произошло на ГМС Советская Гавань ( $\Delta t_w = 3.4^\circ\text{C}$ ), на остальных станциях по направлению к югу  $\Delta t_w$  составила соответственно 0.3 и  $1.5^\circ\text{C}$ , а в июле – 2.1, 2.4 и  $2.3^\circ\text{C}$ , т.е. нагрев воды вдоль берега в июле произошёл практически на всей акватории одновременно. В мористой части также отмечены положительные аномалии температуры, которые в июне в районах исследования в порядке с севера на юг составляли 1.7, 0.8 и  $0.1^\circ\text{C}$ , а в июле – 1.6, 0.7 и  $1.1^\circ\text{C}$ .

В период очень низкого возврата горбуши в 2009 г. почти на всей исследуемой акватории преобладали отрицательные аномалии температуры воды: в июне  $-0.5$  (ГМС Советская Гавань),  $-1.1$  и  $-0.9^\circ\text{C}$  (ГМС Рудная Пристань и мористее), а в июле на юге воды ещё больше охладились –  $\Delta t_w = -1.7$  и  $-1.3^\circ\text{C}$ . Повышение температуры было отмечено на севере: в июне в Татарском проливе ( $\Delta t_w = 0.9^\circ\text{C}$ ), а в июле – на ГМС Советская Гавань ( $0.4^\circ\text{C}$ ), и незначительное повышение – на ГМС Сосуново в июне и июле ( $0.1$  и  $0.2^\circ\text{C}$ ). Возможно, максимальный возврат приморской горбуши в 2010 и 2016 гг. был связан с перераспределением анадромных миграционных потоков в связи с благоприятным температурным режимом морских вод района исследования, в результате чего к рекам Приморского края подошли также рыбы других япономорских стад (рис. 5д, 5е, 5и, 5к).

На основании анализа синоптических процессов, описанных в работе, составлены схемы благоприятных или неблагоприятных климатических условий для анадромной миграции приморской горбуши (рис. 7). Раннее начало второй стадии летнего дальневосточного муссона в период анадромной миграции приводит к формированию тёплых режимов и появлению термических экстремумов на поверхности Японского моря, что создаёт благоприятные условия для подхода гор-

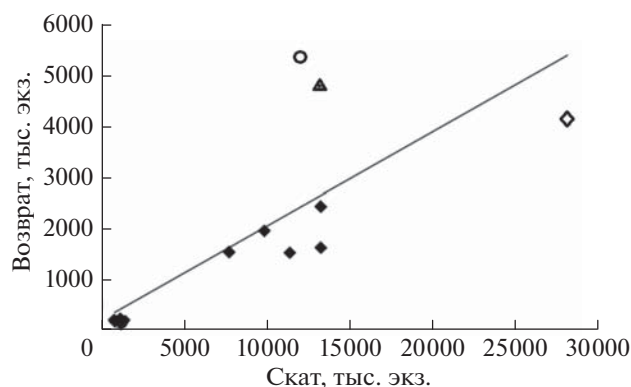


Рис. 6. Зависимость величины возврата от численности скатившейся молоди приморской горбуши *Onco-rhynchus gorbuscha* в реках Приморского края в 2000–2017 гг. ( $R^2 = 0.6269$ ): (○) – 2010, (◊) – 2012, (▲) – 2016, (◆) – остальные годы.

буши к Приморскому побережью. А с усилением влияния гавайского антициклона над Японским морем формируются области с экстремально высокой температурой воздуха (рис. 7а), что является предпосылкой для экстремально высоких уловов горбуши. Задержка подходов наблюдается при появлении над Охотским морем высотной депрессии, а в приземном поле – области высокого давления (рис. 7б). Попытка прогнозирования развития охотского антициклона была изложена в работе Шатилиной с соавторами (2019).

## ВЫВОДЫ

1. В период относительно низких уловов приморской горбуши (1980–1999 гг.) температура прибрежных вод характеризовалась отрицательными аномалиями, а увеличение уловов с 2000 г. произошло, когда температура стала повышаться.
2. Низкие подходы горбуши наблюдаются при значительном развитии охотского антициклона, а при ослаблении его интенсивности можно ожидать хорошие подходы. При большой повторяемости ложбин холода, характерных для первой (холодной) стадии муссона, подходы горбуши на нерест задерживаются. По интенсивности развития охотского антициклона можно судить о влиянии гидрометеорологических факторов на величину возврата приморской горбуши.
3. Наиболее благоприятными условиями для подхода горбуши к приморскому побережью в период анадромной миграции является усиление второй стадии летнего муссона, обусловленного распространением гавайского антициклона на Японское море и появлением термических экстремумов на его поверхности.
4. При резком снижении температуры морских прибрежных вод подходы горбуши к нерестовым



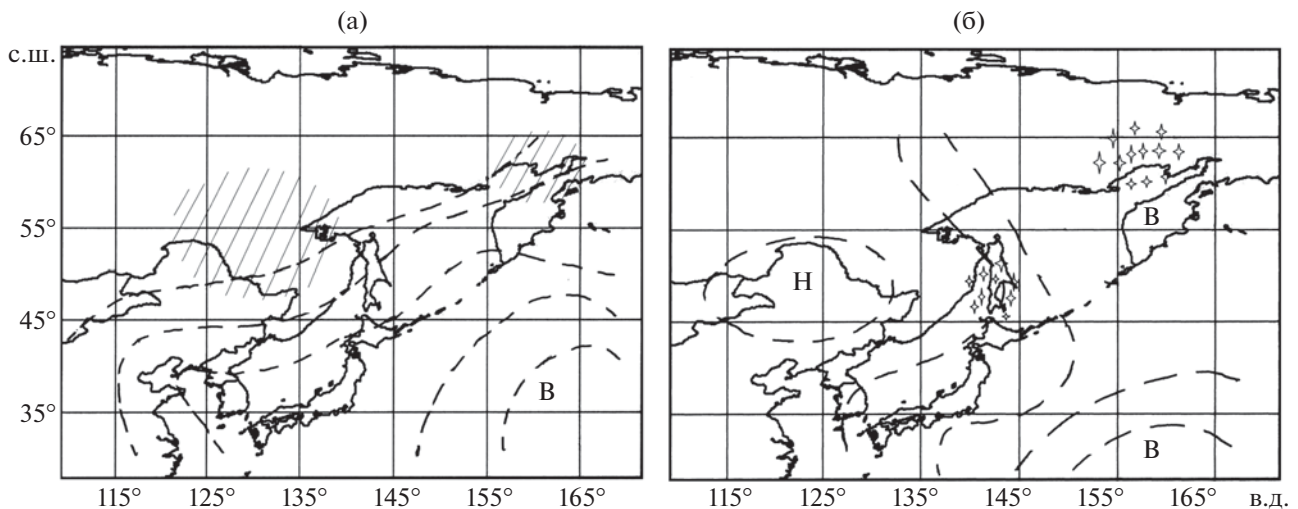


Рис. 7. Схема благоприятных (а) и неблагоприятных (б) климатических условий для подходов горбуши *Oncorhynchus gorbusha*; обозначения см. на рис. 5.

рекам задерживаются и даже может произойти перераспределение анадромных миграционных потоков приморской горбуши в подзоне Приморье.

5. Термический режим морских вод, формирующийся под влиянием холодной и тёплой стадий дальневосточного муссона, оказывает значительное влияние на анадромную миграцию горбуши, но требуется дальнейшая детализация этих исследований. Полученные в работе результаты могут быть использованы для краткосрочного прогнозирования динамики подхода приморской горбуши.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бугаев А.В., Тепнин О.Б. 2011. Оценка влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 67–87.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. 2018. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 49. С. 5–50. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2018.49.5-50>
- Василенко О.В. 1959. Вопросы биологии приморской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 47. С. 111–117.
- Василенко-Лукина О.В. 1962. О биологии приморской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 4 (25). С. 604–608.
- Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф. 1996. Динамика численности приморской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 178–193.
- Гайко Л.А. 2005. Особенности гидрометеорологического режима прибрежной зоны залива Петра Великого (Японское море). Владивосток: Дальнаука, 151 с.
- Гайко Л.А. 2006. Марикультура: прогноз урожайности с учетом воздействия абиотических факторов. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Гайко Л.А. 2007. Тенденция изменчивости температуры воды и воздуха в прибрежных районах северо-западной части Японского моря // Дальневосточные моря России. Кн. 1. Океанологические исследования. М.: Наука. С. 307–332.
- Гайко Л.А. 2013. Многолетняя изменчивость температуры воды и воздуха у российского побережья Японского моря по данным гидрометеорологических станций // Океанологические исследования дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Кн. 1 / Под ред. Акуличева В.А. Владивосток: Дальнаука. С. 64–78.
- Гайко Л.А. 2016. Сравнительный анализ изменчивости температуры воды и воздуха за последние десятилетия вдоль побережья Приморского края (Японское море) // Наука в современном мире. № 6. С. 11–18.
- Гайко Л.А. 2019. Температурные изменения вдоль побережья Приморского края в современный период (северо-западная часть Японского моря) / Вестн. СВНЦ. № 2. С. 29–37. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2019-58-2-29-37>
- Горяинов А.А., Шатилина Т.А., Цицашвили Г.Ш. и др., 2007. Климатические причины снижения запасов амурских лососей в 20-м столетии // Дальневосточный регион – рыбное хозяйство. № 1–2. С. 94–113.
- Кагановский А.Г. 1949. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 31. С. 3–55.
- Каев А.М. 1985. Температура воды в период нагула молоди как фактор для прогнозирования изменений численности кеты // Там же. Т. 110. С. 70–76.
- Котенев Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. 2010. Изменения климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. промысл. океанологии. Вып. 7. № 1. С. 60–92.
- Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. 2015. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 143–161.

- Кровнин А.С., Кловач Н.В., Котенев Б.Н., Мурый Г.П. 2010. Связь уловов западно-камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и нерки *O. nerka* с температурой поверхности океана в северном полушарии и прогноз их вылова на 2010 г. // Рыб. хоз-во. № 3. С. 43–46.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67, 242 с.
- Миловидова-Дубровская Н.В. 1937. Материалы к биологии и промыслу приморской горбуши // Там же. Т. 12. С. 102–114.
- Назаров В.А., Лысенко А.В. 2018. Итоги лососевой путин 2018 г. в Приморском крае // Бюлл. № 13. Реализация “Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 240–254.
- Пушкарева Н.Ф. 1975. Основные черты биологии приморской горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) // Изв. ТИНРО. Т. 96. С. 167–174.
- Пушкарева Н.Ф. 1981. Воспроизводство и промысел приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Там же. Т. 105. С. 66–78.
- Семенченко А.Ю. 2006. Приморская горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)) в прибрежный и речной периоды жизни. Ч. 1. Динамика численности. Ч. 2. Биология // Бюлл. № 1. Реализация “Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 98–114.
- Фельдман М.Г., Шевляков Е.А. 2015. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного воздействия плотностной регуляции и внешних факторов среды // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 88–114.
- Шатилина Т.А., Анжина Г.И. 2010. Режимные особенности дальневосточной депрессии во второй половине 20-го и начале 21 века // Матер. X науч. конф. “Современные геофизические и географические исследования на Дальнем Востоке”. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 51–57.
- Шатилина Т.А., Анжина Г.И. 2011. Изменчивость интенсивности дальневосточного муссона в 1948–2010 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 146–159.
- Шатилина Т.А., Цицашвили Г.Ш., Радченкова Т.В. 2018. Режим охотского антициклона и климатические экстремумы в Курило-Хоккайдском регионе в летний период 1950–2017 гг. // Тез. докл. II Всерос. конф. “Гидрометеорология и экология: научные и образовательные достижения и перспективы развития”. Санкт-Петербург. С. 491–494.
- Шатилина Т.А., Цицашвили Г.Ш., Радченкова Т.В. 2019. Особенности изменчивости летних центров действия атмосферы над Дальним Востоком и климатические экстремумы в период 1980–2017 гг. // Уч. зап. РГГМУ. № 56. С. 61–80.  
<https://doi.org/10.33933/2074-2762-2019-56-61-80>
- Шершнев А.П. 1974. Температурный режим прибрежной зоны моря и его влияние на биологию осенней кеты // Изв. ТИНРО. Т. 93. С. 19–24.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. 2019. Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Там же. Т. 196. С. 3–22.  
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-196-3-22>
- NEAR-GOOS. 2019. Regional real time data base. ([http://ds.data.jma.go.jp/gmd/goos/data/rrtdb/jma-pro/cobe\\_sst\\_glb\\_M.html](http://ds.data.jma.go.jp/gmd/goos/data/rrtdb/jma-pro/cobe_sst_glb_M.html). Version 12/2019)
- NPAFC. 2000–2019. North Pacific Anadromous Fish Commission. ([http://www.npafc.org/new/pub\\_documents.html](http://www.npafc.org/new/pub_documents.html))
- Vernon E.H. 1958. An examination of factors affecting the abundance of pink salmon in the Fraser River // Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Progr. Rept. № 5, 49 p.

## ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ РАЗРЯДЫ ПЕРИСТОУСЫХ СОМОВ *SYNODONTIS* (МОСНОКИДАЕ): ОСОБЕННОСТИ И МЕХАНИЗМЫ ЭЛЕКТРОГЕНЕРАЦИИ

© 2021 г. В. Д. Барон<sup>1</sup>, \*, А. А. Орлов<sup>1</sup>

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

\*E-mail: vbaron@mail.ru

Поступила в редакцию 06.05.2020 г.

После доработки 10.05.2020 г.

Принята к публикации 11.05.2020 г.

Изучены электрические разряды у двух видов перистоусых сомов *Synodontis clarias* и *S. membranaceus*. У *S. clarias* обнаружена постоянная генерация слабых электрических импульсов с относительно стабильной частотой ( $\sim 30 \text{ с}^{-1}$ ) и амплитудой, достигающей 200 мкВ. У представителей обоих видов при агрессивно-оборонительном поведении в парах особей зарегистрированы как относительно короткие двухфазные разряды двух типов, отличающиеся суммарной длительностью и отношением положительной и отрицательной фаз, так и продолжительные импульсы разнообразной формы с характерной фронтальной изрезанностью. У *S. membranaceus* зарегистрированы короткие двухфазные разряды как первого, так и второго типа. С помощью простой компьютерной модели осуществлена попытка реконструкции процесса образования продолжительных электрических разрядов из коротких элементарных импульсов.

**Ключевые слова:** перистоусые сомы, *Synodontis clarias*, *S. membranaceus*, слабоэлектрические рыбы, разряды электрического органа, электрокоммуникация, электрорецепция.

DOI: 10.31857/S0042875221020016

Кроме хорошо известных двух основных групп пресноводных слабоэлектрических рыб – африканских Mormyriiformes и южноамериканских Gymnotoidei, – использующих свои электрические органы и электрорецепторные системы для коммуникации и локации (обнаружения объектов), в последние годы обнаружены представители ещё ряда таксонов, генерирующих электрические разряды, которые в основном составляют группу слабоэлектрических сомов. Способность генерировать электрические разряды обнаружена к настоящему времени у представителей пяти семейств сомообразных (Siluriformes). Кроме хорошо известного сильноэлектрического сома *Malapterurus electricus* (Malapteruridae), специализированная электрическая активность зарегистрирована у представителей родов: *Synodontis* (Mochokiidae) (Hagedorn et al., 1990; Baron et al., 1994a, 2002; Boyle et al., 2014; Орлов и др., 2017, 2019; Kéver et al., 2020), *Clarias* и *Heterobranchus* (Clariidae) (Baron et al., 1994b; Барон и др., 2008; Oshanskiy et al., 2020), *Ompok* (Siluridae) (Моршнева, Ольшанский, 1997) и *Auchenoglanis* (Claroteidae) (Барон и др., 1996; Орлов и др., 2015). Анализ морфологических характеристик позволяет рассматривать представителей семейства Claroteidae и силь-

ноэлектрических сомов (Malapteruridae) как филогенетически близкородственные линии (de Pinna, 1993). Однако более поздние данные указывают, что электрические органы (электрогенераторные структуры в случае Claroteidae) у представителей этих двух таксонов возникли, скорее всего, независимо друг от друга (Alves-Gomes, 2001).

Формы разрядов электрических органов у Mormyriiformes и Gymnotoidei за счёт высокой синхронизации, которая обеспечивается системой нервного контроля, в точности повторяют форму разрядов одиночных электрических клеток (электроцитов). В большинстве случаев паттерны разрядов у этих рыб являются видовым или родовым признаком, а их электрические параметры, например длительность, жёстко привязаны к интервалу частот соответствующего типа электрорецепторов, что позволяет использовать электрические органы и сенсорные системы для обнаружения объектов или коммуникации (Heiligenberg, 1977; Hopkins, 1986).

Обнаруженные у большинства слабоэлектрических сомов паттерны разрядов крайне разнообразны. Попытка систематизации разнообразия формы электрических разрядов, зарегистрированных в продолжительных по времени опытах



у представителей нескольких видов перистоусых сомов *Synodontis* нильской фауны, показала, что наравне с постоянно встречающимися сравнительно короткими импульсами, не превышающими нескольких миллисекунд, основной массив электрической активности у *Synodontis* представлен более длительными (>10–20 мс) разрядами разной продолжительности и формы (Орлов и др., 2017, 2019). Это позволило предположить, что механизм образования таких импульсов может быть связан с последовательной временной суммацией коротких (элементарных) импульсов отдельных электроцитов, подобно тому, как это происходит в мышечных тканях при образовании тетануса в результате согласованной активности отдельных мышечных волокон. Похожие по длительности типы разрядов описаны у представителей родов *Clarias* и *Auchenoglanis* и неизвестны в других группах пресноводных электрических рыб (Baron et al., 1994b; Орлов и др., 2015).

