

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 60 № 3 2020 Май–Июнь

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

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

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

Москва

ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2020
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2020

Подписано к печати 09.12.2020 г. Дата выхода в свет 10.02.2020 г. Формат 60 × 88¹/₈ 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 пр., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-037-19 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,
117342 Москва, ул. Бутлерова, д. 17Б, а/я 47
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 60, Номер 3, 2020

О некоторых малоизученных Melanostomiidae с описанием нового вида <i>Eustomias</i> <i>A. M. Прокофьев</i>	251
Обнаружение <i>Photonectes uncinatus</i> на Китовом хребте (Юго-Восточная Атлантика) и переписание вида (Melanostomiidae) <i>A. M. Прокофьев</i>	261
Описание пелагических личинок <i>Chirolophis japonicus</i> и <i>Ch. saitone</i> (Stichaeidae) из вод залива Петра Великого (Японское море) <i>A. A. Баланов, И. В. Енур, В. А. Шелехов</i>	271
Таксономический статус и молекулярная систематика эндемичного вида <i>Herklotsichthys lossei</i> (Clupeidae) из Персидского залива: свидетельство немонофилетичности рода <i>Л. Пуррафаи Дизадж, Х. Р. Эсмаэили, Т. Валинассаб, А. Саларпоури</i>	282
Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особой генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса <i>Barbus intermedius</i> в озере Тана, Эфиопия <i>A. Н. Мироновский</i>	283
Гипотеза расселения антимор (<i>Antimora</i> spp., Moridae) в Мировом океане по данным современного распределения, генетического анализа и ископаемых находок <i>A. М. Орлов, А. Ф. Банников, С. Ю. Орлова</i>	295
Биометрические связи между размерами отолитов и особей основных демерсальных видов рыб Северной Патагонии, Аргентина <i>М. А. Ромеро, Н. С. Руиз, А. И. Медина, Р. А. Гонзалез</i>	296
Размерно-возрастная структура наваги <i>Eleginus nawaga</i> Белого, Баренцева и Карского морей <i>В. А. Стасенков, Ю. В. Гончаров</i>	297
Возраст и рост атерины <i>Atherina boyeri</i> (Atherinidae) из акватории Юго-Западного Крыма (Чёрное море) <i>Д. Н. Куцын, Ю. В. Самотой</i>	309
Воспроизводство, рост, смертность и вылов жёлтой султанки <i>Upeneus sulphureus</i> (Mullidae) в северной части Бенгальского залива, Бангладеш <i>М. Актер, С. М. Шарифуззаман, С. Джан, М. Рашид-Ун-Наби</i>	317
Некоторые данные о репродуктивной биологии <i>Inimicus sinensis</i> (Synanceiidae) <i>Н. Г. Емельянова, Д. А. Павлов</i>	318
Репродуктивная биология азиатской зубастой корюшки <i>Osmerus dentex</i> (Osmeridae) реки Амур <i>О. В. Бурлак, К. А. Жукова</i>	328
Количественная оценка и сравнение трофических ниш чёрного <i>Reinhardtius matsuurae</i> , белокорого <i>Hippoglossus stenolepis</i> и азиатского стрелозубого <i>Atheresthes evermanni</i> палтусов Охотского моря по изотопному составу углерода и азота пищевых компонентов <i>В. В. Напасаков</i>	336
Эколого-популяционные особенности окуня-клювача <i>Sebastes mentella</i> (Sebastidae) Северо-Западной Атлантики на основе анализа его паразитофауны <i>Ю. И. Бакай</i>	341

Аномальное поведение свободноплавающих <i>Echeneis naucrates</i> (Echeneidae) на аквакультурных акваториях залива Нячанг (Южно-Китайское море, южная часть Центрального Вьетнама) <i>Д. А. Астахов</i>	351
Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации на примере ряпушки <i>Coregonus albula</i> и корюшки <i>Osmerus eperlanus</i> <i>Ю. С. Решетников, О. П. Стерлигова, Л. В. Аникиева, И. М. Королева</i>	352

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Влияние изменения рациона на реореакцию молоди радужной форели <i>Oncorhynchus mykiss</i> <i>Д. С. Павлов, В. В. Костин, Е. Д. Павлов, А. А. Кравченко</i>	364
Питание эпигонуса <i>Epigonus affinis</i> (Epigonidae) подводной горы северной части хребта Вавилова, Атлантический океан <i>А. В. Гуцин</i>	368

УДК 597.5

О НЕКОТОРЫХ МАЛОИЗУЧЕННЫХ MELANOSTOMIIDAE С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА *EUSTOMIAS*

© 2020 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 14.09.2019 г.

После доработки 04.10.2019 г.

Принята к публикации 06.11.2019 г.

Описан новый вид *Eustomias mikhailini* sp. nova, близкий к *E. macrura*. Предложено восстановить подрод *Urostomias* из синонимии подрода *Spilostomias*. Приведена определительная таблица подродов рода *Eustomias* с большим числом лучей грудного плавника и видов подрода *Urostomias*. Описан экземпляр *Eustomias* gr. *melanostigma*, который в структуре подбородочного усика сочетает признаки разных видов данной группы, что вызывает сомнения в обоснованности выделения *E. melanonema* и *E. melanostigmoides*. Сообщено о новых находениях редких видов *Leptostomias* cf. *bilobatus* и *Photonectes xenopogon*, впервые обнаруженных в юго-восточной части Тихого океана; приведены подробные морфологические описания экземпляров; уточнены пределы изменчивости диагностически значимых признаков.

Ключевые слова: Melanostomiidae, *Eustomias*, *Leptostomias*, *Photonectes*, новый вид, новые находения, морфологическая изменчивость, Атлантический океан, Тихий океан.

DOI: 10.31857/S0042875220030169

Стомиеобразные рыбы являются одной из доминирующих групп в океанской мезо- и отчасти батипелагиали. Наиболее продвинутых представителей этого отряда можно обособить в семейство Melanostomiidae, характеризующееся более или менее удлинённым телом с голой подвижной кожей, смещёнными назад супротивными вертикальными плавниками; как правило, развитым подбородочным усиком, концевая часть которого в большинстве случаев образует специфические структуры, играющие важную роль в дифференциации видов, и рядом анатомических признаков (Fink, 1985). В современной систематике (Nelson, 2006; Nelson et al., 2015; Fricke et al., 2018) меланостомовые обычно рассматриваются в ранге подсемейства широко понимаемого семейства Stomiidae sensu Fink (1985), по своему составу соответствующего подотрядам Lepidophotodermi и Gymnophotodermi Парра (Parr, 1927). Однако Melanostomiidae (включая ранее выделявшиеся семейства Idiasthiidae и Malacosteidae) являются монофилетической кроновой группой, морфологически хорошо отличимой от других “классических” семейств, также включаемых в состав Stomiidae sensu Fink (1985) (Astronesthidae, Chauliodontidae и Stomiidae s. str.), и оснований для выделения их в ранг семейства не меньше, чем для выделения самого семейства

Stomiidae sensu Fink (1985), поскольку отношения последнего с предковым семейством Phosichthyidae также представляют собой граду, а не клады (Harold, Weitzman, 1996). Меланостомовые всё ещё продолжают оставаться недостаточно изученной в систематическом отношении группой, и видовой состав многих родов до сих пор окончательно не установлен. Ряд видов известны по единичным поимкам, и их ареалы пока тоже остаются невыясненными. В связи с этим представляет интерес публикация сведений о новых находениях за пределами ранее известных ареалов и о морфологической изменчивости трёх малоизученных видов меланостомовых рыб из родов *Eustomias* Vaillant, 1888, *Leptostomias* Gilbert, 1905 и *Photonectes* Günther, 1887, обнаруженных мною в коллекциях Института океанологии РАН (ИО РАН) и Парижского национального музея естественной истории (MNHN). Кроме того, в статье описывается своеобразный новый вид *Eustomias*, голотип и единственный известный экземпляр которого ранее уже упоминался в литературе (Паррин и др., 1978) в открытой номенклатуре. Этот экземпляр в своё время отсылали ныне покойному Р. Гиббсу, США (R.H. Gibbs), подтвердившему его принадлежность к новому для науки виду.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Morrow, Gibbs, 1964; Gibbs, 1968; Gibbs et al., 1983; Прокофьев, 2018, 2019). В случае отличий в счётных значениях одних и тех же признаков на разных сторонах тела одной рыбы показатели разделены знаком “/”. В работе использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *vert.* – общее число позвонков; *э/с* – экспедиционное судно, ст. – океанографическая станция. Используется стандартная номенклатура фотофоров стомиеобразных рыб (Morrow, Gibbs, 1964) и структур подбородочного усика (Gibbs et al., 1983; Прокофьев, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Eustomias (Urostomias) mikhailini Prokofiev, sp. nova

(рис. 1)

Eustomias sp.: Парин и др., 1978. С. 172. Рис. 2.

Материал. Голотип, ИО РАН № 03599, *SL* 115 мм, 00°15' ю.ш., 06°36' в.д., пелагический трал, горизонт траления 25 м, *э/с* “Фиолент”, рейс ФАО-1, 06.01.1976 г. Парин с соавт. (1978) приводят для данного экземпляра *SL* 118 мм. Отмечаемое мною изменение пропорций, очевидно, связано с дегидратацией ткани после более 40 лет хранения в спирте.

Диагноз. Вид рода *Eustomias* с семью лучами *P* и *V*, с подбородочным усиком простого строения (с одной крупной овальной терминальной луковицей без придатков), со светящейся железой на верхних дополнительных лучах *C*.

Описание. *D* 26, *A* 41, *P* 7, *V* 7. Фотофоров в сериях: *IP* 7, *PV* 27, *OV* 27, *VAV* 13 (из них 5 над *A*); в сериях *BR*, *VAL* и *AC* органы сохранились лишь частично. Туловище сплошь покрыто многочисленными вторичными фотофорами, особенно густыми на его вентральной поверхности. Пятна светящейся ткани на брюхе отсутствуют. Хотя кожа на хвостовом стебле сорвана, на верхних дополнительных лучах *C* сохранились остатки чёрной ткани, подлежащей под светящейся железой (вероятно, была овальной формы, занимала область всех верхних дополнительных лучей). Посторбитальный орган (рис. 1а) округлой формы, относительно крупный для *Eustomias* (примерно вдвое короче диаметра глаза). Суборбитальный орган маленький. Ветви нижней челюсти густо покрыты вторичными фотофорами, на боках головы они более разреженные. Брюшная бороздка доходит до пятого фотофора *IP*. На ргаемахиларе семь зубов, из них первый, третий и пятый фиксированные, второй – наибольший. Зубов *dentale* восемь, из них первый, второй, четвертый и ше-

стой фиксированы, самый длинный, вероятно, также второй, но его вершина обломана (рис. 1а). На *maxillare* имеются только очень маленькие бугорковидные выступы в задней части кости. Жаберные дуги голотипа сильно повреждены.

Подбородочный усик (рис. 1б, 1в) тонкий, вдвое длиннее головы, его ствол почти не пигментирован, с одной крупной (4.8% длины всего усика) овальной терминальной луковицей без придатков. Парин с соавт. (1978. С. 172) отметили наличие на стволе усика недалеко от начала терминальной луковицы “короткого выступа, несущего пять очень маленьких филаментов (при препаровке ... был утрачен)” (согласно приводимому ими рисунку, расстояние от основания усика до выступа в 1.2 раза меньше полной длины усика).

Измерения, в % *SL*: длина головы 13.0, длина рыла 4.8, горизонтальный диаметр глаза 3.0, ширина костного межглазничного промежутка 1.7, длина верхней и нижней челюстей 9.6, длина посторбитального органа 1.3, длина подбородочного усика и его концевой луковицы соответственно 23.5 и 1.1, максимальная высота тела 4.3; предорбитальное, преанальное, превентральное и вентроанальное расстояния соответственно 80.9, 70.4, 60.9 и 9.6.

Этимология. Вид назван в честь одного из коллекторов рейса ФАО-1 и соавторов сообщения, в котором впервые был упомянут экземпляр, послуживший голотипом нового вида, – отечественного ихтиолога С.В. Михайлина (1943–1981), специалиста по трихиуроидным рыбам, трагически погибшего при спасении людей из горящего поезда.

Сравнительные замечания. Только три из 11 номинальных подродов *Eustomias* включают виды с шестью или более лучами в *P*: *Spilostomias* Regan et Trewavas, 1930, *Urostomias* Regan et Trewavas, 1930 и *Triclonostomias* Regan et Trewavas, 1930 (Regan, Trewavas, 1930; Gibbs et al., 1983; Прокофьев, 2018). Новый вид хорошо отличается от представителей подрода *Triclonostomias* простым строением и слабой пигментацией подбородочного усика, терминальная луковица которого лишена филаментов, а ствол – группы из трёх длинных придатков, отходящих из одного места; семью (против восьми) лучами *V* и малым числом подвижных зубов в челюстях (четыре против 7–11). Гиббс с соавторами (Gibbs et al., 1983) объединили подроды *Spilostomias* и *Urostomias*, что было с оговоркой принято и мною (Прокофьев, 2018. Таблица. С. 4). Вместе с тем типовые виды указанных подродов существенно отличаются друг от друга по особенностям развития поверхностной светящейся ткани, пигментации ствола усика и числу лучей *V*. Последний признак отличается исключительной стабильностью в пределах подродов *Eustomias* (Прокофьев, 2018), поэто-



Рис. 1. *Eustomias mikhailini* sp. nova, голотип *SL* 115 мм, экваториальная Восточная Атлантика: а – озубление челюстей и окологлазничные светящиеся органы; б, в (рисунок Г.Н. Похильской) – дистальный конец подбородочного усика. (▶) – фиксированные зубы; so, po – суборбитальный и посторбитальный органы. Масштаб: а – 1.5, б – 0.4, в – 1.0 мм.

му наблюдаемое различие по числу лучей V между *Urostomias* и *Spilostomias*, на мой взгляд, свидетельствует о достаточно давнем расхождении этих групп. После обнаружения *E. mikhailini*, по всем перечисленным признакам соответствующего виду *E. macrura* Regan et Trewavas, 1930 — типовому для подрода *Urostomias*, мне представляется неоправданным объединение *Urostomias* и *Spilostomias* в один подрод. Морфологические различия между обсуждаемыми подродами и видами подрода *Urostomias* могут быть суммированы в следующей определительной таблице.

1(2) Лучей P 6–16 **3**

2(1) Лучей P 4–5 (подрод *Rhynchostomias*) или 0–3 (остальные подроды), если в P более трёх лучей, то V 8. Подвижных зубов в челюстях намного больше, чем фиксированных **все остальные подроды *Eustomias***

3(4, 5) Лучей V 8. Ствол подбородочного усика полностью пигментирован, с тремя крупными ветвями, отходящими от одного места проксимальнее терминальной луковицы. Нет пятен светящейся ткани на вентральной поверхности туловища или железы в верхней части основания S . Брюшная бороздка достигает 15–24-го фотофора PV . Подвижных зубов в челюстях намного больше, чем фиксированных **подрод *Triclonostomias***

4(3, 5) Лучей V 8. Ствол подбородочного усика полностью пигментирован, с двумя филементами в основании терминальной луковицы (иногда очень слабо развитыми). Пятна светящейся ткани на вентральной поверхности крупные, выражены лучше, чем вторичные фотофоры; нет светящейся железы на S . Брюшная бороздка достигает 5–8-го фотофора PV . Все или почти все зубы в челюстях фиксированные **подрод *Spilostomias***

(один вид: *E. (S.) braueri* Zugmayer, 1911 (синоним: *E. spilopleura* Regan et Trewavas, 1930))

5(4, 3) Лучей V 7. Ствол подбородочного усика не пигментирован, за исключением скоплений меланофоров вокруг фотофоров, без развитых придатков (могут иметься крошечные выросты проксимальнее терминальной луковицы). Пятна светящейся ткани на вентральной поверхности отсутствуют или едва различимы, если имеются, намного слабее вторичных фотофоров. Есть светящаяся железа у верхнего края S . Брюшная бороздка не заходит за 8-й фотофор PV . Фиксированных зубов в челюстях больше или столько же, сколько и подвижных (**подрод *Urostomias***) **6**

6(7) Лучей P 7. VAV 13. Брюшная бороздка не достигает вертикали основания P . Подбородочный усик примерно вдвое длиннее головы, 23.5% SL . В челюстях по семь–восемь зубов, из них три–четыре фиксированы ***E. (U.) mikhailini***

7(6) Лучей P 9. VAV 16–17. Брюшная бороздка заходит за вертикаль основания P (до 5–8-го ор-

гана PV). Подбородочный усик примерно равен голове, 12.5% SL . В челюстях по шесть–десять зубов, из них пять–семь фиксированы ***E. (U.) macrura***¹.

***Eustomias (Nominostomias) gr. melanostigma*
Regan et Trewavas, 1930**

(рис. 2)

Материал. MNHN 1991–6420, 1 экз. SL 74 мм, $0^{\circ}25'1.2''$ с.ш., $139^{\circ}04'58.8''$ в.д., глубина 650 м, э/с “Coriolis”, рейс “Caride 1”, ст. 44b, 25.09.1968 г.

Описание. D 27, A 38, P 3, V 7. Фотофоров в сериях: BR 11, IP 7, PV 34, OV 32, VAV 16 (шесть над A), VAL 18 (восемь над A), AC 20 (19-й над последним лучом A). Посторбитальный орган маленький, овальный, вытянутый в длину и несколько более приостренный к дистальному концу, около трети диаметра зрачка. Имеется маленький круглый суборбитальный орган, чуть более трети длины посторбитального. Брюшная бороздка слабо развита, прослеживается как узкий желобок до 4-й пары фотофоров PV (рис. 2а). На лучах и межлучевых перепонках передней половины D скопления белой светящейся ткани. Зубов praemaxillare 11 (1, 2, 5, 8, 9-й подвижные) слева, 10 (1, 2, 4, 7, 8) справа; dentale 14 (3, 7, 10, 11) справа, 16 (3, 7, 8, 11, 12) слева; в задней части maxillare гребенка из примерно восьми мелких зубов, не доходящих до дистального конца. На corula три пары острых, почти прямых зубов. Жаберные лепестки в верхних двух третях длины ceratobranchiale-1 сильно редуцированы.

Подбородочный усик и его внутренний ствол, луковицы и придатки не пигментированы, за исключением мелкого и редкого меланофорного крапа по стволу в промежутке между проксимальной и дистальной луковицами, сгущающегося к интенсивно пигментированному проксимальному полюсу дистальной луковицы, и по стволу основного придатка дистальной луковицы в его проксимальной половине. Две овальные луковицы, вытянутые в длину, разделены промежутком, в 1.5 раза меньшим, чем длина дистальной луковицы; проксимальная луковица втрое короче дистальной; длина дистальной луковицы вдвое больше её высоты. Основным придатком дистальной луковицы с широкой кожистой оторочкой, дистально разветвляется на два нитевидных придатка и несёт такой же придаток на вентральном крае непосредственно у своего основания. Длина придатка до раз-

¹ Экземпляры из Тихого океана, описанные Париным и Похильской (1974) как *E. macrura* и характеризующиеся длинным усиком (25.7–33.1% SL), по-видимому, принадлежат к неопisanному виду (собственные данные, готовятся к публикации). Другие признаки этих рыб таковы: P 9–10, VAV 15–17, брюшная бороздка заходит за вертикаль основания P , почти все зубы в челюстях фиксированные.

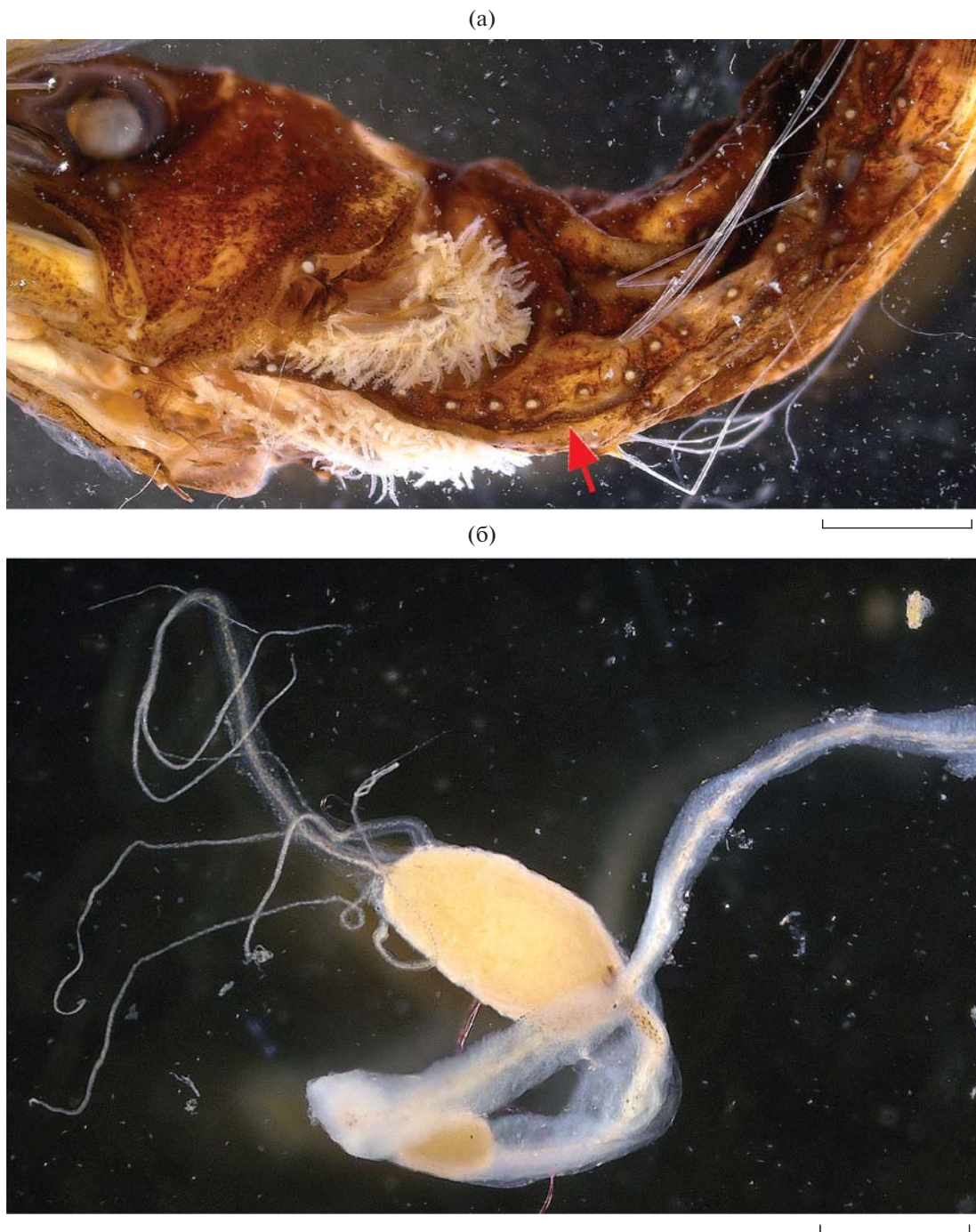


Рис. 2. *Eustomias* gr. *melanostigma* SL 74 мм, экваториальная Западная Пацифика: а – рудимент брюшной бороздки (→), б – дистальный конец подбородочного усика. Масштаб: а – 2, б – 1 мм.

вилки примерно в полтора раза больше длины дистальной луковичи. Ещё три длинных нитевидных придатка отходят обособленно от дистального конца луковичи (два выше и один ниже основного придатка). Все придатки лишены светящихся телец. Фотофоров и пигментных пятен на стволе усика нет (рис. 2б).

Измерения, в % SL: длина головы са.13.5, горизонтальный диаметр глаза 3.0; предорсальное, преанальное и превентральное расстояния соответственно 81.1, 70.3 и 56.8; длина усика до проксимальной луковичи и всего усика соответственно 47.3 и 56.8; длина промежутка между луковичами 1.6, длина дистальной луковичи и её основного

придатка с ветвями — соответственно 2.4 и 4.1. Сумма длин проксимальной и дистальной луковиц — 2.3 мм.

Сравнительные замечания. Изученный экземпляр относится к группе “*melanostigma*”, характеризующейся двумя разобшёнными терминальными луковицами, из которых дистальная крупнее и несёт несколько нитевидных придатков, лишённых светящихся телец. Группа включает три трудноразличимых вида: помимо *E. melanostigma*, известного из всех трёх океанов, также *E. melanonema* Regan et Trewavas, 1930 из тропической Восточной Атлантики и *E. melanostigmoides* Gibbs, Clarke et Gomon, 1983 из Гавайского района (Gibbs et al., 1983). По удлинённой дистальной луковице, высота которой вдвое меньше длины, описываемый экземпляр соответствует *E. melanonema*, тогда как у *E. melanostigma* и *E. melanostigmoides* высота дистальной луковицы содержится в длине не более полутора раз. Абсолютная длина дистальной луковицы у изученной рыбы близка к нижнему пределу значений, известному для *E. melanonema*, но суммарная абсолютная длина проксимальной и дистальной луковиц (2.3 мм) явственно меньше наблюдаемой у этого вида (2.7—4.3 мм при $SL \geq 75$ мм), но хорошо соответствует таковой *E. melanostigma* и *E. melanostigmoides* (1.5—2.7 мм). По величине интербульбарного промежутка (1.6% SL) описываемый экземпляр хорошо соответствует *E. melanostigmoides* (1.0—2.4% SL). Однако Гиббс с соавторами (Gibbs et al., 1983. Fig. 24) приводят 1 экз. *E. melanostigma* SL 72 мм, у которого интербульбарный промежуток составляет лишь около 1.5% SL (вместо 2.1—4.1% у других экземпляров $SL > 70$ мм). В диагнозе вида они данного значения не указывают. По длине дистальной луковицы (2.4% SL) описываемый экземпляр гораздо ближе к *E. melanostigma* ((0.5)1.0—2.2% SL), чем к *E. melanostigmoides* (0.7—1.5% SL), и укладывается в известные пределы изменчивости у *E. melanonema* (1.7—2.8% SL).

Таким образом, изученный экземпляр сочетает признаки разных видов группы “*melanostigma*”, в наибольшей степени соответствуя *E. melanonema*. Однако он не может быть отождествлён с последним, так как для *E. melanonema* предполагается ограниченный ареал в Восточной тропической Атлантике (Gibbs et al., 1983). Является ли описанная здесь рыба ещё одним, ранее не известным, видом группы “*melanostigma*” или её признаки представляют собой крайний вариант изменчивости *E. melanostigma* (что, в свою очередь, поднимает вопрос о границах между этим видом и *E. melanonema* и о реальности последнего), будет возможно сказать лишь после новых находений рыб с похожим набором признаков.

Одним из диагностических признаков подрода *Nominostomias* является отсутствие брюшной бо-

роздки, однако у изученного экземпляра на истмусе прослеживается небольшой желобок (рис. 2а), который я трактую как следы брюшной бороздки. Возможно, что наличие брюшной бороздки является исходной синапоморфией рода *Eustomias*, но она вторично утрачивается у некоторых продвинутых подродов.

Leptostomias cf. *bilobatus* (Koefoed, 1956)

(рис. 3)

Материал. Всего 2 экз. (ИО РАН № 03612): SL 116.5 мм, 18°00' ю.ш., 82°30' з.д., э/с “Профессор Месяцев”, рейс 15, трал 34, 23.09.1984 г.; SL 67 мм, 20°00' ю.ш., 79°00' з.д., э/с “Профессор Месяцев”, рейс 15, трал 39, 28.09.1984 г.

Описание (первыми приведены показатели экз. SL 116.5 мм, за ними в скобках — отличающиеся значения экз. SL 67 мм). D 19, A 22, P 10 (11), V 7. Фотофоров в сериях: BR 18 (17), IP 10, PV 47 (44), OV 46 (44), VAV 20 (23) (четыре над A), VAL 21 (22) (пять над A), AC 12. Фотофоры серии IP расставлены на равные промежутки; расстояние от вершины истмуса до первой пары органов IP в 1.5 (2.0) раза превышает промежуток между IP-1 и IP-2. Фотофоры в латеральных (OV и VAL) и вентральных (PV и VAV) рядах расположены на одной прямой. Последний фотофор VAV находится на вертикали середины промежутка между последним и предпоследним органами VAL. Голова и тело несут многочисленные вторичные фотофоры. На голове они особенно густо покрывают рыло над верхней челюстью, ветви нижней челюсти, щёку непосредственно у конца верхней челюсти (но слабо развиты за глазом) и нижнюю часть жаберной крышки; разреженные в верхней части жаберной крышки и в задней части верха головы. На туловище вторичные фотофоры очень густо покрывают брюхо между вентральными рядами серийных фотофоров и непосредственно над ними, более разреженные на боках и спине. Мелкие фотофоры окаймляют глазное яблоко и образуют короткий ряд вдоль заднего края орбиты. Есть ряд хорошо развитых фотофоров по краю кожной складки у нижнезаднего края глаза (посторбитальная складка) (рис. 3а). Суборбитальный орган хорошо развит, его дорсальная часть образует выступ у вентрального края глазного яблока. Посторбитальный орган очень мал, соизмерим с суборбитальным, его передний конец отстоит от свободного края посторбитальной кожной складки (рис. 3а, 3б). Посторбитальный орган овальный у экз. SL 67 мм, суженный каудально у экз. SL 116.5 мм. Лучи D и A покрыты светящейся тканью. Истмус с глубокой медиальной бороздкой, оканчивающейся у IP-7. Под основанием последнего луча D имеется чёрное оконтуренное пигментное пятно (рис. 3в).

На праemaxillare 8/6 (9/7) разноразмерных зубов, из них второй зуб значительно длиннее остальных. У экз. *SL* 116.5 мм третий/третий–четвертый и пятый/шестой премаксиллярные зубы расположены кнаружи от остальных зубов (бисериальный тип озубления: Прокофьев, 2019). На dentale 8 (6/5) разноразмерных зубов, из которых второй – наибольший. У экз. *SL* 116.5 мм третий, четвертый и пятый зубы расположены кнаружи от остальных (рис. 3б). У экз. *SL* 67 мм все зубы на праemaxillare и dentale расположены в один ряд (унисериальное озубление). Нижнечелюстные зубы собраны в группы (первый и второй, третий–пятый (третий и четвертый), шестой и седьмой (пятый) и восьмой (шестой)), широко разобщённые друг от друга (рис. 3б). На maxillare у экз. *SL* 116.5 мм непосредственно перед рядом мелких прижатых назад зубов (занимающих около двух третей длины кости) с каждой стороны имеется один более крупный зуб, у экз. *SL* 67 мм присутствует только гребёнка из мелких зубов. На сошнике 1 + 1 (0 + 0) зубов (когда имеются, широко расставлены); нёбных зубов нет. На языке две отстоящие друг от друга пары слабых зубов. Зубчики на жаберных дугах длинные и острые, у меньшего экземпляра отстоящие друг от друга на равные промежутки, у большего – собранные в группы попарно. Жаберные лепестки *ceratobranchiale-1* длинные.

Подбородочный усик длинный, достигает середины длины основания *A* у экз. *SL* 116.5 мм (немного не достигает начала *A* у экз. *SL* 67 мм). Пигментация усика прослеживается только в проксимальных 6–10% его длины. В основании и по ходу ствола усика нет филламентов. Концевая часть усика (рис. 3г) удлинённая, проксимально суженная, на вершине асимметрично раздвоенная, без филламентов.

Измерения, в % *SL*: длина головы 12.9 (13.4), длина рыла 3.4 (3.4), горизонтальный диаметр глаза 2.15 (2.2), ширина межглазничного промежутка 3.4 (3.7), длина верхней челюсти 7.7 (9.0); предорсальное, преанальное и превентральное расстояния соответственно 87.1 (86.6), 86.3 (84.3) и 65.7 (64.2); длина усика и его концевой части соответственно 90.1 (71.6) и ? (повреждена в проксимальной части) (6.0), длина посторбитального органа 0.4 (0.5).

Сравнительные замечания. Изученные экземпляры в целом согласуются с имеющимися описаниями этого вида (Koefoed, 1956; Morigow, Gibbs, 1964), за исключением несколько большего числа лучей в *P* (10–11 против 9), но меньшего в *D* и *A* (соответственно 19 и 22 против 20–21 и 25–26), большего числа фотофоров *PV* и *OV* (соответственно 44–47 и 44–46 против 42–45 и 42) и отсутствия филламентов на концевой части усика и в его основании. Большинство из пере-

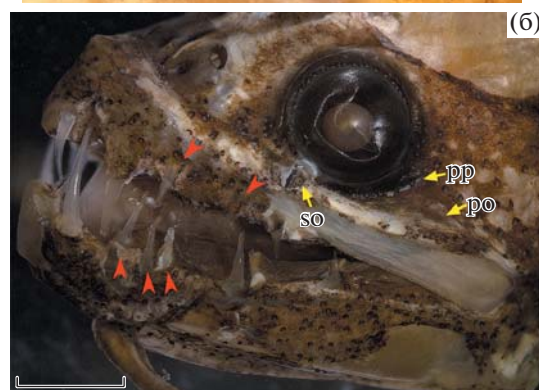
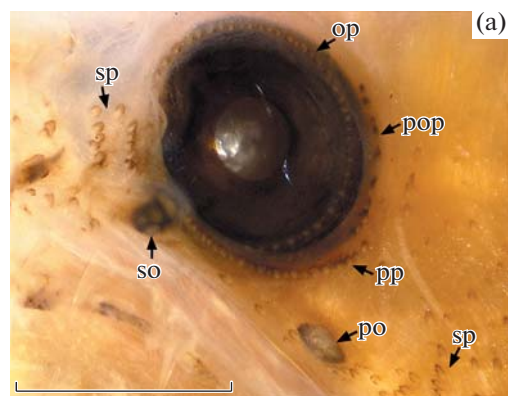


Рис. 3. *Leptostomias* cf. *bilobatus*, Юго-Восточная Пацифика (а, в, г – экз. *SL* 67 мм; б – экз. *SL* 116.5 мм): а – светящиеся органы вокруг глаза; б – озубление челюстей, зубы наружного ряда (▶); в – пигментное пятно под концом основания *D* (▶), г – дистальный конец подбородочного усика. ор – ряд фотофоров по краю глазного яблока, ро – посторбитальный светящийся орган, рор – ряд фотофоров вдоль заднего края орбиты, рр – ряд фотофоров по краю посторбитальной кожной складки, со – суборбитальный светящийся орган, сп – вторичные фотофоры перед глазом и в нижней части щеки. Масштаб: а – 1.5, б и г – 2, в – 1 мм.

численных отличий можно было бы связать с изменчивостью вида, но наличие или отсутствие филламентов в основании усика считается видо-специфическим признаком у *Leptostomias* (Morrow, Gibbs, 1964). Необходимо исследование дополнительных материалов для решения вопроса о таксономической значимости выявленных различий.

Морроу и Гиббс (Morrow, Gibbs, 1964. P. 439, 441) указывают в качестве отличительного признака *L. bilobatus* равнорасставленные зубчики жаберных дуг, однако из изученных мною рыб только меньший экземпляр характеризуется данным признаком, тогда как у большей рыбы они собраны в группы по двое. Поскольку последний экземпляр заметно крупнее рыб, описанных Куфудом и Морроу с Гиббсом (Koefoed, 1956; Morrow, Gibbs, 1964) (*SL* 116.5 мм против 67.8–82.0 мм), возможно, что равнорасставленные зубчики жаберных дуг являются ювенильной чертой и что взрослые экземпляры *L. bilobatus* по данному признаку неотличимы от других представителей рода.

Вид был описан по голотипу *SL* 82 мм из Северной Атлантики (29°08' с.ш., 25°16' з.д.), позднее утраченному (Koefoed, 1956); затем Морроу и Гиббс (Morrow, Gibbs, 1964) привели описание двух экземпляров *SL* 67.8 и 72.9 мм из Мексиканского залива (26°52' с.ш., 89°44' з.д.), меньший из которых был обозначен в качестве неотида. Впоследствии *L. bilobatus* был указан из “широко распределённых местонахождений в Атлантическом океане и в юго-западной части Индийского океана” (Gibbs, Barnett, 1990. P. 325; Moore et al., 2003. P. 189) без приведения морфологических описаний или иллюстраций. В Каталоге рыб (Fricke et al., 2018) ареал вида охарактеризован как космополитичный, но без указания соответствующих литературных ссылок. Описанные экземпляры являются первым достоверным свидетельством присутствия данного вида в юго-восточной части Тихого океана. Учитывая некоторые различия между ними и ранее описанными рыбами из Северной Атлантики, необходимо детальное сравнение материалов по этому виду из разных районов Мирового ареала.

Photonectes xenopogon Prokofiev, 2019

(рис. 4)

Материал. ИО РАН № 03613 *SL* 120 мм в одной ёмкости с экз. *SL* 116 мм (см. дополнительный материал) и с двумя бирками, ранее прикреплёнными к рыбам, но на момент обнаружения пробы от них отлетевшими, которые содержат следующие этикеточные данные: 1) э/с “Ихтиандр”, рейс 5, трал 47, 15.10.1979 г.; 2) э/с “Ихтиандр”, рейс 6, трал 14, 16.08.1980 г. Район подводных хребтов Наска и Сала-и-Гомес. Экземпляр, по-видимому, является незрелым самцом (гонады слабо развиты). Голова сильно повреждена (раздавлена, часть костей утрачена).

Дополнительный материал. ИО РАН № 03614 *SL* 116 мм, подбородочный усик утрачен.

Описание. *SL* 120 мм. *D* 16, *A* 20, *P* 2 (передний луч крепкий и длинный, задний — короткий и слабый (рис. 4а)), *V* 7, *vert.* 60. Лучи *D* и *A* полностью покрыты толстой кожей. Длинный луч *P* состоит из двух плотно соединённых половин (разделённых до места его облома). Длина короткого луча *P* около 4 мм (3.3% *SL*). Фотофоров в сериях: BR 10, IP 10, PV 31, OV 30, VAV ca.11 (восемь до ануса, девять до вертикали начала *A*), VAL ca.11, AC 10. С каждой стороны позади верхней части жаберного отверстия (рис. 4б) два горизонтально вытянутых чёрных “рубцевидных” пятна, представляющих собой подложку пятен белой светящейся ткани (рис. 4в) (сама ткань сорвана). Нет пятен светящейся ткани в дне рта и, по-видимому, в межглазничном промежутке; на вершине рыла кожа содрана. Голубая светящаяся ткань отсутствует. Посторбитальный орган крупный (соизмерим с диаметром орбиты), его передний край высокий, прямо срезанный, к каудальному концу суженный (рис. 4г).

Длина рыла примерно равна диаметру глаза. Праеmaxillaria утрачены. На maxillare 16 слабо различающихся по величине зубов, за которыми через промежуток следует 12 гораздо более мелких зубов, направленных вершинами назад и образующих подобие гребёнки (рис. 4г). Величина промежутка между нормальными зубами и зубами гребёнки составляет примерно половину длины последней. Озубление dentale гомогенное унисериальное, лишь третий зуб немного длиннее соседних (сохранение ювенильной черты?), число зубов — 25. Зубы на palatinum не образуют группы, числом 4/4. Вершины всех зубов dentale и palatinum простые, но у отдельных зубов на maxillare с маленькими дополнительными зубчиками. Жаберные лепестки одинаково длинные на всем протяжении ceratobranchiale-1. Подбородочный усик (рис. 4д) короткий (1.2 раза в длину рыла), кожа на нем, по-видимому, сорвана, субдермальная пигментация слабая. Луковица небольшая, округлая, слабо утолщённая, с внутренней пигментацией, несёт короткий непигментированный лопастевидный дистальный придаток (рис. 4д, 4е).

Измерения, в % *SL*: длина рыла 2.5, ширина межглазничного промежутка 3.75, длина усика 2.9, длина костей maxillare и dentale соответственно 12.5 и 13.75, максимальная и минимальная высота тела соответственно 15.0 и 2.9, предорсальное, преанальное и превентральное расстояния соответственно 82.1, 79.6 и 66.7.

Экземпляр *SL* 116 мм. *D* 17, *A* 22, *P* 2, *V* 7, *vert.* 58. Фотофоры в сериях сохранились лишь частично. Позади верхней части жаберного отверстия с каждой стороны два чётко отграниченных пятна белой светящейся ткани (рис. 4в). Посторбитальный орган соизмерим с длиной рыла и диаметром глаза, к заднему концу сужен. Озубление праеmaxillare и dentale гомогенное унисериальное,



Рис. 4. *Photonectes xenopogon* SL 120 мм (а, б, г–е) и *Photonectes* sp. SL 116 мм (в), Юго-Восточная Пацифика: а – лучи P; б, в – пятна белой светящейся ткани позади верхнезаднего края жаберного отверстия; г – озубление maxillare, palatium и заглазничная часть головы; д – подбородочный усик, е – луковича усика. comb – гребёнка мелких зубов в задней части maxillare, da – дистальный придаток луковича усика, ip – внутренняя пигментация луковича усика, mx – maxillare, op – operculum, pl – palatinum, po – посторбитальный светящийся орган. Масштаб: 1 мм.

зубы на праemaxillare крупнее зубов на maxillare и dentale. На праemaxillare шесть зубов; на maxillare 12/14 зубов, за которыми следует гребёнка из более мелких, наклонённых назад зубов; на dentale бо-

лее 20 зубов (часть утрачена); зубов на vomer 2 + 2. Зубы на palatinum разноразмерные, не образуют групп, числом 5/5. Жаберные лепестки ceratobranchiale-1 не укорочены.

Измерения, в % *SL*: длина головы 12.1, длина рыла, горизонтальный диаметр глаза и длина посторбитального органа 2.2, ширина межглазничного промежутка 3.45, длина верхней челюсти 12.9, максимальная и минимальная высота тела соответственно 12.9 и 2.0, предорсальное, преанальное и превентральное расстояния соответственно 81.0, 81.0 и 69.0.

Сравнительные замечания. Сохранившиеся у экз. *SL* 116 мм признаки хорошо согласуются с таковыми у экз. *SL* 120 мм, вследствие чего они могут быть конспецифичными, но, так как усик у экз. *SL* 116 мм утрачен и рыбы пойманы в разных экспедициях, в этом нельзя быть уверенным. Экз. *SL* 116 мм может принадлежать и к виду *P. margarita* (Goode et Bean, 1896) с широкотропическим циркумглобальным ареалом, включающим и воды восточной части Тихого океана (Прокофьев, 2015). Различия между *P. margarita* и *P. xenopogon* заключаются в строении подбородочного усика, не имеющего внутренней пигментации у первого вида, и его дистального придатка(ов) (одиночный, лопастевидный и непигментированный у *P. xenopogon* против множественных, по меньшей мере, частью нитевидных и пигментированных у *P. margarita*) (Прокофьев, 2019). Экз. *SL* 120 мм по строению усика хорошо соответствует голотипу *P. xenopogon*, за исключением того, что дистальный придаток луковицы у него более короткий и неподразделённый: ср. рис. 4д (настоящая работа) и рис. 6г (Прокофьев, 2019). Это может быть связано как с индивидуальной изменчивостью, так и с повреждением усика у экз. *SL* 120 мм. Кроме того, у описываемого экземпляра два луча *P* (задний — короткий и слабый), тогда как у типовых экземпляров *P. xenopogon* в *P* имеется только один длинный и крепкий луч (состоящий, как и передний луч у экз. *SL* 120 мм, из двух плотно соединённых половинок). Однако, поскольку точно такая же изменчивость в строении *P* отмечена для *P. margarita* (Прокофьев, 2019), это различие не может служить препятствием для отождествления описываемой рыбы с *P. xenopogon*.

Ранее *P. xenopogon* был известен только по двум экземплярам типовой серии, происходящим из моря Сулу. Нахождение в районе подводного хребта Наска свидетельствует о гораздо более широком распространении этого вида, по меньшей мере, в водах Тихого океана.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00026. Изучение ихтиофауны Мирового океана выполнено при поддержке темы государственного задания № 0149-2018-0009, изучение морфологии и систематики стомиеобразных рыб — темы государственного задания № 0109—2018—0076.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Парин Н.В., Похильская Г.Н. 1974. Обзор индо-тихоокеанских видов рода *Eustomias* Vaillant (Melanostomiidae, Osteichthyes) // Тр. ИО АН СССР. Т. 96. С. 316—368.
- Парин Н.В., Сазонов Ю.И., Михайлин С.В. 1978. Глубоководные пелагические рыбы в сборах НПС “Фиолент” в Гвинейском заливе и прилегающих районах // Там же. Т. 111. С. 169—184.
- Прокофьев А.М. 2015. Материалы к ревизии подрода *Trachinostomias* (Melanostomiidae: *Photonectes*). Морфологическая изменчивость *P. margarita* с описанием двух новых видов // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 131—138.
- Прокофьев А.М. 2018. Три новых вида *Eustomias* (Melanostomiidae) из южносубтропических вод с описанием нового подрода // Там же. Т. 58. № 1. С. 2—9.
- Прокофьев А.М. 2019. Материалы к ревизии рода *Photonectes* (Melanostomiidae) // Там же. Т. 59. № 4. С. 375—404.
- Fink W.L. 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes). № 171. Michigan: Miscell. Publ. Mus. Zool. Univ., 127 p. + i—vii.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. 2018. Catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 11/ 2018)
- Gibbs R.H. 1968. *Photonectes munificus*, a new species of melanostomiid fish from the south Pacific subtropical convergence, with remarks on the convergence fauna // Contrib. Sci. Los Angeles Co. Mus. № 149. P. 1—6.
- Gibbs R.H., Barnett M.A. 1990. Melanostomiidae // Checklist of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). V. 1 / Eds. Quero J.C. et al. Lisbon; Paris: JNICTSEI, UNESCO. P. 308—337.
- Gibbs R.H., Clarke T.A., Gomon J.R. 1983. Taxonomy and distribution of the stomioid fish genus *Eustomias* (Melanostomiidae), I: subgenus *Nominostomias* // Smithsonian Contrib. Zool. № 380. 139 p. + i—iv.
- Harold A.S., Weitzman S.H. 1996. Interrelationships of stomiiform fishes // Interrelationships of Fishes / Eds. Stiassny M.L.J. et al. San Diego: Academic Press P. 333—353.
- Koefoed E. 1956. Isospondyli. 1. Gymnophotodermi and Lepidophotodermi from the “Michael Sars” North Atlantic deep-sea expedition 1910 // Sci. Res. M. Sars N. Atlantic Deep-Sea Exped. 1910. V. 4. Pt. 2. № 5. P. 1—21.
- Moore J.A., Hartel K.E., Craddock J.E., Galbraith J.K. 2003. An annotated list of deepwater fishes from off New England region, with new area records // Northeastern Naturalist. V. 10. № 2. P. 159—248.
- Morrow J.E., Gibbs R.H. 1964. Melanostomiidae // Fishes of the Western North Atlantic. V. 1. Pt. 4. New Haven: Sears Found. P. 351—522.
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the World. Hoboken, N.J.: John Wiley and Sons, Inc. 601 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2015. Fishes of the World. Hoboken, N.J.: John Wiley and Sons, Inc. 707 p.
- Parr A.E. 1927. The Stomioid fishes of the suborder Gymnophotodermi (Astronesthidae, Melanostomiidae, Idianthidae) with a complete review of the species // Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ. V. 3. Art. 2. 123 p.
- Regan C.T., Trewavas E. 1930. The fishes of the families Stomiidae and Malacosteidae // Dana Rept. V. 6. P. 1—143.

УДК 597.5

ОБНАРУЖЕНИЕ *PHOTONECTES UNCINATUS* НА КИТОВОМ ХРЕБТЕ (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АТЛАНТИКА) И ПЕРЕОПИСАНИЕ ВИДА (MELANOSTOMIIDAE)

© 2020 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 30.07.2019 г.

После доработки 08.08.2019 г.

Принята к публикации 08.08.2019 г.

В сборах меланостомовых рыб с Китового хребта, выполненных И.А. Труновым в 1976 г., обнаружен второй экземпляр редкого вида *Photonectes uncinatus*, ранее известного только по голотипу с возвышенности Риу-Гранди (Юго-Западная Атлантика). Приведено переописание вида с учётом новых данных, уточнена индивидуальная изменчивость ряда диагностически значимых морфологических признаков. Установлено, что особенности расположения зубов на palatinum имеют диагностическое значение при выделении групп видов внутри рода *Photonectes*. На основании литературных данных *P. uncinatus* указывается также для вод Новой Зеландии (плато Баунти). Обсуждается тип ареала рассматриваемого вида.

Ключевые слова: *Photonectes*, *P. uncinatus*, морфология, распространение, изменчивость, диагностическое значение озубления palatinum, ихтиофауна южной субтропической конвергенции.

DOI: 10.31857/S0042875220030170

В составе рода *Photonectes* Günther, 1887 в настоящее время признается 28 валидных видов (Прокофьев, 2019; Koeda, Ho, 2019; Prokofiev, Kleradlo, 2019), некоторые из которых известны науке по единичным экземплярам. Одним из таких редких видов является *P. uncinatus* Prokofiev, 2015, описанный по единственному экземпляру из вод Юго-Западной Атлантики. При первоописании (Прокофьев, 2015) он был отнесен к подроду *Trachinostomias* Paug, 1927 на основании наличия у него толстой кожи на вертикальных плавниках. После переоценки признаков, положенных в основу внутривидовой классификации *Photonectes* (Прокофьев, 2019), *P. uncinatus* был перемещен в состав видовой группы “brauer” номотипического подрода, включающей помимо рассматриваемого вида также *P. braueri* (Zugmayer, 1913), *P. dinema* Regan et Trewavas, 1930, *P. distichodon* Prokofiev, 2019 и *P. leucospilus* Regan et Trewavas, 1930. Из этих видов только *P. braueri* известен по нескольким десяткам поимок, опубликованных в литературе, прочие виды исключительно редки в коллекциях, а *P. dinema* и *P. leucospilus* до сих пор известны только по молодым.

Поэтому представляет большой интерес нахождение нового экземпляра *P. uncinatus*, на этот раз в водах Юго-Восточной Атлантики (Китовый хребет), изучение которого позволяет существен-

но расширить пределы изменчивости некоторых признаков и уточнить диагностическую значимость ряда из них. Кроме того, голотип рассматриваемого вида является нерестовой самкой, тогда как новый экземпляр – зрелым самцом, что позволяет охарактеризовать у этого вида половой диморфизм в строении посторбитального органа, который у меланостомовых рыб может быть весьма значительным (Бородулина, 2009), в то время как особенности строения посторбитального органа являются наиболее значимыми диагностическими признаками *P. uncinatus*. Помимо этого анализ литературных данных позволил установить, что *P. uncinatus* также уже был однажды выловлен в юго-западной части Тихого океана, поскольку из новозеландских вод был указан (с кратким, но достаточно содержательным морфологическим описанием и фотографией рыбы) экземпляр *Photonectes*, оставленный без видового определения (Aizawa, 1990). Настоящая статья посвящена переописанию данного вида с учетом полученных новых сведений о нём.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал по *P. uncinatus* приведён при видовом описании, перечень сравнительного материала по другим видам рода указан в предыду-



Рис. 1. *Photonectes uncinatus*, общий вид: а — голотип *SL* 250 мм, самка, возвышенность Риу-Гранди; б — 1 экз., самец *SL* 222 мм, Китовый хребет.

ших публикациях (Прокофьев, 2015, 2019; Prokofiev, Klepadlo, 2019). Методика изучения и терминология соответствуют Гиббсу (Gibbs, 1968) с дополнениями Прокофьева (2019). В видовом описании первыми приведены значения счётных и пластических признаков голотипа, за ними в скобках — отличающиеся значения у экземпляра с Китового хребта. В случае отличий в счётных значениях одних и тех же признаков на разных сторонах тела одной рыбы показатели разделены знаком “/”. Морфометрия в первоописании *P. uncinatus* была выполнена по голотипу, переведенному из 4–10%-ного формалина в 70–75%-ный этанол непосредственно перед исследованием. Измерения голотипа, выполненные после пяти лет хранения в спирте, показали изменения некоторых пропорций, в настоящей статье все пропорции указаны по текущему состоянию экземпляра. Измерения второго экземпляра выполнены через полгода после его перевода из формалина в спирт. В работе использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V* — соответственно спинной, анальный, грудные и брюшные плавники; *vert.* — общее число по-

звонков, *v.c.* — число хвостовых позвонков (т.е. с замкнутыми гемальными дугами); БМРТ — большой морозильный рыболовный траулер, НИС — научно-исследовательское судно, ст. — океанографическая станция; ЗММУ — Зоологический музей Московского государственного университета; ИО РАН — Институт океанологии РАН, Москва; MNHN — Национальный музей естественной истории, Париж (Франция). Используется стандартная номенклатура фотофоров стомиеобразных рыб (Morgow, Gibbs, 1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Photonectes uncinatus Prokofiev, 2015

(рис. 1–4)

Photonectes sp.: Aizawa, 1990. P. 122 (краткое описание, фотография, плато Баунти).

Photonectes (Trachinostomias) uncinatus: Прокофьев, 2015. С. 136. Рис. 4 (первоописание, возвышенность Риу-Гранди).

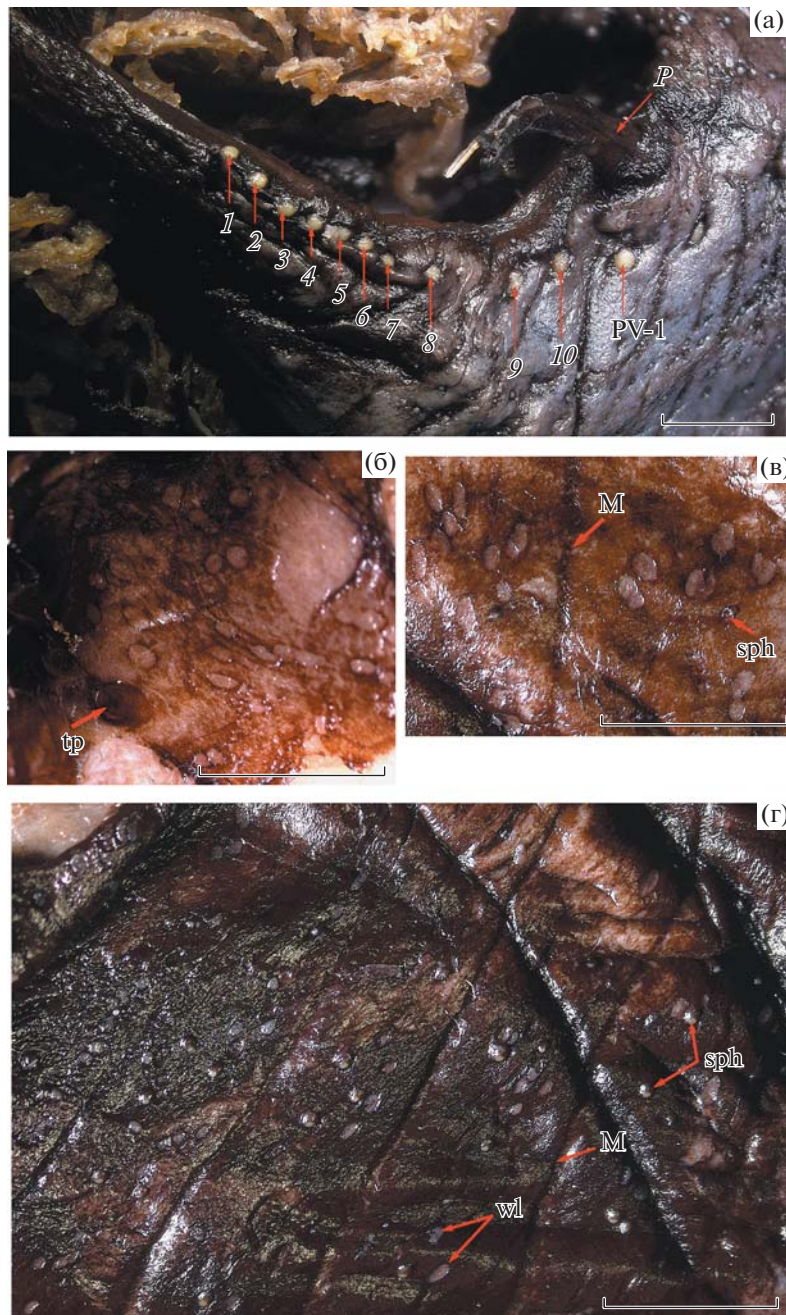


Рис. 2. *Photonectes uncinatus*, детали строения (по голотипу): а – фотофоры Р-серии (1–10 – порядковые номера органов); б, в – скопления мелких поверхностных пятен белой, вероятно, светящейся ткани на дорсальной поверхности тела (б – непосредственно за головой, в – посредине туловища); г – пятна светящейся ткани и вторичные фотофоры на боках средней части туловища. М – миосепта, Р – лучи грудного плавника; PV-1 – первый фотофор серии PV; sph – вторичный фотофор; tp – последняя пора темпорального сенсорного канала; wl – пятна белой, вероятно, светящейся ткани. Масштаб: а–в – 3, г – 4 мм.

Photonectes uncinatus: Прокофьев, 2019. С. 379, 386, 402. Рис. 1у, 2д (изменение подродовой принадлежности, определительная таблица, по голотипу).

Материал. Голотип: ЗММУ № 23280 (из ИО РАН, № 2), SL 250 мм, самка со зрелой икрой (рис. 1а), НИС “Ихтиандр”, рейс 2188.XIII, трал 62,

20 февраля 1989 г., возвышенность Риу-Гранди, глубина 1070 м. Нетиповой экземпляр: ИО РАН, SL 222 мм, самец со зрелыми гонадами (рис. 1б), БМРТ “Салехард”, август–сентябрь 1976 г., Китовый хребет, ~30°–33° ю.ш., ~2°–3° з.д., из тралов № 187–195, сборы И.А. Трунова.

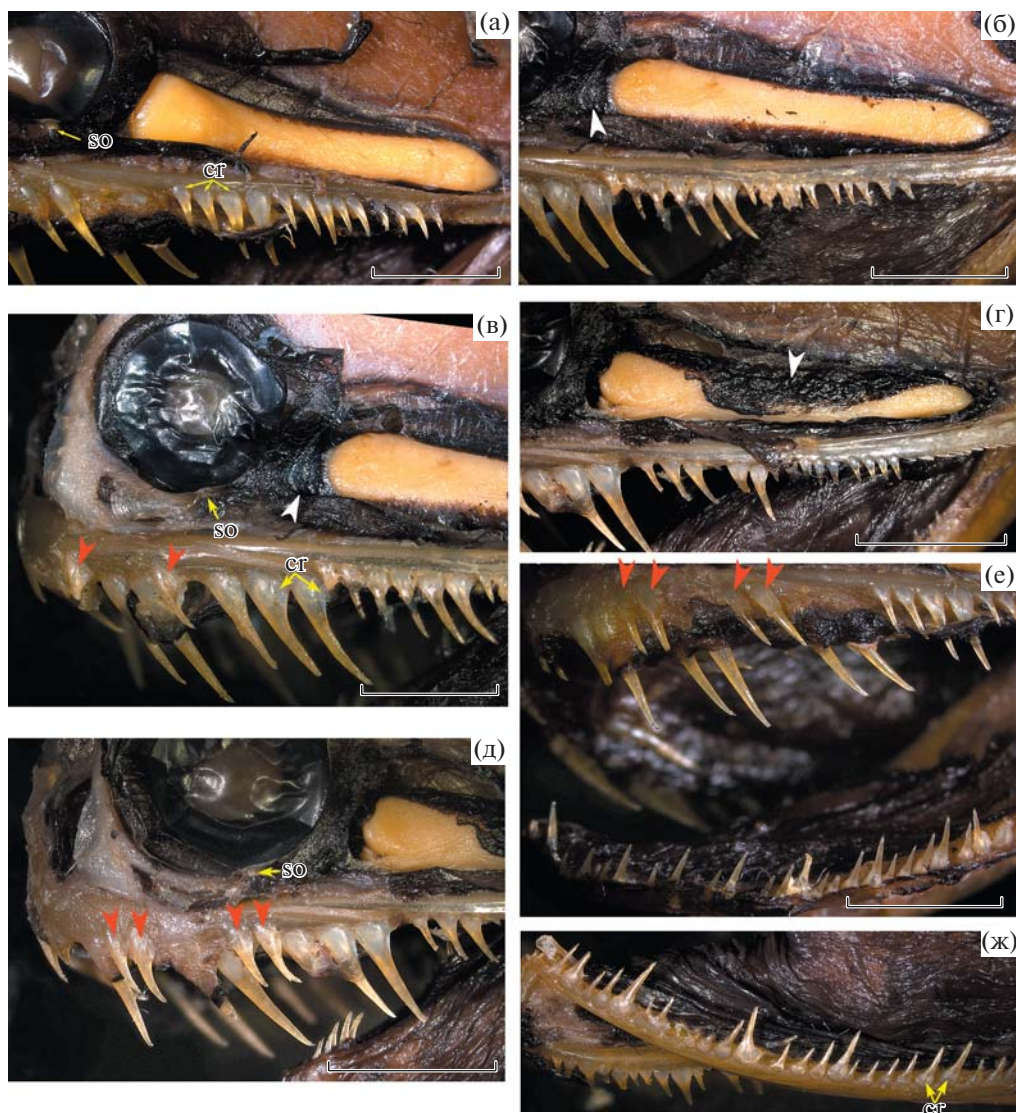


Рис. 3. *Photonectes uncinatus*, окологлазничные светящиеся железы и озубление челюстей: а, е – голотип, левая сторона тела; б, в, ж – экземпляр от Китового хребта, левая сторона тела; г, д – экземпляр от Китового хребта, правая сторона тела, зеркальное отражение. Красными стрелками показаны премаксиллярные зубы наружного ряда, белыми – передненижний выступ окаймления посторбитального органа (б, в) и складка ткани, регулирующая свечение посторбитального органа (г). so – суборбитальный орган; ct – кольца коллагеновой ткани в основаниях зубов. Масштаб: 5 мм (линейка общая для е и ж).