Калмийн (Kalmijn, 1974) полагал, что электро-сенсорная система сомов, образованная исключительно низкочастотными ампулированными электрорецепторами, способна лишь к пассивной рецепции внешних электрических полей в основном абиотического происхождения. Однако обнаруженные у ряда представителей сомообразных электрические разряды, параметры которых за счёт увеличения длительности и амплитуды в процессе суммации приближаются к оптимальным динамическим и частотным диапазонам чувствительности собственных ампулированных рецепторов (Lissmann, Machin, 1963; Peters, Buwalda, 1972; Hanika, Kramer, 2000), показывают возможность, по крайней мере, внутривидовой коммуникации.

Цель работы – изучить электрическую активность *S. clarias* и *S. membranaceus* (двух из 11 видов перистоусых сомов, представляющих нильскую фауну, на которых ранее исследования подобного рода не проводились) и с помощью простой компьютерной модели реконструировать процесс образования продолжительных электрических разрядов из коротких элементарных импульсов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объекты исследования – 6 экз. *S. clarias* стандартной длиной (SL) 118–180 мм и 5 экз. *S. membranaceus* SL 211–245 мм – были выловлены из системы р. Баро (Baro) и её притоков в бассейне Белого Нила на юго-западе Эфиопии. Рыб отлавливали жаберными или рамными сетями, после чего доставляли в полевую лабораторию, где содержали в пластиковых 40-литровых контейнерах в воде из водоёма, в котором они были добыты, при постоянной аэрации и активной фильтрации. Период акклимации перед первыми записями составлял от 2 ч до нескольких суток. Температура и электропроводность воды в разных ло-

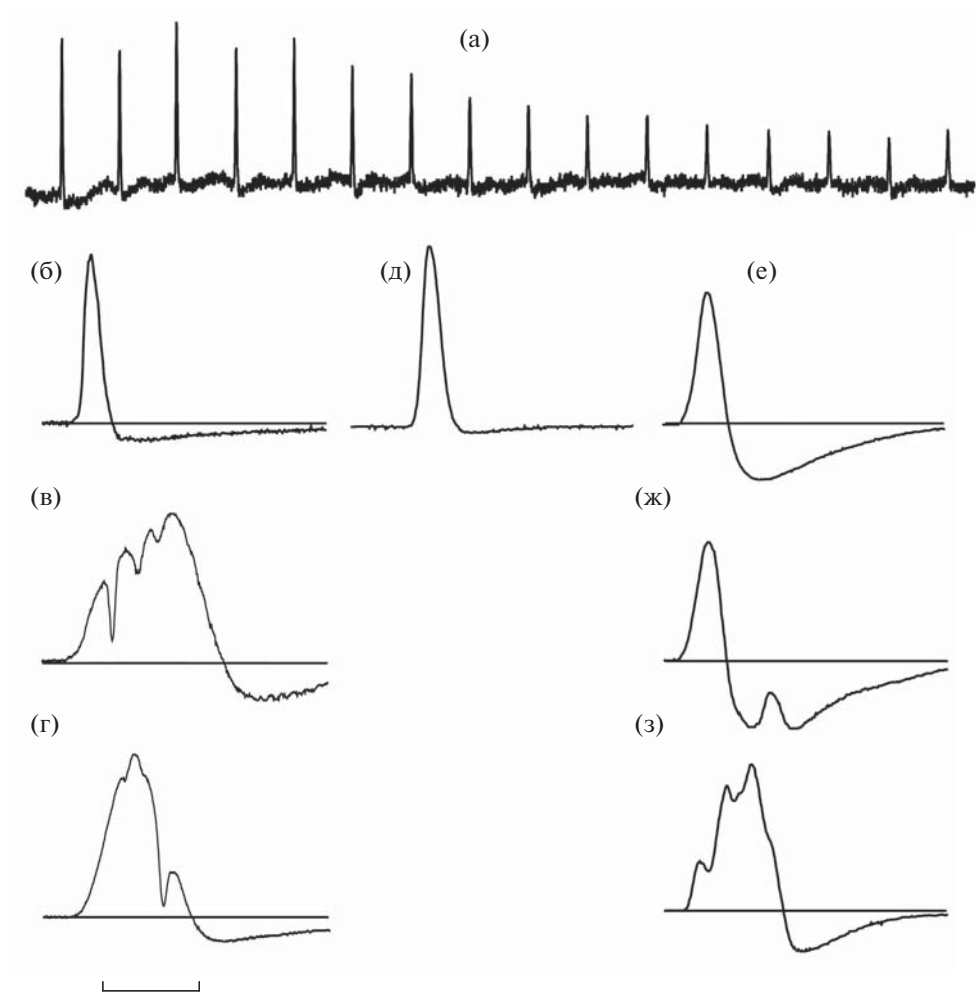
кальностях варьировали в пределах 27.0–29.5°C и 108–159 мкСм/см. Опыты проводили при естественной освещённости круглосуточно в экспериментальном аквариуме размером 40 × 30 × 20 см, наполненном водой, в которой рыб содержали.

Электрические разряды регистрировали, как правило, у свободно плавающих рыб с помощью двух стержневых электродов из графита, прикреплённых к коротким стенкам аквариума. Усиленные дифференциальным усилителем (Isolated Low-Noise Bio-Amplifier, Iso-DAM, WPI) сигналы (×100, 0.0001–10 кГц) подавались на вход аналого-цифрового преобразователя (DAQ-card AI-16E-4, National Instruments), соединённого с PCMCIA-входом ноутбука, и оцифровывались (частота дискретизации 20 кГц, 12 бит). Для записи и анализа сигналов в реальном времени использовали адаптированное к устройству оцифровки собственное программное обеспечение, разработанное в программной среде LabView 7.0. Данный софт снабжён регулируемым пороговым устройством (дискриминатором), которое позволяет записывать в отдельные файлы только те сигналы, амплитуды которых превышают в конкретном опыте некоторый заданный уровень, и отсеивать тем самым прочий электрический фон.

Для реконструкции процесса образования продолжительных электрических разрядов из коротких элементарных импульсов использовали программу, написанную в среде LabWindows SVI (National Instruments). Она выполнена в виде графического интерфейса и может одновременно импортировать до 20 предварительно записанных элементарных разрядов, после чего в режиме реального времени позволяет вручную производить суперпозицию (алгебраическое сложение) всех загруженных импульсов. Изменяя соответствующим образом (как правило, поочерёдно) амплитуды и фазы импульсов можно добиться довольно близкого сходства паттерна получающегося суммарного импульса с реальным реконструируемым электрическим разрядом.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

У одиночных свободно плавающих особей *S. clarias* обнаружена постоянная и продолжающаяся всё время наблюдений спонтанная генерация слабых электрических разрядов с частотой ~30 с<sup>-1</sup> (рис. 1а). Амплитуды разрядов при нахождении рыбы в центральной части аквариума составляли 30–200 мкВ, в то время как величины межимпульсных интервалов отличались крайней стабильностью: у всех исследованных рыб эти значения находились в диапазоне 33–36 мс. Для более точного определения формы отдельных импульсов рыб помещали в препятствующий свободному движению цилиндрический футляр из крупноячеистой пластиковой сетки, а отведение



**Рис. 1.** Электрические разряды *Synodontis clarias* (а–г) и *S. membranaceus* (д–з); на всех записях отклонение вверх соответствует по знаку электроотрицательности ростральной части рыбы: а – амплитудная модуляция разрядов связана с изменением положения рыбы относительно электродов при свободном движении; б–з – нормированные по амплитуде осциллограммы. Масштаб: а – 50, б–з – 5 мс.

осуществляли точечным электродом относительно индифферентного, расположенного в дальнем углу аквариума. Один из таких разрядов, записанный в нескольких миллиметрах от дорсальной поверхности головы рыбы (рис. 1б), представляет собой двухфазный импульс с короткой начальной фазой длительностью ~1.9–2.0 мс и значительно более длинной второй фазой с существенно меньшей амплитудой. Полярность первой фазы электрических разрядов *S. clarias* всегда была электроотрицательна относительно области головы.

Одиночные особи *S. clarias* кроме постоянной электрической активности в микровольтовом диапазоне практически не генерировали какие-либо другие электрические разряды. Ситуация менялась при помещении в аквариум пары рыб. В этом случае генерация разрядов в основном происходила при агрессивно-оборонительных взаимодействиях пары рыб, когда одна из них, занимающая,

по-видимому, доминирующее положение, в условиях ограниченного пространства предпринимала серии атак. Число таких поведенческих актов у разных пар рыб за время одного опыта также могло заметно различаться: некоторые рыбы вообще не проявляли склонность к агрессивному поведению и, соответственно, к генерации электрических разрядов. В таких случаях для достижения нужного результата приходилось неоднократно менять индивидуальный набор пар.

Зарегистрированные разряды можно разделить на две группы: к первой можно отнести короткие (элементарные) двухфазные импульсы, практически идентичные по форме таковым на рис. 1а и 1б, но с большей амплитудой, которая достигала 1–3 мВ. Единственный варьирующий параметр разрядов этого типа, который можно отметить по материалам регистрации от разных особей, – это небольшие изменения относительной амплитуды

второй фазы разряда, являющиеся, вероятно, индивидуальным признаком. Вторую группу представляют продолжительные во времени разряды, характеризующиеся увеличенной длительностью первой фазы, достигающей 20–30 мс, и изрезанностью её восходящего фронта (рис. 1в, 1г). Трудно привести какие-либо количественные данные, касающиеся частоты генерации сомами электрических разрядов при агрессивном поведении, так как это зависело от индивидуальных особенностей рыб, используемых в опытах, а учитывая относительную кратковременность последних в полевых условиях, в первую очередь от их физиологического состояния. Однако отметим, что в стандартном опыте от одной из активных пар рыб за период измерений 260 мин было зарегистрировано 22 разряда, из которых лишь четыре представляли первую группу коротких разрядов (рис. 1б).

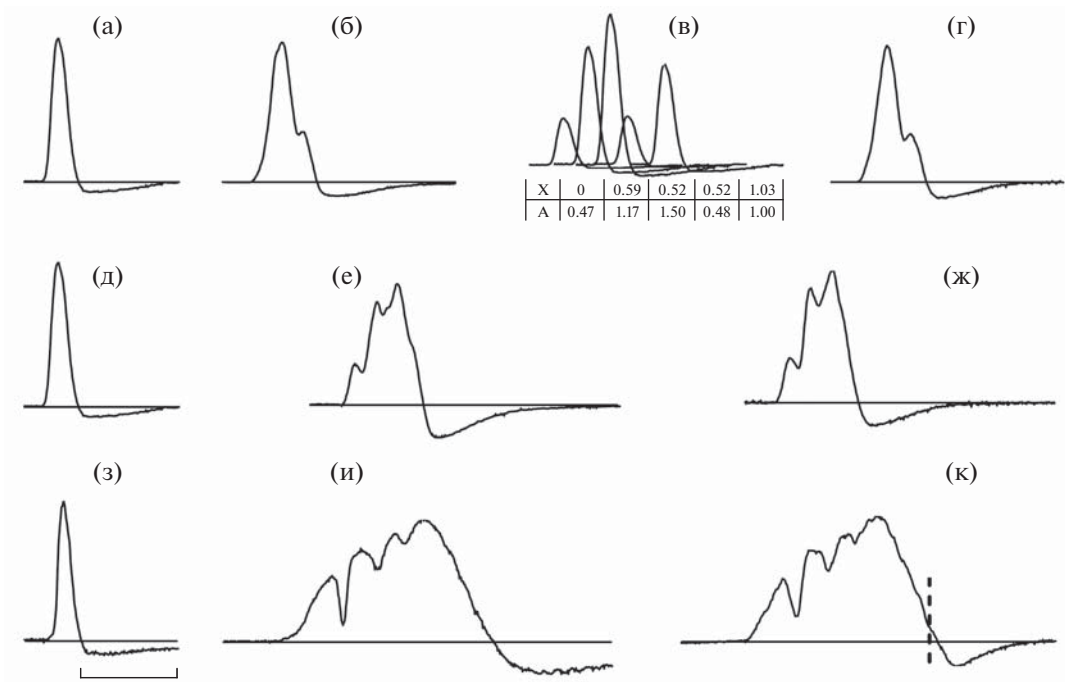
Электрические разряды *S. membranaseus*, а также условия, при которых они генерировались рыбами, во многом совпадали с описанными выше у *S. clarias*. Основное отличие состояло в отсутствии какой-либо спонтанной электрической активности при одиночном содержании у всех использованных в опытах пяти рыб. Кроме того, наравне с короткими двухфазными импульсами, у которых длительность первой фазы составляла 2.0–2.2 мс (рис. 1д), т. е. совсем немного превосходила соответствующее значение у похожих импульсов *S. clarias*, был обнаружен и второй тип элементарных разрядов с неизменной повторяющейся формой (рис. 1е). Их характерной особенностью являлась как увеличенная до 2.5–2.7 мс длительность первой фазы, так и возросшая амплитуда второй, приводящая к другому соотношению положительной и отрицательной фаз. Хотя эти разряды были обнаружены только у трёх рыб, частота их генерации при агрессивно-оборонительном поведении была приблизительно такой же, как и у элементарных импульсов первого типа. Так, в примерно одинаковых по длительности опытах (на двух разных парах рыб) в интервале 17 мин было зарегистрировано шесть продолжительных разрядов второго типа (рис. 1е) и семь коротких разрядов первого типа (рис. 1д). Основной же массив электрических разрядов *S. membranaseus*, как и у *S. clarias*, состоял из сравнительно длительных импульсов с изрезанностью, которая проявлялась либо на продолжительной второй фазе разряда (рис. 1ж), либо на восходящем фронте начальной фазы (рис. 1з).

Для проверки предположения о механизме образования длительных электрических разрядов *Synodontis* в результате последовательной суммации более коротких импульсов, условно отнесённых к элементарным разрядам, которые генерируются непосредственно отдельными электрическими клетками, использовали программу, позволяю-

щую провести качественную, основанную на визуальной оценке реконструкцию зарегистрированных продолжительных импульсов. На рис. 2а–2г представлен один из примеров такой реконструкции электрического разряда *S. membranaseus*. Поскольку разряд сравнительно короткий (рис. 2б), то для его аппроксимации в первом приближении оказалось достаточно всего пяти слагаемых элементарных импульсов с разными амплитудами и фазами (рис. 2в). На рис. 2д–2к приводятся два других примера реконструкции более длительных электрических разрядов *S. membranaseus* (рис. 2е) и *S. clarias* (рис. 2и). Для получения большего сходства, а также при реконструкции более длинных разрядов число слагаемых импульсов нужно увеличивать. Особенно это касается случаев, когда аппроксимируются пологие и гладкие участки фронта разрядов. Так, для реконструкции продолжительного разряда *S. clarias* (рис. 2к) число слагаемых элементарных импульсов должно быть существенно больше 20 – максимального числа импортируемых импульсов, которое позволяет использовать применяемая программа. Полученные данные позволяют считать, что, с точки зрения сравнительной визуальной оценки получившихся разрядов, данный метод позволяет вполне удовлетворительно реконструировать сложные продолжительные разряды.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Процесс образования разнообразных по форме электрических разрядов связан с механизмом последовательной временной суммации элементарных разрядов, формы которых, в свою очередь, определяются особенностями электрогенеза в одиночных электрических клетках. У представителей *Synodontis* структуры, отвечающие за генерацию электрических разрядов, обнаружены в протракторных мышцах, прикрепленных к плавательному пузырю (Hagedorn et al., 1990) и, как считается, входящих в систему звукообразования (Parmentier, Diogo, 2006). У ряда видов *Synodontis* в мышечных волокнах этих мышц обнаружено пониженное содержание миофибрилл, которые являются одним из основных компонентов сократительного аппарата, и одновременно с этим повышенная способность к электрогенерации, выражающаяся в генерации разрядов увеличенной амплитуды (Boyle et al., 2014). Так, у пяти исследованных видов *Synodontis* была получена отрицательная корреляция между плотностью миофибрилл в волокнах протракторных мышц и способностью рыб к электрогенерации, в то время как для генерации звуков эта корреляция была положительная. Таким образом, электрогенераторными структурами *Synodontis* и, соответственно, электрическими клетками (электроцитами), вероятно, являются модифицированные мышечные волокна, в кото-



**Рис. 2.** Электрические разряды *Synodontis membranaceus* (а–ж) и *S. clarias* (з–к): а, д, з – короткие элементарные разряды; б, е, и – зарегистрированные продолжительные разряды разной формы; г, ж, к – импульсы, полученные в результате реконструкции при последовательном сложении соответствующих элементарных разрядов; в – схематическое представление слагаемых элементарных импульсов для реконструкции разряда (б) [ $X$  (мс) – фазовые сдвиги между пятью слагаемыми импульсами,  $A$  (относительные единицы) – их амплитуды]; (†) – граница доступной для аппроксимации зоны. Масштаб: 5 мс.

рых потеря сократительного аппарата замещается появлением способности к генерации электрических токов во внешней среде. По мнению Боуле с соавторами (Boyle et al., 2014), протракторные мышцы могут представлять собой комплексную структуру, в которой происходит постепенный эволюционный переход от системы, участвующей в процессе звукообразования, к электрогенерации.

Не менее важным является то, что, по-видимому, разные виды *Synodontis* находятся на разных стадиях этого перехода, что связано не только с морфологическим разнообразием тканей, но и с функциональными характеристиками образующейся электрогенераторной системы, к которым можно отнести как особенности электрогенеза электрических клеток, так и системы нервного контроля.

У *S. membranaceus* и *S. clarias* обнаружены два типа двухфазных электрических разрядов (рис. 1б, 1д, 1е), которые по своим временным параметрам схожи с разрядами ряда известных слабоэлектрических рыб; их условно можно считать элементарными (т. е. не подверженными процессу временной суммации) и отнести к электрогенезу одиночных электрических клеток. Основное различие этих двух типов разрядов состоит в разном соотношении амплитуд положительных и отри-

цательных фаз разрядов и интегральных значений площадей под каждой из них. От последнего фактора зависит величина и знак постоянной составляющей разряда. Кроме рассматриваемых видов разряды первого типа (рис. 1б, 1д) с большим значением отношения фазовых амплитуд (условно превышающих значение 3) были зарегистрированы у *S. serratus*, *S. sorex* и *S. eupterus* (Baron et al., 2002; Орлов и др., 2017, 2019), а разряды второго типа – кроме *S. membranaceus* (рис. 1е) у *S. caudovittatus* (Орлов и др., 2017). Крайне необычным является то, что у представителей двух видов – *S. membranaceus* и *S. batensoda* (Орлов и др., 2019), – в том числе у одних и тех же особей, были получены разряды как одного, так и другого типа.

У некоторых видов *Synodontis* элементарные электрические разряды образуют пачки импульсов. Это происходит в случае, когда период повторения импульсов превышает длительность самих разрядов и эффекта временной суммации не происходит. Продолжительные пачки импульсов длительностью >100 мс были обнаружены у *S. nigriventris* (Kéver et al., 2020), *S. marmorata* (Boyle et al., 2014), *S. schall* (Барон, Моршнеv, 1998) и *S. nigrita* (Baron et al., 1994a). Отметим, что у последних двух видов одиночные электрические разряды, образующие пачку, относятся к разрядам первого типа.

Трудно объяснить функциональное значение периодической спонтанной электрической активности, которая кроме *S. clarias* была обнаружена у *S. nigrita* (Hagedorn et al., 1990; Baron et al., 1994a) и *S. caudovittatus* (Орлов и др., 2017). Сочетание крайне слабой амплитуды разрядов, не превышающей в лучшем случае нескольких сот микровольт в нескольких сантиметрах от рыбы (относительно удалённого электрода), и коротких импульсов длительностью несколько миллисекунд не привязано к рабочему диапазону чувствительности ампулированных электрорецепторов и не позволяет использовать разряды в качестве коммуникационных сигналов. В то же время адекватная стимуляция электрорецепторной системы *Synodontis* электрическими импульсами даже на пороговом уровне вызывает заметное изменение частоты спонтанной электрической активности, которое, как правило, заключается в её торможении. Пороговые значения и другие характеристики электрорецепторов *Synodontis*, полученные этим методом (Орлов, Барон, 2005), оказываются сравнимы с данными, полученными у других видов сомов в электрофизиологических и поведенческих опытах (Peters, Wuwalda, 1972; Hanika, Kramer, 2000).

Не совсем ясны механизмы нервного контроля, при котором модифицированные мышечные волокна (электроциты) протракторной мышцы обеспечивают генерацию электрических импульсов разной амплитуды и формы. Можно лишь предполагать, что продуцирование у *S. clarias* отдельных коротких импульсов, совпадающих по форме со спонтанно генерируемыми разрядами (рис. 1а, 1б), но с увеличенными более чем на порядок амплитудами, связано с синхронной активацией мотонейронами большего числа электроцитов, которые в результате последовательно-параллельного соединения увеличивают амплитуду итогового разряда. А последующее увеличение длительности электрических разрядов *Synodontis* за счёт последовательной суммации приводит к их согласованной работе с ампулированными электрорецепторами и позволяет использовать электрогенераторную и электрорецепторную системы сомов для электрической сигнализации и коммуникации.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность координатору Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции А.А. Даркову (ИПЭЭ РАН) за помощь в организации полевых исследований, А.С. Голубцову (ИПЭЭ РАН) за определение видового состава особей, Д.Э. Эльяшеву (ИПЭЭ РАН) за разработку программного обеспечения, Б.А. Левину (ИБВВ РАН) и С.Е. Черенкову (ИПЭЭ РАН) за помощь в сборе материала, а также А.О. Касумяну (МГУ) за высказанные цен-

ные критические замечания при подготовке текста рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барон В.Д., Моршнева К.С. 1998. Характеристика электрогенерации у двух африканских видов *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) // Докл. АН. Т. 361. № 1. С. 123–125.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 1996. Обнаружение электрических разрядов у африканского сома *Auchenoglanis occidentalis* (Siluriformes: Bagridae) // Там же. Т. 349. № 4. С. 512–515.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 2008. Электрические разряды африканских сомов *Clarias anguillaris* и *Heterobranchus longifilis* // Там же. Т. 418. № 2. С. 274–276.
- Моршнева К.С., Ольшанский В.М. 1997. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae) // Там же. Т. 354. № 3. С. 419–422.
- Орлов А.А., Барон В.Д. 2005. Реакции электрогенераторной системы *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) на слабые электрические поля // Там же. Т. 403. № 4. С. 566–569.
- Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. 2015. Электрические разряды двух видов африканских сомов рода *Auchenoglanis* (Claroteidae, Siluriformes) // Там же. Т. 462. № 3. С. 370–372.  
<https://doi.org/10.7868/S0869565215150293>
- Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. 2017. Электрические разряды и особенности электрогенеза у африканских перистоусых сомов *Synodontis caudovittatus* и *S. eupterus* (Mochokidae, Siluriformes) // Там же. Т. 474. № 5. С. 649–651.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875217040014>
- Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. 2019. Особенности электрогенерации у африканских перистоусых сомов *Synodontis sorex* и *S. batensoda* (Mochokidae, Siluriformes) // Там же. Т. 487. № 6. С. 711–714.  
<https://doi.org/10.31857/S0869-56524876711-714>
- Alves-Gomes J. 2001. The evolution of electroreception and bioelectrogenesis in teleost fish: a phylogenetic perspective // J. Fish Biol. V. 58. P. 1489–1511.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02307.x>
- Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. 1994a. Electric organ discharges of two species African catfish (*Synodontis*) during social behaviour // Anim. Behav. V. 48. № 6. P. 1472–1475.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1387>
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. 1994b. African *clarias* catfish elicits long-lasting weakly electric pulses // Experimentia. V. 50. P. 664–667.  
<https://doi.org/10.1007/bf01952864>
- Baron V.D., Orlov A.A., Morshnev K.S. 2002. Triggering of the electric discharges in catfish *Synodontis serratus* and *Clarias gariepinus* // J. Ichthyology. V. 42. Suppl. 2. P. S223–S320.
- Boyle K.S., Colleye O., Parmentier E. 2014. Sound production to electric discharge: sonic muscle evolution in progress in *Synodontis* spp. catfishes (Mochokidae) // Proc. Roy. Soc. V. 281B. № 20141197.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1197>

- De Pinna M.C.C.* 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order: Ph. D. Thesis. N.Y.: Univ. New York, 994 p.
- Hagedorn M., Womble M., Finger T.E.* 1990. Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish // *Brain Behav. Evol.* V. 35. P. 268–277.  
<https://doi.org/10.1159/000115873>
- Hanika S., Kramer B.* 2000. Electrosensory prey detection in the African sharp-tooth catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae), of a weakly electric mormyrid fish, the bulldog (*Marcusenius macrolepidotus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 48. P. 218–228.  
<https://doi.org/10.1007/s002650000232>
- Heiligenberg W.* 1977. Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish. A neuroethological approach. Berlin: Springer, 85 p.
- Hopkins C.D.* 1986. Behavior of Mormyridae // *Electroreception* / Eds. Bullock T.H., Heiligenberg W. N.Y.: John Wiley. P. 527–576.
- Kalmijn A.J.* 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // *Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates. Handbook of sensory physiology. V. III/3* / Ed. Fessard A. Berlin: Springer. P. 147–200.
- Kéver L., Bass A.H., Parmentier E., Chagnaud B.P.* 2020. Neuroanatomical and neurophysiological mechanisms of acoustic and weakly electric signaling in synodontid catfish // *J. Comp. Neurol.* P. 1–18.  
<https://doi.org/10.1002/cne.24920>
- Lissmann H.W., Machin K.E.* 1963. Electric receptors in a non-electric fish *Clarias* // *Nature.* V. 199. P. 88–89.  
<https://doi.org/10.1038/199088a0>
- Olshanskiy V.M., Kasumyan A.O., Moller P.* 2020. On mating and function of associated electric pulses in *Clarias microcephalus* (Günther 1864): probing an old puzzle, first posed by Charles Darwin // *Environ. Biol. Fish.* V. 103. P. 99–114.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-019-00936-w>
- Parmentier E., Diogo R.* 2006. Evolutionary trends of swim-bladder sound mechanisms in some teleost fishes // *Communication in fishes* / Eds. Ladich F. et al. Enfield: Sci. Publ. Inc. P. 43–68.
- Peters R.C., Buwalda R.J.A.* 1972. Frequency response of the electroreceptors (small pit organs) of the catfish, *Ictalurus nebulosus* // *J. Comp. Physiol.* V. 79. P. 29–38.  
<https://doi.org/10.1007/BF00693616>

УДК 597.585.2.574.24:577.121

## ТКАНЕВЫЕ ОСОБЕННОСТИ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И СОДЕРЖАНИЯ АДЕНОЗИНТРИФОСФАТА У ЧЕРНОМОРСКОГО ЕРША *SCORPAENA PORCUS* (SCORPAENIDAE)

© 2021 г. А. А. Солдатов<sup>1, 2, \*</sup>, И. В. Головина<sup>1</sup>, Е. Э. Колесникова<sup>1</sup>, И. В. Сысоева<sup>1</sup>,  
А. А. Сысоев<sup>1</sup>, Т. А. Кухарева<sup>1</sup>, Е. С. Кладченко<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей имени РАН – ИнБИОМ, Севастополь, Россия

<sup>2</sup>Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

\*E-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.01.2020 г.

После доработки 19.02.2020 г.

Принята к публикации 04.03.2020 г.

Проведён сравнительный анализ активности цитоплазматических оксидоредуктаз (малат- и лактатдегидрогеназы) и содержания аденозинтрифосфата в тканях устойчивого к гипоксии морского ерша *Scorpaena porcus*. Оксифильные ткани (структуры головного мозга, жабры) скорпены преадаптированы к гипоксии: в условиях нормоксии имеют высокую активность малатдегидрогеназы и повышенный индекс малатдегидрогеназа/лактатдегидрогеназа, величина которого в 10–20 раз выше, чем в печени и белых мышцах. При этом для сравнительно “молодых” локусов мозга (средний, передний и промежуточный) характерно преобладание аэробного пути метаболизма углеводов. Содержание аденозинтрифосфата уменьшается в ряду исследованных тканей скорпены следующим образом: белые мышцы → печень → продолговатый мозг → жабры → средний, передний и промежуточный мозг. Уровень аденозинтрифосфата в белых мышцах на порядок выше, чем в оксифильных тканях, что, очевидно, служит для обеспечения бросковой стратегии охоты донного хищника.

**Ключевые слова:** скорпена *Scorpaena porcus*, мышцы, печень, жабры, мозг, малатдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, аденозинтрифосфат, Чёрное море.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010185

Скорпена, или морской ёрш *Scorpaena porcus*, – представитель донной ихтиофауны Чёрного моря, объект промыслового и любительского рыболовства, хищник-засадчик; питается мелкой рыбой, ракообразными и другими беспозвоночными; репродуктивный период продолжается с июня по сентябрь (Sahin et al., 2019). В природных условиях скорпена обитает в сравнительно широком диапазоне температуры, солёности и концентрации кислорода. Установленные для морского ерша критические и пороговые концентрации кислорода (соответственно 8.0 и 19.3% насыщения воды) являются одними из самых низких для рыб Черноморского региона (Кляшторин, 1982). Особая устойчивость скорпены к гипоксии/аноксии и другим стрессорным средовым воздействиям всегда привлекала внимание исследователей (Эмеретли, 1994; Shulman, Love, 1999; Soldatov et al., 2014; Силкин и др., 2019). Толерантность вида к условиям внешней гипоксии в значительной степени зависит от чувствительности к данному фактору, прежде всего, структур головного мозга. Обычно

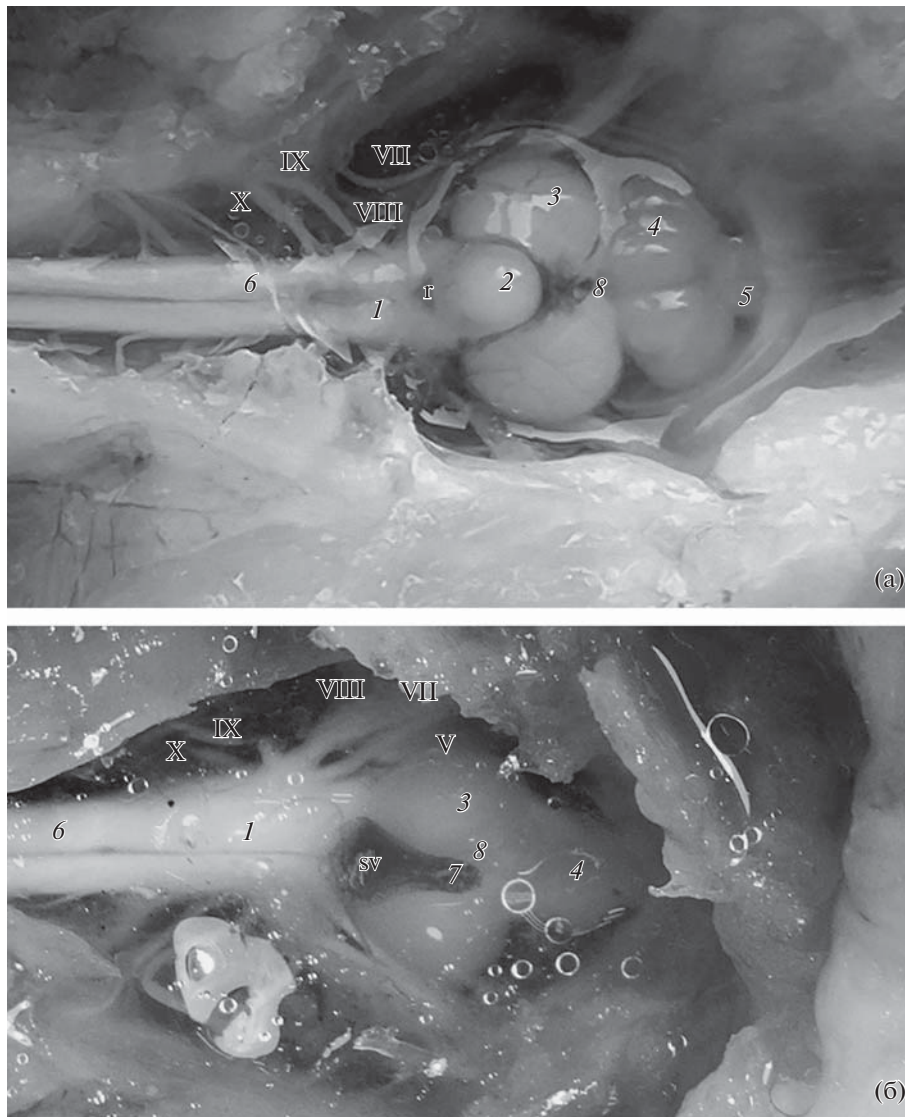
авторы используют для биохимического анализа мозг рыб целиком, не разделяя его на отделы (Трусевич, 1978; Lushchak et al., 1998; Panerucci et al., 2000; Tripathi, Singh, 2013). В настоящей работе впервые исследованы параметры энергетического обмена отдельных структур головного мозга костистых рыб.