Описание (рис. 2–4). *D* 16 (18), *A* 19 (20), *P* 2, *V* 7 (8); *vert.* 54 (53), *v.c.* 16. Морфометрические показатели приведены в таблице. Фотофоров в сериях: BR 10/11 (10), IP 8 + 2, PV 27 (26), OV 22 (21), VAL 12/14 (13), VAV 14 (16), AC 11 (9). Все органы BR одинаковой величины, расположены на равном расстоянии друг от друга (но у голотипа с левой стороны первые два органа сближены, а у экземпляра с Китового хребта слева BR-2 смещён вверх и также сближен с BR-3). В серии IP первые восемь органов уменьшены в размере (в 1.5 раза мельче двух задних органов и органов серии PV), первые семь из них отстоят друг от друга

на величину своего диаметра, восьмой фотофор отстоит от седьмого на промежуток, соответствующий 1.5 его диаметра, а от девятого – на промежуток, равный трём своим диаметрам; девятый и десятый фотофоры IP и первый фотофор PV отстоят друг от друга на равные промежутки (1.5 диаметра органа) (рис. 2а). Расстояние от вершины истмуса до первой пары органов IP слегка превышает суммарную длину восьми передних фотофоров IP и промежутков между ними. Органы PV и VAV образуют прямую линию; 1/2 (1) органа VAL и 2 (3) органа VAV расположены над началом A. У голотипа первый фотофор AC отстоит от по-

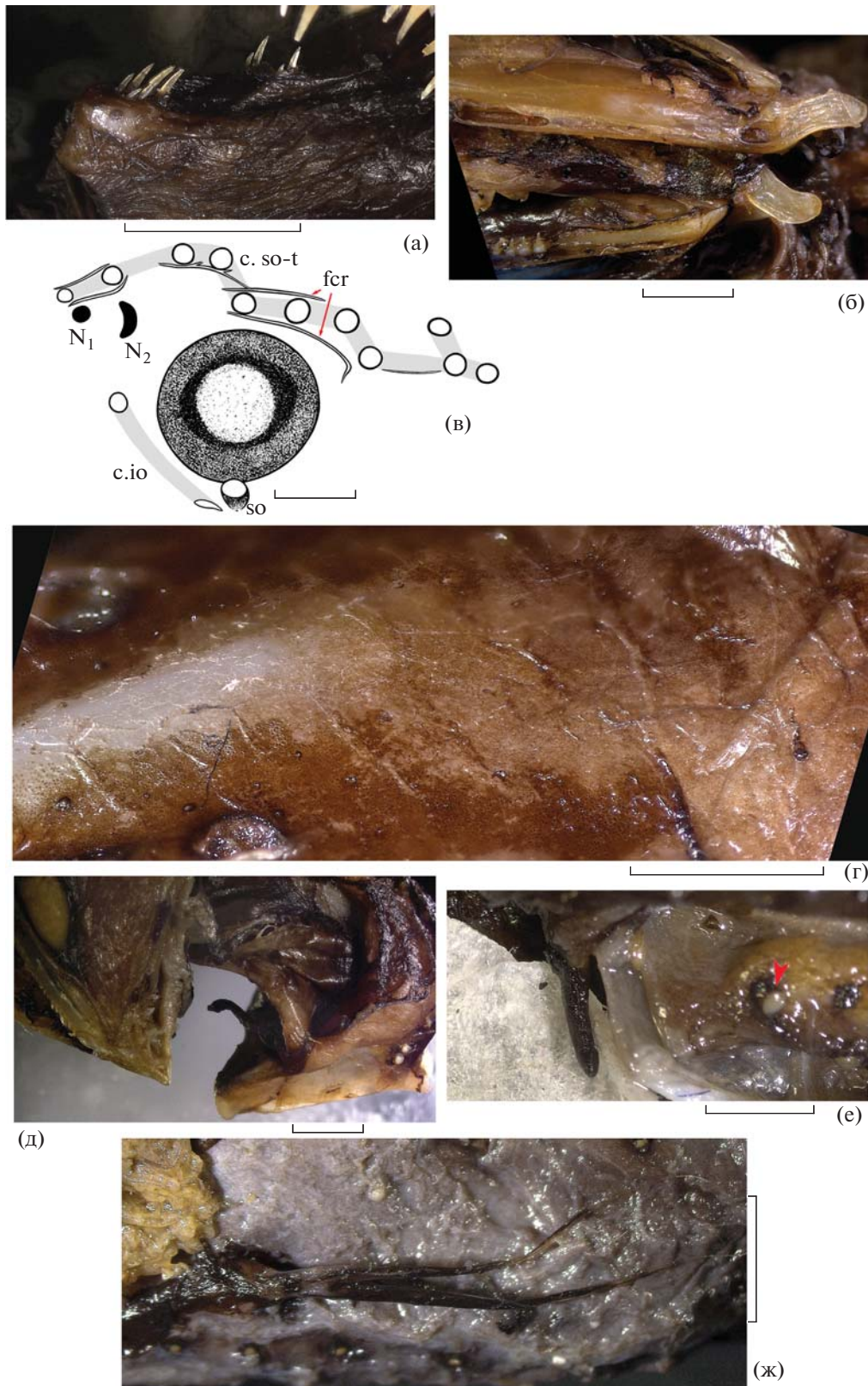


Рис. 4. *Photonectes uncinatus*, детали строения, по голотипу (б–д) и экземпляру с Китового хребта (а, е, ж): а – зубы на языке, б – пятковидные выступы retroarticulare, в – сейсмическая система (схема); г – поперечные гребешки, несущие ряды свободных невроматов, на дорсальной поверхности головы; д, е – подбородочный усик (красной стрелкой показан BR-1); ж – грудной плавник. с.ю – подглазничный сенсорный канал, с.со-т – супраорбитально-темпоральный сенсорный канал, fcr – костные гребни frontalia; N₁, N₂ – соответственно передняя и задняя ноздря, со – суборбитальный орган. Масштаб: а, ж – 5; б, д – 4; в – 3; г, е – 2 мм.

Морфометрические признаки *Photonectes uncinatus*

Признак	Риу-Гранди (голотип)	Китовый хребет
<i>SL</i> , мм	250	222
	В % <i>SL</i>	
Длина головы	12.0	12.2
Длина рыла	2.0	1.6
Горизонтальный диаметр глаза	2.4	3.2
Ширина костного межглазничного промежутка	4.0	4.5
Длина посторбитального органа	6.0	6.1
Длина подбородочного усика	1.6	1.0
Длина верхней челюсти	12.0	12.2
Длина <i>P</i>	4.0	7.7
Длина <i>V</i>	9.6	12.2
Расстояние:		
– антедорсальное	82.0	83.3
– антевентральное	64.8	60.8
– антеанальное	82.0	82.4
– пектовентральное	44.0	51.4
– вентроанальное	17.6	20.3
Максимальная высота тела	13.6	13.5
Минимальная высота тела	2.0	1.8
Длина хвостового стебля	5.2	5.9

следнего фотофора VAV на величину промежутка между последним и предпоследним органами VAV, а у экземпляра с Китового хребта — на два таких промежутка; у голотипа передние органы AC расположены чуть ближе к линии органов VAL, чем VAV, тогда как у экземпляра с Китового хребта — лишь немногим выше линии органов VAV; три последних фотофора AC расположены на хвостовом стебле. На голове и теле рассеяны мелкие вторичные фотофоры, особенно густо сконцентрированные вдоль срединнобрюшной линии и в полосе примерно посередине промежутка между органами OA и PV + VAV. Очень мелкие фотофоры сидят по краю глазного яблока. У голотипа сохранилась кожа межчелюстной перемычки непосредственно за симфизом нижней челюсти, густо покрытая мелкими вторичными фотофорами (далее назад кожа сорвана). Помимо вторичных фотофоров кожа спины на участке непосредственно позади головы (рис. 2б), на верхнебоковой поверхности туловища между миосептами (рис. 2в) и на брюшной поверхности несёт скопления мелких, не контрастных, но чётко отграни-

ченных светлых пятнышек, оконтуренных тёмным пигментом, вероятно, также светящихся (на боках туловища эти пятнышки распределены более рассеянно, чем на дорсальной поверхности: рис. 2г). Контрастных пятен белой светящейся ткани на голове, рыле или над жаберным отверстием нет (у голотипа кожа здесь сохранилась достаточно хорошо). Голубая светящаяся ткань отсутствует. Анус окружен кольцом интенсивно-чёрной ткани (перипрокт), расположен у начала *A*.

Суборбитальный фотофор небольшой, одинаково развитый у обоих экземпляров. Посторбитальный орган очень длинный, в 2.5 (2.0) раза превышает горизонтальный диаметр глаза, составляет 50% длины верхней челюсти, его фотогенная железа несколько сужена в средней части (рис. 3а–3г). Высота переднего края, середины и заднего конца фотогенной железы соответственно в 5.0 (5.4), 10.0 (13.5) и 7.5 (8.8) раза меньше её длины. Передненижний край интенсивно-чёрной ткани, окаймляющей фотогенную железу, образует короткий закруглённый выступ, не заходящий за вертикаль заднего края глаза (рис. 3б, 3в).

Фотогенная железа посторбитального органа может (частично?) закрываться (сверху вниз) складкой чёрной ткани: экземпляр с Китового хребта зафиксирован с частично закрытой железой с правой стороны (рис. 3г). Половой диморфизм в размерах и форме посторбитального органа не выражен.

Озубление *praemaxillare* гетерогенное бисerialное (рис. 3в, 3д, 3е), число зубов во внутреннем ряду 7/8 (8/9), в наружном – 4 (2+2/2+2) (4 (2+2)/2 (1+1)). Во внутреннем ряду непосредственно за симфизом сидят 1/2 (2) мелких зуба с простыми вершинами, последующие зубы гораздо более длинные, менее различающиеся по величине, с отчётливыми зубчиками у вершин (*barbed*). У голотипа они сгруппированы попарно, а у экземпляра с Китового хребта как 1/2–2–3. У голотипа все внутренние *premaxillary* зубы подвижные, включая короткие присимфизные зубы (у экземпляра с Китового хребта они неподвижны). В основаниях всех челюстных зубов сильно развито кольцо коллагеновой ткани. Зубы наружного ряда *praemaxillare* у голотипа неподвижны, но кольцо коллагеновой ткани у них также хорошо развито; это позволяет предполагать, что их неподвижность может быть обусловлена условиями фиксации. У экземпляра с Китового хребта все зубы в наружном ряду подвижные, коллагеновое кольцо в их основаниях выражено столь же хорошо, как у других зубов во внутреннем ряду и на других челюстных костях. Наружные зубы со слабыми зубчиками у вершин (у голотипа с правой стороны они заметно более выражены). На *maxillare* 13/16 (14/16) резко различающихся по величине зубов (передние 4/5 (5/6) из них заметно длиннее последующих), за которыми следует гребёнка из 15(16) мелких зубов, сильно наклонённых и обращённых вершинами в каудальном направлении (рис. 3а, 3б, 3г). Озубление *dentale* гетерогенное, зубы не слишком резко различаются по величине, число зубов 32/33 или 34 (~37/~38) (рис. 3е, 3ж). Вершины *maxillary* и большей части *mandibular* зубов с более или менее выраженными дополнительными зубчиками, в целом развитыми слабее, чем у *premaxillary* зубов внутреннего ряда. На сошнике 3+3 (2+2) зуба, прогрессивно увеличивающихся от внутреннего к наружным, у самого наружного зуба (у голотипа – у двух более наружных) вершина слабо изогнута или с зачаточным зубчиком. На нёбных костях 3/3 (5/3) зуба, из них второй (второй и третий/второй) мелкие и скрыты в коже¹; первый нёбный зуб гораздо длиннее последующих и за-

метно отстоит от них; вершины всех зубов простые. На языке две группы зубов (рис. 4а), в каждой из которых они организованы в два параллельных ряда, числом 3+3 + 3+3 (3+3 + 2+2); все зубы с простыми вершинами. Жаберные тычинки представлены острыми зубчиками. Жаберные лепестки на *epibranchiale*-1 длинные, в самой верхней части *ceratobranchiale*-1 вдвое, далее примерно до половины его длины приблизительно в 1.5 раза короче лепестков *epibranchiale*-1 и нижней половины *ceratobranchiale*-1; лепестки последующих жаберных дуг очень длинные, выступают наружу. *Retroarticulare* образует длинный пятковидный выступ, направленный назад (рис. 4б).

На дорсальной поверхности головы хорошо выражены крупные поры сейсмодатированной системы, представляющие собой фонтанели в костях крыши черепа (каналы проходят внутри кости). Супраорбитально-темпоральный канал представлен 11 порами: медиальнее ноздрей расположены две поры, медиальнее орбиты – пять, причём первые две отделены от трёх последующих острым костным гребнем; позади орбиты открываются три темпоральные и одна супратемпоральная пора (рис. 4в). С каждой стороны на крыше черепа медиальнее орбиты имеется по два продольных костных гребня. Кожа верха головы между супраорбитально-темпоральными порами имеет поперечные эпидермальные гребешки, несущие очень мелкие свободные невромасты (рис. 4г). Инфраорбитальных пор две; первая открывается книзу и кзади от ноздрей, а вторая – вниз, непосредственно перед суборбитальным фотофором (рис. 4в). Края пор и ноздрей окаймлены чёрным. В *dentale* имеется шесть фонтанелей; сохранность материала не позволяет оценить строение предкрышечно-нижнечелюстного канала более детально.

Подбородочный усик очень маленький, с тупой вершиной, у голотипа загнутой, а у экземпляра с Китового хребта прямой. У экземпляра с Китового хребта (самец) подбородочный усик, несмотря на его несколько меньшие размеры, короче, чем у голотипа (самка), будучи прижатым назад, не заходит своим концом за BR-1 (у голотипа это отношение оценить нельзя из-за особенностей фиксации), покрыт пигментированной кожей, без луковички и/или придатков (рис. 4д, 4е).

Кожа сильно подвижная (подкожный студенистый слой при жизни, по-видимому, был сильно развит), полностью (до кончиков) покрывает лучи D и A у обоих экземпляров. Лучи P тонкие, гибкие, равной длины (рис. 4ж), сравнительно короткие (3.0 (1.6) раза в длине верхней челюсти). Концы лучей V далеко не достигают ануса. Кожа при жизни была, по-видимому, интенсивно-чёрная (в настоящее время там, где она сохранилась, цвет на большей площади выцвел). Ротожаберная полость чёрная.

¹ В первоописании (Прокофьев, 2015) число зубов на *vomer* и *palatinum* было указано, как 3+1 и 2/3, из-за того, что скрытые в коже зубы не были определены. Первый и третий нёбные зубы у голотипа заметно длиннее, чем у экземпляра с Китового хребта, и далеко расставлены, второй зуб прилегает к третьему.

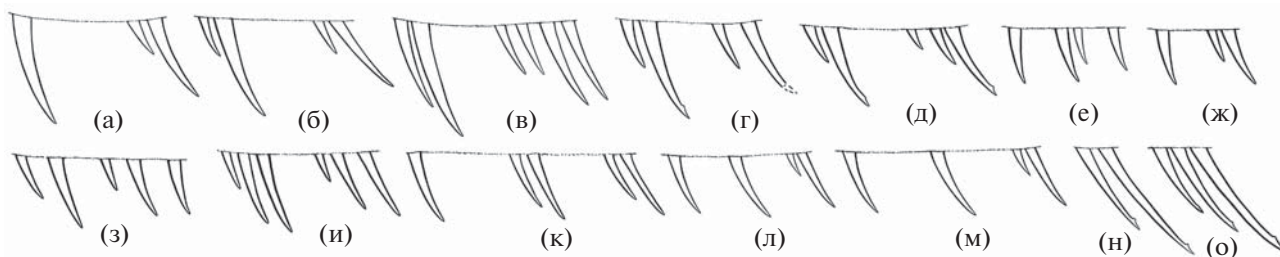


Рис. 5. *Photonectes* spp., варианты расположения зубов palatinum, схема (а, б, г, е–о – левая сторона тела; в, д – правая сторона): а – *P. uncinatus*, голотип *SL* 250 мм, Риу-Гранди; б, в – *P. uncinatus* *SL* 222 мм, Китовый хребет; г, д – *P. braueri* *SL* 225 мм, банка Сложная; е – *P. braueri* *SL* 50 мм, НИС “Петр Лебедев”, ст. IV-123А; ж – *P. braueri* *SL* 43 мм, НИС “Академик Курчатов”, ст. 835; з – *P. distichodon*, голотип *SL* 167 мм; и – *P. distichodon*, паратип *SL* 175 мм; к, л – *P. margarita* ЗММУ № 23286 (к – *SL* 200 мм, л – *SL* 70 мм); м – *P. parvimanus* *SL* 140 мм, НИС “М. Келдыш”, ст. 2332; н – *P. caeruleus* MNHN № 2003-1449 *SL* 140 мм; о – *P. albipennis* *SL* 170 мм, НИС “Витязь”, ст. 7400.

ОБСУЖДЕНИЕ

Photonectes uncinatus принадлежит к группе видов “*braueri*” номинотипического подрода, характеризующейся гетерогенным озублением челюстей и бисериальным озублением праemaxillare, наличием двух слабых равновеликих лучей *P*, вертикальными плавниками, сплошь покрытыми чёрной кожей у половозрелых рыб и редукцией подбородочного усика на поздних стадиях онтогенеза (Прокофьев, 2019). От всех видов группы он хорошо отличается очень длинным посторбитальным органом (5.8–6.1 против 3.3–3.6% *SL* у обоих полов)². В отличие от *P. distichodon*, также, по-видимому, связанного с южносубтропическими водами, подбородочный усик у половозрелых особей *P. uncinatus* лишён терминальной луковицы и филламента. От *P. dinema* и *P. leucospilus*, известных только по молодым, рассматриваемый вид может быть легко отличён по отсутствию пары контрастных пятен белой светящейся ткани у вершины рыла (Прокофьев, 2019). Выявленная изменчивость нивелирует ранее предполагавшиеся (Прокофьев, 2019) отличия *P. uncinatus* от *P. braueri* и *P. distichodon* по числу нёбных зубов. Передние один–два нёбных зуба у *P. uncinatus* отделены от последующих заметным промежутком (рис. 5а–5в), однако наличие такого промежутка, по-видимому, является специфической чертой группы видов “*braueri*” в целом, поскольку он обнаруженной у большинства половозрелых экземпляров представителей этой группы (только у голотипа *P. distichodon* он не выражен) (рис. 5а–5и). У молодых *P. braueri* *SL* 43–50 мм нёбные зубы обычно неравновелики и неравномерно расставлены, но чёткое разделение на две группы выявлено только у одного из трёх изученных экземпляров (рис. 5е, 5ж).

² В пределы изменчивости включено измерение (5.8% *SL*), выполненное с голотипа сразу после перевода его из формалина в спирт (Прокофьев, 2015).

В пределах рода у видов подрода *Trachinostomias* подразделения зубов на две группы не наблюдается (рис. 5к–5м), а у видов из групп “*caeruleus*” и “*albipennis*” число нёбных зубов уменьшено и они сидят одной компактной группой (рис. 5н, 5о). Таким образом, расположение зубов palatinum в двух разобшённых группах является специфической особенностью видов группы “*braueri*”, но полностью сформировывается она, по-видимому, только на поздних стадиях онтогенеза.

Новый экземпляр *P. uncinatus* с Китового хребта показывает существенную внутривидовую изменчивость по числу зубов на vomer, palatinum и в наружном ряду на праemaxillare, длине рыла и подбородочного усика, величине глаза, длине *P* и числу фотофоров АС, но особенно неожиданным оказалось присутствие у него восьми лучей *V*. Число лучей *V* у видов *Photonectes* очень постоянно и равно семи (Morrow, Gibbs, 1964; собственные данные – см. список материала в: Прокофьев, 2019). Как очень редкая вариация, шесть лучей *V* приводится для 1 экз. *P. dinema* (Morrow, Gibbs, 1964) и 1 экз. *P. margarita* (Прокофьев, 2015); восемь лучей для видов данного рода до сих пор отмечено не было. Характер изменчивости по данному признаку нуждается в выяснении на более представительном материале. У голотипа имеется семь лучей *V*, такое же их число указано и для экземпляра с плато Баунти (Aizawa, 1990).

Половой диморфизм в размерах посторбитального органа у *P. uncinatus* не выражен – половозрелые самец и самка близких размеров имеют сходные значения его длины (таблица). Что же касается связи выявленных отличий между голотипом и экземпляром с Китового хребта с половым диморфизмом, то такая возможность требует подтверждения на более представительном материале – все отмеченные выше различия могут

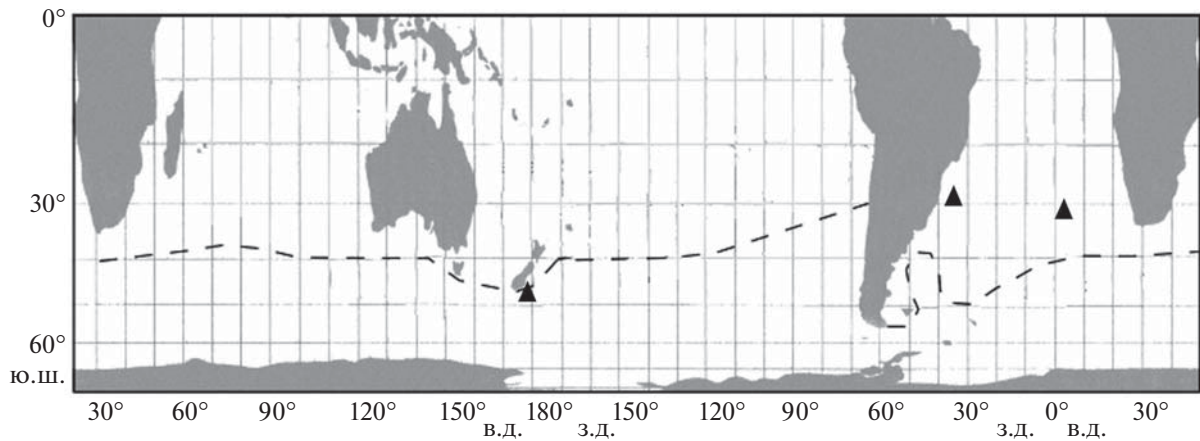


Рис. 6. Места поимок *Photonectes uncinatus* (▲); (---) — южная субтропическая конвергенция (по: Ekman, 1953).

быть просто следствием индивидуальной изменчивости.

Голотип *P. uncinatus* был пойман в юго-западной части Атлантического океана на подводной возвышенности Риу-Гранди, новый экземпляр происходит с Китового хребта в Юго-Восточной Атлантике, однако данный вид, по-видимому, распространён циркумглобально в южносубтропических водах, потому что ему, несомненно, специфичен экземпляр *SL* 246 мм, пойманный в водах Новой Зеландии (плато Баунти, глубина 735 м) и указанный как *Photonectes* sp. (Aizawa, 1990). Для этого экземпляра приведено *D* 17, *A* 20, *P* 2, *V* 7, *vert.* 54, *v.c.* 14; *BR* 10, *IP* 8 + 2, *PV* 25, *VAV* 15, *OV* 21, *VAL* 15, *AC* 11; зубов на *vomer* 3+3, на *palatinum* 4, на *praemaxillare* 11 (расположение не описано), на *maxillare* 15; *D* и *A*, покрытые кожей; отсутствие пятен светящейся ткани на рыле, очень длинный посторбитальный орган и отсутствие подбородочного усика (Aizawa, 1990). Не исключено, что усик был просто пропущен из-за его очень малых размеров, хотя полностью отрицать возможность его полной редукции у отдельных экземпляров вида также нельзя.

Нахождения *P. uncinatus* в Южной Атлантике относятся к субтропическим водам, однако в Тихом океане он отмечен несколько южнее — к югу от южной субтропической конвергенции (ЮСК) (рис. 6). В понимании Гиббса (Gibbs, 1968), этот вид следует относить к особой ихтиофауне ЮСК (Subtropical Convergence species), хотя, как позднее отметили Гиббс и Маккинни (Gibbs, McKinney, 1988), трактовка ихтиофауны ЮСК довольно расплывчата из-за того, что ряд видов связан как с водами ЮСК, так и с водами преимущественно к северу от нее (semisubtropical species), либо к югу от нее (subantarctic species). В качестве полусуб-

тропических видов Гиббс и Маккинни рассматривают виды, распространённые преимущественно между 30° и 40° ю. ш., и южноатлантические находения *P. uncinatus* относятся к субтропической водной массе. Однако новозеландское нахождение лежит даже несколько южнее границы ЮСК. Гиббс и Маккинни характеризуют специфическую ихтиофауну ЮСК видами, основной ареал которых лежит в пределах 35°–45° ю.ш. с отдельными находениями к северу и югу от этих границ; и в такой трактовке *P. uncinatus* может быть отнесён, с определённой долей условности связанной с единичностью находок, к ихтиофауне ЮСК. Для выяснения, насколько далеко этот вид проникает на север, конечно, необходимы дополнительные находки. Нужно однако отметить, что поимки рыб со зрелыми гонадами, готовыми к нересту, под 30°–33° ю.ш. свидетельствуют о том, что нерест, по крайней мере в Южной Атлантике, происходит в субтропических водах, то есть основа ареала включает данную водную массу и, таким образом, по крайней мере в Южной Атлантике *P. uncinatus* может представлять “полусубтропические виды” в понимании Гиббса и Маккинни (Gibbs, McKinney, 1988).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00026. Изучение ихтиофауны Атлантического океана выполнено при поддержке темы государственного задания № 0149-2018-0009, изучение меланостомовых рыб — темы государственного задания № 0109-2018-0076.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородулина О.Д. 2009. Внешнее строение посторбитального органа некоторых представителей семейства Melanostomiidae (Stomiiformes) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 49. № 5. С. 717–720.
- Прокофьев А.М. 2015. Материалы к ревизии подрода *Trachinostomias* (Melanostomiidae: *Photonectes*). Морфологическая изменчивость *P. margarita* с описанием двух новых видов // Там же. Т. 55. № 2. С. 131–138.
- Прокофьев А.М. 2019. Материалы к ревизии рода *Photonectes* (Melanostomiidae) // Там же. Т. 59. № 4. С. 375–404.
- Aizawa M. 1990. *Photonectes* sp. Fishes collected by the r/v *Shinkai Maru* around New Zealand / Eds. Amaoka K. et al. Tokyo: JAMARC. P. 122.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the sea. Dublin: Sidgwick and Jackson, 417 p.
- Gibbs R.H. 1968. *Photonectes munificus*, a new species of melanostomiid fish from the south Pacific subtropical convergence, with remarks on the convergence fauna // *Contrib. Sci. Los Angeles County Mus.* № 149. P. 1–6.
- Gibbs R.H., McKinney J.F. 1988. High-count species of the stomiid fish genus *Astronesthes* from the Southern Subtropical Convergence region: two new species and redescription of *Cryptostomias* (= *Astronesthes*) *psychrolutes* // *Smiths. Contr. Zool.* № 460. P. 1–25.
- Koeda K., Ho H.-C. 2019. *Photonectes banshee*, a new species of the subgenus *Photonectes* (Stomiiformes: Stomiidae: Melanostomiinae) from Taiwan // *Zootaxa*. V. 4586. № 1. P. 180–186.
- Morrow J.E., Gibbs R.H. 1964. Melanostomiidae // *Fishes of the Western North Atlantic*. V. 1. Pt. 4. New Haven: Sears Found. P. 351–522.
- Prokofiev A.M., Klepadlo C. 2019. Two new species of *Photonectes* with blue luminous tissue on body, and a re-examination of *P. mirabilis* (Teleostei: Stomiidae) // *Zootaxa*. V. 4590. № 2. P. 270–282.

УДК 597.08.597.9

ОПИСАНИЕ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК *CHIROLOPHIS JAPONICUS* И *Ch. SAITONE* (STICHAEIDAE) ИЗ ВОД ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2020 г. А. А. Баланов¹, *, И. В. Епур¹, В. А. Шелехов¹

¹Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

*E-mail: abalanov@imb.dvo.ru

Поступила в редакцию 23.04.2019 г.

После доработки 29.04.2019 г.

Принята к публикации 14.05.2019 г.

Приводится описание развития от стадии желточного мешка до оседания на дно личинок *Chirolophis japonicus* и *Ch. saitone* из вод зал. Петра Великого (Японское море). Впервые формализована схема размещения меланиновой пигментации на теле личинок этих видов рода *Chirolophis*. Она состоит из шести рядов, верхнеголовного скопления и нескольких отдельных меланофоров. Несмотря на сходство видов, каждому из них свойственны специфические черты. В основном это выражается в разном числе элементов осевого скелета (общее число позвонков, число лучей в спинном и анальном плавниках). Показано, что надёжным диагностическим признаком для идентификации личинок *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* в период их развития от вылупления до оседания может служить число меланофоров у основания лучей анального плавника.

Ключевые слова: мохоголовые собачки, *Chirolophis japonicus*, *Chirolophis saitone*, личинки, меланофоры, морфологические признаки, хорда, северо-западная часть Японского моря.

DOI: 10.31857/S0042875220030066

В Японском море отмечено присутствие трёх видов рода *Chirolophis* (Nakabo, 2002), два из которых – *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* – встречаются в зал. Петра Великого. Первый вид известен от Пусана до зал. Петра Великого, вдоль япономорского и тихоокеанского берегов о-вов Хонсю и Хоккайдо (Линдберг, Красюкова, 1975). Второй вид ранее был известен по редким поймам преимущественно в водах Японии (побережье северной части о-ва Хонсю и на тихоокеанском побережье о-ва Хоккайдо (Masuda et al., 1984; Amaoka et al., 1989, 1995)); в водах зал. Петра Великого впервые отмечен в 2000 г. (Маркевич, 2002). В последующие годы было выяснено, что в водах зал. Петра Великого *Ch. saitone* является резидентным видом, и в весенне-летний период здесь встречаются его личинки и мальки (Соколовский и др., 2004; Соколовская и др., 2010; Епур, Баланов, 2015).

В настоящее время биология обоих видов рода *Chirolophis* из северной части Японского моря очень слабо изучена (Соколовский и др., 2011; Епур, Баланов, 2015). Все наиболее полные данные о строении и развитии личинок *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* известны из работ японских ихтиологов (Shiogaki, 1983a, 1983b; Okiyama, 1988). В отечественных публикациях имеется информация о

том, что в зал. Петра Великого размеры, пропорции и пигментация личинок этих видов очень похожи и пелагическая стадия развития у них протекает в сходные сроки (Соколовский, Соколовская, 2008; Баланов и др., 2010). Надёжных диагностических признаков, позволяющих различать личинок, практически нет. Всё это сильно затрудняет идентификацию обоих видов в планктоне.