Цель работы – сравнить соотношения активности ферментов энергетического обмена (малат- и лактатдегидрогеназы) и содержания аденозинтрифосфата (АТФ) в тканях с разной толерантностью к дефициту кислорода (продолговатый, средний, передний и промежуточный отделы головного мозга, жабры, печень, белые мышцы) в условиях нормоксии.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служили 17 половозрелых особей черноморского ерша длиной 15–17 см, массой 90–110 г. Рыб отловили в июле ставным неводом в акватории Севастополя (Крым) и





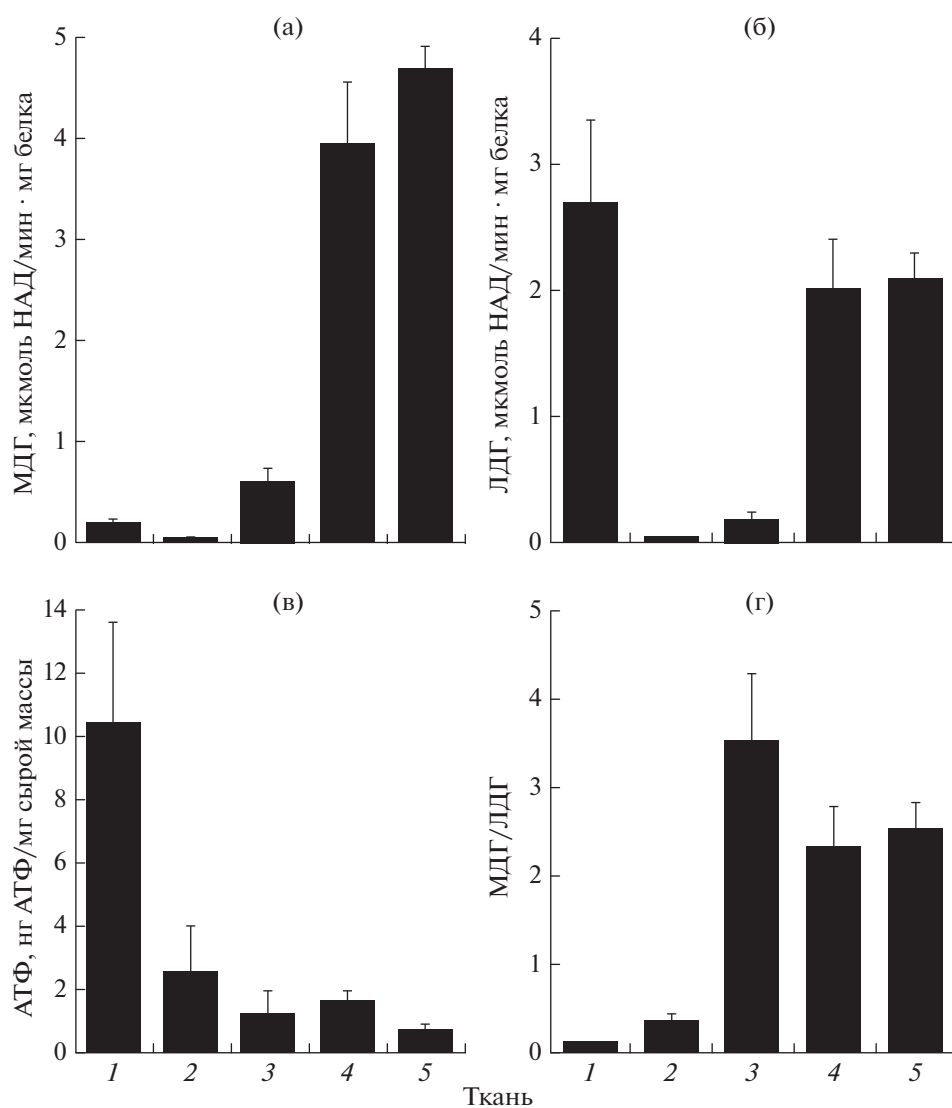
**Рис. 1.** Мозг скорпены *Scorpaena porcus*, вид сверху (а) и снизу (б): 1 – продолговатый мозг, 2 – мозжечок, 3 – средний мозг, 4 – передний мозг, 5 – обонятельная луковица, 6 – спинной мозг с 1-й парой спинномозговых нервов, 7 – гипофиз, 8 – промежуточный мозг, r – ромбовидная ямка, sv – сосудистый мешок (*saccus vasculosus*); черепно-мозговые нервы: V – тройничный, VII – лицевой, VIII – слуховой, IX – языкоглоточный, X – блуждающий.

доставили в лабораторию в пластиковых баках (объём 60 л) с аэрацией. Для снятия стресса после отлова и транспортировки ершей выдерживали в течение 7 сут в проточном аквариуме; температура воды составляла 21–22°C, концентрация кислорода – 4.5–6.7 мг O<sub>2</sub>/л. Ершей кормили рыбным фаршем. Для оценки параметров энергетического обмена в органах и тканях морского ерша в условиях нормоксии использовали только подвижных и активно питающихся особей.

Препарирование тканей, гомогенизацию и центрифугирование проводили при охлаждении (0 ± 4°C). Исследовали белые мышцы (под спинным плавником), печень, жаберные лепестки 1-й жаберной дуги (далее – жабры), средний, перед-

ний, промежуточный (СППМ) и продолговатый (ПМ) мозг (рис. 1). Пробы тканей до анализа хранили при температуре –80°C в морозильной камере Farma 900 Series (“Termo Scientific”, США).

Активность цитоплазматических оксидоредуктаз – малатдегидрогеназы (L-малат: НАД-оксидоредуктаза; МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (лактат: НАД-оксидоредуктаза; ЛДГ, 1.1.1.27) – измеряли спектрофотометрически при 340 нм и 25°C по скорости окисления восстановленной формы кофермента НАДН, используя в качестве среды выделения 0.2 М *трис*-HCl-буфер, рН 7.5 (Мильман и др., 1974). Субстратом для определения активности ЛДГ служил пируват, для МДГ – оксалоацетат. Удельную активность



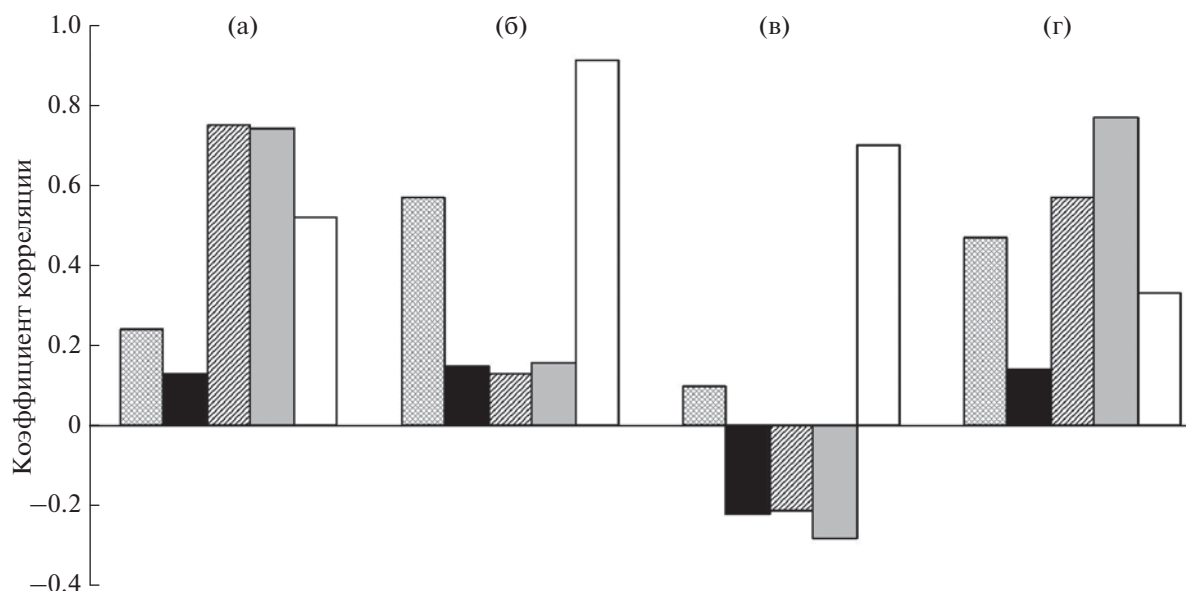
**Рис. 2.** Активность малатдегидрогеназы, МДГ (а) и лактатдегидрогеназы, ЛДГ (б), а также содержание АТФ (в) и индекс МДГ/ЛДГ (г) в тканях скорпены *Scorpaena porcus*: 1 – белые мышцы, 2 – печень, 3 – жабры, 4 – продолговатый мозг, 5 – средний, передний и промежуточный мозг; (■) – средние значения, (I) – ошибка среднего.

ферментов выражали в мкмольх НАДН/мин·мг белка супернатанта; содержание белка определяли микробиуретовым методом. Содержание АТФ в тканях регистрировали хемилюминисцентным методом с применением АТР-Luminometer (LKB-1250, Швеция) (Holm-Hansen, Booth, 1966) и выражали в нг АТФ/мг сырой массы ткани. Средняя масса пробы белых мышц составляла 200 мг, печени – 50 мг, жабр – 38 мг, СППМ – 28 мг, ПМ – 12 мг.

Результаты представлены в виде среднего значения и его ошибки ( $M \pm m$ ). Статистически сравнения выполнены на основе *t*-критерия Стьюдента. Нормальность распределения проверена при помощи критерия Пирсона.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Активность МДГ** (рис. 2а). В СППМ и ПМ зарегистрирована самая высокая удельная активность МДГ – соответственно  $4.70 \pm 0.21$  и  $3.95 \pm 0.60$  мкмоль НАДН/мин·мг белка. В белых мышцах и жабрах активность фермента была многократно ниже (в 6–21 раз,  $p < 0.001$ ) – соответственно  $0.22 \pm 0.03$  и  $0.62 \pm 0.15$  мкмоль НАДН/мин·мг белка; различия между мышцами и жабрами достоверны ( $p < 0.05$ ). Минимальная активность МДГ установлена в печени –  $0.0026 \pm 0.0006$  мкмоль НАДН/мин·мг белка ( $p < 0.001$ ). Исследованные ткани по снижению активности МДГ распределяются в следующем порядке: СППМ  $\geq$  ПМ > жабры > белые мышцы > печень.



**Рис. 3.** Корреляция между активностью ферментов и содержанием АТФ в тканях скорпены *Scorpaena porcus*: а – малакдегидрогеназа (МДГ)–лактатдегидрогеназа (ЛДГ), б – АТФ–МДГ, в – АТФ–ЛДГ, г – АТФ–МДГ/ЛДГ; (▨) – мышцы, (■) – печень, (▧) – жабры, (■) – продолговатый мозг, (□) – средний, передний и промежуточный мозг.

**Активность ЛДГ** (рис. 2б). Максимальная удельная активность ЛДГ выявлена в белых мышцах –  $2.69 \pm 0.66$  мкмоль НАДН/мин·мг белка. Высокая активность этого фермента отмечена также в СППМ и ПМ –  $2.09 \pm 0.22$  и  $2.00 \pm 0.41$  мкмоль НАДН/мин·мг белка. В сравнении с мозгом активность ЛДГ в жабрах в 10.5 раза ниже –  $0.19 \pm 0.04$  мкмоль НАДН/мин·мг белка ( $p < 0.001$ ). Минимальная активность ЛДГ зарегистрирована в печени –  $0.0091 \pm 0.0028$  мкмоль НАДН/мин·мг белка ( $p < 0.001$ ). Активность ЛДГ снижается в ряду: белые мышцы  $\geq$  СППМ = ПМ > жабры > печень.

**Соотношение активности ферментов** (рис. 2г). Величина индекса МДГ/ЛДГ нарастает в ряду: белые мышцы < печень < ПМ  $\leq$  СППМ  $\leq$  жабры. В оксифильных тканях (жабры, ПМ, СППМ) индекс МДГ/ЛДГ варьирует в пределах 2.31–3.50, что в 10–20 раз выше, чем в печени и белых мышцах ( $p < 0.001$ ). Индекс МДГ/ЛДГ в печени в три раза выше, чем в белых мышцах ( $p < 0.01$ ).

**Содержание АТФ** (рис. 2в). Максимальное содержание АТФ зафиксировано в белых мышцах, минимальное – в СППМ:  $10.40 \pm 3.15$  против  $0.74 \pm 0.17$  нг АТФ/мг сырой массы ткани ( $p < 0.001$ ). В сравнении с белыми мышцами в печени содержание АТФ в четыре раза ниже –  $2.52 \pm 1.40$  нг АТФ/мг сырой массы ткани ( $p < 0.01$ ) и значительно не отличается от такового в жабрах и мозгу. Различия между ПМ и СППМ по содержанию АТФ достоверны ( $p < 0.05$ ). Содержание АТФ уменьшается в ряду тканей следующим об-

разом: белые мышцы > печень  $\geq$  ПМ  $\geq$  жабры  $\geq$  СПМ.

**Корреляционные отношения** (рис. 3). Положительная корреляционная связь отмечена между активностью МДГ и ЛДГ в жабрах ( $r = 0.75, p < 0.05$ ) и в ПМ ( $r = 0.74, p < 0.05$ ). Высокие значения коэффициентов корреляции отмечены также для систем активность МДГ–содержание АТФ (СППМ,  $r = 0.91, p < 0.01$ ), активность ЛДГ–содержание АТФ (СППМ,  $r = 0.70, p \leq 0.05$ ) и МДГ/ЛДГ–содержание АТФ (ПМ,  $r = 0.77, p < 0.05$ ).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Основополагающими процессами достижения метаболического гомеостаза и образования АТФ у позвоночных животных являются два метаболических пути: аэробный синтез АТФ (тканевое дыхание) и анаэробный – гликолиз (Хочачка, Сомеро, 1977). Аэробные пути продуцируют в 15 раз больше АТФ, чем анаэробные (Ночачка, Сомеро, 2002). Вместе с тем гликолиз характеризуется высокой максимальной скоростью образования АТФ, однако этот процесс ограничивается возможностью использования и запасаания углеводов. Оценку параметров энергетического обмена, его интенсивности и направления составляющих его частей обычно проводят на основании определения активности маркерных ферментов аэробного и анаэробного метаболизма – МДГ (НАД<sup>+</sup>-оксидоредуктаза) и ЛДГ (L-лактат: НАД-оксидоредуктаза). Соотношение активности цитоплазматической МДГ и ЛДГ используется как показатель ин-

тенсивности и направленности окислительных процессов в тканях (Хочачка, Сомеро, 1977; Pappalardo et al., 2000).

**Мозг** – наиболее сложный, чувствительный к содержанию кислорода орган, состоящий из множества структурных и функциональных компонентов с заметно различающимися и независимо регулируемые уровнями функциональной и метаболической активности. Он отличается крайне высокой чувствительностью к гипоксии, которая определяется аэробным путём окисления основного субстрата мозга – глюкозы. На высокую метаболическую активность мозга рыб, а также почек и жабр указывает тот факт, что в тканях этих органов используется 60–90% глюкозы, потребляемой организмом (Polakof et al., 2011).

К особенностям мозга рыб следует отнести использование лактата (помимо глюкозы) как дополнительного энергетического субстрата в условиях, требующих неотложных энергетических затрат (Soengas, Aldegunde, 2002; Tseng et al., 2014). Транспорт и утилизацию лактата объясняют гипотезой астроцитарно-нейронального лактатного шунта (Tseng et al., 2014), описанной для центральной нервной системы млекопитающих. Согласно этой гипотезе лактат транспортируется из астроцитов в нейроны, где происходит его превращение в пируват с помощью ЛДГ1. В дальнейшем пируватдегидрогеназа (E1) катализирует превращение пирувата в ацетилкофермент А (ацетил-КоА), который поступает в цикл Кребса и принимает участие в синтезе АТФ. Утилизация лактата в ткани мозга костистых рыб обеспечивает источник альтернативного энергетического топлива, прежде всего, в таких глюкозозависимых областях мозга, как гипоталамус и задний мозг (Polakof et al., 2007; Polakof, Soengas, 2008).

Мозг костистых рыб ихтиопсидного типа является ведущим центром рефлекторной деятельности, в котором выделяют пять основных отделов – передний, промежуточный, средний, продолговатый мозг и мозжечок. Наиболее старым в эволюционном отношении является продолговатый отдел мозга, который регулирует в первую очередь совокупность базовых кардиореспираторных рефлексов, обеспечивающих выживание в условиях флуктуации растворённого в воде кислорода. У рыб отделы мозга, составляющие СППМ, включают центры обоняния, зрения, слуха и осуществляют интегрирование и регуляцию функций организма, координируют сложные движения.

Опираясь на вышесказанное, при разделении мозга скорпены на отдельные структуры мы учитывали их эволюционный возраст и функции отделов мозга, полагая, что это может быть сопряжено с особенностями энергетического запроса и, соответственно, с разной устойчивостью анализируемых структур к колебаниям поступления

основного участника энергетического метаболизма – кислорода.

Самый высокий уровень активности МДГ среди исследованных тканей скорпены зарегистрирован в СППМ и ПМ, что отражает интенсивность энергетического метаболизма мозга по сравнению с другими органами и тканями. Высокая активность МДГ в условиях дефицита кислорода обычно характерна для рыб, толерантных к гипоксии/аноксии (Almeida-Val et al., 1995). Цитоплазматическая фракция МДГ сопряжена с гликолитическими процессами через фосфоенолпируваткарбокскиназу (Skorkowski, 1988), трансформирующую фосфоенолпируват в оксалоацетат. МДГ восстанавливает оксалоацетат до малата, который затем посредством малатсукцината переносчика направляется в митохондрии и доводится ферментами ветви цикла Кребса при участии митохондриальной МДГ до сукцината. Подобная ориентация метаболизма ограничивает поток углеводных субстратов в направлении лактата, исключая его чрезмерное накопление, и одновременно поддерживает энергетический статус ткани.

Определённый интерес представляет тот факт, что ткани мозга скорпены по уровню активности ЛДГ занимают вторую позицию после белых мышц. По данным Хоулихана с соавторами (Houlihan et al., 1993), сокращения белых мышц обеспечиваются энергией АТФ, образуемой преимущественно анаэробным путём в оксифильной ткани мозга. Присущая ему изоформа ЛДГ, обладая высоким сродством к молочной кислоте, переводит её в пировиноградную, стремясь поднять концентрацию пирувата для включения его в цикл трикарбоновых кислот. Выявленная нами повышенная активность ЛДГ в структурах мозга указывает на «анаэробизацию» путей энергетического метаболизма и может служить признаком потенциала адаптационных механизмов скорпены, которые поддержат продукцию макроэргов и немедленно компенсируют нехватку энергии даже при незначительном изменении содержания кислорода в придонных слоях воды. Сравнительно высокую активность ЛДГ можно объяснить с позиции астроцитарно-нейронального лактатного шунта (Tseng et al., 2014).

**Жабры.** Уровни анализируемых показателей жаберной ткани близки к таковым структур головного мозга: повышенная активность МДГ, высокие значения индекса МДГ/ЛДГ при низком уровне АТФ.

Жаберный аппарат морского ерша, как и у других бентосных видов рыб, обладает относительно небольшой площадью по сравнению с активными, быстро плавающими рыбами (Gray, 1954). С точки зрения цитоморфологии, жаберный эпителий рыб представляет собой мозаику

респираторных, слизистых и содержащих большое количество митохондрий хлорсекретирующих клеток-ионоцитов (Rayan et al., 1984). Респираторные клетки напрямую связаны не только с газообменом в жаберном аппарате, но и с регуляцией кислотно-щелочного баланса, выделением аммония и других продуктов азотного катаболизма (Mommsen, 1984b).

При насыщенной воздухом окружающей воде ~58% общего количества кислорода потребляется тканями жабр из перфузирующей крови, в то время как 42% кислорода попадают в жаберные ткани непосредственно из окружающей воды (Johansen, Pettersson, 1981). В покое жаберная ткань потребляет ~27% кислорода, что составляет лишь 3.9% массы тела (Daxboeck et al., 1982), это позволяет отнести её к категории оксифильных тканей. При высокой окислительной способности ткани жабр наиболее важными источниками углерода в них служат глюкоза и лактат (Mommsen, 1984a). Лактат активно поглощается тканями жабр из венозного русла, являясь важным окислительным субстратом (Mommsen, 1984b; Ip, Low, 1990).

По нашим данным, жаберная ткань скорпены обладает существенно более низкими показателями активности ферментов аэробного и анаэробного метаболизма, чем ткани СППМ и ПМ, однако вследствие относительно высокой функциональной активности МДГ её следует отнести к аэробным/оксифильным тканям. Самое высокое соотношение МДГ/ЛДГ в жаберной ткани на фоне низкой активности ЛДГ указывает на высокую интенсивность аэробных окислительных процессов, обеспечивающую её многочисленные функции, которые при как при максимальном насыщении воды кислородом, так и при его существенном дефиците ориентированы на аэробную продукцию АТФ за счёт сохранения высокого пульсового давления и интенсивной перфузии ламелл (Sollid, Nilsson, 2006).

**Белые мышцы** отличаются от остальных тканей наиболее высоким содержанием АТФ, повышенной активностью ЛДГ и низкими значениями индекса МДГ/ЛДГ. Белые мышцы составляют приблизительно половину массы тела рыб и вносят существенный вклад в общий уровень метаболизма (Houlihan et al., 1993; Kawal et al., 2002). Основное предназначение белых мышц — обеспечение «взрывной» работы большой мощности во время бросковых движений, что связывают с преобладанием энергетических субстратов, ферментных систем и метаболитов, обеспечивающих высокий уровень углеводного обмена (Shulman, Love, 1999). Малоподвижные рыбы получают достаточную компенсацию за малый объём двигательной активности в виде ориентации метаболизма на углеводный катаболизм (гликогенолиз и гликолиз), осуществляемый преимущественно анаэ-

робным путём, который в белых мышцах реализуется на фоне низкой плотности капиллярной сети и, как следствие, значительных диффузионных расстояний (Shulman, Love, 1999; Soldatov, 2006). У морского ерша красная мускулатура составляет <2% массы тела (Shulman, Love, 1999). У таких видов рыб белые мышцы способны дополнительно активно участвовать в аэробном обмене, хотя основным путём энергообеспечения работы белых мышц всё же является анаэробный, что согласуется с установленными нами самым высоким среди тканей показателем активности ЛДГ и низким индексом МДГ/ЛДГ. Высокий уровень АТФ также отражает эту закономерность.

**Печень** среди исследованных тканей характеризуется минимальной активностью МДГ и ЛДГ при высоком значении индекса МДГ/ЛДГ и повышенном уровне АТФ.

Для рыб характерна высокая метаболическая активность печени (Shulman, Love, 1999). За счёт выраженных депонирующей и трансформационной функций относительная масса печени (гепатосоматический индекс) у малоактивных рыб выше, чем у активных: 3.5–5.0% у морского ерша против 1.5–2.2% у ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus*. Превращение печени в основное энергетическое депо облегчает и ускоряет мобилизацию биохимических субстратов и делает их метаболизм более эффективным. Налицо видовое разнообразие метаболических стратегий у рыб, связанное с характером двигательной активности, что в случае морского ерша характеризует стратегию с низкими затратами энергии при использовании нелипидных субстратов (прежде всего, гликогена и глюкозы) в анаэробном обмене (Leibson, Plisetskaya, 1968). Активность ЛДГ печени достоверно ниже у малоподвижных видов (включая скорпену), чем у рыб средней и высокой функциональной активности (Эмеретли, 1994). В среднем этот показатель скорпены на один–два порядка ниже таковой в мышцах, что определяется разной функциональной активностью органов и их потребностями в макроэргических соединениях (Эмеретли, 1994; Lushchak et al., 1998).

В оксифильных тканях скорпены (жабры, ПМ, СППМ) индекс МДГ/ЛДГ в 10–20 раз выше, чем в печени и белых мышцах. Аналогичные результаты были получены для белых мышц и мозга большеного сома *Rhinelepis strigosa* (Panerucci et al., 2000). Предполагается, что высокие значения соотношения МДГ/ЛДГ могут свидетельствовать об ослаблении преобразования пирувата в лактат, что, как следствие, направляет метаболизм углеводов в сторону их наиболее полного окисления (Almeida-Val, Hochachka, 1995).

**АТФ.** Поддержание гомеостаза АТФ, особенно в тканях головного мозга, является важнейшим компонентом выживания рыб в условиях варь-



рующего насыщения воды кислородом (Lutz, 1992; Hochachka et al., 1996; Nilsson, Östlund-Nilsson, 2008).

Помимо интенсивности метаболизма уровень АТФ отражает двигательную активность рыб. Так, у пелагической атлантической трески *Gadus morhua morhua* по сравнению с малоподвижной донной морской камбалой *Pleuronectes platessa* концентрация АТФ в белых мышцах выше (Овчинникова, Тимакова, 2008). В летний период содержание АТФ в белых мышцах и мозгу у скорпены в два раза меньше, чем у быстроплавающей ставриды (Трусевич, 1978); при этом в белых мышцах скорпены содержание АТФ в семь раз меньше, чем в мозгу, что согласуется с нашими данными.

Анализ корреляционных связей (МДГ–ЛДГ, МДГ/ЛДГ–АТФ) выделяет ПМ и жаберную ткань в специфическую функциональную группу структур – источников первичных защитных кардиореспираторных рефлексов, которые обеспечивают выживание животного в условиях гипоксии/аноксии за счёт регуляции этих рефлексов и поддержания кислотно-щелочного гомеостаза. Очевидно, другим феноменом положительных корреляционных связей (МДГ–АТФ, ЛДГ–АТФ) следует считать обеспечение макроэргами эволюционно молодых отделов мозга (СППМ) с представленными в них высшими интегративными центрами, которые особо нуждаются в них и зависят, прежде всего, от аэробного синтеза АТФ.

Таким образом, условно оксифильные ткани скорпены (отделы головного мозга и жабры) интенсивно используют оба пути образования АТФ; судя по данным исследования, анаэробный путь создаёт дополнительные преимущества для осуществления функций этих тканей у вида, толерантного к дефициту кислорода. При этом для сравнительно молодых локусов СППМ более характерен аэробный путь метаболизма углеводов. В слабооксифильных белых мышцах скорпены реализуются преимущественно процессы анаэробного гликолиза, которые позволяют достичь максимального уровня продукции АТФ (эффект Пастера). Печень скорпены сохраняет соотношение МДГ/ЛДГ на оптимальном для адапционных возможностей уровне, обеспечивающем полноценное функционирование органа как в условиях нормоксии, так и гипоксии.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных тем № 0828-2019-0003, 0828-2019-0005 и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 20-44-920001 (материал по оксифильным тканям).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кляшторин Л.Б. 1982. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 168 с.
- Мильтман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. 1974. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Методы биологии развития. М.: Наука. С. 346–364.
- Овчинникова С.И., Тимакова Л.И. 2008. Исследование сезонных, половых и видовых особенностей биоэнергетического состояния белых мышц трески и морской камбалы // Вестн. МГТУ. Т. 11. № 3. С. 432–437.
- Силкин Ю.А., Силкина Е.Н., Черняева В.Н., Василец В.Е. 2019. Исследование размерных характеристик и морфологических особенностей эритроцитов у некоторых черноморских рыб разного эволюционного положения и экологической специализации // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 87–93.  
<https://doi.org/10.1134/S004287521901017X>
- Трусевич В.В. 1978. Фосфорный обмен при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наук. думка. С. 145–167.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1977. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 398 с.
- Эмеретли И.В. 1994. Зависимость активности ферментов энергетического обмена черноморских рыб от температуры в различные периоды годового цикла // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 3. С. 395–399.
- Almeida-Val V.M., Hochachka P.W. 1995. Air-breathing fishes: metabolic biochemistry of the first diving vertebrates // Biochemistry and molecular biology of fishes. V. 5 / Eds. Hochachka P.W., Mommsen T. Amsterdam: Elsevier. P. 45–55.  
[https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80029-9](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80029-9)
- Almeida-Val V.M., Farias I.P., Silva M.N. et al. 1995. Biochemical adjustments to hypoxia by Amazon cichlids // Braz. J. Med. Biol. Res. V. 28. № 11–12. P. 1257–1263.
- Daxboeck C., Davie P.S., Perry S.F., Randall D.J. 1982. Oxygen uptake in a spontaneously ventilating, blood-perfused trout preparation // J. Exp. Biol. V. 101. P. 35–45.
- Gray I.E. 1954. Comparative study of the gill area of marine fishes // Biol. Bull. V. 107. P. 219–225.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 356 p.
- Hochachka P.W., Buck L.T., Doll C.J., Land S.C. 1996. Unifying theory of hypoxia tolerance: molecular/metabolic defense and rescue mechanisms for surviving oxygen lack // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 93. P. 9493–9498.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.93.18.9493>
- Holm-Hansen O., Booth C.R. 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the Ocean and its ecological significance // Limnol. Oceanogr. V. 11. №. 4. P. 510–519.
- Houlihan D.F., Mathers E.M., Foster A. 1993. Biochemical correlates of growth rate in fish // Fish ecophysiology / Eds. Rankin J.C., Jensen F.B. London: Springer. P. 45–71.
- Ip Y.K., Low W.P. 1990. Lactate production in the gills of the mudskipper *Periophthalmodon schlosseri* exposed to hypoxia // J. Exp. Zool. V. 253. № 1. P. 99–101.  
<https://doi.org/10.1002/jez.1402530113>
- Johansen K., Pettersson K. 1981. Gill O<sub>2</sub> consumption in a teleost fish, *Gadus morhua* // Respir. Physiol. V. 44. P. 277–284.  
[https://doi.org/10.1016/0034-5687\(81\)90023-2](https://doi.org/10.1016/0034-5687(81)90023-2)

- Kawal H.G., Torres J.J., Sidell B.D., Somero G.N.* 2002. Metabolic cold adaptation in Antarctic fishes: evidence from enzymatic activities of brain // *Mar. Biol.* V. 140. P. 279–286.  
<https://doi.org/10.1007/s002270100695>
- Leibson L., Plisetskaya E.M.* 1968. Effect of insulin on blood sugar level and glycogen content in organs of some cyclostomes and fish // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 11. № 2. P. 381–392.  
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(68\)90095-6](https://doi.org/10.1016/0016-6480(68)90095-6)
- Lushchak V.I., Bahnjukova T.V., Storey K.B.* 1998. Effect of hypoxia on the activity and binding of glycolytic and associated enzymes in sea scorpion tissues // *Braz. J. Med. Biol. Res.* V. 31. № 8. P. 1059–1067.  
<https://doi.org/10.1590/s0100-879x1998000800005>
- Lutz P.L.* 1992. Mechanisms for anoxic survival in the vertebrate brain // *Ann. Rev. Physiol.* V. 54. P. 601–618.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ph.54.030192.003125>
- Mommsen T.P.* 1984a. Metabolism of the fish gill // *Fish physiology.* V. 10B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 203–238.
- Mommsen T.P.* 1984b. Biochemical characterization of the rainbow trout gill // *J. Comp. Physiol.* V. 154. № 2. P. 191–198.
- Nilsson G.E., Östlund-Nilsson S.* 2008. Does size matter for hypoxia tolerance in fish? // *Biol. Rev.* V. 83. P. 173–189.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00038.x>
- Panepucci L., Fernandes M.N., Sanches J.R., Rantin F.T.* 2000. Changes in lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase activities during hypoxia and after temperature acclimation in the armored fish, *Rhinelepis strigosa* (Siluriformes, Loricariidae) // *Rev. Bras. Biol.* V. 60. № 2. P. 353–360.  
<https://doi.org/10.1590/s0034-71082000000200021>
- Payan P., Girard J.P., Mayer-Gostan N.* 1984. Branchial ion movements in teleosts: the role of respiratory and chloride cells // *Fish physiology.* V. 10B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 39–63.  
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60181-8](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60181-8)
- Polakof S., Soengas J.L.* 2008. Involvement of lactate in glucose metabolism and glucosensing function in selected tissues of rainbow trout // *J. Exp. Biol.* V. 211. P. 1075–1086.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.014050>
- Polakof S., Míguez J.M., Soengas J.L.* 2007. *In vitro* evidences for glucosensing capacity and mechanisms in hypothalamus, hindbrain, and Brockmann bodies of rainbow trout // *Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* V. 293. P. R1410–R1420.  
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00283.2007>
- Polakof S., Mommsen T.P., Soengas J.L.* 2011. Glucosensing and glucose homeostasis: from fish to mammals // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 160. P. 123–149.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2011.07.006>
- Sahin C., Erbay M., Kalayci F. et al.* 2019. Life-history traits of the black scorpionfish (*Scorpaena porcus*) in southeastern Black Sea // *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 19. № 7. P. 571–584.  
[https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19\\_7\\_04](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_7_04)
- Shulman G.E., Love R.M.* 1999. The biochemical ecology of marine fishes // *Advances in marine biology.* V. 36. San Diego: Acad. Press, 351 p.
- Skorkowski E.F.* 1988. Mitochondrial malic enzyme from crustacean and fish muscle // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 90B. P. 19–24.
- Soengas J.L., Aldegunde M.* 2002. Energy metabolism of fish brain // *Comp. Biochem. Physiol. Biochem. Mol. Biol.* V. 131. № 3. P. 271–296.  
[https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(02\)00022-2](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(02)00022-2)
- Soldatov A.A.* 2006. Organ blood flow and vessels of micro-circulatory bed in fish (review) // *J. Evol. Biochem. Physiol.* V. 42. № 3. P. 243–252.  
<https://doi.org/10.1134/S002209300603001X>
- Soldatov A.A., Andreeva A.Yu., Novitskaya V.N., Parfenova I.A.* 2014. Coupling of membrane and metabolic function in nucleated erythrocytes of *Scorpaena porcus* under hypoxia *in vivo* and *in vitro* // *Ibid.* V. 50. № 5. P. 409–415.  
<https://doi.org/10.1134/S0022093014050056>
- Sollid J., Nilsson G.E.* 2006. Plasticity of respiratory structures – adaptive remodeling of fish gills induced by ambient oxygen and temperature // *Respir. Physiol. Neurobiol.* V. 154. P. 241–251.  
<https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.02.006>
- Tripathi G., Singh H.* 2013. Impact of alphamethrin on biochemical parameters of *Channa punctatus* // *J. Environ. Biol.* V. 34. P. 227–230.
- Tseng Y.C., Liu S.T., Hu M.Y. et al.* 2014. Brain functioning under acute hypothermic stress supported by dynamic monocarboxylate utilization and transport in ectothermic fish // *Front. Zool.* V. 11. Article № 53.  
<https://doi.org/10.1186/s12983-014-0053-1>



УДК 597.08

## ОПИСАНИЕ ЛИЧИНКИ *LAMPANYCTUS INDICUS* (МУСТОРИДАЕ) ИЗ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА<sup>#</sup>

© 2021 г. Я. Ю. Большакова\*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: yanusrunaa@mail.ru

Поступила в редакцию 18.09.2020 г.

После доработки 05.10.2020 г.

Принята к публикации 05.10.2020 г.

Впервые дано иллюстрированное описание личинки *Lampanyctus indicus* из Индийского океана; от других личинок *Lampanyctus* она отличается главным образом пигментацией. Рассмотрены проблемы идентификации личинок этого вида.

*Ключевые слова:* миктофиды, первое описание, ихтиопланктон, *Lampanyctus*.

DOI: 10.31857/S004287522102003X

---

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

УДК 597.587.9.591.9

## ПЕРВАЯ ПОИМКА РЕЧНОЙ КАМБАЛЫ *PLATICHTHYS FLESUS* (PLEURONECTIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ

© 2021 г. Г. В. Фукс<sup>1</sup> \*, Ю. В. Гончаров<sup>1</sup>

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

\*E-mail: fuks@pinro.ru

Поступила в редакцию 25.02.2020 г.

После доработки 03.03.2020 г.

Принята к публикации 04.03.2020 г.

В юго-западной части Карского моря в кутовой части Карской губы в декабре 2019 г. впервые пойманы особи речной камбалы *Platichthys flesus*. Факт поимки расширяет ареал вида на восток. Приведены морфологические признаки особей.