Цель статьи – выполнить морфологическое описание и выявить диагностически значимые признаки пелагических личинок *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* в водах зал. Петра Великого Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящего сообщения служили личинки *Ch. japonicus* (17 экз.) и *Ch. saitone* (15 экз.), собранные в апреле–мае 2017 г., в марте–мае и в ноябре–декабре 2018 г. в прибрежных водах б. Жидкова (43°01'25" с.ш. 131°55'66" в.д.) зал. Петра Великого. Личинок собирали на световых станциях с наступлением вечерних сумерек до 01.00. Источником света служила светодиодная лампа дневного света (мощностью 20 Вт), которую подвешивали на расстоянии 0.5–0.7 м от

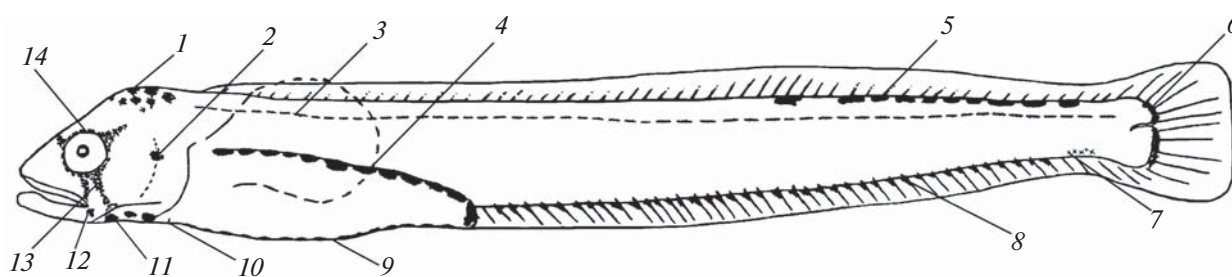


Рис. 1. Общая схема размещения пигмента на теле пелагических личинок *Chirolophis japonicus* и *Ch. saitone*: 1 – верхне-головное скопление, 2 – меланофор в верхней части ргаеорескулум, 3 – глубинный ряд, 4 – надкишечный ряд, 5 – спинной ряд, 6 – хвостовой ряд, 7 – меланофоры в нижней части хвостового стебля, 8 – анальный ряд, 9 – брюшной ряд, 10 – пигмент под основанием брюшных плавников, 11 – ряды по бокам isthmus, 12 – меланофор в нижней части ргаеорескулум, 13 – подглазничная полоса, 14 – окологлазничная кайма.

поверхности моря. В месте выполнения световых станций у пирса глубина составляла 6–8 м. Привлечённых в освещённую зону рыб облавливали сачками из газа через 1 ч после включения света (Соколовский, Соколовская, 2008; Баланов и др., 2010; Соколовская и др., 2010). Личинок фиксировали 4%-ным раствором формальдегида либо 96%-ным этиловым спиртом. Полную (TL) и стандартную (SL) длину и пластические признаки измеряли на фиксированном материале.

Общепринятое обозначение элементов меланиновой пигментации у личинок стихеевых рыб (Stichaeidae) отсутствует. Предложена оригинальная схема размещения пигментной окраски для обоих видов рода *Chirolophis* (рис. 1). Элементы окраски на этой схеме обозначены по аналогии с ранее опубликованными данными по стихеевым и другим группам рыб (Расс, 1949; Горбунова, 1962; Григорьев, 1991). Для анализа меристических признаков и меланиновой пигментации по 14 экз. каждого вида окрасили ализариновым красным, а затем просветлили в глицерине (Якубовски,

1970). У просветлённых личинок (по 7 экз. каждого вида: *Ch. japonicus* – TL 26.0–34.5 мм, *Ch. saitone* – TL 24.5–35.5 мм), чьи кости хорошо прокрашивались ализарином, подсчитали общее число позвонков (vert.) и лучей в грудном, спинном, анальном и хвостовом плавниках (P, D, A и C). Дополнительно число лучей в D и A подсчитали у неокрашенных личинок *Ch. japonicus* TL 28.5–31.0 мм (3 экз.) и *Ch. saitone* TL 30.5 мм (1 экз.). Счётные и пластические признаки анализировали в разных размерных группах личинок для выявления морфологических изменений в процессе их развития (табл. 1).

Измерения десяти пластических признаков (с точностью до 0.1 мм под микроскопом Olympus, Япония) проводили у всех пойманных личинок в соответствии с общепринятыми методиками (Ланге, Дмитриева, 1981; Powles, Markle, 1984; Matarese et al., 1989). TL измеряли от кончика рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Исследованы следующие признаки (в % SL): длина головы (с), длина рыла (ao), диаметр глаза (o), высота

Таблица 1. Состав проанализированных размерных групп личинок *Chirolophis japonicus* и *Ch. saitone*

Размерная группа (TL), мм	<i>Ch. japonicus</i> (17 экз.)		<i>Ch. saitone</i> (15 экз.)	
	TL, мм	Дата поимки	TL, мм	Дата поимки
<10.0			9.5	07.11.2018
10.0–15.0	12.5, 12.5	14.12.2018	12.5, 13.5, 14.5	20.12.2018
15.1–20.0	15.2, 15.2	12.03.2018	19.0	20.12.2018
	15.5	29.11.2018		
20.1–25.0	23.5	14.04.2017	24.0	14.04.2017
	24.0	20.04.2018	24.5	27.04.2017
25.1–30.0	26.0	21.04.2017	26.0	21.04.2017
	28.0 (28.5, 29.5)	20.04.2018	28.0, 30.0	27.04.2018
	30.0	12.05.2017		
>30.0	32.0, 32.5, 33.0, 34.5 (31.0)	12.05.2017	32.5 (30.5)	01.04.2017
			33.0, 34.0, 35.5	21.04.2017

Примечание. За скобками – окрашенные экземпляры, в скобках – неокрашенные.

тела на уровне заднего края ануса (h), антеанальное расстояние (aA), длина верхней челюсти (l_{mx}), длина грудного плавника (lP), длина хвоста (cd).

Мы рассчитали аллометрические коэффициенты каждого признака у каждой личинки по методике, предложенной ранее Савельевым с соавторами (2011): $I_{ij} = \ln(P_{ij}/P_j)$, где I_{ij} – индекс j -того признака i -той рыбы, P_{ij} – фактическое относительное значение j -того признака i -той рыбы, P_j – расчётное значение j -того признака для всей совокупности особей. Для сравнения нормированных таким образом значений пластических признаков использовали более мощный параметрический тест Колмогорова–Смирнова.

При описании личинок выделяли особей с желточным мешком и особей на трёх стадиях развития, различающихся по степени изгиба хорды в процессе формирования скелета хвостового плавника (Kendall et al., 1984): *preflexion* (личинки с прямой хордой), *flexion* (формирование лучей в хвостовом плавнике и изгиба хорды) и *postflexion* (личинки с завершённым процессом изгиба хорды и сформированными лучами в плавниках).

Фотографии выполнены с использованием стереомикроскопа Stereo Discovery V 12, (“K. Zeiss”, Германия). Исследованные особи хранятся в коллекции лаборатории ихтиологии ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика окраски *Ch. japonicus* и *Ch. saitone*

При жизни личинки представителей рода *Chirolophis* прозрачные, но после фиксации прозрачность тканей существенно уменьшается. Для *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* из зал. Петра Великого характерна общая модель размещения пигмента на теле (рис. 1). Верхнеголовное скопление меланофоров состоит из крупных округлых пигментных пятен, число и интенсивность окраски которых варьируют у обоих видов (рис. 2–4). У верхнего и нижнего края предкрышечной кости находятся одиночные меланофоры. Глубинный ряд непарный, выглядит как пунктирная линия. Меланофоры этого ряда проходят через верхнюю часть позвонков вдоль всего позвоночного столба (рис. 2, 3). Надкишечное скопление меланофоров многорядное; оно образовано отдельно лежащими меланофорами разного размера и разной формы (от округлой с боковыми выступами до прямоугольной). Спинной поверхностный ряд парный, проходит вдоль основания лучей D в задней трети тела справа и слева. По краю гипуральных пластин (с узким разрывом между верхней и нижней пластинами) располагается хвостовой ряд меланофоров. Анальный поверхностный ряд парный, проходит вдоль основания лучей A (кроме первого и по-

следнего лучей) справа и слева, образован меланофорами преимущественно треугольной формы. За ним, в нижней части хвостового стебля, располагаются от одного до пяти небольших поверхностных меланофоров. Брюшной ряд непарный, проходит по средней линии брюха. Он имеет вид узкой прерывистой (состоящей из мелких поверхностных меланофоров) или сплошной линии. При полном развитии начинается от основания V и заканчивается, не доходя до ануса $1/3$ расстояния от V до ануса. За тазовыми костями просматривается внутренняя пигментация задней стенки сердечной сумки в виде V -образного меланофора. У живых личинок она хорошо выражена (рис. 5), в то время как у фиксированных и у личинок по мере развития ($TL \geq 20.0$ мм) просматриваются крайне слабо. По бокам *isthmus* расположены симметричные ряды поверхностных меланофоров разного размера (рис. 1, 5). По наружному краю глаза имеется окологлазничная кайма в виде пунктирной линии и радиальной исчерченности (рис. 3д, 3е).

Chirolophis japonicus Herzenstein, 1890

О п и с а н и е. $D 61-62, A 144-46, n = 10; P 13-15, C 6 + 7 + 8, vert. 65-67, n = 7.$

При $TL 10.0-15.0$ мм у личинок ещё сохраняются остатки желточного мешка (рис. 2а). Хорда прямая; D, A и C в виде плавниковой каймы. Ализаринном прокрашиваются челюсти и три–шесть элементов гипурального комплекса. Остальные элементы скелета не окрашиваются. Число меланофоров в спинном ряду сильно варьирует. Этот ряд может быть представлен как одним поверхностным меланофором, расположенным в конце хвостового стебля, так и практически соответствовать длине анального ряда (не более 15 меланофоров), модальная группа – 7–9. В дальнейшем с ростом личинок изменений этого признака не происходит. Анальный ряд не доходит до ануса и состоит из 41–43 меланофоров. Глубинный ряд ещё полностью не сформирован: имеется разрыв над задней половиной брюшного отдела. Надкишечное скопление состоит из одного ряда плотно расположенных тёмных меланофоров. Сбоку этот ряд выглядит как сплошная линия, однако при осмотре снизу видно, что он состоит из отдельных прямоугольных меланофоров, число которых варьирует от 9 до 11, наиболее часто встречаемая комбинация – 10. Верхнеголовное скопление состоит из одного–трёх крупных меланофоров (рис. 4а). Низ головы не пигментирован. Просматривается внутренняя пигментация задней стенки сердечной сумки (рис. 5а). В нижней части хвостового стебля находятся три–шесть поверхностных меланофоров (рис. 2а).

При $TL 15.1-20.0$ мм у окрашенных и просветлённых экземпляров просматриваются челюсти и

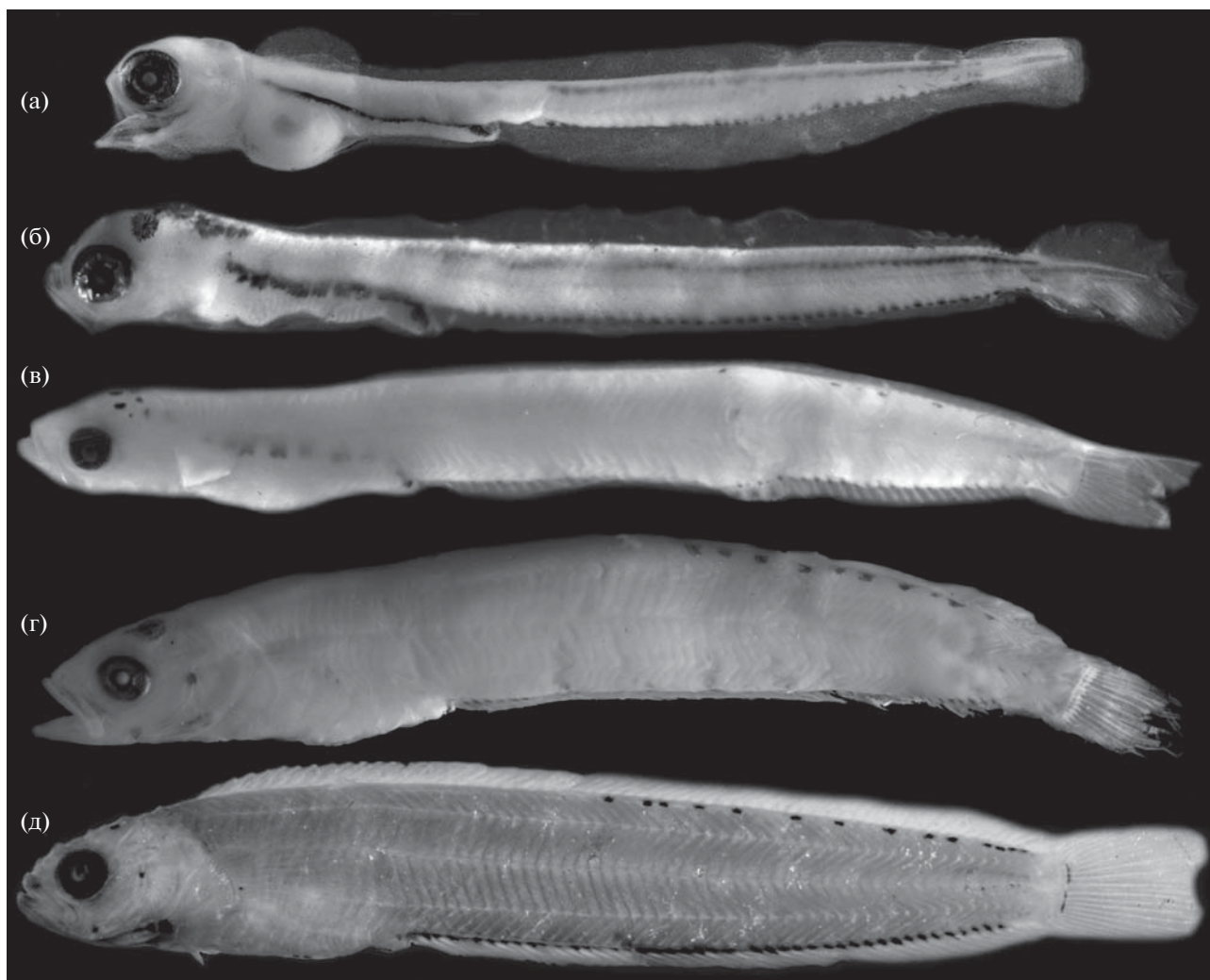


Рис. 2. Личинки *Chirolophis japonicus* разной длины (TL), мм: а – 12.5, б – 15.2, в – 23.5, г – 28.0, д – 32.5.

в скелете хвостового плавника восемь–девять элементов гипурального комплекса. На стадии reflexion при TL 15.1–15.4 мм постличинки имеют прямую хорду. Хвостовой плавник в этот период округлой формы, его лучи расположены снизу от хорды. При TL \geq 15.5 мм постличинки переходят в стадию flexion. У них загибается хорда и образуется уростиль, хвостовой плавник приобретает трапециевидную форму с небольшой выемкой в середине его задней части. Анальный ряд достигает ануса и содержит полный набор элементов – 44–45 поверхностных меланофоров. При дальнейшем увеличении размеров постличинки этот признак не изменяется (рис. 2б). Глубинный ряд всё ещё формируется, его разрыв начинается от вертикали окончания грудных плавников и заканчивается в начале задней трети кишечной трубки. Надкишечный ряд образован из близко расположенных друг к другу плоских меланофоров, число которых варьирует от 9 до 12,

чаще – 12. При TL 15.1 мм у постличинки появляется брюшной ряд меланофоров. В нижней части хвостового стебля есть один–два небольших меланофора. С увеличением размеров постличинки оба признака не меняются.

При TL 20.1–25.0 мм постличинки находятся на стадии postflexion, и они уже практически полностью сформированы (рис. 2в). D и A не сливаются с C. У постличинки ализарином окрашиваются челюсти, кончики лучей D, A, C и центральные области тел позвонков в виде узких полосок. Надо отметить, что степень прокраски ализарином элементов скелета осенних постличинки (05.12.2018 г. TL 23.5 мм) такая же, как и весенних (22.04.2018 г. TL 24.0 мм). Глубинный ряд не имеет разрывов и полностью сформирован. У фиксированных постличинки в преддорсальной области этот ряд практически не просматривается из-за утолщения тканей. Над кишкой расположены два ряда округлых меланофоров разного размера.



Рис. 3. Личинки (а–д) и осевший малёк (е) *Chirolophis saitone* разной длины (TL), мм: а – 9.5, б – 13.5, в – 24.0, г – 28.0, д – 32.5, е – 32.5.

Их число варьирует от 12 до 17, модальная группа – 13–15. На просветлённых постличинках надкишечный ряд ярко выражен, в то время как у фиксированных заметны лишь единичные округлые вкрапления пигмента. Верхнеголовное скопление состоит из трёх–пяти меланофоров разного размера. В каждом ряду по бокам isthmus один–четыре (чаще 3) меланофора. При увеличении размеров постличинок данный признак не меняется (рис. 5б). У этой размерной группы по краю гипуральных пластин начинает формироваться хвостовой ряд меланофоров (рис. 2в).

При TL 25.1–30.0 мм постличинки находятся на стадии postflexion. Кости у них уже сформированы и хорошо прокрашиваются ализарином. Надкишечный ряд образован одним–тремя ряда-

ми отдельно лежащих друг от друга округлых меланофоров. Число меланофоров варьирует от 14 до 28, модальная группа – 16–20 (рис. 2г). Верхнеголовное скопление образовано поверхностными меланофорами с крупными ядрами внутри, которые занимают до 60–80% площади пятна. Число этих меланофоров варьирует от четырёх до 16, модальная группа – 5–8. При дальнейшем развитии и росте постличинок изменений этого признака не происходит. Крупный меланофор присутствует на верхнем крае предкрышки у 92.9% постличинок этой размерной группы; практически всегда имеется меланофор в нижнем углу предкрышки.

При $TL > 30.0$ мм у постличинок на голове присутствуют многочисленные мелкие бугорки

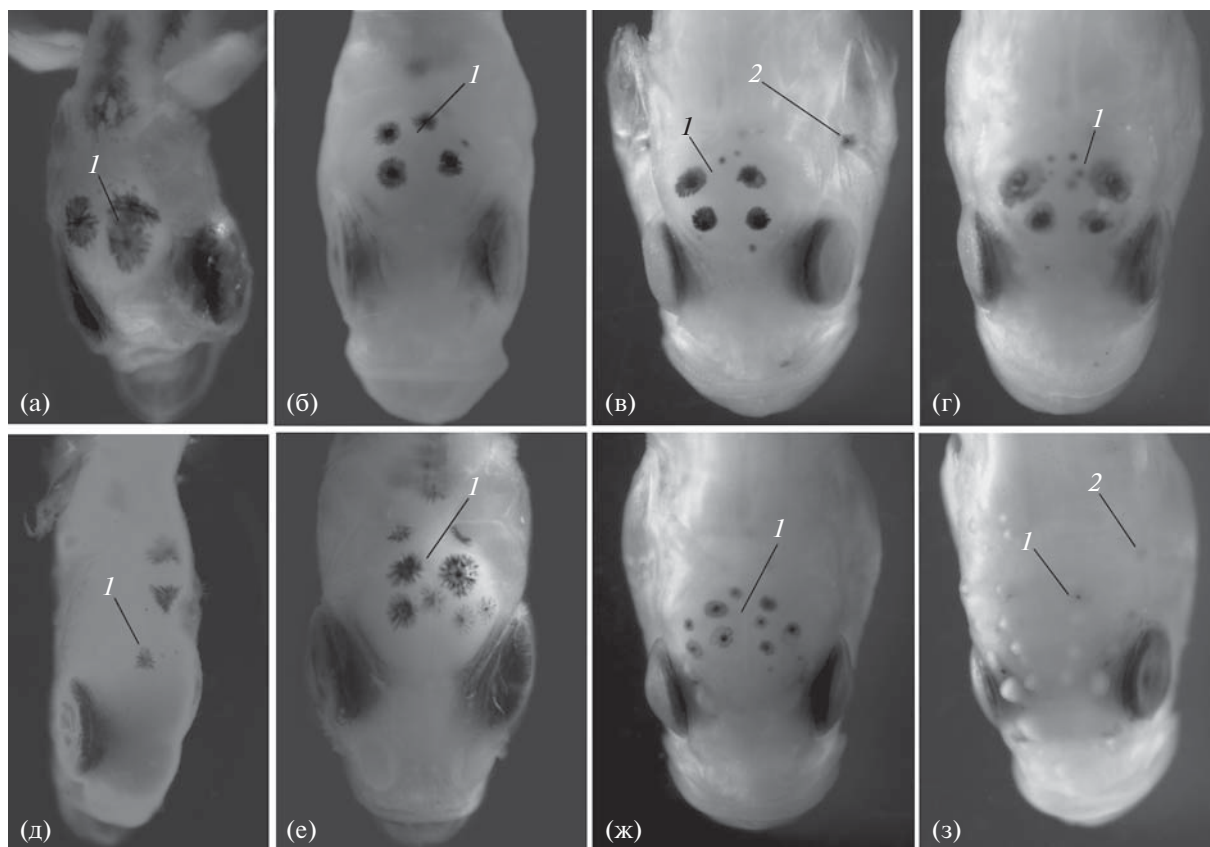


Рис. 4. Размещение меланиновой пигментации сверху на голове личинок *Chirolophis japonicus* (а–г) и *Ch. saitone* (д–з) разной длины (*TL*), мм: а – 12.5, б – 23.5, в – 32.0, г – 32.5, д – 12.5, е – 24.0, ж – 32.5, з – 33.0; обозначения см. на рис. 1.

(рис. 4в, 4г). Хвостовой ряд меланофоров полностью сформирован. У постличинок этой размерной группы не обнаружен переход к мальковому типу окраски (рис. 2д).

Изменения пластических признаков по мере роста и развития личинок *Ch. japonicus* представлены на рис. 6а.

Chirolophis saitone (Jordan et Snyder, 1903)

Описание. *D* 53–55, *A I* 37–39, *n* = 8; *P* 13–15, *C* (5–6) + 6 + (7–8) + (2–3), *vert.* 58–60, *n* = 7.

При *TL* < 10.0 мм личинки находятся на стадии *preflexion*. Желточный мешок практически полностью резорбирован (рис. 3а). Хорда прямая; *D*, *A* и *C* в виде плавниковой каймы. Ализарином прокрашиваются нижняя челюсть и один элемент гипурального комплекса. Остальные элементы скелета на личинках не окрашиваются. Число меланофоров в спинном ряду сильно варьирует: от одного поверхностного меланофора в конце хвостового стебля до 15 (модальная группа – 7–9), когда этот ряд практически соответствует длине анального ряда. В дальнейшем с ростом личинок изменений этого признака не происходит. Аналь-

ный ряд не доходит до ануса и состоит из 28 меланофоров. Глубинный ряд ещё полностью не сформирован: имеется разрыв над анусом, а затем он вновь просматривается на уровне грудных плавников. Надкишечный ряд образован из одного ряда расположенных близко друг к другу девяти плоских меланофоров. Брюшной ряд полностью сформирован, его форма не меняется при дальнейшем развитии личинок. Верхнеголовное скопление состоит из одного крупного меланофора. Низ головы не пигментирован. Просматривается внутренняя пигментация задней стенки сердечной сумки, чуть позади тазовых костей, в виде V-образного меланофора.

При *TL* 10.1–15.0 мм у окрашенных и просветлённых постличинок просматриваются челюсти, кончики лучей *P* и в скелете *C* шесть–девять элементов гипурального комплекса. Хорда прямая. Хвостовой плавник округлой формы, расположен внизу хорды. Анальный ряд ещё полностью не сформирован и содержит от 32 до 33 поверхностных меланофоров (рис. 3б). Глубинный ряд всё ещё формируется, его разрыв начинается от вертикали окончания грудных плавников и заканчивается в начале задней трети кишечной трубки. Надкишечный ряд образован из близко располо-

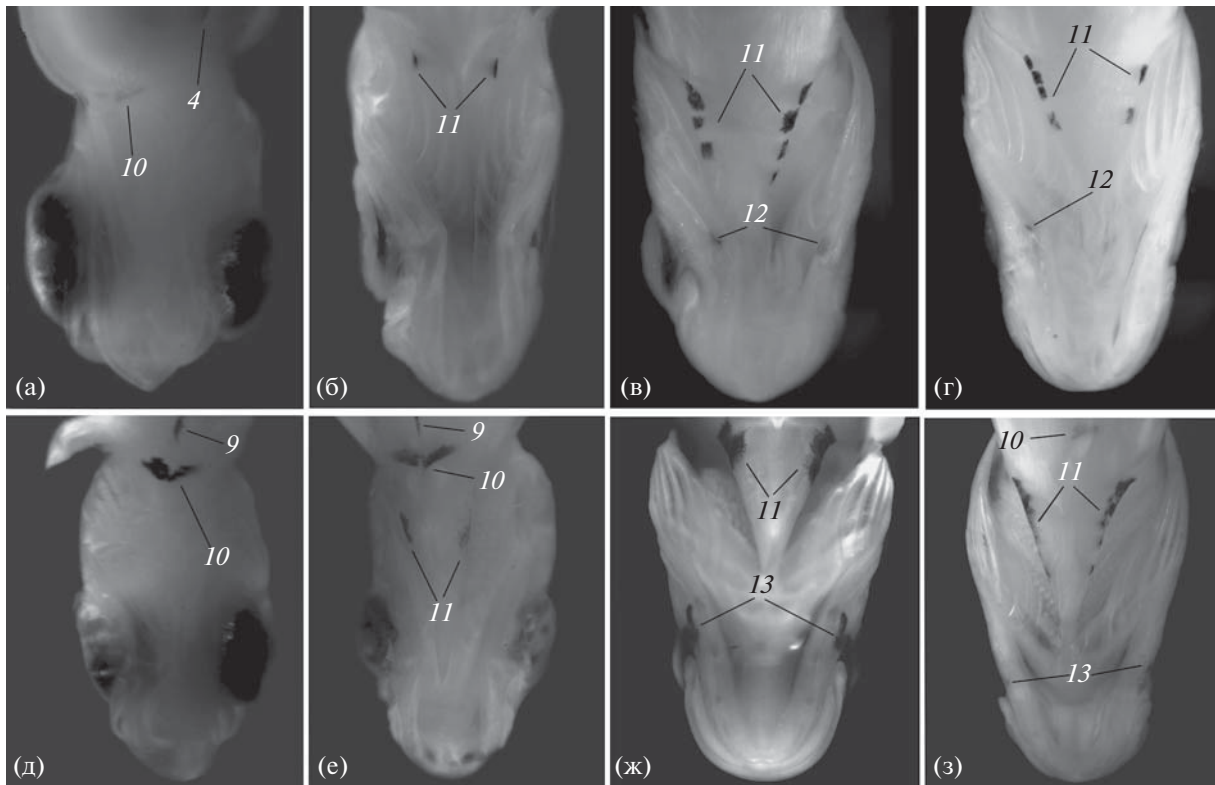


Рис. 5. Голова личинки *Chirolophus japonicus* (а–г) и *Ch. saitone* (д–з) разной длины (TL , мм), вид снизу: а – 12.5, б – 23.5, в – 31.0, г – 32.5, д – 13.5, е – 24.0, ж – 30.0, з – 32.5; обозначения см. на рис. 1.

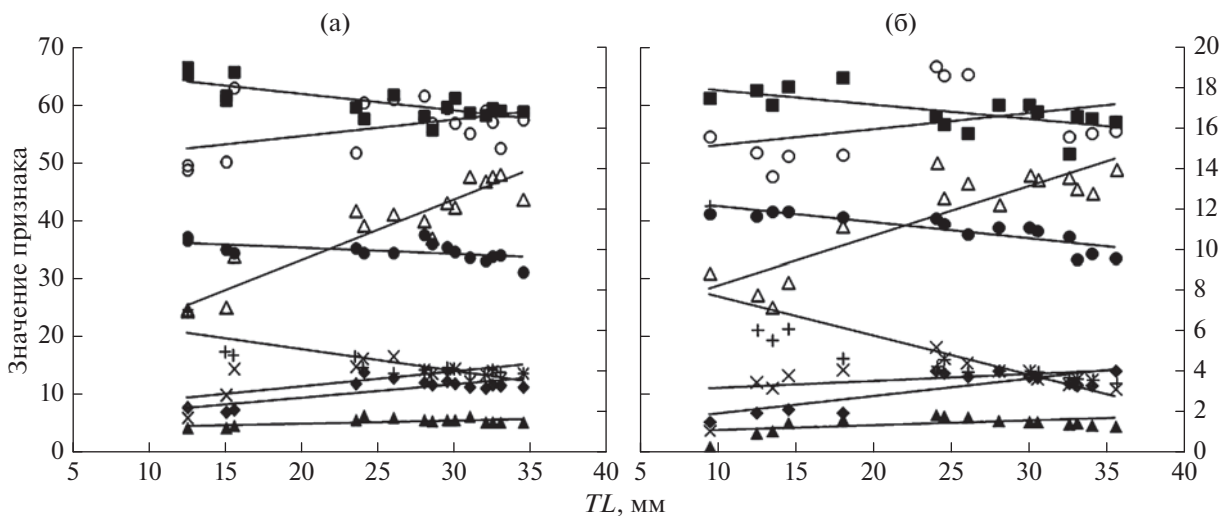


Рис. 6. Зависимость относительных значений (% SL) некоторых пластических признаков от длины (TL) личинок *Chirolophus japonicus* (а) и *Ch. saitone* (б). По оси ординат слева: (●) – антенная длина, (▲) – длина верхней челюсти, (◆) – длина грудного плавника, (■) – длина хвоста; по оси ординат справа: (△) – высота тела на уровне заднего края ануса, (○) – длина головы, (+) – диаметр глаза, (×) – длина рыла.

женных друг к другу плоских 10–11 меланофоров. Верхнеголовное скопление состоит из двух–четырёх поверхностных меланофоров разного размера (рис. 4д). В нижней части хвостового стебля располагаются один–три небольших меланофо-

ра. С увеличением размеров постличинки данный признак не изменяется (рис. 3б).

При TL 15.1–20.0 мм исследованная постличинка находилась на стадии postflexion. У окрашенного и просветлённого экземпляра просматриваются

челюсти, лучи *P*, в скелете *C* восемь—девять элементов гипурального комплекса и частично центральные области тел позвонков в виде узких полосок. Хорда загнута. Хвостовой плавник приобретает трапециевидную форму с небольшой выемкой в середине его задней части. Анальный ряд достигает ануса и содержит полный набор элементов — 34—38 поверхностных меланофоров. С увеличением размеров постличинок данный признак не изменяется. Глубинный ряд не имеет разрывов и полностью сформирован. У фиксированных постличинок в предорсальной области этот ряд практически не просматривается из-за утолщения тканей. При дальнейшем росте и развитии постличинки эти признаки не изменяются. Над кишкой расположены два ряда отдельно лежащих друг от друга 12 округлых меланофоров разного размера. Верхнеголовное скопление состоит из шести меланофоров разного размера. В каждом ряду по бокам isthmus расположено по одному крупному меланофору.

При *TL* 20.1—25.0 мм постличинки находятся на стадии postflexion и уже практически полностью сформированы. *D* и *A* не сливаются с *C*. Ализарином прокрашиваются челюсти, кончики лучей *D*, *A*, *C* и центральные области тел позвонков в виде узких полосок. Надкишечный ряд образован одним—четырьмя рядами лежащих отдельно друг от друга округлых меланофоров. Их число варьирует от 13 до 35, модальная группа — 22—26 (рис. 3в). При дальнейшем росте и развитии постличинок выраженность данного ряда остаётся неизменной. Верхнеголовное скопление образовано неярко выраженными меланофорами с мелкими тёмными ядрами внутри, которые занимают до 30—50% площади пятна. Число этих меланофоров варьирует от 3 до 18, модальная группа — 7—8 (рис. 3в, 4е). При дальнейшем увеличении размеров постличинок изменений этого признака не происходит. В каждом ряду по бокам isthmus один—пять (чаще два) меланофоров. Изменений в положении меланофоров в этой области не отмечено (рис. 5е—5з). У постличинок этой размерной группы начинает формироваться хвостовой ряд меланофоров по краю гипуральных пластин.

При *TL* 25.1—30.0 мм постличинки находятся на стадии postflexion. Кости у них полностью сформированы и хорошо прокрашиваются ализарином. На голове просматриваются многочисленные небольшие бугорки (рис. 4ж). При *TL* \geq 28.1 мм у постличинок отмечены первые появления вкраплений пигмента под глазом, поскольку начинает формироваться подглазничная полоса. Хвостовой ряд всё ещё формируется, с каждого края гипуральных пластин располагается по одному небольшому меланофору.

При *TL* > 30.0 мм на голове постличинок присутствуют хорошо выраженные многочисленные бугорки разного размера (рис. 4з). При *TL* \geq 32.0 мм

пигментная полоса под глазом полностью сформирована (рис. 3д, 3е). Также отмечается появление по наружному краю глаза окологлазничной каймы в виде пунктирной линии и радиальной исчерченности. У 78.6% особей на верхнем крае предкрышки присутствует крупный меланофор. Также практически всегда есть меланофор в нижнем углу предкрышки. Хвостовой ряд меланофоров полностью сформирован. У осевших постличинок этой группы (*TL* \geq 32.0 мм) присутствует мальковая окраска (рис. 3е).

Изменения пластических признаков по мере роста и развития личинок *Ch. saitone* представлены на рис. 6б.

ОБСУЖДЕНИЕ

Развитие личинок рыб рода *Chirolophis* очень плохо освещено в литературе. Единственной работой, где исследовано развитие личинок *Ch. japonicus*, является труд Шиогаки (Shiogaki, 1983a). Материал для его работы был собран из прибрежных вод зал. Муцу северной части о-ва Хоккайдо (Япония). В этой работе описывается развитие оплодотворённой икры и личинок *Ch. japonicus* (*TL* 12.2—24.2 мм), полученных в аквариальных условиях, и приводится описание “диких” личинок этого вида (*TL* 29.2—34.0 мм) из сборов на световых станциях. При сравнении наших данных с приведёнными в этой работе обнаружены некоторые различия в признаках: у экземпляра *TL* 13.1 мм отсутствуют (или не видны) спинной ряд и меланофоры в нижней части хвостового стебля, тогда как у всех наших экземпляров сходной длины они есть (рис. 2а, 2б). Верхнеголовное скопление у личинок *TL* 16.0—22.8 мм представлено единым большим пятном, расположенном на затылке, а у наших экземпляров *TL* 10.0—20.0 мм это скопление представлено одним—тремя крупными отдельно лежащими меланофорами (рис. 4а).

По другому виду рода *Chirolophis* из Японского моря — *Ch. saitone* — опубликованы только изображения четырёх личинок и указана их длина (Okiyama, 1988). При анализе этих рисунков не выявлено принципиальных отличий от личинок этого вида из вод зал. Петра Великого. Можно отметить, что, по данным Окиямы (Okiyama, 1988), у личинки *TL* 9.2 мм пигмент на голове полностью отсутствует, а у нашего экземпляра *TL* 9.5 мм верхнеголовное скопление было представлено одним крупным меланофором (рис. 4д).

Нельзя однозначно сказать, чем вызваны эти различия в пигментации личинок рода *Chirolophis* из двух районов. Нам кажется, что наиболее вероятно ошибка художника при зарисовке личинки для работы Шиогаки (Shiogaki, 1983a): они показаны только сбоку, вид головы сверху не приведён, и сами рисунки небольшие по размеру. Для

объективного сравнения и оценки важности обнаруженных различий нужен свежий материал по личинкам обоих видов из вод Приморья и Северной Японии.

При сравнении одноразмерных личинок *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* мы установили, что общий характер размещения пигмента у этих видов является схожим. Мы описали и впервые формализовали схему размещения меланиновой пигментации на теле личинок обоих видов рода *Chirolophis* (рис. 1). До получения данных о других видах этого рода можно предварительно считать, что такая схема размещения меланиновой пигментации на теле, вероятно, характерна и для других видов рода *Chirolophis*. Опубликованных данных по ранним стадиям развития мохоголовых собачек, как и для подавляющего большинства видов *Stichaeidae*, ещё очень мало для сравнительных исследований (Расс, 1949; Shiogaki, 1983a, 1983b; Okiyama, 1988; Matarese et al., 1989; Григорьев, 1991; Соколовский и др., 2011).

Некоторые особенности в развитии обоих видов отличают их друг от друга. При сходных размерах личинки *Ch. japonicus* менее развиты в сравнении с личинками *Ch. saitone*. Так, по нашим данным, личинка *Ch. saitone* TL 9.5 мм уже не имеет желточного мешка, в то время как у *Ch. japonicus* он ещё сохраняется при TL 12.5 мм. Это же подтверждается и данными литературы (Shiogaki, 1983a; Okiyama, 1988). Личинка *Ch. saitone* TL 9.5 мм уже имеет полностью сформированный брюшной ряд меланофоров, в то время как у личинок *Ch. japonicus* этот ряд формируется значительно позже (TL ≥ 15.1 мм). Глубинный ряд у личинок *Ch. saitone* полностью сформирован уже при TL 15.1–20.0 мм, а у *Ch. japonicus* этот признак наблюдается только при достижении личинкой TL 20.1–25.0 мм. Также у *Ch. saitone* раньше (TL 10.1–15.0 мм), чем у *Ch. japonicus* (TL 15.1–20.0 мм), появляются меланофоры в нижней части хвостового стебля. У *Ch. saitone* TL 9.5 мм надкишечный ряд меланофоров выглядит сбоку как цепочка отдельно лежащих друг от друга плоских меланофоров, а у личинок *Ch. japonicus* TL 12.5 мм этот ряд просматривается в виде одной сплошной линии и только при дальнейшем развитии личинки (TL ≥ 15.1 мм) меланофоры надкишечного ряда разделяются в отдельно лежащие друг от друга элементы.

Также следуют отметить, что элементы скелета *Ch. saitone* начинают окрашиваться при меньшей длине личинки, чем у *Ch. japonicus*. Так, при TL 15.1–20.0 мм у отдельных личинок *Ch. saitone* уже прокрашиваются челюсти, лучи P, C, в скелете C четыре элемента гипурального комплекса и частично центральные области тел позвонков. У *Ch. japonicus* в этом размерном диапазоне окрашиваются лишь челюсти и в скелете C восемь—

девять элементов гипурального комплекса. Наряду с этим у личинок *Ch. saitone* и *Ch. japonicus* при сходных размерах завершается формирование скелета (TL > 25.0 мм) и происходит загиб хорды (TL 15.1–20.0 мм).

Интересно, что при схожих размерах постличинки *Ch. saitone* и *Ch. japonicus* имеют разную интенсивность окраски и выраженность бугров (будущих мочек) на верху головы. В наших сборах отмечены пелагические постличинки *Ch. saitone* (TL 28.1–31.5 мм) с хорошо выраженными многочисленными разноразмерными бугорками и элементами окраски (подглазничная полоса, окраска краёв глазного яблока, пятна на теле). При тех же размерах (TL 32.0–32.5 мм) и в те же сроки у постличинок *Ch. japonicus* бугорки на голове менее развиты и сходные элементы окраски отсутствуют (рис. 2д). Учитывая, что личинки *Ch. saitone* появляются в планктоне раньше, чем личинки *Ch. japonicus*, и являются более развитыми по сравнению с личинками *Ch. japonicus* сходных размеров, можно предположить, что нерест и оседание на дно у *Ch. saitone* проходит раньше, чем у *Ch. japonicus*.

По восьми пластическим признакам *Ch. saitone* и *Ch. japonicus* обнаружена аллометрия в процессе роста личинок. У обоих видов изменения в скорости роста отдельных частей тела происходили почти синхронно и однонаправленно: увеличились относительные значения (в % SL) длины головы и тела, длины рыла и грудных плавников и в наименьшей степени – значения длины верхней челюсти, а относительные значения длины хвоста, антеанального расстояния и диаметра глаза, напротив, уменьшились (рис. 6). Тест Колмогорова–Смирнова для нормированных с помощью логарифмирования признаков показал, что постличинки этих двух видов достоверно различаются ($p < 0.05$) по трём пластическим признакам – aA , h и IP (в % SL). При сходных размерах значения всех трёх признаков у *Ch. saitone* в среднем больше, чем у *Ch. japonicus*.

Необходимо отметить, что данные литературы по меристическим признакам *Ch. saitone* (Shiogaki, 1981; Маркевич, 2002; Соколовский и др., 2011) и *Ch. japonicus* (Макушок, 1958; Shiogaki, 1983a, 1983b; Okiyama, 1988) несколько расходятся с нашими (табл. 2). Если различия между личинками этих видов из заливов Петра Великого и Муцу (северная часть о-ва Хонсю, Япония) однонаправленные (у наших экземпляров позвонков и лучей в D и A немного больше, чем у особей из вод Японских о-вов) и могут быть объяснены разными условиями обитания, то противоречивые данные в работах Маркевича (2002) и Макушка (1958) требуют проведения более детального исследования меристических признаков *Ch. saitone* и *Ch. japonicus* в северной части Японского моря и на всём ареале.

Таблица 2. Меристические признаки *Chirolophis japonicus* и *Ch. saitone* в водах Приморья и в прибрежье о-вов Хонсю и Хоккайдо (Япония)

Район	<i>Ch. japonicus</i>				<i>Ch. saitone</i>				Источник информации
	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>vert.</i>	<i>n</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>vert.</i>	<i>n</i>	
Приморье	61–62	I 44–46	65–67	10/7	53–55 51–56	I 37–39 I 36–38	58–60	8/7 6	Наши данные Маркевич, 2002 Макушок, 1958
	60–63	I 45–47	63–65	10					
Прибрежье о-вов Хонсю и Хоккайдо	59–62	I 43–46	63–67	10	50–54	I 36–38	55–57	9	Shiogaki, 1981, 1983b

Все предыдущие исследователи указывали счётные признаки, связанные с осевым скелетом (*vert.*, *D* и *A*), как наиболее надёжные для разделения обоих исследованных видов (Shiogaki, 1983a; Okiyama, 1988; Соколовский, Соколовская, 2008). Мы полностью согласны с этим утверждением, поскольку (невзирая на вышеизложенные различия в данных) по этим признакам *Ch. saitone* и *Ch. japonicus* хорошо отличаются друг от друга, их значения не перекрываются ни в одном из рассмотренных районов (табл. 2). Проблемы возникают, когда нужно отличить личинок $TL \leq 15.0$ мм, поскольку у обоих видов этого размера позвонки ещё не сформированы, а лучи плохо заметны.

Надо отметить, что оба представителя рода *Chirolophis* при $TL \leq 15.0$ мм внешне плохо различимы, однако можно выделить признак, помогающий надёжно идентифицировать их в ихтиопланктоне при любой длине личинки. Этим признаком является число меланофоров у основания лучей *A*. Данный признак хорошо выражен как у живых личинок, так и после их фиксации спиртом или раствором формальдегида. У *Ch. saitone* в водах зал. Петра Великого число меланофоров у основания лучей *A* варьирует в пределах 28–38 (28–34 у личинок $TL < 15.0$ мм и 34–38 при $TL > 15.0$ мм); у *Ch. japonicus* – 41–45 (соответственно 41–43 и 44–45). Меланофоры у основания лучей *A* хорошо заметны, легко считаются и поэтому являются надёжным диагностическим признаком определения видовой принадлежности личинок *Ch. japonicus* и *Ch. saitone*.

Для более крупных экземпляров ($TL \geq 20.1$ мм) отличительной особенностью можно назвать форму и размеры поверхностных меланофоров верхнеголовного скопления. У *Ch. saitone* они неярко, с мелкими тёмными ядрами внутри, занимающими до 30–50% площади пятна (рис. 3в, 4е). У *Ch. japonicus*, наоборот, меланофоры на затылке явно выражены и содержат крупные ядра, которые занимают до 60–80% площади пятна (рис. 4б). Поздние личинки *Ch. saitone* ($TL > 28.0$ мм) можно легко опознать по наличию подглазничной полосы и более плотной модели размещения бу-

горков на верху головы (Shiogaki, 1983a; наши данные).

Основываясь на описании, данном Шиогаки (Shiogaki, 1981), мы предполагали, что наличие у личинок *Ch. japonicus* меланофора в верхнем углу предкрышки является отличительным признаком для достоверного определения этого вида. Однако оказалось, что у 7.1% исследованных экземпляров *Ch. japonicus* поверхностный меланофор на предкрышке отсутствует, в то время как у 78.6% экземпляров *Ch. saitone* он имеется хотя бы с одной стороны головы (рис. 3д, 3е). Следовательно, наличие у постличинок и мальков рыб рода *Chirolophis* меланофора в верхнем углу предкрышки не является диагностическим признаком. Этот признак вариабелен и характерен для обоих видов рода *Chirolophis*.

Таким образом, *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* имеют общий характер размещения пигмента и его развития в процессе онтогенеза. Нами описана и впервые формализована схема размещения меланиновой пигментации на теле личинок обоих видов рода *Chirolophis*. Она состоит из шести рядов, верхнеголовного скопления и нескольких отдельных видов меланофоров (рис. 1). Несмотря на сходство видов, каждому из них свойственны специфические черты. В основном это выражается в разном числе элементов осевого скелета (общее число позвонков, число лучей в *D* и *A*). Личинки *Ch. saitone* появляются в планктоне раньше и являются более развитыми в сравнении с личинками *Ch. japonicus* сходных размеров, из чего следует, что нерест и оседание на дно молоди первого вида проходит раньше, чем второго. Здесь хотелось бы заметить, что оседание обоих видов на всём ареале происходит при одинаковых размерах (TL 30–40 мм), хотя максимальный размер взрослых особей *Ch. japonicus* существенно превышает таковой *Ch. saitone* – TL 550 против 100 мм (Соколовский и др., 2011). Надёжным диагностическим признаком для идентификации личинок *Ch. japonicus* и *Ch. saitone* в период развития от вылупления до оседания является число меланофоров у основания лучей *A*. В водах зал. Петра Великого у *Ch. saitone* этот признак варьирует в пределах 28–38 меланофоров (у личи-

нок $TL < 15.0$ мм – 28–34, $TL > 15.0$ мм – 34–38); у *Ch. japonicus* – 41–45 (соответственно 41–43 и 44–45).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Енур И.В., Земнухов В.В., Маркевич А.И. 2010. Состав и сезонная динамика видовой разнообразия ихтиоценоза бухты Средняя (зал. Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 69–81.
- Горбунова Н.Н. 1962. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 118–182.
- Григорьев С.С. 1991. Личинки мохнатоголовой собачки Снайдера *Chirolophis snyderi* (Stichaeidae) из прикамчатских вод // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 6. С. 1025–1028.
- Енур И.В., Баланов А.А. 2015. Видовой состав и сезонная динамика ихтиопланктона прибрежной зоны западной части залива Петра Великого Японского моря в 2007–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 397–410. <https://doi.org/10.7868/S0042875215030030>
- Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н. 1981. Методика эколого-морфологических исследований развития молоди рыб // Исследование размножения и развития рыб. М.: Наука. С. 67–88.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Макушок В.Н. 1958. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Вып. XXV. 129 с.
- Маркевич А.И. 2002. Мохнатоголовая собачка *Chirolophis saitone* (Stichaeidae) – новый вид в ихтиофауне залива Петра Великого Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 701–703.
- Расс Т.С. 1949. Икринки и личинки рыб Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 17. С. 37–38.
- Савельев П.А., Баланов А.А., Паренский В.А. 2011. Аллометрическая изменчивость признаков у *Lycodes uataoi* // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 31–38.
- Соколовская Т.Г., Соколовский А.С., Енур И.В. 2010. Видовой состав и сезонная изменчивость ихтиопланктона прибрежной зоны залива Восток (залив Петра Великого, Японское море), собранного на световых станциях // Там же. Т. 36. № 2. С. 124–131.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб Российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Енур И.В., Азарова И.А. 2004. Вековые изменения в составе и числе рыб – южных мигрантов в ихтиофауне северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 136. С. 41–57.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.
- Якубовски М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 9. С. 1398–1401.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1989. Fishes of Usujiri and Adjacent Waters in Southern Hokkaido, Japan // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 40. № 4. P. 254–277.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd., 391 p.
- Kendall A.W. Jr., Ahlstrom E.H., Moser H.G. 1984. Early life history stages of fishes and their characters // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G. et al. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1. P. 11–22.
- Masuda H., Amaoka K., Araga S. et al. 1984. The fishes of Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press, 378 p.
- Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes // US Dept. Commer. NOAA Tech. Rept. NMFS. № 80. 653 p.
- Nakabo T. (ed.). 2002. Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1–2. Tokyo: Tokai Univ. Press., 1748 p.
- Okiyama M. (ed.). 1988. An atlas of early stage fishes in Japan. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1160 p.
- Powles H., Markle D.F. 1984. Identification of larvae // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G. et al. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1. P. 31–33.
- Shiogaki M. 1981. Redescription of the Stichaeidae fish *Chirolophis saitone* // Jpn. J. Ichthyol. V. 28. № 2. С. 129–134.
- Shiogaki M. 1983a. On the life history of the stichaeid fish *Chirolophis japonicus* // Ibid. V. 29. № 4. С. 446–455.
- Shiogaki M. 1983b. A stichaeid fish *Chirolophis otohime*, a junior synonym of *Chirolophis japonicus* // Ibid. V. 30. № 2. С. 191–194.

УДК 597.08

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС И МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА *HERKLOTSICHTHYS LOSSEI* (CLUPEIDAE) ИЗ ПЕРСИДСКОГО ЗАЛИВА: СВИДЕТЕЛЬСТВО НЕМОНОФИЛЕТИЧНОСТИ РОДА[#]

© 2020 г. Л. Пуррафай Дизадж¹, Х. Р. Эсмаэили^{1, *}, Т. Валинассаб², А. Саларпоури³

¹Университет Шираз, Шираз, Иран

²Иранский научно-исследовательский рыбохозяйственный институт, Тегеран, Иран

³Организация сельскохозяйственных исследований, образования и распространения знаний,
Центр экологических исследований Персидского залива и Оманского моря, Бендер-Аббас, Иран

*E-mail: hresmaeili@shirazu.ac.ir

Поступила в редакцию 19.08.2019 г.

После доработки 16.11.2019 г.

Принята к публикации 05.12.2019 г.

Эндемичный вид сельди Персидского залива *Herklotsichthys lossei* имеет сходные характеристики с другими представителями рода, особенно с *H. punctatus*, что затрудняет его идентификацию. Свежесобранные образцы из типового местообитания *H. lossei* морфологически относятся к *H. lossei*, описанному Вонгратаной и имеющему тёмное пятно на спинном плавнике и небольшие тёмные пятна на боку. Однако весь изученный материал представлен особями, имеющими ряд чёрных пятен вдоль задней стороны и с обеих сторон основания спинного плавника, которые не были упомянуты Вонгратаной и не обнаружены в типовом материале, депонированном в Музее естественной истории (Лондон). Основываясь на имеющихся молекулярных данных (COI мтДНК) для шести видов *Herklotsichthys*, можно заключить, что данный род не является монофилетичным. *H. dispilonotus*, *H. punctatus* и *H. lossei* образуют обособленную линию от других родственных видов, включая виды того же рода *H. quadrimaculatus*, *H. lippa* и *H. spilurus*, а также несколько филогенетически более отдаленные роды *Sardinella*, *Harengula*, *Amblygaster*, *Nematalosa*, *Anodontostoma*, *Alosa*, *Clupea* и *Clupeonella*. Такая ситуация усложняет определение таксономического статуса родов семейства Clupeidae, особенно *Herklotsichthys*. Поскольку *H. dispilonotus*, типовой вид рода *Herklotsichthys*, кластеризуется вместе с *H. lossei* и *H. punctatus*, эти три вида необходимо оставить в составе рода, а три других — *H. quadrimaculatus*, *H. lippa* и *H. spilurus* — считать представителями других родов.

Ключевые слова: ДНК-таксономия, последовательности мтДНК гена COI, Индо-Тихоокеанский регион, эндемизм.

DOI: 10.31857/S004287522003008X

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.551.2.591.471.4.575.8

КРУПНЫЕ АФРИКАНСКИЕ УСАЧИ: ВЕКТОРЫ ДИВЕРСИФИКАЦИИ ОСОБЕЙ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЫ КАК ОСНОВА МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КОМПЛЕКСА *BARBUS INTERMEDIUS* В ОЗЕРЕ ТАНА, ЭФИОПИЯ

© 2020 г. А. Н. Мироновский^{1, 2, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 24.04.2019 г.

После доработки 13.08.2019 г.

Принята к публикации 13.08.2019 г.

Анализировали морфологическую диверсификацию особей генерализованной формы комплекса *Barbus intermedius* в сравнении с диверсификацией специализированных морфотипов и аллопатрических видов крупных африканских усачей. В совокупностях генерализованных особей выявлено четыре главных вектора диверсификации, у морфотипов и видов – по два. Сравнение пар одноранговых векторов диверсификации мономорфных популяций генерализованных особей из озёр Лангано и Аваса обнаруживает их сходство между собой и существенные отличия от соответствующих векторов диверсификации генерализованных особей из оз. Тана. Векторы диверсификации танских морфотипов весьма сходны как с одноранговыми векторами аллопатрических видов, так и с соответствующими векторами генерализованной формы из оз. Тана. Высокая степень этого сходства даёт основания полагать, что диверсификация особей генерализованной формы из оз. Тана, диверсификация танских морфотипов и диверсификация аллопатрических видов – это последовательные этапы одного процесса, и диверсификация морфотипов и видов идёт в направлениях, заданных диверсификацией особей генерализованной формы. Результаты исследования можно рассматривать как весомое свидетельство в пользу гипотезы о близости (или тождестве) генерализованной формы и формы предковой, давшей начало разнообразию комплекса *B. intermedius*. Исследование основано на оценке корреляций между признаками особей изучаемых совокупностей.

Ключевые слова: крупные африканские усачи, комплекс *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius*, генерализованная форма, изменчивость, корреляционные плеяды признаков, векторы диверсификации, озёра Тана, Аваса, Лангано.

DOI: 10.31857/S0042875220030121

Крупные африканские усачи комплекса *Barbus intermedius* (sensu Vanister, 1973) привлекают внимание исследователей прежде всего тем, что в ряде водоёмов Эфиопии они образуют симпатрические формы (морфотипы), специализированные в отношении питания. Наибольшее разнообразие форм усачей наблюдается в оз. Тана, где различия между некоторыми морфотипами сопоставимы с различиями родов карповых рыб (Cyprinidae) Евразии (Nagelkerke et al., 1994). Генерализованными в системе фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *B. intermedius* (sensu Vanister, 1973) именуется особи без явных признаков специализации питания. Будучи всеядными, в ареале они всеядны. Такие особи слагают мономорфные популяции усачей во многих реках и озёрах Эфиопии.

В полиморфных популяциях комплекса, в которых вместе со всеядной присутствуют формы (морфотипы) в пищевом отношении в той или иной степени специализированные, генерализованные особи доминируют по численности. Считается, что генерализованная форма близка к предковой, в процессе своей диверсификации давшей начало всему многообразию комплекса *B. intermedius* (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996a; Лёвин, 2003; Голубцов, 2010; Levin et al., 2019). Гипотеза о близости генерализованной формы к предковой заставляет задуматься о закономерностях диверсификация генерализованных особей, живущих в настоящее время. Одинаковы ли эти закономерности в разных (мономорфных и полиморфных) популяциях? Сходны ли они с закономерностями диверсификации особей в процессе

дивергенции морфотипов и видов? Такое сходство, имея оно место, можно было бы рассматривать как очевидное свидетельство в пользу гипотезы о близости (или тождестве) генерализованной и предковой форм.

Цель исследования – оценить сходство векторов диверсификации особей генерализованной формы усачей в разных популяциях с векторами дивергенции морфотипов и видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собран в трёх озёрах Эфиопии: Тана в 1992–2010 гг., Аваса в 1997–2016 гг. и Лангано в 2007–2011 гг. (рис. 1). Рыб отлавливали жаберными и накидными сетями, а также брали из уловов местных рыбаков. В оз. Тана, расположенном на Эфиопском нагорье, обитает полиморфная популяция крупных африканских усачей; генерализованная форма (далее GF¹) этой популяции описана как морфотип *intermedius*² (Nagelkerke et al., 1994; Мина и др., 2016). Выборки из озёр Аваса и Лангано, расположенных в Рифтовой долине, рассматриваются как практически мономорфные. Фенетические проявления микроэволюционных процессов в популяциях двух этих озёр едва уловимы (Мина и др., 2016). В оз. Аваса положение рта некоторых особей можно рассматривать как полунижнее, тогда как у подавляющего большинства генерализованных усачей в этом озере рот конечный. Среди усачей из оз. Лангано можно выделить особей относительно высокотелых, изредка встречаются особи с положением рта, близким к нижнему, в 2007 г. была поймана особь, напоминающая морфотип *white hunch* из оз. Тана, а в 2011 г. – две особи с губами, сходными с губами морфотипа *Lip*. Результаты анализа остеологических признаков GF обоих озёр провизорно можно трактовать лишь как отражающие едва наметившуюся дивергенцию на две формы: эврифагов и ихтиофагов (Мина и др., 2016). В расчётах использовали особей одного размерного ряда: стандартная длина (*SL*) от 17 до 29 см; в оз. Тана таких оказалось 119, в оз. Аваса – 45, в оз. Лангано – 50.

Наряду с генерализованными в исследовании рассматриваются усачи специализированных морфотипов из оз. Тана: *acute* (далее обозначается как

ac) – 75 экз., *barbel* (*ba*) – 17, *bighead* (*bh*) – 11, *bigmouth big eye* (*be*) – 56, *bigmouth mini eye* (*me*) – 10, *bigmouth small eye* (*se*) – 51, *carplike* (*ca*) – 12, *dark* (*da*) – 35, *troutlike* (*tr*) – 41, *white hunch* (*wh*) – 48, *zurki* (*zu*) – 54, *shorthead* (*sh*) – 13, *Lip* (*Li*) – 27 экз. Средние оценки признаков определяли с учётом полного объёма выборки каждого морфотипа. Для оценки корреляций между признаками усачей разных морфотипов использованы 14 референсных групп, ранее послуживших основой серии исследований (Мина и др., 2011, 2013; Mina et al., 2012). Каждая такая группа состоит из пяти особей, принадлежность которых к данному морфотипу по диагностическим признакам определялась однозначно. Таким образом, в расчётах корреляций каждый морфотип представлен равным числом особей; размерный ряд модельной совокупности из 70 особей морфотипов равномерно (без выраженных хиатусов) варьирует в пределах *SL* 11–37 см, т.е. полностью включает в себя размерный ряд выборок GF.

Кроме выборок симпатрических морфотипов из оз. Тана в исследовании использованы выборки четырёх аллопатрических видов крупных африканских усачей: *B. ethiopicus* Zolezzi, 1939, *B. binny* (Forsskål, 1775), *B. gananensis* Vinciguerra, 1895 и *B. zaphiri* Boulenger, 1906. Как и в случае танских морфотипов, в расчёте корреляций каждый вид представлен пятью особями, размеры которых равномерно (без выраженных хиатусов) варьируют от 12 до 28 см.

У каждой особи сделаны 14 промеров черепа (рис. 2). Как показали исследования изменчивости крупных африканских усачей, данный набор признаков, обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и разными операторами, позволяет достаточно уверенно оценивать фенетические отношения большинства морфотипов (Mina et al., 1993, 1996a, 1996b, 1998; Мина и др., 2005; Мироновский, 2006).

Статистическая обработка данных выполнена средствами пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) и Статистика 6. В расчётах использованы десятичные логарифмы индексов, вычисляемых как отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1.

Для анализа корреляционных связей признаков использованы подходы, основанные на идеях разных авторов (Терентьев, 1959; Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980; Животовский, 1984; Изюмов, 1984; Дгебуадзе и др., 2008), а также на собственном опыте учёта корреляций при изучении структуры фенетического разнообразия *Cyprinidae* (Мироновский, 1985, 2017). Корреля-

¹ GF – аббревиатура от англ. “generalized form” – генерализованная форма.

² Латинское “*intermedius*”, как и определение “генерализованная”, указывает на обобщённость облика особей GF – промежуточного, или усреднённого, между другими танскими морфотипами. В качестве основного диагностического признака морфотипа *intermedius* Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1994. P. 3) указывают: “No extreme characters”, т.е., отсутствие экстремальных признаков, под экстремальными понимая диагностические признаки специализированных морфотипов озера.

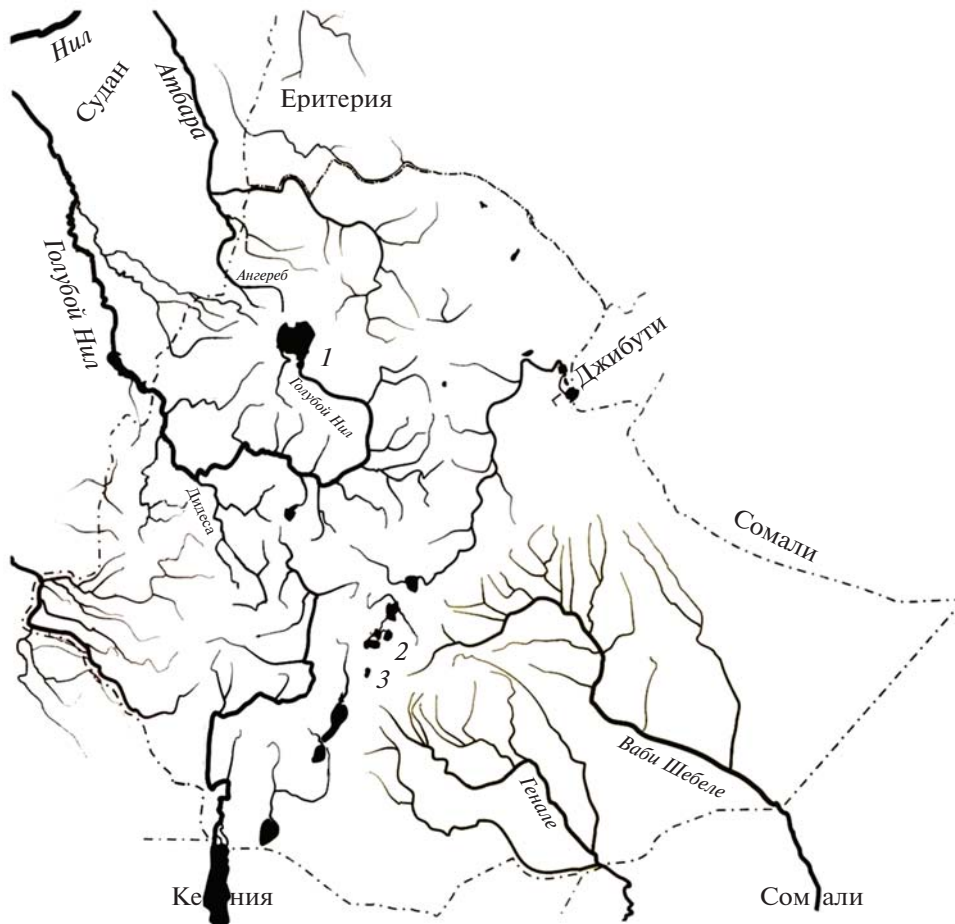


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Озёра: 1 – Тана, 2 – Лангано, 3 – Аваса.