**Ключевые слова:** речная камбала *Platichthys flesus*, первая поимка, морфология, костные пластины, Карское море.

**DOI:** 10.31857/S0042875221010094

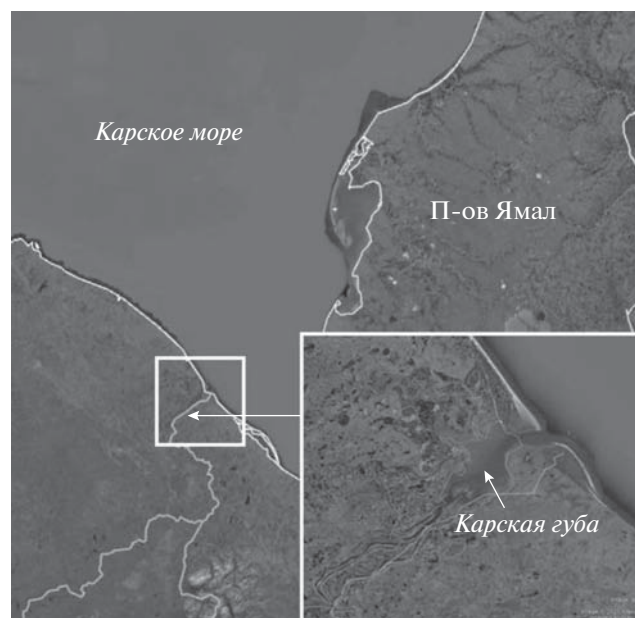
Речная камбала *Platichthys flesus* – морской, солоноватоводный, донный, преимущественно бо-реальный вид (Андрияшев, Чернова, 1994; Mecklenburg et al., 2018). Широко распространена вокруг Европы, в северных морях на восток до Белого и Баренцева морей (Андрияшев, 1954), доходит до Печорского моря (Долгов, 2011; Семушин и др., 2011; Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2018) и Вайгачского района юго-восточной части Баренцева моря (Фукс, Семушин, 2017). Речная камбала – прибрежный вид, обычна в солоноватых водах губ и заливов, заходит в реки (Андрияшев, 1954; Шерстков, Сквородько, 2005), поднимаясь довольно высоко, например, в р. Печора пойман экземпляр на расстоянии 230 км от устья (Пономарев и др., 1998), а в р. Мезень – 650 км (Соловкина, 1975). Предпочитает песчаные грунты. Нерестится в море на глубине до 75 м в апреле–июле в зависимости от района обитания (Андрияшев, 1954).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

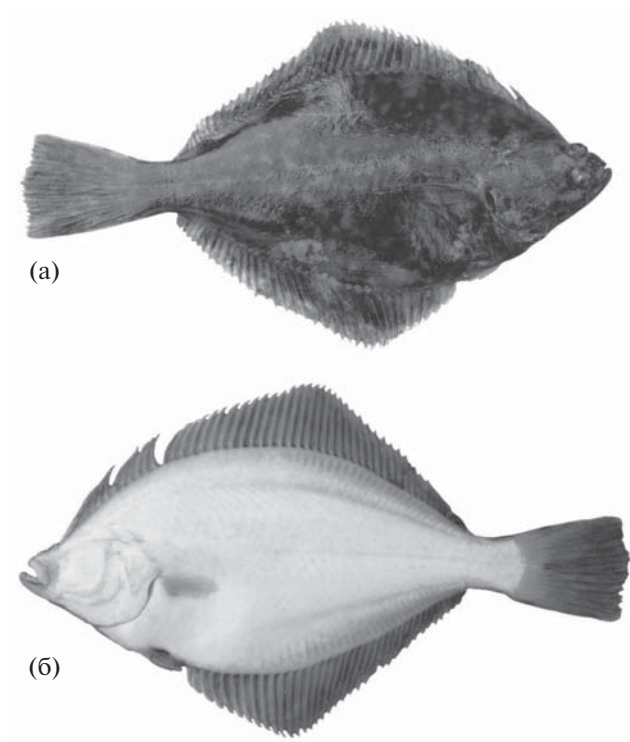
В декабре 2019 г. в кутовой части Карской губы Карского моря в сетные орудия лова были пойманы шесть особей речной камбалы, все правосторонние самки (рис. 1, 2). За основу выбора морфологических признаков взяты методики Суворова (1929), Правдина (1966) и Ворониной (1999).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

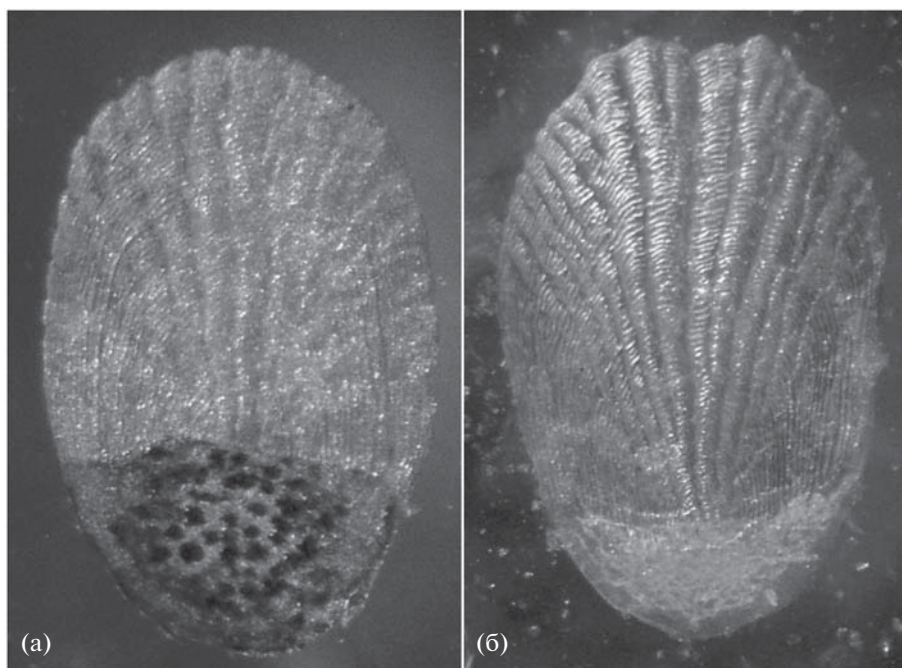
Средняя общая длина (*TL*) составила 32.8 см, масса – 573.5 г, возраст 7–9 лет. Все самки половозрелые. Пойманные особи не питались. Результаты анализа 28 пластических и 12 счётных признаков приведены в таблице.



**Рис. 1.** Место поимки речной камбалы *Platichthys flesus* в Карской губе в декабре 2019 г.



**Рис. 2.** Камбала речная *Platichthys flesus* из Карской губы Карского моря: глазная (а) и слепая (б) стороны.



**Рис. 3.** Чешуя на глазной (а) и слепой (б) сторонах тела речной камбалы *Platichthys flesus* из Карской губы.

Средние морфологические показатели не выходят за обычные для вида границы, по числу жаберных тычинок пойманные особи ближе к речной камбале Балтийского и Северного морей.

Чешуя у пойманных особей на глазной и слепой сторонах циклоидная (рис. 3).

Фенотип расположения костных пластинок не соответствует опубликованным ранее данным

Морфологические признаки речной камбалы *Platichthys flesus*, Карская губа Карского моря

Признак	min	max	Среднее значение
Общая длина ( <i>TL</i> ), мм	290.0	358.0	328.0
Длина по Смитту ( <i>FL</i> ), мм	250.0	301.0	277.0
Стандартная длина ( <i>SL</i> ), мм	240.0	317.0	282.0
Длина головы, мм	68.2	80.0	74.0
Длина рыла, мм	14.7	18.0	15.9
Длина верхней челюсти, мм	18.3	21.2	19.7
Длина нижней челюсти, мм	23.0	26.1	24.2
Продольный диаметр глаза, мм	10.0	11.3	10.8
Поперечный диаметр глаза, мм	6.9	9.7	8.3
Заглазничное расстояние, мм	46.0	52.8	50.1
Высота головы, мм	46.7	60.9	50.2
Межглазничное расстояние, мм	5.3	8.3	7.0
Наибольшая высота тела, мм	131.7	165.0	145.6
Наименьшая высота тела, мм	25.5	31.0	27.3
Антедорсальное расстояние, мм	15.0	21.1	18.2
Антевентральное расстояние, мм	75.0	83.1	79.6
Антеанальное расстояние, мм	104.4	118.3	111.4
Длина хвостового стебля, мм	30.0	39.3	34.4
Наибольшая высота спинного плавника ( <i>D</i> ), мм	30.8	37.2	34.5
Число лучей <i>D</i>	57	58	57.3
Наибольшая высота анального плавника ( <i>A</i> ), мм	32.0	37.7	35.4
Число лучей <i>A</i>	37	42	39
Длина правого грудного плавника ( <i>P</i> ), мм	32.8	40.4	36.9
Длина левого <i>P</i> , мм	32.8	38.5	35.7
Длина основания правого <i>P</i> , мм	9.6	12.3	11.4
Длина основания левого <i>P</i> , мм	10.9	13.0	11.9
Число разветвлённых лучей правого <i>P</i>	8	9	8
Число неразветвлённых лучей правого <i>P</i>	1	2	1.8
Число разветвлённых лучей левого <i>P</i>	7	9	8
Число неразветвлённых лучей левого <i>P</i>	1	2	1.8
Длина брюшного плавника ( <i>V</i> ), мм	22.2	28.0	25.1
Длина основания <i>V</i> , мм	5.7	9.0	7.3
Число разветвлённых лучей левого <i>V</i>	2	4	3
Число неразветвлённых лучей левого <i>V</i>	2	4	3
Длина средних лучей хвостового плавника ( <i>C</i> ), мм	49.3	58.0	54.5
Число лучей <i>C</i>	16	19	17.5
Расстояние между <i>V</i> и <i>A</i> , мм	27.0	34.0	31.2
Число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге	12	17	14.8
Число туловищных позвонков	10	11	10.5
Число хвостовых позвонков	24	25	24.3

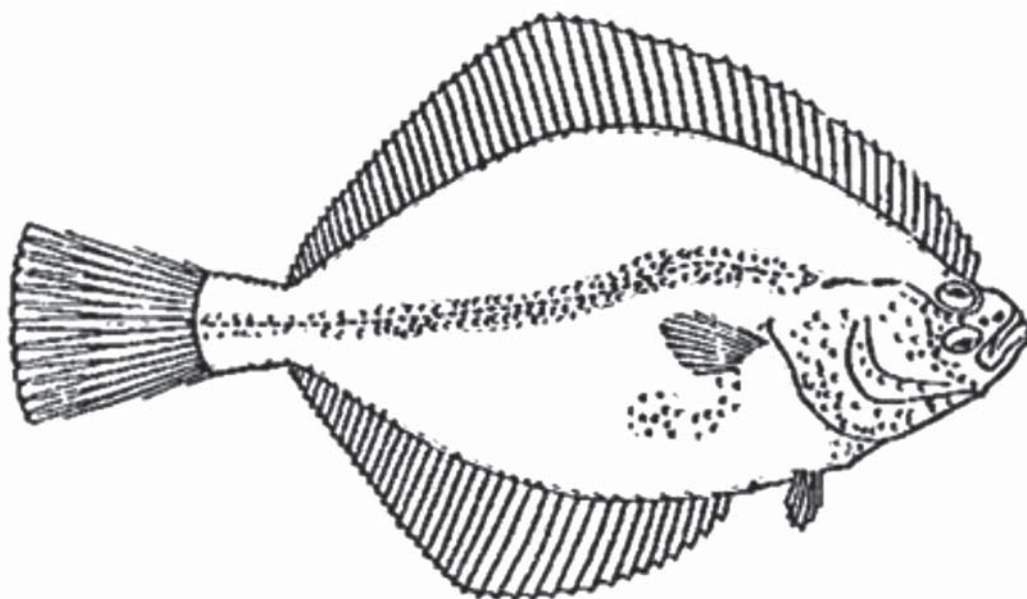


Рис. 4. Расположение костных пластинок у речной камбалы *Platichthys flesus* из Карской губы.

(Воронина, 1999; Ершов и др., 2019). Костные пластинки расположены преимущественно вдоль боковой линии, оснований спинного и анального плавников, небольшое количество — между грудным и брюшным плавниками в направлении хвостовой части рыбы; на теле и голове выше боковой линии отсутствуют, на остальной части головы и жаберной крышке в большом количестве (рис. 4). Имеющийся материал крайне малочислен, однако подобное распределение пластинок отмечено у всех экземпляров.

Поимка речной камбалы в Карской губе Карского моря расширяет ареал вида на восток. Сев-ПИНРО ведёт исследования в Карском море с конца прошлого века, однако случаи поимки речной камбалы ранее не были отмечены ни в морских, ни в прибрежных экспедициях. Вместе с тем рыбаки Карской губы сообщали в начале XXI в. о поимках крупной камбалы, которая могла оказаться речной, что более вероятно, чем более мелкая полярная *Liopsetta glacialis*, постоянно присутствующая в уловах в губе.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андряшев А.П., Чернова Н.В. 1994. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 435–456.
- Воронина Е.П. 1999. Морфология и систематика речных камбал рода *Platichthys* // Там же. Т. 39. № 5. С. 612–624.
- Долгов А.В. 2011. Атлас-определитель рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 188 с.
- Ершов П.Н., Матвиенко А.А., Воронина Е.П. 2019. Изменчивость чешуйного покрова речной камбалы *Platichthys flesus* (Pleuronectidae) Белого моря // Тр. ЗИН РАН. Т. 323. № 2. С. 105–111.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пономарев В.И., Захаров А.Б., Шалаев С.И. 1998. О нахождении речной камбалы (*Platichthys flesus*) в реке Печоре // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 274–279.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 376 с.
- Семущин А.В., Шерстков В.С., Рухлова В.А. 2011. Видовой состав уловов в юго-восточной части Баренцева моря в 1980–2008 годах // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 749–769.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.
- Суворов Е.К. 1929. К ихтиофауне Чешской губы // Тр. Ин-та по изучению севера. Вып. 43. С. 101–132.
- Фукс Г.В., Семущин А.В. 2017. Максимальный возраст полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, речной камбалы *Platichthys flesus* и ершоватки *Limanda limanda* в прибрежных водах Северного рыбохозяйственного бассейна // Изв. КалининградГТУ. № 46. С. 47–59.
- Шерстков А.С., Сквородько А.А. 2005. Влияние абиотических факторов среды на ход зимовальной миграции беломорской речной камбалы (*Platichthys flesus* (L.)) в р. Онега в 2002–2004 гг. // Тез. докл. Междунар. конф. “Поведение рыб”. Борок. С. 570–573.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. Marine fishes of the Arctic region, in two volumes. Akureyri, Iceland: CAFF, 739 p.

УДК 597.58.591.9

## НАХОДКИ ТЁМНОГО МОРСКОГО ОКУНЯ *SEBASTES VARIABILIS* (SEBASTIDAE) И ЗОЛОТИСТОГО ПЕТУШКА *ALECTRIDIDIUM AURANTIACUM* (STICHAEIDAE) В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

© 2021 г. П. А. Савельев<sup>1</sup>, \*, А. Б. Савин<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

\*E-mail: tomthumb@mail.ru

Поступила в редакцию 24.03.2020 г.

После доработки 27.03.2020 г.

Принята к публикации 30.03.2020 г.

Описаны находки редких в западной части Берингова моря видов: тёмного морского окуня *Sebastes variabilis* (между мысами Олюторский и Наварин) и золотистого морского петушка *Alectrididium aurantiacum* (у м. Олюторский, далеко к северу за пределами известного ареала). Оба вида достаточно теплолюбивы; нахождение их в указанном районе, по-видимому, связано с потеплением северной части Тихого океана.

**Ключевые слова:** *Sebastes*, *Alectrididium*, ареал, распространение, потепление, Берингово море.

**DOI:** 10.31857/S004287522102020X

Тёмный окунь *Sebastes variabilis* широко распространён в северной части Тихого океана от штата Орегон через зал. Аляска вдоль Алеутских и Командорских о-вов до восточного побережья п-ова Камчатка, к северу до м. Олюторский (около 60° с.ш.) и к югу до восточного побережья Хоккайдо, откуда известна единственная находка (Ogg, Blackburn, 2004). Встречается на глубинах 6–675 м; крупные особи предпочитают область дна вблизи кромки континентального шельфа в диапазоне глубин 100–300 м (Mecklenburg et al., 2002; Ogg, Blackburn, 2004; Raring et al., 2016a). В зал. Аляска и прилегающих водах Алеутских о-вов обычен, иногда попадает в список из 20 наиболее часто встречающихся видов (Raring et al., 2016b; von Szalay, Raring, 2016, 2018). В российских водах также считается обычным видом (Парин и др., 2014), хотя, судя по единственной опубликованной работе, где приведён анализ музейных коллекций и фактические данные о его находках (Ogg, Blackburn, 2004), поимки в западной части Берингова моря единичны. Из-за недостаточно чётких диагностических признаков долгое время рассматривался в синонимии *S. ciliatus*, от которого отличается некоторыми особенностями окраски. Установить видовую принадлежность особей, упоминавшихся в разных публикациях до появления ревизии (Ogg, Blackburn, 2004), и судить по ним о распространении обоих морфологически близких видов в на-

стоящее время проблематично. Видовая идентификация рыб группы *S. ciliatus*–*S. variabilis* до сих пор достаточно сложна и вызывает трудности при попытке определения в ходе полевых работ (Полтев, Шубин, 2013; Савин, 2018). Для выяснения границ распространения и частоты встречаемости *S. variabilis* в западной части Тихого океана необходимы достоверные фактические данные.

Золотистый петушок *Alectrididium aurantiacum* встречается от западной части зал. Аляска вдоль Алеутских и Командорских о-вов на юг до средних Курильских о-вов (Peden, 1967; Balanov et al., 1999; Шейко, Фёдоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002). Редкие находки этого вида отмечены также в водах южных Курильских о-вов (Итуруп, Шикотан) и в зал. Анива (Парин и др., 2014). Основной областью обитания вида является литораль, хотя он известен с глубин от 0 до 56 м. О его нахождении в западной части Берингова моря к северу от Командорских о-вов в настоящее время достоверно не известно.

При проведении донных траловых съёмов в западной части Берингова моря летом 2017 и 2018 гг. были пойманы 5 экз. *S. variabilis* и 1 экз. *A. aurantiacum*. Настоящее сообщение посвящено описанию этих находок.



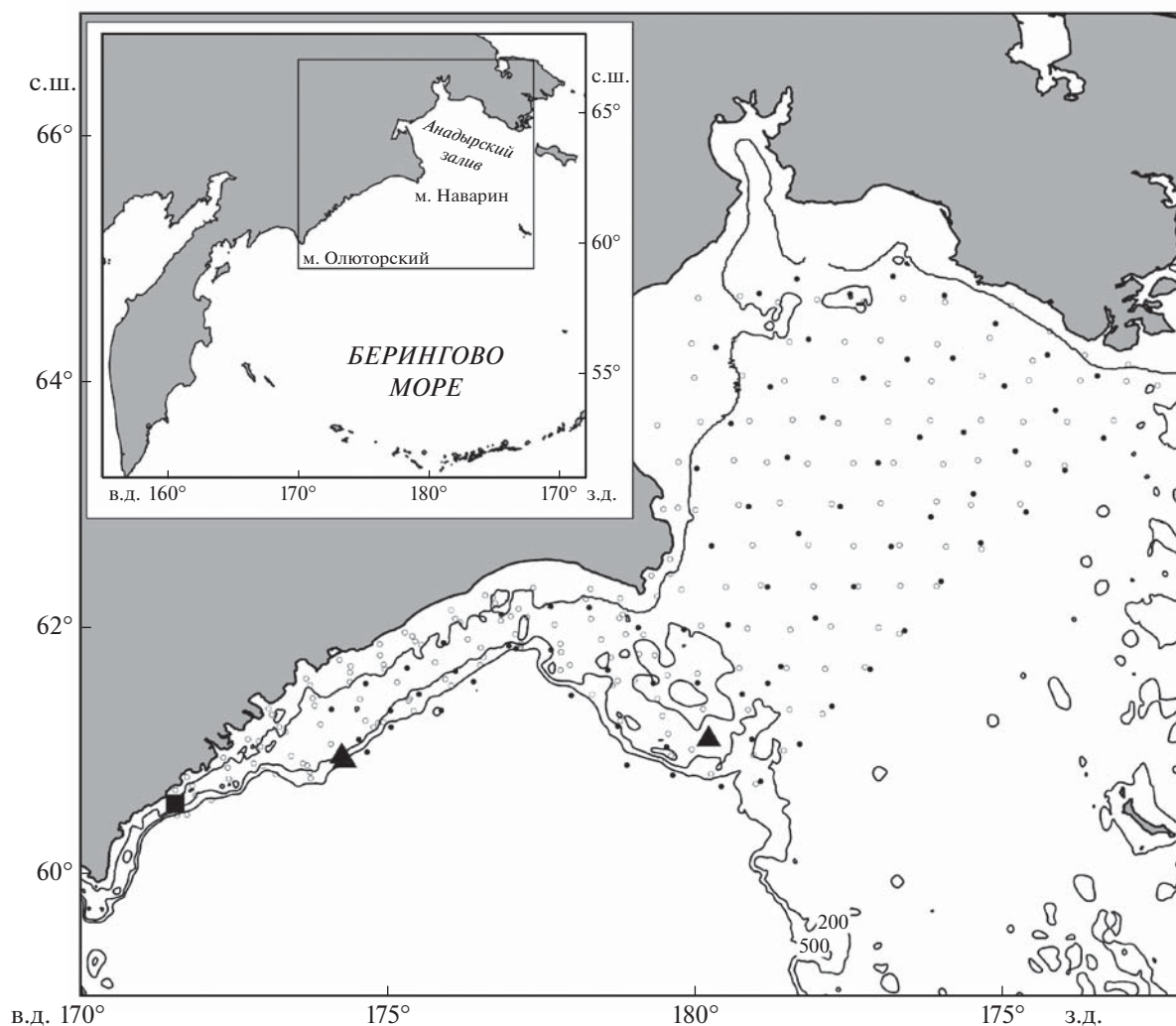


Рис. 1. Места поимок *Sebastes variabilis* (▲) и *Alecridium aurantiacum* (■) в западной части Берингова моря в 2017–2018 гг.; станции: (○) – 2017 г., (●) – 2018 г.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Первая съёмка проведена донным тралом ДТ-27.1/24.7 на НИС “Бухоро” 07.06–30.07.2017 г. (209 тралений в диапазоне глубин 22–386 м); вторая – разноглубинным тралом РТ/ГМ-80/396 на НИС “Профессор Леванидов” 31.07–18.08.2018 г. (81 ступенчатое траление в пелагиали и придонных горизонтах в диапазоне 8–350 м над глубинами 48–802 м). Температуру воды определяли на каждой станции гидрологическим зондом SBE-19 plus до придонного горизонта. Обследованный район с местами поимок особей исследуемых видов приведён на рис. 1. Рыб зафиксировали в 10%-ном растворе формальдегида, разведённого морской водой, и в лаборатории перевели в 60%-ный изопропиловый спирт. Видовую идентификацию рыб проводили по диагностическим признакам (к которым относится почти исключи-

тельно окраска), указанным в последней ревизии (Orr, Blackburn, 2004).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*S. variabilis* (рис. 2) – 5 экз. *TL* 380–450 мм пойманы в западной части Берингова моря между мысами Олюторский и Наварин при температуре придонных вод 2.8–4.0°C в диапазоне глубин 130–353 м, из них 2 экз. переданы в музей ННЦМБ ДВО РАН (МИМВ): МИМВ № 40054 – 1 экз. *SL* 360 мм, 60°58′48″ с.ш. 174°15′06″ в.д., 130 м, 12.06.2017 г., коллектор А.Б. Савин; 2 экз. (из них МИМВ № 40055 – 1 экз. *SL* 316 мм), 60°56′36″ с.ш. 174°18′00″ в.д., 353 м, 12.06.2017 г., коллектор А.Б. Савин; 2 экз. – 61°07′12″ с.ш. 179°47′30″ в.д., 172 м, 05.08.2018 г. Исследованные особи ранее были указаны для западной части Берингова моря как *S. ciliatus* (Савин, 2018).





Рис. 2. Тёмный морской окунь *Sebastes variabilis* MIMB № 40055, SL 316 мм.

При жизни дорсальная часть и бока светлые жёлто-коричневые, вся брюшная сторона от бледно-розовой до серовато-розовой. В области основания анального плавника заметно чёткое разделение более тёмной дорсальной и светлой брюшной областей туловища. Две тёмные полосы протягиваются от глаза на предкрышку. Заметна тёмная полоса, проходящая по переднему краю верхней челюсти. Непарные и брюшные (*V*) плавники тёмные серовато-желтые. Грудные плавники (*P*) в верхней части светло-коричневые, нижние лучи светлые серо-розовые. На заднем крае чешуй, расположенных на боках туловища, присутствует жёлто-коричневое пятно. После фиксации дорсальная часть тела светло-коричневая, плавники серо-коричневые, брюшная сторона светлая серовато-розовая. Симфизальный бугорок выражен достаточно сильно. Шипы на верхней части головы развиты очень слабо. *D*XIII 14–15, *A* III 8, *P* 17–18, пор в боковой линии 42–44, жаберных тычинок 10 + 23–25.

Морфологически наиболее близок к *S. ciliatus*, который, напротив, имеет однотонно-чёрную, тёмно-синюю или тёмно-серую окраску спинной стороны и боков тела, парных и непарных плавников. Также у *S. ciliatus* окраска брюшной стороны светлая, иногда розоватая на промежутке от основания *P* до начала анального плавника (*A*), но чёткая светлая граница в области основания *A* отсутствует, так что область между основаниями 2-го спинного и анального плавников всегда однотонно тёмная. Симфизальный бугорок развит слабо. Встречается этот вид исключительно в пределах шельфа на глубинах 5–160 м (Ogg, Blackburn, 2004). Сравнительный морфометрический анализ весьма объёмных выборок *S. variabilis* и *S. ciliatus* по более чем 40 меристическим и пластическим призна-

кам не показал каких-либо существенных отличий между видами (Ogg, Blackburn, 2004).

Полученные нами значения 31 индекса пластических признаков (в % *SL* и длины головы (*c*)) полностью попадают в диапазоны изменчивости, указанные для *S. variabilis* (Ogg, Blackburn, 2004). Измерения некоторых признаков по 2 экз. *SL* 316 и 360 мм.

В % *c*: горизонтальный диаметр орбиты глаза (*o*) 22.4–24.3, длина рыла (*ao*) 20.3–21.6, ширина межглазничного промежутка 29.1–30.2, длина верхней челюсти (*l<sub>mx</sub>*) 46.6–49.5, длина нижней челюсти (*l<sub>md</sub>*) 51.7–52.4, длина жаберных тычинок 13.8–14.1.

В % *SL*: *c* 32.2–32.6, высота тела на уровне основания *V* 29.3–30.9, высота основания *P* 9.8–10.6, длина наибольшего луча *P* (*l<sub>P</sub>*) 25.0–27.8, длина наибольшего луча *V* 20.0–21.7, длина хвостового плавника (*l<sub>C</sub>*) 18.1–18.4, высота хвостового стебля (*h*) 10.8, длина хвостового стебля со спинной стороны 16.1–16.3, антеанальное расстояние (*aA*) 59.7–60.4, антедорсальное расстояние (*aD*) 33.4–34.2, длина основания колючей и мягкой частей *D* соответственно 34.7–34.8 и 22.2–25.6, длина основания *A* (*l<sub>A</sub>*) 16.5–16.9. В брюшном плавнике длина шипа составляет 64.1–64.9% длины наибольшего луча.

Судя по данным траловых съёмок в зал. Аляска, *S. variabilis* довольно обычен в его наиболее тёплой западной части, достигая наибольшей частоты встречаемости к востоку от п-ова Аляска, где в 2015 и 2017 гг. встречался соответственно в 22.6 и 25.3% тралений. По мере удаления из области предпочитаемых значений температуры вид встречается всё реже, что особенно заметно в прилегающих к п-ову Аляска водах Алеутских о-вов, где в 2015 и 2017 гг. частота встречаемости составляла соответственно 7.4 и 10.4% (Raring et al., 2016a; von Szalay, Raring, 2016, 2018), понижаясь



Рис. 3. Золотистый морской петушок *Alectridium aurantiacum* МИМВ № 40056, *SL* 88 мм.

к западной части Алеутской гряды до 0.8% (Raring et al., 2016b). То же можно сказать и о западной части Берингова моря, где *S. variabilis*, судя по имеющимся данным, в настоящее время редок (Ott, Blackburn, 2004). Материалы траловых съёмок свидетельствуют о том, что в водах Алеутских о-вов и зал. Аляска этот вид обитает преимущественно в придонном слое нижней части шельфа и предпочитает глубины 100–300 м, где частота его встречаемости в последние несколько лет составляла 22.8–28.4% (Raring et al., 2016a; von Szalay, Raring, 2016, 2018). По нашим данным, на тех же глубинах в западной части Берингова моря летом 2017–2018 гг. частота его встречаемости в траловых уловах составила всего 3.5–4.0% числа тралений на этих глубинах. Из сопутствующих *S. variabilis* видов по численности (в %) в улове на глубине 130 м преобладали *Gadus macrocephalus* (31.0), *Theragra chalcogramma* (29.8), *Bathymaster signatus* (8.9), *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (6.5), *Triglops scepticus* (6.0), *Sarritor frenatus* (4.8); в улове на глубине 353 м — *Lumpenella longirostris* (52.9), *Malacocottus zonurus* (8.9), *Reinhardtius hippoglossoides* (6.8), *Dasycottus setiger* (6.1), *Atheresthes stomias* (3.4), *Glyptocephalus zachirus* (3.2). В пелагическом улове 2018 г. *S. variabilis* при его относительной численности 0.1% сопутствовали: *Th. chalcogramma* (99.6), *Hippoglossoides elassodon* (0.2), *Aptocyclus ventricosus* (0.1).

*A. aurantiacum* (рис. 3) — 1 экз. *SL* 88 мм (МИМВ № 40056) пойман 07.06.2017 г. в западной части Берингова моря к северу от м. Олюторский в координатах 60°34'00" с.ш. 171°32'36" в.д. на глубине 68 м при температуре воды в придонном слое 2.8°C. Из сопутствующих видов в улове наиболее многочисленны были (% общего числа рыб в улове): *Hemilepidotus jordani* (24.5), *Th. chalcogramma* (31.1), *G. macrocephalus* (19.8), *Triglops pingeli* (7.3), *Lepidopsetta polyxustra* (4.3), *Hemilepidotus gilberti* (3.7). Новая находка расширяет известный ареал вида на 685 км (370 миль) к северу от Командорских о-вов.

Окраска тела фиксированного экземпляра светло-коричневая, плавники светлые серо-коричне-

вые. В передней части спинного плавника тёмное размытое пятно. От округлого рыла к задней части межглазничной области тянется узкий кожный гребень, оканчивающийся перед срединной межглазничной порой. Брюшные плавники отсутствуют. *D* LXIV, *A* I 46, *P* 12, *vert.* 21 + 48. В % *SL*: *aD* 15.9, *aA* 40.3, длина основания *D* 83.0, *IA* 59.1, *IP* 7.8, *IC* 8.4, *h* 4.0, *c* 16.0, *ao* 3.4, *o* 3.5, *lmx* 6.1, *lmd* 8.2.

В прошлые два десятилетия в этой области Берингова моря при регулярном (раз в два–три года) проведении траловых съёмок *S. variabilis* и *A. aurantiacum* не отмечались. Неслучайные поимки в течение последних трёх лет, по-видимому, можно связать с наблюдающимся смягчением температурного режима придонных вод, обусловленным несколькими взаимосвязанными процессами: пониженным льдообразованием, слабым развитием холодного промежуточного слоя и слабой стратификацией, способствующей прогреву придонных вод в летний период (Stabeno et al., 2019). В 2017–2019 гг. площадь ледового покрытия в Беринговом море была минимальной за долгий период наблюдений (1980–2019 гг.). Очевидно, это благоприятствовало проникновению рассматриваемых здесь видов в холодную западную часть Берингова моря.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа частично поддержана грантом Министерства высшего образования и науки РФ 13.1902.21.0012, номер соглашения 075-15-2020-796.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Полтев Ю.Н., Шубин А.О. 2013. О поимках темного морского окуня *Sebastes ciliatus* (Scorpaenoidei: Sebastidae) к востоку от северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 53. №. 2. С. 237–240. <https://doi.org/10.7868/S0042875212060082>

- Савин А.Б. 2018. Ресурсы рыб в придонных биотопах шельфа и верхнего края свала глубин северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 192. С. 15–36. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-15-36>
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi—Миноги. Класс Chondrichthyes—Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali—Цельноголовые. Класс Osteichthyes—Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Balanov A.A., Amaoka K., Pietsch T.W. 1999. Redescription and first record of the prickleback fish *Alectridium auranticum* (Perciformes: Stichaeidae) from the central Kuril Islands // Spec. Diversity. № 4. P. 389–396. <https://doi.org/10.12782/specdiv.4.389>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Orr J.W., Blackburn J.E. 2004. The dusky rockfishes (Teleostei: Scorpaeniformes) of the North Pacific Ocean: resurrection of *Sebastes variabilis* (Pallas, 1814) and a redescription of *Sebastes ciliatus* (Tilesius, 1813) // Fish. Bull. V. 102. P. 328–348.
- Peden A.E. 1967. Redescription of a North Pacific prickleback, *Alectridium auranticum* // J. Fish. Res. Board Can. V. 24. № 1. P. 1–8.
- Raring N.W., Laman E.A., von Szalay P.G., Martin M.H. 2016a. Data report: 2011 Gulf of Alaska bottom trawl survey // NOAA Tech. Memo. NMFS AFSC. № 330. 231 p. <https://doi.org/10.7289/V5/TM-AFSC-330>.
- Raring N.W., Laman E.A., von Szalay P.G. et al. 2016b. Data report: 2012 Aleutian Islands bottom trawl survey // Ibid. № 332. 157 p. <https://doi.org/10.7289/V5/TM-AFSC-332>.
- Stabeno P.J., Bell S.W. 2019. Extreme conditions in the Bering Sea (2017–2018): Record breaking low sea-ice extent // Geophys. Res. Lett. V. 46. № 15. P. 8952–8959. <https://doi.org/10.1029/2019GL083816>
- von Szalay P.G., Raring N.W. 2016. Data report: 2015 Gulf of Alaska bottom trawl survey // NOAA Tech. Memo. NMFS AFSC. № 325. 249 p.
- von Szalay P.G., Raring N.W. 2018. Data Report: 2017 Gulf of Alaska bottom trawl survey // Ibid. № 374. 260 p.

УДК 597.5

## ВТОРАЯ НАХОДКА РЕДКОГО ВИДА *PLECTRANTHIAS KLAUSEWITZI* (SERRANIDAE) ИЗ КРАСНОГО МОРЯ

© 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 27.05.2020 г.

После доработки 06.07.2020 г.

Принята к публикации 07.07.2020 г.

Сообщается о второй поимке редкого вида *Plectranthias klausewitzii*, ранее известного по единственному нахождению в Баб-эль-Мандебском проливе. Новый экземпляр пойман севернее типового местонахождения, непосредственно в акватории Красного моря. Вид является эндемиком южной части Красного моря. Приведено детальное иллюстрированное описание нового экземпляра, расширены пределы изменчивости некоторых диагностических признаков вида.

**Ключевые слова:** *Plectranthias klausewitzii*, морфология, новое нахождение, Красное море.

**DOI:** 10.31857/S0042875221020181

Представители рода *Plectranthias* Bleeker, 1873 являются преимущественно мелкими видами, населяющими коралловые рифы и каменистые грунты часто глубже 50 м, из-за чего большая часть видов остается известной по единичным поимкам и многие из них – по единственному экземпляру (Randall, 1980; Heemstra, Randall, 2009; Wu et al., 2011; Vineesh et al., 2014; Wada et al., 2020). Между тем этот род характеризуется большим разнообразием – к настоящему времени описано 59 видов (Fricke et al., 2020), из которых в западной части Индийского океана (включая Красное море) представлено 14 (Heemstra, Randall, 2009; Vineesh et al., 2014). Из них *P. klausewitzii* до сих пор был известен только по типовой серии, семь экземпляров которой пойманы в Баб-эль-Мандебском проливе у о. Перим (Zajonz, 2006; Heemstra, Randall, 2009).