ции между признаками (индексами промеров черепа) вычисляли при помощи коэффициента Пирсона (r). Статистическую значимость коэффициентов корреляции и уравнений регрессии оценивали для уровня $\alpha = 0.05$, соответственно алгоритмам, указанным в монографиях Плохинского (1980), а также Ивантера и Коросова (2011). Группы скоррелированных признаков выявляли, кластеризуя корреляционные матрицы методом полной связи. Результаты кластерного анализа представлены в виде дендрограмм. Следуя рекомендации Животовского (1984), для признаков, вошедших в разные кластеры дендрограмм, главные компоненты вычисляли отдельно; при построении двумерных распределений по оси абсцисс откладывали значения первой главной компоненты (ГК1) признаков одного кластера, по оси ординат – значения ГК1 признаков другого кластера (Мироновский, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе морфологической диверсификации признаки особей изменяются не порознь (каждый

признак сам по себе), а согласованно, образуя плеяды (Терентьев, 1959) или ансамбли (Андреев, Решетников, 1978) параметров организма, в той или иной степени коррелирующих между собой в процессе формирования внутри- и межпопуляционных различий. Анализ таких корреляций позволил получить ряд важных результатов при изучении изменчивости особей как природных популяций, так и в процессе селекционной работы с сельскохозяйственными растениями и животными (Ростова, 2002). Это даёт основания полагать, что, анализируя структуру корреляционных матриц признаков разных совокупностей, мы сможем сличить особенности процессов диверсификации особей сравниваемых совокупностей и таким образом оценить степень сходства и различий этих процессов. В нашем случае сравниваемые совокупности особей – это выборки GF из озёр Тана, Аваса и Лангано, а также искусственные агломерации особей симпатрических морфотипов из оз. Тана и особей аллопатрических видов крупных африканских усачей. На первом этапе исследования для оценки особенностей диверсификации особей означенных совокупностей проведён кластерный ана-

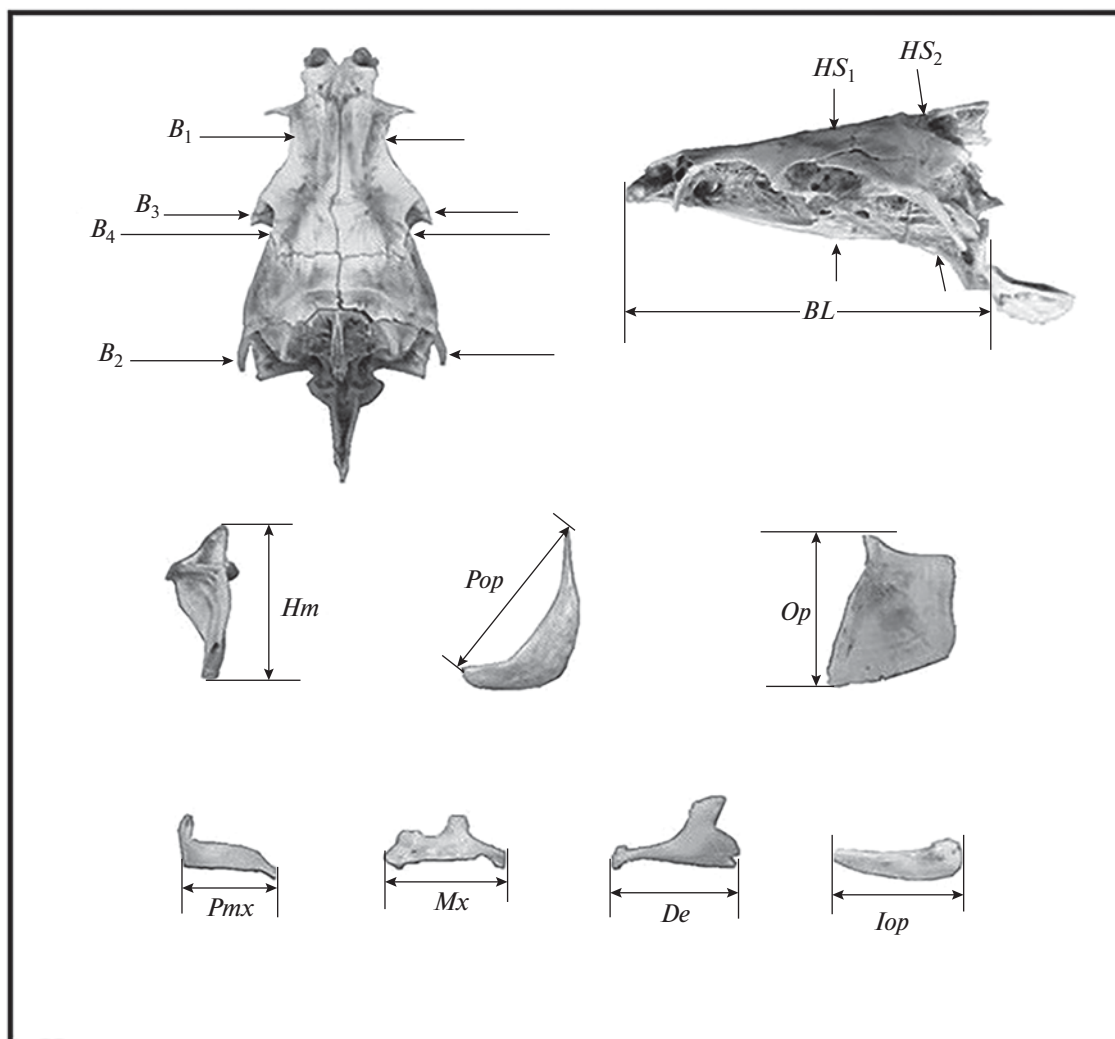


Рис. 2. Схема промеров черепа рыб комплекса *Barbus intermedius*: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; *HS₁*, *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; *Hm* – высота hyomandibulare, *Pop* – длина праеоперкулум, *Op* – высота передней части оперкулум; *Pmx*, *Mx*, *De*, *Iop* – длина соответственно праемаксилларе, максилларе, дентале и интероперкулум.

лиз пяти соответствующих матриц корреляций, результаты которого иллюстрируют дендрограммы на рис. 3.

Корреляционные связи между признаками агломерации из 70 усачей 14 танских морфотипов (включая GF) отражает рис. 3а. Чётко выраженные кластеры дендрограммы делят признаки на две группы. В одну входят шесть признаков осевого черепа – расстояние между внешними краями frontalia (*B₁*), pterotica (*B₂*) и sphenotica (*B₃*), ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum (*B₄*), высота черепа на уровне изгиба parasphenoideum (*HS₁*) и заднего края parasphenoideum (*HS₂*) – и три признака висцерального черепа: высота hyomandibulare (*Hm*), длина праеоперкулум (*Pop*), высота передней части оперкулум (*Op*). Во вторую – четы-

ре признака висцерального черепа, три из которых – длина праемаксилларе (*Pmx*), максилларе (*Mx*) и дентале (*De*) – отражают морфологию челюстей, что даёт основания рассматривать их изменчивость как прямо связанную с особенностями питания (Мироновский, 2017). Четвёртый признак второй группы – длина интероперкулум (*Iop*) – характеризует длину межкрышечной кости. В черепе усачей эта кость располагается за зубной, что, видимо, и определяет тесную корреляцию между ней и *De*. Высокие корреляции внутри каждого кластера дают основание рассматривать выделяемые группы признаков как корреляционные плеяды в понимании Терентьева (1959). Объединение в одной плеяде признаков, прямо связанных с питанием, показывает, что в процессе диверсификации

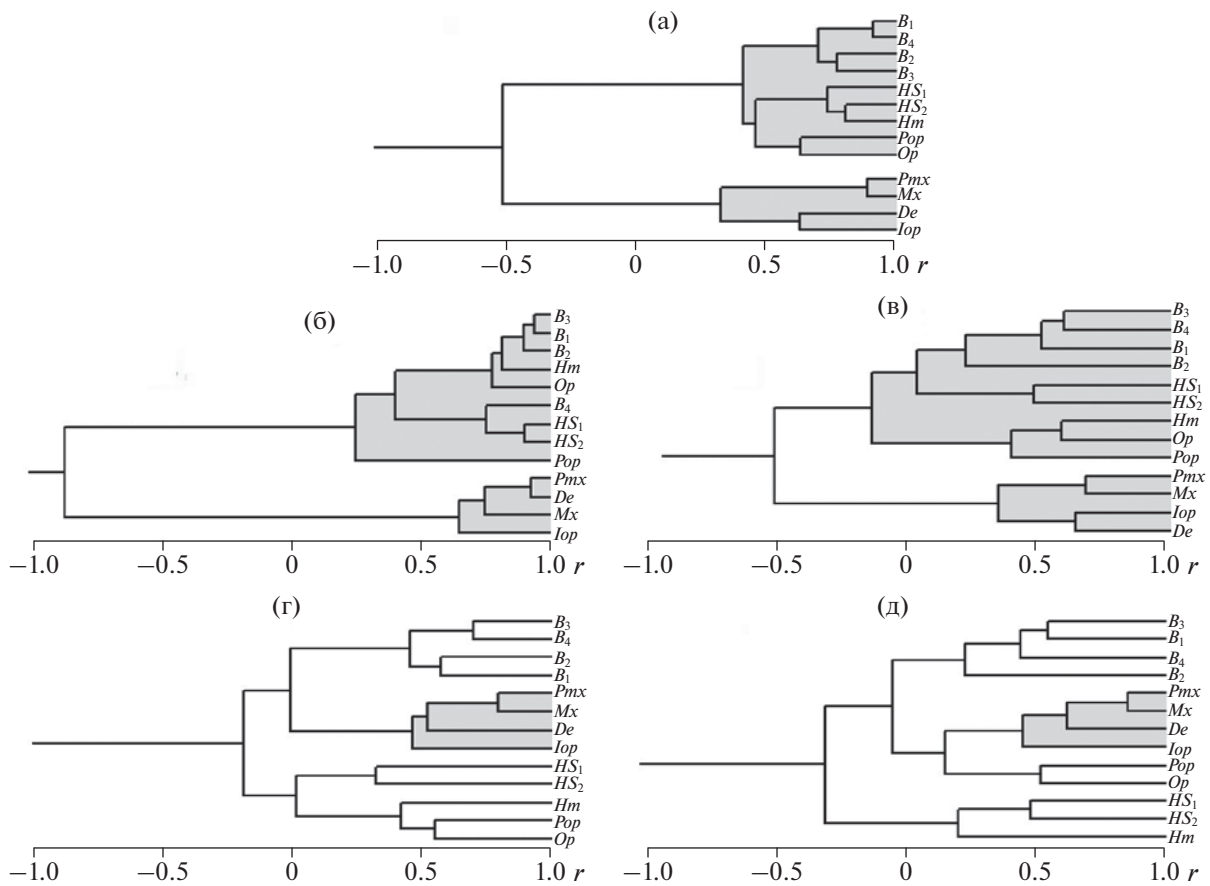


Рис. 3. Дендрограммы корреляций (r) между признаками особей изучаемых совокупностей африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*: а – модельной агломерации 14 танских морфотипов, достоверны $r > 0.240$; б – модельной агломерации четырёх аллопатрических видов, достоверны $r > 0.444$; в – генерализированной формы (GF) оз. Тана, достоверны $r > 0.200$; г – GF оз. Аваса, достоверны $r > 0.280$; д – GF оз. Лангано, достоверны $r > 0.270$. Обозначения признаков см. на рис. 2.

морфотипов они изменяются согласованно, как единое целое. Отрицательная связь между плеядами согласуется со знакомой каждому ихтиологу зависимостью между образом жизни рыб и их обликом (Никольский, 1963). В частности, как правило, чем длиннее челюсти (и больше рот), тем ниже и уже голова.

Результаты АГК средневыборочных оценок признаков GF и 13 специализированных морфотипов из оз. Тана приведены на рис. 4, собственные векторы и значения, а также доли связанной дисперсии – в табл. 1.

Как видим, ось x отражает без малого 76% изменчивости признаков челюстной дуги и *Iop*, ось y – >72% изменчивости признаков осевого черепа, жаберной крышки и подъязычной дуги. При этом в каждом векторе вклады признаков одинаковы по знаку и близки по абсолютной величине. Из чего следует, что двумерное распределение на рис. 4 с большой полнотой и минимальными искажениями отображает фенетические отношения морфотипов в многомерном пространстве исход-

ных параметров. Затенением на рис. 4 выделены два канала, идущие параллельно осям координат; длина и ширина каждого соотносятся так, что находящиеся в каналах точки-выборки различаются между собой в основном по значениям ГК1 признаков одной плеяды, мало различаясь по значениям ГК1 второй плеяды. В центре пересечения каналов находится выборка GF.

Проанализируем распределение точек на рис. 4, исходя из гипотезы, что генерализованная форма близка к предковой, давшей начало многообразию форм крупных усачей, в рассматриваемом случае – совокупности танских морфотипов. Как видим, лишь *zu* и *ca* отличаются от GF главным образом по оси y , тогда как *sh*, *Li*, *da*, *wh*, *tr*, *ba* и *me*, напротив, от GF отличаются, прежде всего, по оси x . Символы морфотипов *bh*, *be*, *se* и *ac* лежат вне затенённых каналов, вклады координатных осей в их различия с GF сопоставимы по величине, и только у морфотипа *ac* вклад оси y существенно выше вклада оси x . Таким образом, отдельный АГК признаков сравниваемых плеяд

Таблица 1. Собственные значения и весовые вклады признаков в первые собственные векторы главных компонент корреляционных плеяд признаков морфотипов африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана

Признак	Собственные векторы	
	СВ1, ось x	СВ1, ось y
B_3		0.376
B_2		0.364
B_1		0.355
B_4		0.368
HS_1		0.309
HS_2		0.224
Hm		0.374
Pop		0.227
Op		0.357
iOp	0.452	
Pmx	0.554	
Mx	0.468	
De	0.518	
Собственные значения	3.03	6.49
Объяснённая дисперсия, %	75.9	72.2

Примечание. Здесь и в табл. 2: B_1, B_2, B_3 – расстояния между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; B_4 – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; HS_1, HS_2 – высота черепа на уровне изгиба parasphenoidium и заднего края parasphenoidium, Hm – высота hyomandibulare, Pop – длина praeperculum, Op – высота передней части operculum; Pmx, Mx, De, Iop – длина соответственно praemaxillare, maxillare, dentale и interoperculum.

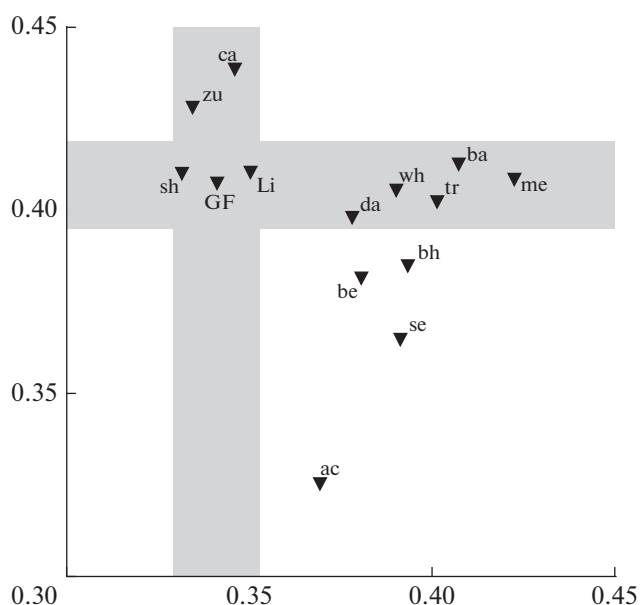


Рис. 4. Распределение морфотипов африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана (▼) на плоскости главных компонент (ГК): по оси абсцисс – ГК1 признаков плеяды челюстной дуги и interoperculum, по оси ординат – ГК1 признаков плеяды осевого черепа, подъязычной дуги и жаберной крышки; пояснения см. в тексте.

с использованием ГК1 каждой плеяды в качестве координатной оси наглядно показывает, что в диверсификацию морфотипов крупных усачей оз. Тана основной вклад вносят параметры, прямо связанные с процессом захвата и удержания пищевых объектов. Это хорошо согласуется с мнением об определяющей роли разделения пищевых ресурсов в формировании пучка форм оз. Тана (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001).

Дендрограмма, отражающая структуру корреляций между признаками 20 особей агломерации четырёх видов крупных африканских усачей, приведена на рис. 3б; её топография аналогична таковой дендрограммы на рис. 3а. И там, и там признаки образуют две группы, состав групп совпадает, корреляции внутри групп – положительные и достаточно высоки, чтобы рассматривать группы как корреляционные плеяды. Между плеядами корреляция отрицательна. Сходство топографии дендрограмм свидетельствует о сходстве закономерностей диверсификации особей симпатрических морфотипов оз. Тана и аллопатрических видов.

Два кластера отчётливо обособлены и на дендрограмме, отражающей корреляционные связи признаков особей GF из оз. Тана (рис. 3в), их состав полностью совпадает с таковым на рис. 3а и 3б. Есть, однако, и разница: если на рис. 3а и 3б корреляции между признаками $B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2, Hm, Pop$ и Op достаточно высоки, чтобы рассматривать их в качестве корреляционной плеяды, то на рис. 3в уровень корреляций между ними много ниже, и в некоторых ветвлениях древа от нуля отличается не значимо. Таким образом, здесь говорить можно лишь о группе девяти признаков, составивших кластер, отрицательно коррелирующий с кластером челюстной дуги и Iop . У усачей из озёр Аваса и Лангано (рис. 3г, 3д) означенные девять признаков общий кластер не формируют: часть их вначале кластеризуется с плеядой челюстной дуги и уже вместе с ней объединяется с остальными.

Таким образом, если плеяда признаков челюстной дуги и Iop формируется во всех пяти анализируемых совокупностях, то прочие девять признаков в общий противостоящий ей кластер объединяются не всегда. Именно это – противостояние общего кластера девяти прямо не связанных с питанием признаков и кластера признаков челюстной дуги и Iop – отличает диверсификацию GF в оз. Тана от диверсификации GF в мономорфных популяциях, одновременно сближая её с диверсификацией танских морфотипов и аллопатрических видов усачей. На рис. 3а–3в плеяда челюстной дуги противопоставит кластеру девяти прочих признаков, на рис. 3г и 3д девять прочих признаков разделены на два кластера, среди которых морфология челюстей, образно говоря, теряется.

Продолжим анализ, развивая и адаптируя к задачам настоящего исследования подход, использованный при изучении изменчивости популяций *Coregonidae* (Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980). В табл. 2 приведены наиболее весомые собственные векторы (СВ) и собственные значения корреляционных матриц, по которым строились дендрограммы на рис. 3. В качестве наиболее весомых рассматриваются векторы с собственными значениями >1 . В выборках GF таких оказалось по четыре, в агломерациях особей морфотипов и видов – по два. Чтобы сравнить диверсификацию особей разных совокупностей, на осях системы прямоугольных координат отложим значения признаков коэффициентов одноранговых векторов (СВ1) той и другой совокупности. Если направления изменчивости в сравниваемых совокупностях одинаковы (т.е. диверсификационные процессы совпадают), точки, соответствующие значениям коэффициентов СВ, лягут на прямую, расположенную под углом 45° к осям координат, и корреляция между коэффициентами сравниваемых векторов будет равна 1. Картина, весьма близкая к описанной, имеет место при сравнении СВ1 матриц корреляций признаков танских морфотипов и аллопатрических видов: точки-признаки вытянулись вдоль линии регрессии, её угол наклона $\sim 47^\circ$, $r = 0.989$ (рис. 5а, табл. 3). При сравнении СВ1 агломерации танских морфотипов и СВ1 совокупности особей GF из Таны (рис. 5б, табл. 3) угол наклона на 1° больше, коэффициент корреляции на 0.027 меньше, т.е. в целом распределение аналогично предыдущему. Примечательно, что сравнение корреляционной матрицы GF из Таны с матрицей аллопатрических видов (рис. 5в, табл. 3) выявляет даже бóльшую близость первых собственных векторов, чем предыдущее её сравнение с симпатричными морфотипами. При сравнении GF из Таны, танских морфотипов и аллопатрических видов с выборкой GF из оз. Лангано коэффициенты корреляции не столь высоки, но достоверны и отрицательны (рис. 5г–5е; табл. 3). Это свидетельствует о том, что в популяции GF из Лангано процессы диверсификации по первому вектору изменчивости во многом противоположны соответствующим процессам в трёх сопоставляемых с нею совокупностях. О сходстве процессов диверсификации GF оз. Тана, танских морфотипов и аллопатрических видов с процессами диверсификации GF оз. Аваса уверенно судить сложно: на рис. 5ж–5и, где сравниваются первые векторы соответствующих матриц, линии регрессии почти параллельны оси x , коэффициенты корреляций от нуля отличаются недостоверно (табл. 3). И, наконец, результаты анализа рис. 5к и табл. 3 не оставляют сомнений в сходстве двух первых собственных векторов корреляционных матриц признаков особей GF из озёр Аваса и Лангано.

Используя данные табл. 3 как матрицу корреляций между вкладами признаков в сравниваемые СВ1, проведём кластерный анализ и построим дендрограмму (рис. 6а), резюмирующую результаты анализа рис. 5. Как видим, совокупность выборок делится на два кластера: в один входят выборки GF и морфотипов из Таны и выборка аллопатрических видов, во второй – выборки GF из двух мономорфных популяций. Корреляции внутри первого кластера заметно выше, чем внутри второго; между кластерами корреляция отрицательна.

Представляется, что в обсуждаемом аспекте о сходстве собственных векторов корреляционных матриц достаточно уверенно можно судить на основании данных табл. 3, и двумерные распределения на рис. 5 приведены главным образом для графической иллюстрации сути используемого подхода. Поэтому, сопоставляя диверсификацию рассматриваемых совокупностей особей по вторым, третьим и четвёртым собственным векторам, ограничимся анализом данных табл. 3.

Как видим, сходство диверсификации пяти рассматриваемых совокупностей особей по СВ2 в целом соответствует их сходству по СВ1 (табл. 3). Весьма сходна и топология дендрограмм на рис. 6а и 6б, разница в том, что по СВ2 выборки из мономорфных популяций между собой коррелируют теснее, чем коррелируют между собой обе выборки из оз. Тана и аллопатрических видов – по СВ1 было наоборот. Это позволяет сказать, что если по первому направлению диверсификации между мономорфными популяциями усачей Авасы и Лангано некоторые различия наметились, то по второму направлению различия, видимо, минимальны. По СВ3 и СВ4, данные по которым в табл. 3 приведены только для трёх совокупностей особей GF, отрицательных корреляций между сравниваемыми выборками нет. Между выборками из Лангано и Авасы корреляции по обоим векторам высоки и достоверны, корреляция между выборками из Таны и Авасы недостоверна, но достоверна корреляция по СВ3 между выборками из Таны и Лангано.

Как следует из табл. 2, два первых собственных вектора диверсификации особей модельной совокупности танских морфотипов объясняют без малого 78% общей изменчивости рассматриваемых признаков. В модельной совокупности аллопатрических видов доля общей дисперсии, вкуче объясняемой СВ1 и СВ2, превышает 85%. Сопоставление пар одноранговых векторов показывает, что в модельных совокупностях они почти совпадают по направлению, и корреляция между ними близка к 1 (рис. 5а, табл. 3). Это даёт веские основания полагать, что в данных совокупностях два первых вектора дисперсии отражают одни и те же направления диверсификации. При этом в обеих модельных совокупностях собственные

Таблица 2. Собственные векторы матриц корреляций между признаками пяти совокупностей африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*

Признак	Корреляционные матрицы между признаками особей															
	морфотипов				видов				оз. Тана				генолизованной формы			
	CB1	CB2	CB1	CB2	CB1	CB2	CB3	CB4	CB1	CB2	CB3	CB4	CB1	CB2	CB3	CB4
B_3	0.330	0.065	0.315	0.144	0.300	0.113	0.354	0.347	0.268	0.389	0.121	0.180	0.317	0.223	0.284	0.391
B_2	0.331	0.139	0.288	0.281	0.203	0.292	-0.161	0.209	0.270	0.291	0.081	0.128	0.270	0.286	0.052	0.204
B_1	0.317	0.121	0.297	0.250	0.320	0.213	0.126	0.403	0.266	0.309	0.339	-0.149	0.324	0.308	0.156	-0.081
B_4	0.347	0.017	0.314	0.029	0.309	0.144	0.401	0.125	0.368	0.258	0.119	-0.008	0.267	0.344	0.261	-0.045
HS_1	0.309	-0.115	0.292	-0.194	0.332	-0.063	0.307	-0.466	-0.026	0.060	-0.531	-0.550	0.001	0.219	-0.349	-0.575
HS_2	0.341	0.046	0.328	0.0004	0.340	0.107	0.009	-0.133	0.247	0.188	-0.171	-0.585	0.155	0.401	-0.018	-0.496
Hm	0.341	0.123	0.327	0.072	0.283	0.306	-0.323	-0.203	0.217	0.257	-0.440	0.226	0.014	0.283	-0.407	0.253
Pmx	-0.170	0.465	-0.274	0.340	-0.369	0.317	0.032	0.174	0.326	-0.309	0.179	-0.095	0.353	-0.336	-0.009	-0.191
Pop	0.129	0.369	0.149	0.434	0.011	0.422	0	-0.521	0.229	-0.144	-0.490	0.408	0.253	0.096	-0.466	0.199
Op	0.269	0.322	0.261	0.346	0.086	0.429	-0.348	-0.019	0.385	-0.087	-0.172	0.103	0.183	-0.028	-0.530	0.235
Iop	-0.213	0.352	-0.234	0.325	-0.246	0.264	0.448	-0.150	0.253	-0.373	-0.038	0.085	0.388	-0.283	0.144	-0.039
Mx	-0.061	0.494	-0.191	0.422	-0.271	0.385	-0.055	0.210	0.308	-0.384	0.031	-0.130	0.424	-0.263	-0.047	-0.128
De	-0.256	0.326	-0.274	0.296	-0.296	0.213	0.385	-0.117	0.274	-0.294	0.206	-0.155	0.273	-0.310	-0.124	-0.087
Собственные значения	7.05	3.08	8.38	2.73	3.70	2.58	1.78	1.19	4.59	2.17	1.58	1.14	3.70	2.42	1.51	1.30
Объяснённая дисперсия, %	54.3	23.7	64.5	21.0	28.5	19.9	13.7	9.2	35.3	16.7	12.2	8.8	28.4	18.7	11.6	10.0

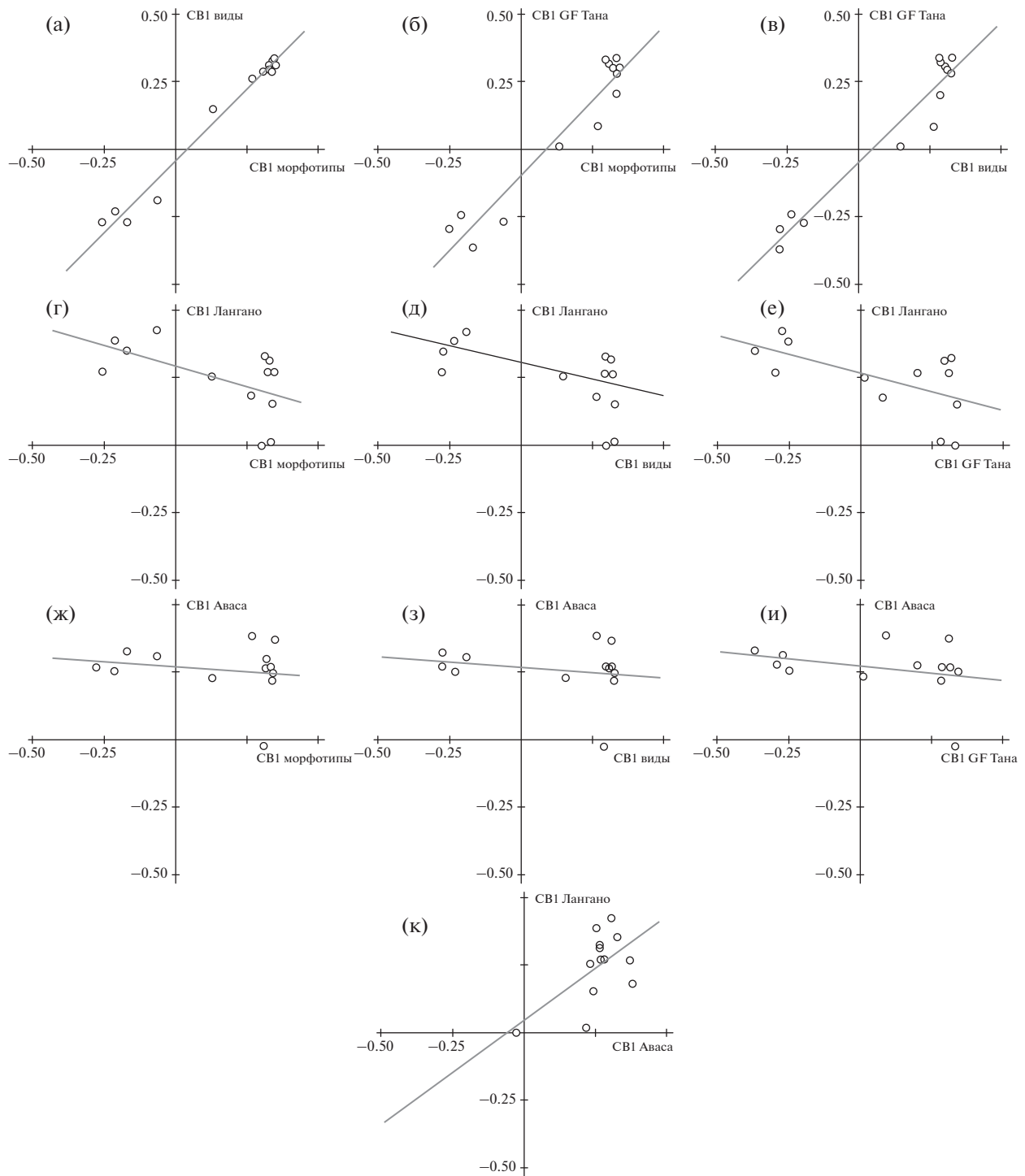


Рис. 5. Анализ сходства первых собственных векторов (CB1) матриц корреляций между признаками особей рассматриваемых совокупностей африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*: а – танские морфотипы и аллопатрические виды, б – танские морфотипы и генерализованная форма (GF) оз. Тана, в – аллопатрические виды и GF оз. Тана, г – танские морфотипы и GF оз. Лангано, д – аллопатрические виды и GF оз. Лангано, е – GF оз. Тана и GF оз. Лангано, ж – танские морфотипы и GF оз. Аваса, з – аллопатрические виды и GF оз. Аваса, и – GF оз. Тана и GF оз. Аваса, к – GF оз. Аваса и GF оз. Лангано.