Разбирая неопределённые коллекции рыб в Институте океанологии РАН (ИО РАН, Москва), я наткнулся на экземпляр *P. klausewitzii*, добытый в 33-м рейсе научно-исследовательского судна (НИС) “Витязь” в южной части Красного моря между побережьем Эритреи и архипелагом Ханиш, севернее типового местонахождения. Учитывая редкость и недостаточную морфологическую изученность данного вида, в настоящем сообщении приводится описание этой находки.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Этикеточные данные экземпляра приведены при его описании. Методика изучения соответ-

ствует общепринятой (Randall, 1980; Heemstra, Randall, 2009). Последний, разделённый до основания луч в вертикальных плавниках подсчитывался как 1½, мелкие чешуи у основания вертикальных плавников считались за ½. В работе использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *LL* – туловищный канал боковой линии; *r. br*, *sp. br* – соответственно число жаберных лучей и тычинок в наружном ряду на первой дуге; ст. – океанографическая станция.

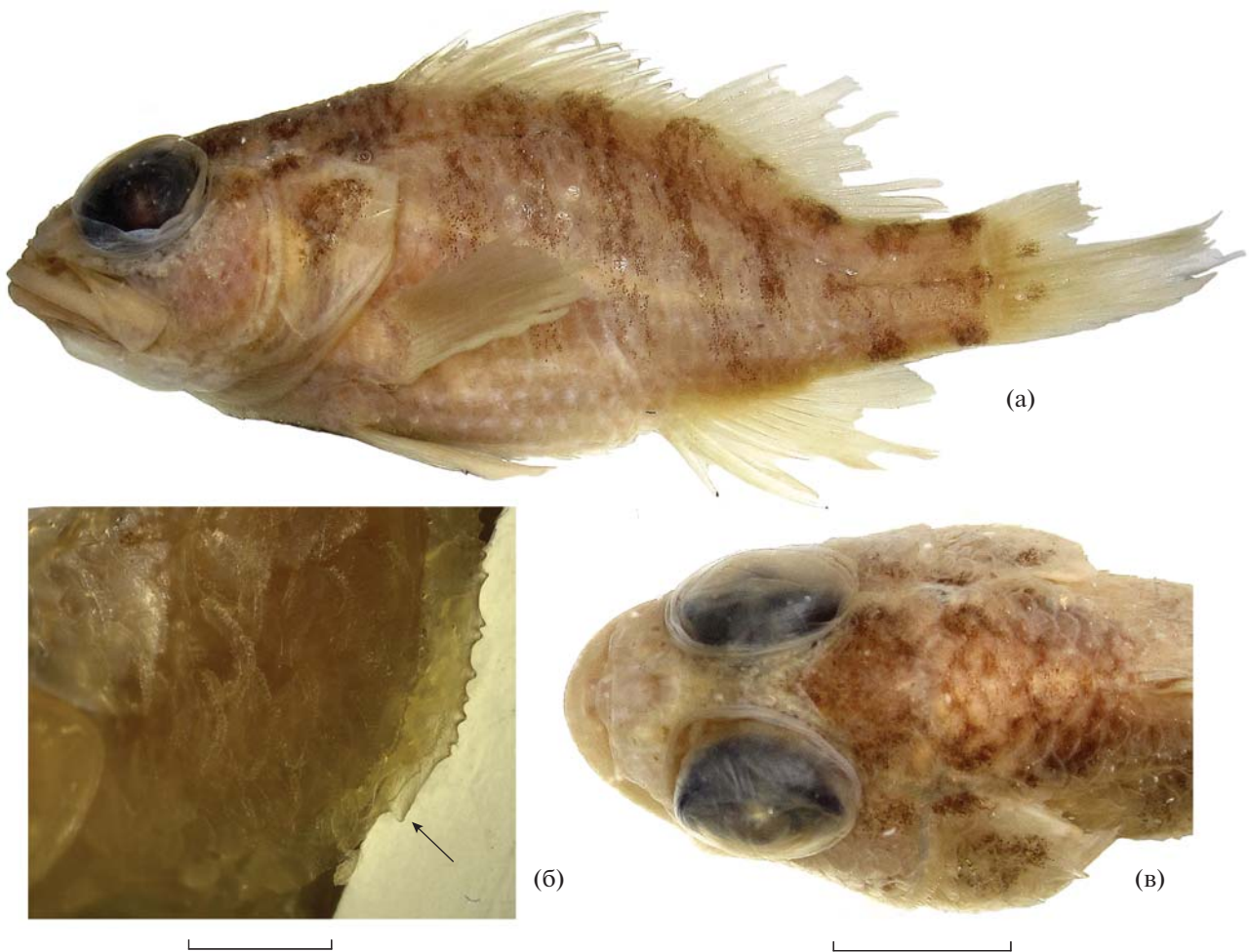
### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Plectranthias klausewitzii* Zajonz, 2006  
(рисунок)

Материал. ИО РАН № 3623, *SL* 41 мм (рисунок, а), 13°41' с. ш., 42°32' в. д., НИС “Витязь”, рейс 33, ст. 4782, проба 17, дночерпатель, глубина 130 м.

Описание. *D* X + 14½, *A* III + 7½, *P* 15, *V* I + 5, ветвистых лучей *C* 8 + 7; *LL* 29; чешуй вокруг хвостового стебля 14, между боковой линией и началом *D* и *A* соответственно 2½ и 10, в предоральной области между задним краем невротраниума и началом *D* 9 (последняя уменьшена), рядов чешуй на щеке 5; *r. br* 7, *sp. br* 4 + 1 + 9 = 14, из них верхние три на ериbranchiale и нижние четыре на сегатобbranchiale бугорковидные; последняя эпиганхимальная тычинка очень короткая, в 1.5 раза короче угловой, которая в свою очередь в 1.5 раза короче





*Pleciranthias klausewitzii*, ИО РАН № 3623, *SL* 41 мм: а – общий вид, б – угловая часть праеоперкулум (→) – направленный вниз шип), в – голова и предорсальная область сверху. Масштаб, мм: б – 1.5, в – 5.5.

двух последующих (наибольших) жаберных тычинок; наибольшие жаберные тычинки примерно в 1.5 раза короче жаберных лепестков. Ложножабра крупная, из 12 элементов.

Тело умеренно высокое, его максимальная высота, приходящаяся на середину основания ключевой части *D*, составляет 2.65 раза в *SL*. Дорсальный контур тела перед началом *D* выпуклый. Голова 2.5 раза в *SL*. Рыло в профиль закруглено. Глаз крупный, его горизонтальный диаметр в 1.8 раза превышает длину рыла, вдвое меньше длины головы. Челюсти равной длины, верхняя оканчивается на вертикали заднего края зрачка; верхнезадний угол пластинки *maxillare* закруглен, задний край прямой. Передняя ноздря открывается короткой трубкой с лепестковидным клапаном на заднем крае, задняя – округлым отверстием. На праемахилларе полоска из мелких конических зубов, расширенная к симфизу, близ которого зубы крупнее, имеется по небольшому клыковидному зубу с каждой стороны. На *dentale* полоска из

мелких конических зубов, расширенная у симфиза, небольшой клык близ середины длины озубленной части кости, за которым мелкие конические зубы расположены в один ряд. На сошнике узкая V-образная полоска мелких зубов, имеется полоска мелких зубов на *palatinum*. Язык сужен к вершине, без зубов. Направленные вперед шипы на вентральной ветви праеоперкулум не развиты, имеется лишь небольшой, направленный вниз шип перед угловой частью кости (рисунк, б); дорсальная ветвь несет 28 мелких шипиков по заднему краю. Оперкулум с тремя шипами, из которых средний – наибольший, верхний шип слабо развит.

Начало *D* расположено на уровне верхнего края основания *P*, начало *A* – на вертикали третьего ветвистого луча *D*. Колючая часть *D* отделена от мягкой глубокой выемкой, третий и четвертый колючие лучи наибольшие, равной длины, 2.35 раза в длине головы. Колючие лучи *D* несут на вершинах очень короткие выросты межлучевой

перепонки. Второй колючий луч *A* гораздо длиннее и толще остальных. Наибольшие ветвистые лучи *D* и *A* равны по длине наибольшим колючим лучам этих плавников. Последний ветвистый луч в *D* и *A* разделён до основания. *P* достигают своими концами вертикали первого ветвистого луча *A*, их наибольший луч — десятый. Первый луч *P* укороченный, жёсткий, неветвистый, последующие лучи ветвистые, но нижние восемь утолщены и подразделены только у самых кончиков. *V* прикрепляются впереди вертикали основания *P*, их второй ветвистый луч наибольший, не достигает ануса. Лучи верхней лопасти *C* частично обломаны, задний край этого плавника был, по-видимому, слабо закруглённым. Анус расположен у начала *A*.

Чешуя на голове и теле ктеноидная, дополнительные чешуйки в основаниях чешуй отсутствуют; чешуя заходит только на самое основание мягких частей *D* и *A*, на основание *P* примерно на 1/4 его длины, но на основание *C* почти на половину его длины. Межглазничный промежуток покрыт чешуёй, которая впереди оканчивается на вертикали середины длины промежутка между передним краем глаза и передним краем зрачка, немного не доходя до уровня задней ноздри. Рыло, инфраорбитальные кости до вертикали середины орбиты; maxillare, ветви нижней челюсти, гулярная область и жаберная перепонка не покрыты чешуёй. Боковая линия полная, образует резкий изгиб сверху под основанием *D*, на хвостовом стебле идёт по его середине.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина и максимальная высота головы соответственно 40.2 и 30.5, максимальная и минимальная высота тела соответственно 37.8 и 13.4, длина хвостового стебля 19.5; длина *P*, *V* и *C* соответственно 29.3, 23.8 и ~25.6; длина колючих лучей *D* с первого по пятый соответственно 4.9, 8.1, 17.1, 17.1 и 14.6; длина колючих лучей *A* с первого по третий соответственно 8.5, 17.1 и 12.2; длина наибольшего мягкого луча *D* и *A* 17.1, предорсальное расстояние и расстояние до начала мягкой части *D* соответственно 41.5 и 63.4, превентральное и преанальное расстояния соответственно 34.2 и 65.9, длина рыла 7.3, горизонтальный диаметр глаза 13.4, ширина межглазничного промежутка 4.3, длина верхней челюсти 19.5.

В % длины головы: длина рыла 18.2, горизонтальный диаметр глаза 33.3, ширина межглазничного промежутка 10.6, длина верхней челюсти 48.5.

Окраска фиксированной рыбы светлая, на теле имеется восемь косых, наклонённых назад поперечных тёмных полос, из них шесть расположены под основанием *D* и две — на хвостовом стебле. Полосы под основанием *D* спускаются до нижней трети боков, но только две последние из них доходят до вентрального края тела. Шестая полоса формирует более концентрированное скоп-

ление пигмента у конца основания *D* и у вентрального края хвостового стебля позади конца *A*; в средней её части, как и у последующих полос на хвостовом стебле, пигментация резко ослаблена, из-за чего невооружённому глазу пигментация хвостового стебля представляется в виде супротивно лежащих пятен у его дорсального и вентрального краёв (рисунок, а). Имеется косая полоса от заднего края глаза к началу *D*, соединяющаяся с такой же полосой соседней стороны; кпереди от неё в предорсальной области и на верхней поверхности головы имеется нерегулярный тёмный рисунок. Верхняя половина жаберной крышки с тёмным пятном (рисунок, в). В основании *C* имеется пара небольших супротивных пятнышек, в остальном плавники не окрашены. Ротожаберная полость и жаберные дуги светлые.

Сравнительные замечания. Признаки описанного экземпляра в целом хорошо согласуются с таковыми у типовой серии вида (Zajonz, 2006; Heemstra, Randall, 2009), за исключением более развитого тёмного рисунка на теле (Zajonz, 2006. Fig. 2; Heemstra, Randall, 2009. Fig. 6), меньшего числа чешуй в поперечном ряду на щеке (5 против 7–8) и несколько большего — вокруг хвостового стебля (14 против 11–13), чуть меньшего числа тычинок в наружном ряду на сег- atobranchiale-1 (10 против 11–13) и наличия в угловой части праеорескулум небольшого, но вполне развитого, направленного вниз шипа (рисунок, б). Из перечисленных отличий наиболее существенным представляется разница в числе рядов чешуй на щеке. Её нельзя объяснить методикой подсчёта, так как чешуи были подсчитаны в полном соответствии с указаниями цитированных авторов. Тёмные полосы на теле у описываемого экземпляра одинаковой ширины со светлыми промежутками, тогда как на рисунках в указанных работах (Zajonz, 2006. Fig. 2; Heemstra, Randall, 2009. Fig. 6) первые явно уже последних. Что касается расхождений в ошиплении праеорескулум, то его особенности, наблюдаемые у изученного экземпляра, очевидно, представляют индивидуальную вариацию (у рыб типовой серии вентральная ветвь праеорескулум гладкая или несёт два или три крошечных направленных вперёд шипика). Учитывая соответствие исследованного экземпляра рыбам типовой серии по остальным признакам и его поимку в том же районе, я рассматриваю вышеперечисленные различия как проявления индивидуальной изменчивости, не имеющие таксономической значимости.

В то же время на настоящем уровне знаний нельзя полностью отвергать возможность географической зависимости вышеописанных отличий. Типовое местонахождение вида лежит в Баб-эль-Мандебском проливе, что с большой долей вероятности предполагает его присутствие в Аденском заливе. Новая находка происходит непо-

средственно из акватории Красного моря (в его южной части). Учитывая биологические особенности *Plectranthias*, исключая возможность миграций (Randall, 1980), и редкость находок особей ранних стадий в планктонных сборах (Kendall, 1979) из-за быстрого оседания личинок на дно, нельзя исключать морфологическую неоднородность красноморских и аденских популяций. Однако для подтверждения этого предположения необходимы поимки новых экземпляров этого редкого вида.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Мирового океана, морфологии и систематики перкоидных рыб выполнялось в рамках тем государственного задания № 0149–2018–0009 и 0109–2018–0076 соответственно; статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bineesh K.K., Akhilesh K.V., Gopalakrishnan A., Jena J.K.* 2014. *Plectranthias alcocki*, a new anthiine fish species (Perciformes: Serranidae) from the Arabian Sea, off southwest India // *Zootaxa*. V. 3785. № 3. P. 490–496.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* 2020. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. ([http:// researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/ fishcatmain.asp](http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp). Version 01/2020)
- Heemstra P.C., Randall J.E.* 2009. A review of the anthiine fish genus *Plectranthias* (Perciformes: Serranidae) of the western Indian Ocean, with description of a new species, and a key to the species // *Smithiana Bull.* V. 10. P. 3–17.
- Kendall A.W.* 1979. Morphological comparisons of North American sea bass larvae (Pisces: Serranidae) // *NOAA Techn. Rept. NMFS. Circ.* 428. 50 p.
- Randall J.E.* 1980. Revision of the fish genus *Plectranthias* (Serranidae: Anthiinae) with descriptions of 13 new species // *Micronesica*. V. 16. № 1. P. 101–187.
- Wada H., Suzuki T., Senou H., Motomura H.* 2020. *Plectranthias ryukyuensis*, a new species of perchlet from the Ryukyu Islands, Japan, with a key to the Japanese species of *Plectranthias* (Serranidae: Anthiinae) // *Ichthyol. Res.* V. 67. P. 294–307. <https://doi.org/10.1007/s10228-019-00725-6>
- Wu K.-Y., Randall J.E., Chen J.-P.* 2011. Two new species of anthiine fishes of the genus *Plectranthias* (Perciformes: Serranidae) from Taiwan // *Zool. Stud.* V. 50. № 2. P. 247–253.
- Zajonz U.* 2006. *Plectranthias klausewitzii* n. sp. (Teleostei, Perciformes, Serranidae), a new anthiine fish from the deep waters of the southern Red Sea // *Aqua, Inter. J. Ichthyol.* V. 12. № 1. P. 19–26.



УДК 576.316:597.523

**СХОДСТВО КАРИОТИПОВ ТРЁХ ВИДОВ  
КЛЮВОРЫЛОВ РОДА *MORMYRUS* (MORMYRIDAE) ИЗ ПРИТОКОВ  
БЕЛОГО НИЛА И РЕКИ ОМО В ЭФИОПИИ<sup>#</sup>**

© 2021 г. С. А. Симановский<sup>1, \*</sup>, Д. А. Медведев<sup>1</sup>, Фекаду Тефера<sup>2</sup>, А. С. Голубцов<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Национальный центр рыболовства и биологических водных ресурсов Эфиопского института сельскохозяйственных исследований, Собата, Эфиопия

\*E-mail: sergey.a.simanovsky@gmail.com

Поступила в редакцию 03.08.2020 г.

После доработки 11.08.2020 г.

Принята к публикации 11.08.2020 г.

У трёх видов клюворылов рода *Mormyrus* (Mormyridae, Osteoglossiformes), населяющих бассейны Белого Нила и реки Омо в Юго-Восточной Эфиопии, изучены наборы митотических хромосом. Структура кариотипа у *M. caschive*, *M. hasselquistii* и *M. kannume* оказалась схожей ( $2n = 50$ , FN = 84). *Mormyrus* является уже 14-м родом в семействе, чьи представители изучены кариологически. Уникальной особенностью этого рода, вероятно, является наименьшее для семейства число одноплечих хромосом в кариотипе.

*Ключевые слова:* хромосомы, эволюция кариотипа, *Mormyrus caschive*, *Mormyrus hasselquistii*, *Mormyrus kannume*.

DOI: 10.31857/S0042875221020223

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