Таблица 3. Параметры линий регрессии при сравнении одноранговых собственных векторов матриц корреляций между признаками особей пяти рассматриваемых совокупностей африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*

Выборка	CB1				CB2				CB3		CB4	
	Морфотип	Вид	GF Тана	GF Аваса	Морфотип	Вид	GF Тана	GF Аваса	GF Тана	GF Аваса	GF Тана	GF Аваса
Вид	<u>0.989</u> <u>1.070</u>				<u>0.905</u> <u>0.896</u>							
GF Тана	<u>0.962</u> <u>1.114</u>	<u>0.973</u> <u>1.043</u>			<u>0.816</u> <u>0.610</u>	<u>0.872</u> <u>0.659</u>						
GF Аваса	-0.173 -0.072	-0.203 -0.078	-0.306 -0.110		-0.817 -1.247	-0.575 -0.886	-0.444 -0.906		0.316 0.327		0.059 0.058	
GF Лангано	-0.558 -0.303	-0.596 -0.299	-0.597 -0.280	<u>0.591</u> <u>0.771</u>	-0.841 -1.240	-0.635 -0.945	-0.439 -0.865	<u>0.926</u> <u>0.895</u>	<u>0.597</u> <u>0.602</u>	<u>0.763</u> <u>0.747</u>	0.268 0.267	<u>0.922</u> <u>0.928</u>

Примечание. Над чертой – коэффициент корреляции между весовыми вкладами признаков в сравниваемые собственные векторы, под чертой – тангенс угла наклона линии регрессии; полужирным шрифтом выделены значения, достоверно отличающиеся от нуля.

значения лишь CB1 и CB2 > 1, т.е., согласно правилу Кайзера (Kaiser, 1960), упорядоченная, направленная изменчивость (сигнал) сосредоточена именно в них. В оставшихся 11 векторах (чьи собственные значения < 1) преобладает изменчивость стохастическая, случайная (шум). Из чего следует, что два первых вектора практически полностью определяют направленную конструктивную изменчивость, обуславливающую дивергенцию рассматриваемых морфотипов и видов.

Сопоставление CB1 и CB2 изменчивости морфотипов и видов с соответствующими векторами матрицы корреляций особей GF из оз. Тана

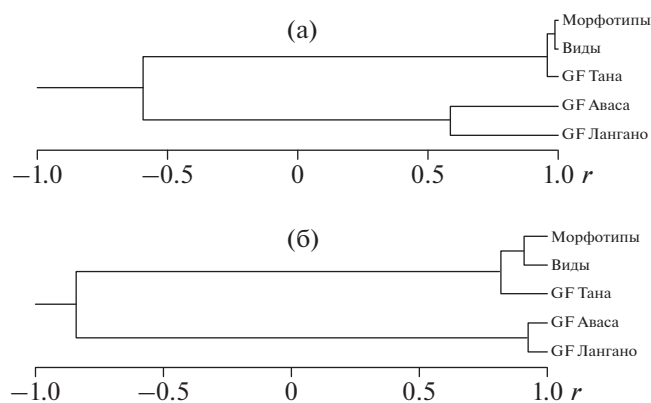


Рис. 6. Сходство процессов диверсификации пяти сравниваемых совокупностей африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*: а – по первому собственному вектору (CB1), достоверны $r > 0.553$; б – по второму собственному вектору (CB2), достоверны $r > 0.553$.

(рис. 5б, 5в; табл. 3) выявляет уровень совпадения сравниваемых параметров почти столь же высокий, как в аналогичном сопоставлении векторов морфотипов и видов между собой. Из чего следует, что каждое из двух выявленных направлений дивергенции морфотипов и видов следует вдоль направлений, заданных двумя направлениями диверсификации генерализованных особей из Таны. Это, очевидно, можно рассматривать как весомое свидетельство в пользу гипотезы о близости GF из оз. Тана к форме предковой, давшей начало многообразию морфотипов и видов крупных африканских усачей, причём “близость” – это в отношении аллопатричных ей видов. В отношении симпатричных морфотипов GF из Таны, видимо, тождественна предковой форме, т.е. не исключено, что она ею и является. Различия структуры корреляций в совокупностях особей GF из Таны, танских морфотипов и аллопатрических видов, с одной стороны, и особей GF из озёр Аваса и Лангано – с другой, показывает, что главные направления диверсификации в мономорфных совокупностях существенно отличаются от таковых в совокупностях полиморфных. Именно эти различия, видимо, составляют разницу между популяциями GF, дающими начало разнообразию форм, и популяциями, где такого разнообразия нет.

Следует отметить, что в случае GF из Таны, Авасы и Лангано единицу превышают собственные значения не только CB1 и CB2, но также CB3 и CB4 (табл. 2). В Тане они отражают без малого 23% общей изменчивости, в Авасе и в Лангано примерно по 21%, причём отрицательные корреляции между одноранговыми парами CB3 и CB4 в трёх озёрах не выявлены. Для оценки роли этих

двух направлений в микроэволюции усачей необходимо специальное исследование, в частности, анализ вкладов в собственные векторы матриц корреляций не только 13 рассматриваемых признаков вкуче, но и парциальных вкладов групп признаков, образующих кластеры на дендрограммах (рис. 3). Пока можно лишь предположить, что третье и четвертое направления изменчивости второстепенны и либо вовсе не ведут к образования новых форм, либо формы, дивергировавшие в этих направлениях, крайне малочисленны и пока в поле зрения исследователей не попали.

В рамках представления о генерализованных особях как о форме, близкой к предковой, давшей начало всему многообразию комплекса *B. intermedius*, полученные результаты позволяют рассматривать диверсификацию GF в оз. Тана как основу фенетического разнообразия обитающих здесь форм крупных африканских усачей. Неясным остаётся вопрос о размахе и пределах диверсификации GF в настоящее время: ставши некогда основой фенетического разнообразия усачей оз. Тана, остаётся ли она его источником сейчас? Есть ли в потомстве генерализованных усачей особи с внешними признаками специализированных морфотипов или же, дивергировав некогда от GF, ныне каждый морфотип воспроизводит себя сам? Ответ на эти вопросы может дать продолжение исследований, в частности, оценка корреляционных связей признаков в процессе диверсификации не только GF, но и особей каждого специализированного морфотипа усачей Таны в отдельности.

ВЫВОДЫ

1. В процессе морфологической диверсификации признаки особей генерализованной формы, морфотипов и видов крупных африканских усачей изменяются не порознь (каждый признак сам по себе), а согласованно, образуя кластеры параметров, в той или иной степени между собой коррелирующих в процессе формирования внутри- и межгрупповых различий. Некоторые из таких кластеров могут рассматриваться как корреляционные плеяды признаков в понимании Терентьева (1959).

2. Состав выявленных плеяд и уровень их различий между собой не одинаков в рассмотренных совокупностях особей. При сравнении диверсификации усачей GF из оз. Тана, морфотипов и видов уровень различий и состав плеяд весьма сходны, но существенно отличаются от состава и уровня различий плеяд, возникающих при диверсификации GF мономорфных популяций озёр Аваса и Лангано.

3. В каждой из трёх рассмотренных совокупностей генерализованных усачей выявлено четыре

главных вектора диверсификации, у морфотипов и видов главных векторов диверсификации — по два.

4. При сравнении мономорфных популяций озёр Лангано и Аваса первый и второй главные векторы диверсификации генерализованных особей весьма сходны и существенно отличаются от соответствующих векторов диверсификации генерализованных особей в полиморфной популяции оз. Тана. По третьим и четвертым главным векторам существенных различий между диверсификацией особей в полиморфной и в мономорфных популяциях не выявлено.

5. Главные векторы диверсификации танских морфотипов и аллопатрических видов сходны как между собой, так и с двумя соответствующими векторами диверсификации генерализованных особей из оз. Тана. Высокая степень этого сходства даёт основания полагать, что диверсификация генерализованных особей в оз. Тана, диверсификация особей танских морфотипов и аллопатрических видов — это последовательные этапы одного процесса, и дивергенция морфотипов, а затем видов идёт в направлениях, заданных диверсификацией особей генерализованной формы.

6. Результаты исследования можно рассматривать как веское свидетельство в пользу гипотезы о близости (или тождестве) генерализованной формы усачей и формы предковой, давшей начало всему разнообразию комплекса *B. intermedius* (sensu Banister, 1973).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен участникам Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции (СРЭБЭ/JERBE), принимавшим участие в сборе материала: М.В. Мине, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Даркову. Искренняя благодарность Ю.Г. Изюмову, А.В. Кожаре и Б.А. Лёвину (ИБВВ РАН), М.В. Мине и Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН), Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) и Е.Д. Васильевой (Зоомузей МГУ), нашедшим время ознакомиться с последовательными вариантами рукописи и сделать ряд ценных замечаний.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5) и ИБВВ РАН (№ АААА-А18-118012690222-4). Материал, послуживший основой исследования, собирался на средства Долгосрочного международного проекта РАН “Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Л. 1980. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 142 с.

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ фенотипической изменчивости географически удалённых популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 98–110.
- Голубцов А.С. 2010. “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обеднённых рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 96–123.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трех озер Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 315–323.
- Животовский Л.А. 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях: проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 183 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 302 с.
- Изюмов Ю.Г. 1984. Популяционная структура леща *Abramis brama* (L.) волжских водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука. С. 227–242.
- Лёвин Б.А. 2003. Структура локальных популяционных систем у рыб рода *Barbus* // Матер. II міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах”. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. С. 53–55.
- Мина М.В., Лёвин Б.А., Мироновский А.Н. 2005. О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 331–341.
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2011. Фенетические отношения и вероятные пути морфологической диверсификации африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Там же. Т. 51. № 2. С. 149–163.
- Мина М.В., Держинский К.Ф., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2013. Фенетическое разнообразие крупных усачей *Barbus intermedius* complex sensu Banister из прибрежной зоны Бахардарского залива (озеро Тана, Эфиопия) // Там же. Т. 53. № 6. С. 627–644. <https://doi.org/10.7868/S0042875213050081>
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Banister, 1973 (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Там же. Т. 56. № 4. С. 403–409. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
- Мироновский А.Н. 1985. К использованию скоррелированных признаков в популяционных исследованиях // Биология внутрен. вод. № 68. С. 64–68.
- Мироновский А.Н. 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 240–251.
- Мироновский А.Н. 2017. Место генерализованной формы в структуре фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Метод корреляционных плеяд // Там же. Т. 57. № 4. С. 393–404. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040105>
- Никольский Г.В. 1963. Экология рыб. М.: Высш. шк. С. 368.
- Плохинский Н.П. 1980. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во МГУ, 150 с.
- Ростова Н.С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПбГУ, 308 с.
- Терентьев П.В. 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. № 9. С. 137–141.
- Banister K.E. 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 26. P. 1–148.
- Kaiser H.F. 1960. The application of electronic computers to factor analysis // Educ. Psychol. Measmt. V. 20. № 1. P. 141–151.
- Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al. 2019. Adaptive radiation of barbids of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // Freshwater Biol. V. 64. Iss. 10. P. 1721–1736. <https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1993. Allometry et divergence entre les barbeaux du lac Tana (Ethiopie) // Cahiers d’Ethologie. V. 13. P. 219–222.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996a. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996b. Lake Tana large barbids: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383–404.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu.Yu. 1998. ‘*Barbus intermedius*’ species flock in Lake Tana (Ethiopia). II. Morphological diversity of “large barbids” from Lake Tana and neighbouring areas: homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. P. 9–14.
- Mina M.V., Shkil F.N., Dzerzhinskii K.F. et al. 2012. Morphological diversity and age dependent transformations in progeny of the large barbids (*Barbus intermedius* complex sensu Banister) of several morphotypes from Lake Tana (Ethiopia). Results of a longtime experiment // J. Ichthyol. V. 52. № 11. P. 821–837. <https://doi.org/10.1134/S0032945212110070>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbids (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. V. 39. P. 1–21.
- Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. N.Y.: Exeter software, 31 p.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbids predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 4. P. 393–437.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbids (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning: a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V. 32. P. 217–227.

УДК 597.562.591.52

ГИПОТЕЗА РАССЕЛЕНИЯ АНТИМОР (*ANTIMORA* spp., MORIDAE) В МИРОВОМ ОКЕАНЕ ПО ДАННЫМ СОВРЕМЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ, ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА И ИСКОПАЕМЫХ НАХОДОК[#]

© 2020 г. А. М. Орлов^{1, 2, 3, 4, 5, *}, А. Ф. Банников⁶, С. Ю. Орлова¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

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

³Дагестанский государственный университет – ДГУ, Республика Дагестан, Махачкала, Россия

⁴Томский государственный университет, Томск, Россия

⁵Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Республика Дагестан, Махачкала, Россия

⁶Палеонтологический институт РАН – ПИН РАН, Москва, Россия

*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 08.10.2019 г.

После доработки 11.11.2019 г.

Принята к публикации 21.11.2019 г.

На основании анализа современного распределения, результатов молекулярно-генетического исследования разнообразия участка митохондриальной ДНК (первой субъединицы гена цитохромоксидазы *COI*) в выборках клюворылой *Antimora rostrata* и мелкочешуйной *A. microlepis* антимор, а также обобщения данных литературы по ископаемым находкам моровых рыб (Moridae) представлена гипотетическая схема расселения рассматриваемых видов в Мировом океане.

Ключевые слова: антиморы *Antimora* spp., распределение, молекулярно-генетический анализ, общие гаплотипы, ископаемые находки, расселение, Мировой океан.

DOI: 10.31857/S0042875220030133

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

БИОМЕТРИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МЕЖДУ РАЗМЕРАМИ ОТОЛИТОВ И ОСОБЕЙ ОСНОВНЫХ ДЕМЕРСАЛЬНЫХ ВИДОВ РЫБ СЕВЕРНОЙ ПАТАГОНИИ, АРГЕНТИНА[#]

© 2020 г. М. А. Ромеро^{1, 2, 3, *}, Н. С. Руиз^{1, 4}, А. И. Медина³, Р. А. Гонзалез^{1, 2, 3}

¹Национальный совет по научно-техническим исследованиям, Годой Крус, Аргентина

²Центр прикладных исследований морских ресурсов и передачи технологий “Адмирал Сторни”, Сан-Антонио Уэст, Аргентина

³Высшая школа морских наук Национального университета Комауэ, Сан-Антонио Уэст, Аргентина

⁴Институт развития прибрежных районов “Доктор Х.С. Гектор Э. Заиксо” Национального университета Патагонии Сан-Хуан Боско, Комодоро Ривадавия, Аргентина

*E-mail: romero.ale@gmail.com

Поступила в редакцию 28.11.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 17.12.2019 г.

Для определения общей длины пяти видов демерсальных видов рыб, обитающих в заливе Сан-Матиас – втором по величине заливе в Аргентине, сгенерированы аллометрические степенные уравнения с использованием длины и ширины отолита. Исследованные виды рыб являются экономически важным ресурсом в водах Аргентины и представляют собой объекты питания основных видов хищников. В общей сложности было отобрано 2795 образцов, проанализированных с использованием нелинейного анализа наименьших квадратов. Показано, что длина и ширина отолита являются хорошими предикторами общей длины рыбы. Несколько лучшее соответствие регрессии наблюдалось, когда длина отолита рассматривалась в качестве предиктора. Статистически значимые морфометрические различия в регрессионных моделях наблюдались между полами, за исключением *Acanthistius patachonicus*. Результаты обсуждаются и сравниваются с таковыми других авторов.

Ключевые слова: *Genypterus brasiliensis*, *Acanthistius patachonicus*, *Pseudoperca semifasciata*, *Merluccius hubbsi*, *Percophis brasiliensis*, аллометрия, ресурсы рыболовства, отолит, залив Сан-Матиас.

DOI: 10.31857/S0042875220030194

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.562.591.134

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА НАВАГИ *ELEGINUS NAWAGA* БЕЛОГО, БАРЕНЦЕВА И КАРСКОГО МОРЕЙ

© 2020 г. В. А. Стасенков¹, Ю. В. Гончаров^{1, *}

¹Северный филиал Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии – СевПИИРО, Архангельск, Россия

*E-mail: goncharov@pinro.ru

Поступила в редакцию 12.02.2019 г.

После доработки 14.05.2019 г.

Принята к публикации 18.11.2019 г.

На основе многолетних данных (1959–2017 гг.) проведён сравнительный анализ размерно-возрастной структуры восьми популяций наваги *Eleginus nawaga* Белого, Баренцева и Карского морей. Выявлена связь темпа роста наваги с продолжительностью периода с оптимальной для нагула температурой воды (0–12°C). Наибольшие размеры особи одновозрастных групп имеют в центральной части ареала (Мезенский залив и Воронка Белого моря, Чёшская губа Баренцева моря), наименьшие – в Печорском заливе Баренцева моря. Более высокий темп роста наваги в северной части ареала (Карская губа Карского моря) по сравнению с южной (Онежский залив Белого моря) объясняется отсутствием прогрева прибрежных вод выше благоприятного для нагула предела. Увеличение средних размеров наваги рассматриваемых популяций в 1991–2017 гг. относительно таковых в 1960–1990 гг. обусловлено удлинением периода с температурой >0°C почти на 1 мес. В Мезенском заливе и Воронке Белого моря и в заливах Баренцева моря средние длина и масса повысились только в младших возрастных группах, а в старших – почти не изменились или даже уменьшились. Это явилось следствием увеличения в этих районах численности рыб старших возрастных групп в результате сокращения вылова.

Ключевые слова: навага *Eleginus nawaga*, длина, масса, возрастной состав, температура воды, вылов, Белое, Баренцево, Карское моря.

DOI: 10.31857/S0042875220030224

Изучение биологии промыслового объекта является одним из важных условий для познания динамики его численности. В число биологических показателей, по которым можно судить о состоянии популяции, оценивать её численность, а также определять объём допустимого улова рыб, входят длина и масса особей, возраст наступления половой зрелости, плодовитость. С точки зрения изучения изменений размерных и других биологических параметров навага *Eleginus nawaga* является удобным объектом. Ареал ледовитоморской наваги простирается от Кольского п-ова до Обской губы и охватывает несколько районов, различающиеся по климатическим условиям. В пределах ареала она образует ряд локальных популяций, обитающих обычно в отдельных заливах или губах, имеющих особенности гидрологического режима (Покровская, 1960). Некоторые исследователи только в Белом море насчитывают до девяти популяций наваги (Алтухов, 1957; Анухина, 1963). Навага разных популяций имеет отличия по ряду меристических и пластических признаков. Наиболее информативным призна-

ком является число позвонков, которое изменяется от 57.5 у наваги Карельского берега Белого моря до 58.5 – у наваги Мезенского залива и Воронки Белого моря и до 58.9–60.0 – у рыб Баренцева моря (Ланшин, 1928; Анухина, 1963; Петрова, 1971). Увеличение числа позвонков и других меристических признаков с продвижением на север характерно и для других видов рыб и связано с приспособлением к движению в воде большей плотности (Никольский, 1974).

В связи с различиями условий среды каждая из популяций характеризуется своим темпом роста, предельным возрастом, а также возрастом созревания. Различные аспекты весового и линейного роста наваги рассматривали многие авторы. Большое внимание уделялось изучению роста наваги Белого моря (Ланшин, 1929; Кузьмин-Караваев, 1930; Халдинова, 1936; Мантейфель, 1945; Алтухов, 1957; Николаев, 1957; Анухина, 1962). Рост наваги Баренцева моря изучен в меньшей степени (Покровская, 1957, 1960; Ястребков, 1964). По причине того, что исследования биологии отдельных популяций имели продолжительность, в

лучшем случае равную жизненному циклу наваги, т.е. 5–8 годам, её рост рассматривался преимущественно в сезонном аспекте. Установлено, что в течение года наиболее быстрый рост наваги отмечается с мая по декабрь; в остальной период её линейный рост прекращается, а масса тела даже снижается; быстрее всего навага растёт в течение первых 2–3 лет жизни, до наступления половой зрелости (Николаев, 1957). Показатели роста наваги в одном и том же районе в разные годы могут значительно изменяться: в пределах одновозрастных групп различия в длине и массе особей могут составлять до 20–30% (Анухина, 1962; Стасенков, 2017).

В связи с кратковременностью исследований попытки анализа роста наваги в разных точках ареала были не вполне корректны, так как сравнивались показатели, полученные в периоды с разным температурным режимом и разным состоянием запасов. Покровская (1960. С. 89) справедливо заметила, что “вследствие значительных колебаний средних размеров возрастных групп по годам наиболее правильное представление о росте наваги в том или ином районе можно составить лишь по данным за ряд лет”. Тем не менее, этот автор для сравнительного анализа роста наваги использовала материалы разовых наблюдений. По этой причине осталось неясным, в каких районах Белого, Баренцева и Карского морей навага растёт быстрее.

Цель нашей работы – на основании многолетних наблюдений за размерно-возрастным составом наваги в разных районах её ареала выявить причины пространственной и временной динамики размерно-возрастных показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные, собранные на местах зимнего промышленного лова наваги в районах нереста и преднерестовых скоплений наиболее многочисленных популяций. Рыб отбирали из уловов ставными орудиями лова (рюжа) с ячеей в мотне 20 мм, в крыльях – 22 и 24 мм. Исследовали биологические показатели восьми популяций из Онежского, Двинского и Мезенского заливов и Воронки Белого моря; Чёшской, Колоколковой и Хайпудырской губ и Печорского залива Баренцева моря; Карской губы Карского моря (рис. 1). Своё название все популяции, за исключением двух, получили по названиям районов летнего распределения. Популяции Колоколковой и Карской губ названы по местам нереста; их нагул проходит соответственно в Поморском проливе Баренцева моря и в Байдарацкой губе и открытых районах Карского моря. В работе использованы материалы, собранные на нагульных скоплениях наваги в Карском море в летне-осенний период 2007 г. в рейсах НИС “Профес-

сор Бойко” (ПИНРО). Траления проводили донным тралом с мелкочечной (10 мм) вставкой в кутце из дели. Протяжённость зоны исследования составил 1350 км. За пределами этой области осталась только район устьевого части Оби, где, по видимому, также имеется местное стадо наваги. Исследованиями охвачен период с 1960–1970-х до 2015–2017 гг., за исключением Колоколковой губы Баренцева моря, где из-за закрытия промысла в 1995 г. работы были прекращены. Непрерывные ряды наблюдений имеются по популяциям наваги Печорского залива (57 лет) и Белого моря (45–47 лет). В Карской губе – самом удалённом и труднодоступном районе – материал собирали эпизодически (табл. 1).

Всего проанализировано 139 тыс. особей наваги (табл. 1). Все измерения проводили в соответствии с общепринятой для тресковых методикой (Правдин, 1966). В тексте приводятся общая длина (TL – от конца рыла до конца лучей хвостового плавника) и общая масса тела наваги. Возраст определяли по отолитам, предварительно прокалённым над пламенем спиртовки и расколотых в продольном направлении.

В качестве индикатора прогресса вод в летний период использовали показатели поверхностной температуры воды, полученные с береговых гидрометеостанций (рис. 1). В мелководных районах, где водные массы при приливно-отливных явлениях активно перемешиваются, поверхностная температура воды достаточно точно отражает прогрев моря. Так как активный рост наваги происходит при положительной температуре воды (Николаев, 1957; Стасенков, 2017), за продолжительность сезона летнего нагула приняли период с момента перехода поверхностной температуры воды через 0°C весной и обратно осенью. Для удобства изложения материала сезон роста наваги, как принято в рыбководстве (Козлов, Абрамович, 1982), назвали вегетационным периодом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Окраинные районы ареала наваги, вытянутого с юго-запада на северо-восток, сильно различаются условиями среды, прежде всего, температурой воды и воздуха. Это находит отражение в особенностях роста данного вида в разных частях ареала. По среднемноголетним данным, наибольшими размерами во всех возрастных группах (за исключением двухгодовиков) характеризуется навага из Мезенского залива и Воронки Белого моря и Чёшской губы Баренцева моря (рис. 2). Длина и масса наваги из Унской губы Двинского залива несколько меньше, ещё меньше – из Онежского залива Белого моря. Размерные характеристики наваги самой северной популяции – из Карской губы Карского моря – близки к таковым рыб из Мезенского залива и Воронки Белого моря. Навага Печорского залива Баренцева моря

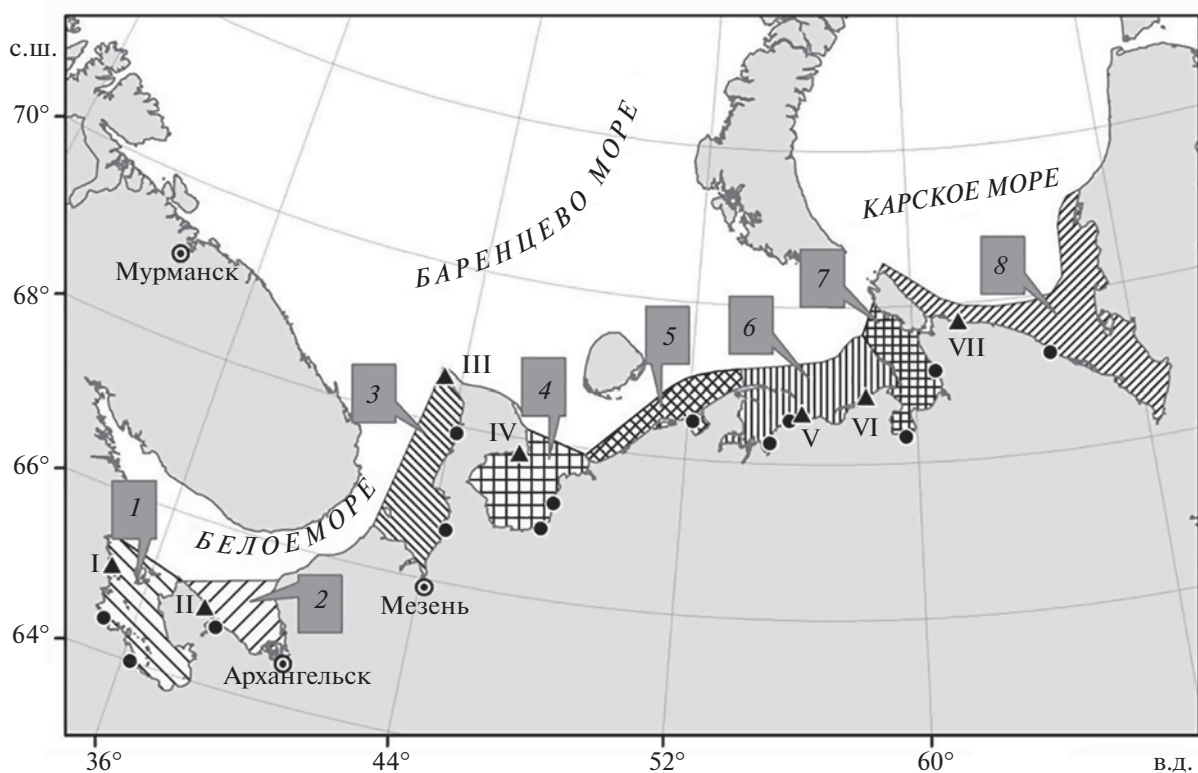


Рис. 1. Районы летнего распределения локальных популяций наваги *Eleginus nawaga*: 1 – Онежский залив, 2 – Двинский залив, 3 – Мезенский залив и Воронка Белого моря, 4 – Чёшская губа, 5 – Колоколкова губа, 6 – Печорский залив, 7 – Хайпудырская губа, 8 – Карская губа; (●) – места сбора проб; (▲) – гидрометеостанции: I – м. Раз-Наволок, II – Унский Маяк, III – м. Канин Нос, IV – м. Микулкин, V – м. Константиновский, VI – п. Варандей, VII – п. Амдерма.

отличается наименьшими размерами в пределах всего ареала. Западнее и восточнее Печорского залива (Колоколкова и Хайпудырская губы) навага достигает более крупных размеров.

Ранее было установлено, что темп роста наваги Белого моря в большей степени зависит от продолжительности летнего периода с положительной температурой воды, чем от величины

Таблица 1. Районы, периоды и объём собранного материала

Район исследований	Период сбора материала, годы	Число рыб, экз.
Белое море:		
Онежский залив	1970–2017	18 800
Двинский залив	1969–2017	28 800
Мезенский залив, Воронка	1970–1995, 1997–2008, 2010–2016	28 400
Баренцево море:		
Чёшская губа	1960–1964, 1975–2015	21 600
Колоколкова губа	1959–1974, 1980–1995	9 700
Печорский залив	1959–2016	22 000
Хайпудырская губа	1972–1973, 1983–1992, 2002–2007, 2009–2010, 2013–2016	5 500
Карское море:		
Карская губа	1961, 1971, 1981, 1990, 1992, 1998, 2000, 2011–2015	3 400
Байдарацкая губа	2007, 2015–2016	800
Всего		139 000

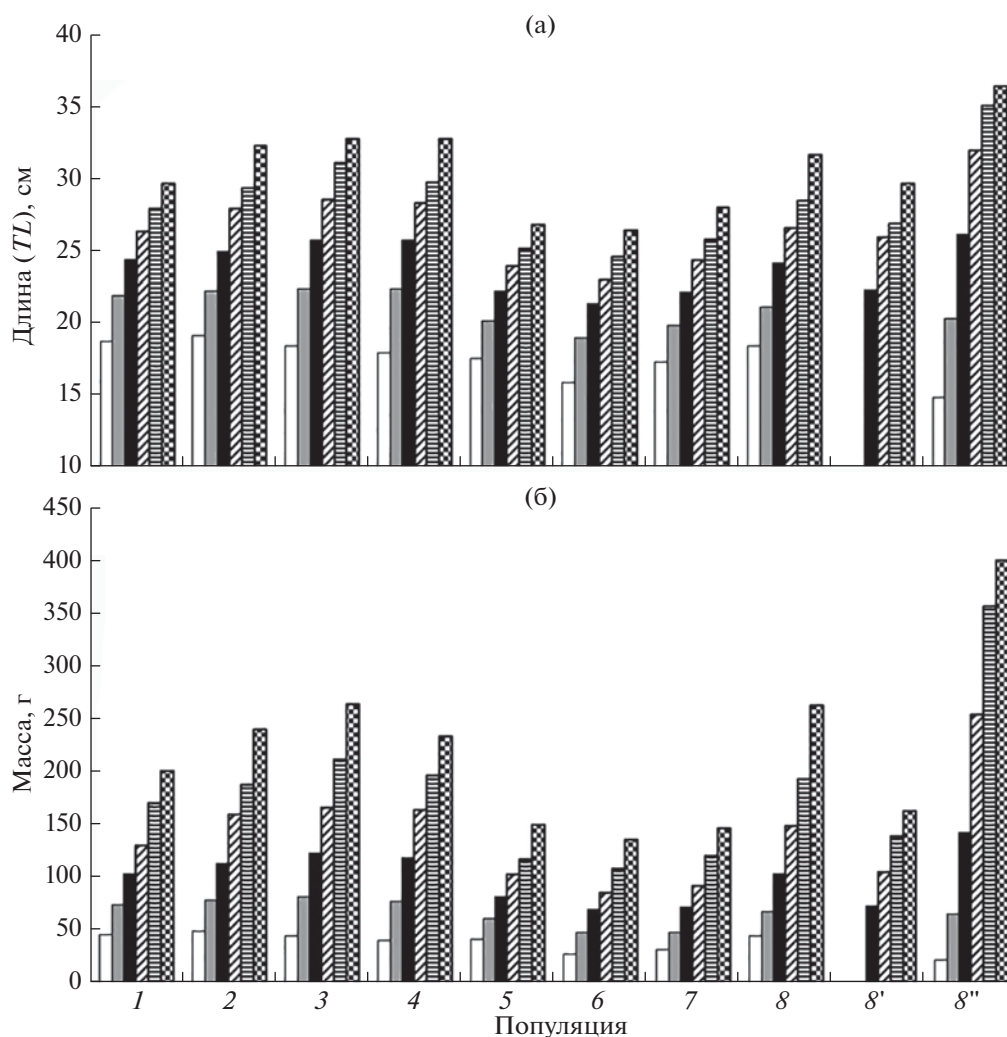


Рис. 2. Средняя длина (а) и масса (б) особей наваги *Eleginus nawaga* в возрасте 2–7 лет в нерестовых скоплениях популяций Белого, Баренцева и Карского морей (1–8) в 1959–2017 гг. и на местах нагула и миграций в Байдарацкой губе Карского моря в августе (8') и сентябре (8'') 2007 г. Возрастные группы, годы: (□) – 2, (▨) – 3, (■) – 4, (▧) – 5, (▩) – 6, (▪) – 7; обозначения популяций см. на рис. 1.

максимального прогрева моря (Стасенков, 2017). В Мезенском заливе и Воронке Белого моря, где навага имеет наиболее высокий темп роста, переход поверхностной температуры воды от отрицательных значений к положительным наблюдается в середине мая, а обратно – в конце ноября (рис. 3). Продолжительность вегетационного периода в среднем составляет не менее 180 сут. По средне-многолетним данным гидрометеорологической станции (ГМС) Канин Нос, максимальный прогрев поверхности моря (8.5°C) наблюдается в I декаде августа. Почти такие же условия (длительность вегетационного периода и уровень максимального летнего прогрева вод) наблюдаются в Чёшской губе Баренцева моря (ГМС Микулкин), где навага также отличается быстрым ростом. Наибольшая продолжительность периода с температурой воды $> 0^{\circ}\text{C}$ (215 сут) наблюдается в са-

мой южной части ареала наваги – в Онежском заливе (ГМС Раз-Наволоч). Однако темп роста наваги в этом районе ниже, чем в расположенных севернее Мезенском заливе и Воронке (рис. 2). Это связано с тем, что навага – холодолюбивая рыба арктического происхождения, и при температуре воды $> 10\text{--}12^{\circ}\text{C}$ она покидает мелководные районы прибрежной зоны (Покровская, 1960). При максимальном прогреве, который в Онежском заливе летом в среднем достигает 15°C , интенсивность её откорма снижается (Тимакова, 1957; Русанова, 1963). В этот период в южной части Белого моря навага мигрирует на большие глубины, однако не выходит за пределы отдельных заливов (Николаев, 1957; Тимакова, 1957). В районах вдоль ледовитоморского побережья навага в период откорма может покидать заливы и уходить в открытое море (Покровская, 1960).

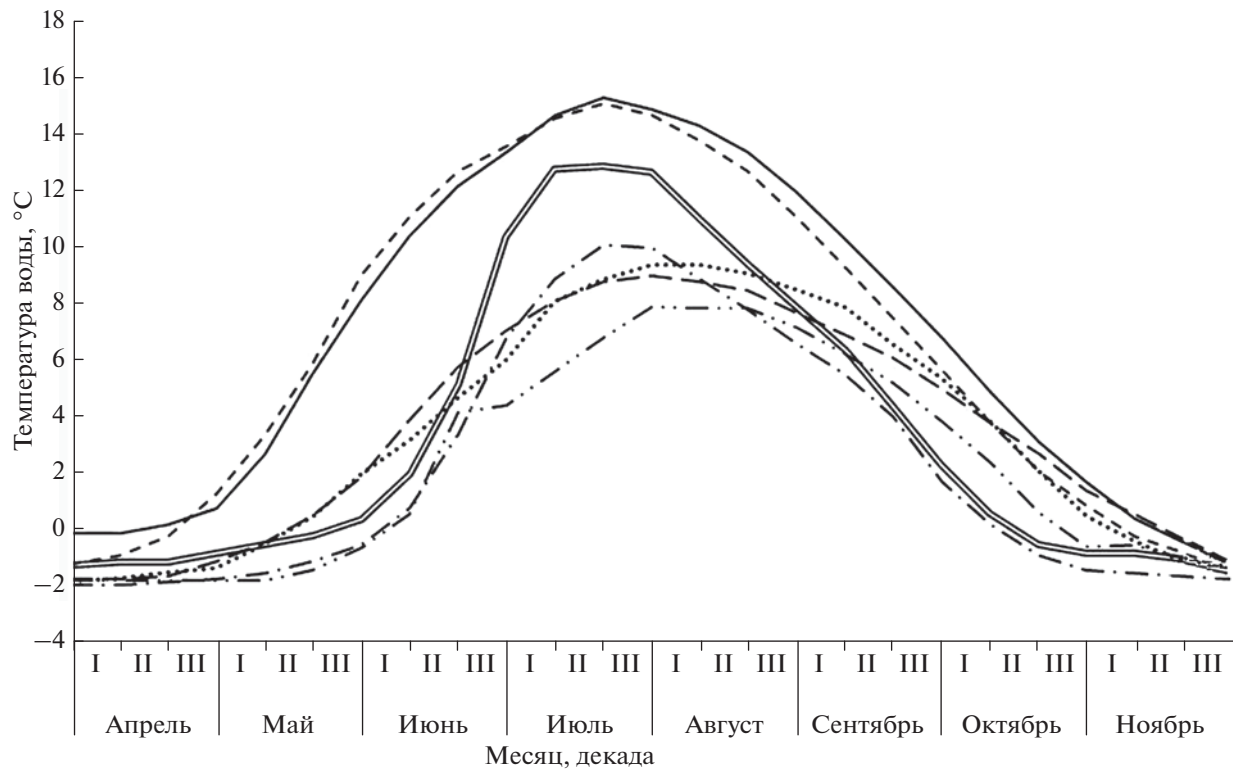


Рис. 3. Среднеголетняя (1959–2017) сезонная динамика температуры поверхностного слоя воды в прибрежных районах Белого (I–III), Баренцева (IV–VI) и Карского морей (VII), по данным гидрометеостанций: (—) – I, (.....) – II, (---) – III, (.....) – IV, (====) – V, (----) – VI, (- · - · -) – VII; обозначения ГМС см. на рис. 1.

В Двинском заливе Белого моря, где максимальная температура поверхности моря и продолжительность периода с положительной температурой воды сходны с таковыми в Онежском заливе (рис. 3), навага растёт быстрее. Возможно, такая разница в темпе роста наваги в двух соседних заливах с одинаковым летним прогревом поверхностных вод обусловлена разными гидрологическими условиями в придонных слоях моря. Онежский залив мелководный (средняя глубина 19 м), с множеством островов, благодаря интенсивной турбулентности вся толща воды перемешивается и прогревается от поверхности до дна (Бабков, Голиков, 1984; Бергер, 2007). В Двинском заливе (средняя глубина 49 м) воды вертикально стратифицированы по температуре: летний прогрев под действием ветрового перемешивания проникает только на глубину 15–20 м (Бабков, Голиков, 1984; Бергер, 2007). Мигрируя в летний период в глубокие районы залива с более низкими значениями температуры, навага продолжает откармливаться, т.е. приведённая на рис. 3 температура поверхностного слоя воды (ГМС Ун-ский Маяк) очевидно выше, чем на горизонтах обитания наваги.

Самый низкий темп роста наваги Печорского залива обусловлен поздним прогревом и ранним

охлаждением водных масс (вегетационный период здесь длится всего 140 сут), а также относительно высоким их летним прогревом (по среднеголетним данным ГМС Константиновский, до 13°C) благодаря отепляющему действию стока р. Печора. Навага Колоколковой губы занимает среднее положение по размерам особей между навагой Чёшской губы и Печорского залива, что вполне естественно, учитывая тренд на снижение продолжительности сезона откорма по направлению с запада на восток. Хайпудырская губа находится в самой северо-восточной части Баренцева моря. Ближайшая ГМС Варандей расположена западнее. По данным этой станции, период с температурой $>0^{\circ}\text{C}$ здесь короче, чем в районе ГМС Константиновский на 15 сут и составляет всего 125 сут. Можно полагать, что в самой Хайпудырской губе вегетационный сезон ещё короче. Несмотря на это, в Хайпудырской губе навага растёт быстрее, чем в Печорском заливе. Результаты выполненных в 1946 г. исследований (Покровская, 1960) также указывают на более высокую скорость роста наваги Хайпудырской губы по сравнению с навагой Печорского залива.

Тенденция к ускорению роста наваги по мере продвижения к востоку от Печорской губы подтверждается также размерными характеристика-

ми рыб из Карской и Байдарацкой губ Карского моря. Во всех возрастных группах длина и масса особей из Карской губы заметно превосходит показатели наваги Печорского залива и Хайпудырской губы и приближается к значениям наиболее быстрорастущих популяций из Белого и Баренцева морей (рис. 2). И это несмотря на то, что продолжительность периода с положительной температурой поверхностного слоя воды здесь, как и в Печорском заливе, заметно меньше, чем во всех районах Белого моря (140 против 180–215 сут). Как при таком коротком вегетационном сезоне темп роста рыб может быть соизмерим с таковым у рыб из районов с длительным периодом нагула? По нашему мнению, одной из причин ускорения темпа роста наваги к востоку от Печорского залива является меньшая степень летнего прогрева прибрежных вод. В самых северных районах обитания – в Хайпудырской губе Баренцева моря и в губах Карского моря – температура воды только изредка и на короткое время превышает верхний предел оптимального диапазона (10°C), поэтому здесь продолжительность периода с оптимальной для нагула наваги температурой воды может оказаться не меньшей, чем в более южных районах.

Не исключено также, что увеличение темпа роста наваги на самой северной границе ареала является следствием её миграций в районы с более благоприятной для откорма температурой воды (Кобелев, 1994, 2000). На это указывают и значительные различия размерных показателей наваги, выловленной на местах нагула и миграций в Байдарацкой губе в августе и сентябре 2007 г.: в сентябре длина и масса рыб всех возрастных групп была заметно больше, чем в августе (рис. 2). Маловероятно, что навага имела такой высокий темп роста. Очевидно, что это были рыбы, которые нагуливались в разных районах. Примечательно, что среднее значение их длины, рассчитанное за 2 мес. (август и сентябрь), почти соответствует среднегодовалой длине нерестовой наваги Карской губы. Можно предположить, что в Карской губе нерестится навага из разных районов: местная – медленно растущая и приходящая – с высоким темпом роста, откармливающаяся в более благоприятных условиях, где период с положительной температурой воды длится дольше. При сравнении динамики температуры в районах ГМС Варандей и ГМС Амдерма видно, что осенний переход через 0°C в последнем происходит на 15 сут позже (рис. 3), несмотря на то что он находится северо-восточнее. Эта станция расположена ближе к районам, куда через проливы Карские Ворота и Югорский Шар проникают тёплые воды из Баренцева моря. Кроме того, с западной стороны о-ва Вайгач, в более глубоководных районах Баренцева моря, находятся зоны, где положительная температура воды сохраняется дольше, чем на прибрежных мелководьях. Здесь также возможен

нагул наваги. Известно, что в районах вдоль ледовитоморского побережья навага может покидать заливы и уходить в открытое море (Покровская, 1960; Кобелев, 1994, 2000). Покровская (1957) приводит размеры наваги, выловленной в проливе Югорский Шар и в открытых районах Байдарацкой губы: длина особей в возрасте 2 года составляла 16 см, что меньше, чем в Белом море; в возрасте 3–7 лет была сходной, а в возрасте 8–9 лет уже превышала длину рыб из Белого моря. В другой своей работе Покровская (1960) приводит свидетельства А.И. Буркова, Н.М. Книповича и других о том, что в прол. Югорский Шар наблюдали передвижение крупных косяков наваги. Она также указывает, что навага в Хайпудырской губе Баренцева моря и в Карском море отличается быстрым ростом, но никак не обосновывает это положение: очевидно, из-за малого числа лет наблюдений не сочла данный факт существенным. Представительность наших многолетних материалов по наваге Карской губы (11 лет наблюдений) ниже, чем по другим районам. Однако полученные различия в размерах наваги этого района слишком существенны, чтобы ими можно было пренебрегать, и маловероятно, что они являются результатом слабой репрезентативности.

С темпом роста наваги тесно связан возраст полового созревания (и вхождения в промысловое стадо), а, следовательно, и его возрастная структура, так как промысел ведётся исключительно на нерестовых скоплениях. Навага начинает созревать при достижении TL 14 см в возрасте неполного года, а в массе становится половозрелой при TL 17–18 см в возрасте 2+–3+ (Алтухов, 1957; Стасенков, Щербина, 1972). В районах, расположенных севернее, навага созревает позже – в возрасте 3+–4+ (Алтухов, 1957; Покровская, 1960). В зависимости от скорости роста относительная численность особей, созревающих в возрасте 1+ и 2+, изменяется в широких пределах. Так, в Онежском заливе доля созревающей в возрасте неполных двух лет (1+) наваги варьирует от 28 до 100% (Анухина, 1963).

В целом за рассматриваемый период возрастной состав популяций наваги Белого моря и Чёшской губы Баренцева моря сходен – основу нерестовых (промысловых) стад составляют рыбы в возрасте 2–4 года (рис. 4). Навага этих районов характеризуется массовым созреванием в возрасте 2–3 года (Покровская, 1960). Почти полное сходство возрастной структуры отмечается у наваги Печорского залива и Хайпудырской губы Баренцева моря, где рыбы созревают в возрасте 3–4 года (Покровская, 1960). В этих нерестовых стадах преобладают особи в возрасте 3–6 лет, а максимальный возраст рыб составляет 12 лет. У наваги Карской губы вновь наблюдается увеличение доли рыб, созревших в возрасте 3 года (Покровская, 1960). Основу нерестового стада здесь составляют 3–5-годовики. Гипотеза о характере роста этой наваги

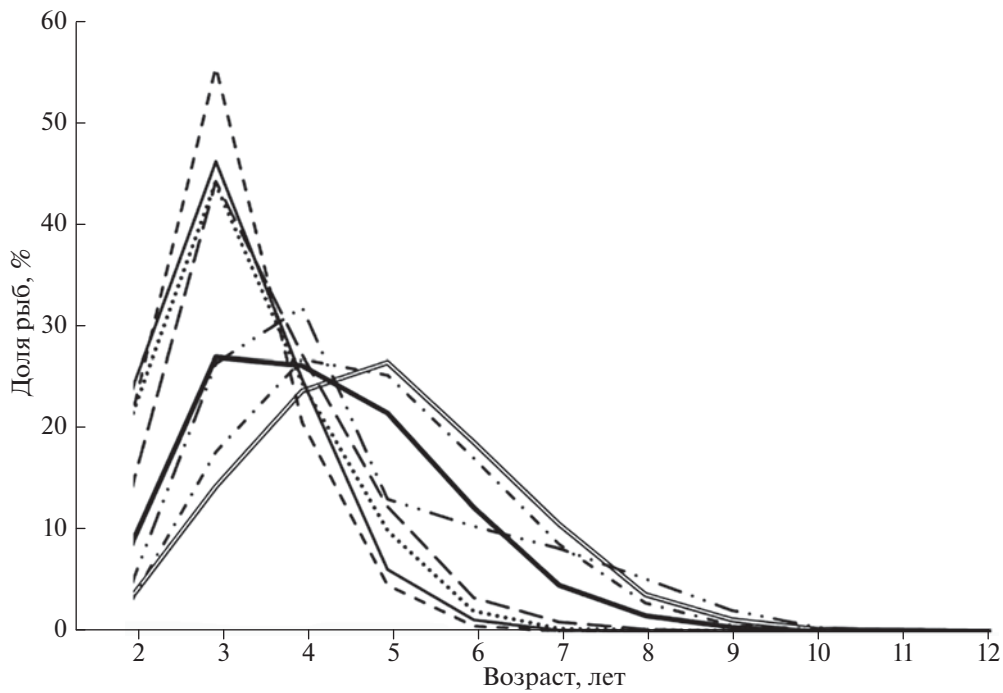


Рис. 4. Возрастной состав популяций наваги *Eleginus nawaga* Белого, Баренцева и Карского морей, 1959–2017 гг.: (—) — Онежский залив, (.....) — Двинский залив, (---) — Мезенский залив и Воронка, (-·-·-) — Чёшская губа, (—) — Колоколковская губа, (====) — Печорский залив, (----) — Хайпудырская губа, (-·-·-) — Карская губа.

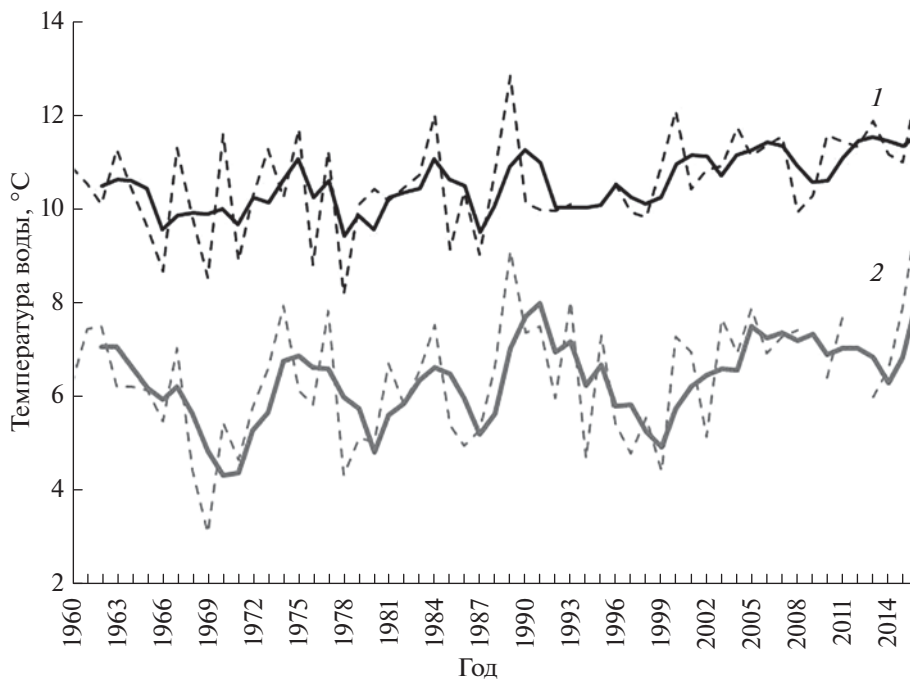


Рис. 5. Среднемесячная (----) и сглаженная (—) с помощью метода скользящей средней по 3-летиям температура поверхностного слоя воды в Двинском заливе Белого моря (1) и в Печорском заливе Баренцева моря (2) в мае–сентябре 1960–2016 гг., по данным гидрометеостанций Унский Маяк и Константиновский.

была представлена выше. В соответствии с ней увеличение темпа роста наваги должно сопровождаться более быстрым её созреванием и вхождением в промысловое стадо, что мы и наблюдаем

на примере возрастной структуры нерестовой популяции Карской губы. В нерестовой популяции наваги Колоколковской губы доля 3-годовиков также заметно выше, чем у наваги Печорского зали-

Таблица 2. Биологические показатели разных возрастных групп популяций наваги *Eleginus nawaga* в 1960–1990 и 1991–2017 гг.

Популяция	Период, годы	Возраст, лет									
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Белое море: Онежский залив	1969–1989	17.94	21.40	24.03	26.01	27.43	28.89	35.75			
		43.2	71.7	100.6	133.3	167.8	203.5	371.5			
	1990–2017	19.37	22.41	25.84	27.72	28.54	31.06	37.00			
		53.4	84.6	122.5	170.2	192.8	238.8	250.0			
Двинский залив	1969–1989	18.50	21.50	24.23	27.45	30.41	33.00	33.00			
		43.5	70.4	101.1	151.9	184.8	245.0	280.0			
	1990–2017	19.69	22.90	25.50	28.39	29.00	31.72	32.40			
		53.4	84.6	122.5	170.2	192.8	238.8	250.0			
Мезенский залив, Воронка	1971–1989	17.72	21.98	25.27	28.19	30.99	32.67	33.80	34.70		
		39.8	77.8	115.8	160.9	214.0	270.7	307.2	325.5		
	1990–2016	18.95	22.82	26.04	28.90	31.17	32.66	34.19	34.62		
		49.3	85.2	129.2	173.6	215.0	261.5	287.6	298.6		
Баренцево море: Чёшская губа	1975–1990	17.43	22.05	24.89	27.39	29.26	32.58	28.32	37.00		
		38.2	76.4	118.1	159.2	186.1	213.0	150.0	352.7		
	1991–2015	18.45	22.92	26.31	29.04	30.34	33.04	36.75	29.50		
		41.7	79.5	123.8	171.5	193.8	250.8	333.0	460.0		
Печорский залив	1959–1990	15.53	18.53	20.94	22.68	24.35	26.25	28.09	29.88	31.03	30.65
		28.4	48.8	70.1	89.3	112.7	141.4	181.1	213.7	206.3	221.2
	1991–2015	16.43	19.50	21.91	23.54	25.21	26.90	28.32	29.71	33.90	36.82
		32.5	51.4	73.2	89.0	111.7	140.0	177.4	181.5	301.6	311.2
Хайпудырская губа	1983–1993	16.35	18.57	21.05	23.44	25.42	26.92	30.04	30.78	35.57	37.30
		32.6	47.4	71.5	91.7	123.0	149.1	209.1	301.8	485.5	495.7
	2002–2017	17.00	19.86	22.30	24.08	26.99	27.70	29.41	31.35	35.52	36.40
		32.9	49.1	71.5	94.0	122.2	148.2	194.7	270.6	390.8	430.6
Карское море: Карская губа	1981–2000	17.95	20.36	23.26	25.35	26.08	29.52	31.35	33.22	35.80	35.90
		39.6	59.2	87.0	120.4	128.9	171.9	236.3	286.2	344.1	320.8
	2012–2016	19.20	22.32	25.50	28.82	31.70	34.60	34.85	35.80		
		47.5	72.5	109.9	172.8	231.0	319.4	323.6	315.7		

Примечание. Над чертой – длина (TL), см; под чертой – масса, г.

ва, что очевидно обусловлено более высоким темпом роста и ускорением созревания.

Межгодовая изменчивость размеров наваги определяется неодинаковым темпом роста вследствие разного прогрева вод в летний период и колебаний численности популяций. Для всех популяций наваги межгодовая динамика размерных показателей рыб носит общие черты: увеличение средней длины в годы с продолжительным вегетационным периодом и низкой численностью и наоборот. Межгодовая изменчивость летнего прогрева вод носит циклический характер: продолжительность выявленных циклов составляет в среднем ~ 10 лет (рис. 5). Синхронно цикличности летней температуры воды изменяются и показатели роста наваги. Взаимосвязь между летней

температурой воды и ростом наваги Белого моря была рассмотрена ранее (Стасенков, 2017). Несмотря на то что ареал наваги охватывает районы с разными климатическими условиями, межгодовые изменения метеорологических условий во всех районах обитания имеют в основном одинаковый характер. По этой причине и цикличность в динамике роста наваги из разных районов Белого и Баренцева морей имеет синхронный характер (рис. 6). Однако полного совпадения в динамике кривых сглаженной длины тела наваги нет, очевидно, вследствие зависимости темпа роста наваги отдельных популяций от особенностей гидрологической обстановки каждого района в конкретном году и состояния запаса локального стада.

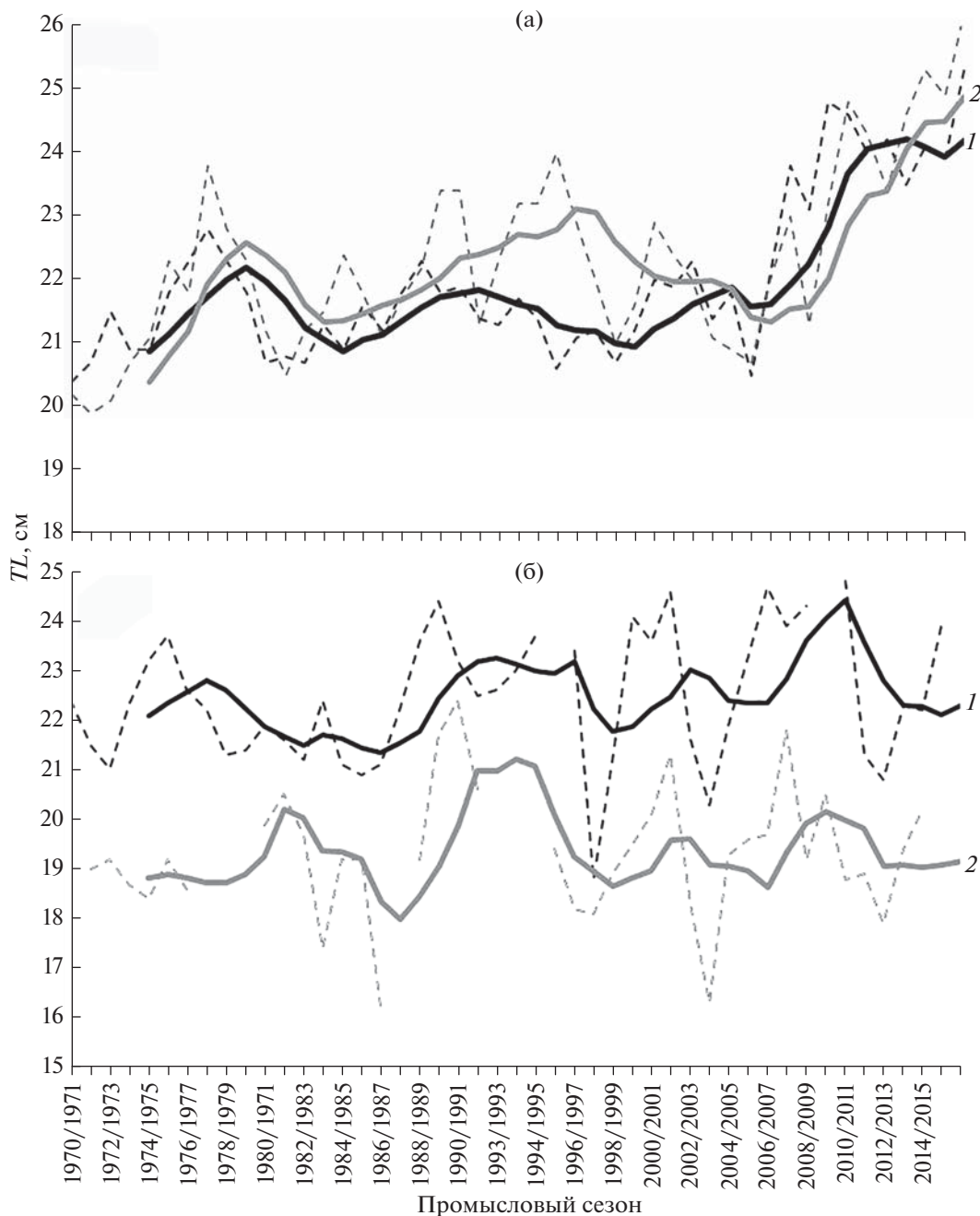


Рис. 6. Средняя и сглаженная по 5-летиям длина трёхгодовиков наваги *Eleginus nawaga* в заливах Белого и Баренцева морей в промысловые сезоны 1970–2013 гг.: а – Онежский (1) и Двинский (2) заливы; б – Мезенский залив и Воронка (1), Печорский залив (2); ост. обозначения см. на рис. 5.

Для выявления зависимости роста наваги от факторов, действующих на протяжении длительного времени, мы сравнили размерно-возрастную структуру популяций наваги за два достаточно продолжительных периода – 1960–1990 и 1991–2017 гг. (табл. 2, 3). Первый период характеризовался стабильным промыслом наваги, к началу второго периода, в первой половине 1990-х гг., когда в России происходил переход к рыночной

экономике, резко снизилась интенсивность промысла и, соответственно, сократился объём вылова наваги во всех исследуемых районах (Стасенков, 2016). В Мезенском заливе Белого моря и в районах Баренцева моря, удалённых от рынков сбыта, восстановление промысла не произошло до настоящего времени (рис. 7). Эти два периода различаются не только разным состоянием промысла, но и температурой воды в период нагула.

Таблица 3. Возрастной состав популяций наваги *Eleginus nawaga* в 1960–1990 и 1991–2017 гг., %

Популяция	Период, годы	Возраст, лет										
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Белое море:												
Онежский залив	1969–1989	22.78	45.51	24.43	6.04	1.10	0.13	0.01				
	1990–2017	38.39	44.70	14.32	2.22	0.32	0.04	0.01				
Двинский залив	1969–1989	19.98	54.67	20.25	4.50	0.47	0.12	0.01				
	1990–2017	32.42	51.10	13.80	2.24	0.35	0.08	0.01				
Мезенский залив, Воронка	1971–1989	13.10	43.62	26.76	12.10	3.26	0.93	0.23				
	1990–2016	5.28	29.25	29.36	18.89	11.25	4.72	0.98	0.27			
Баренцево море:												
Чёшская губа	1975–1990	20.67	41.24	28.66	7.11	1.87	0.23	0.14	0.08			
	1991–2015	31.17	37.98	18.01	9.80	2.36	0.60	0.07	0.01			
Печорский залив	1959–1990	4.00	15.70	23.60	25.50	16.80	9.20	3.70	1.20	0.30	0.10	<0.01
	1991–2015	1.90	11.90	22.60	27.40	19.90	11.70	3.40	1.00	0.20		
Хайпудырская губа	1983–1993	2.10	23.10	29.50	23.80	13.40	5.30	2.10	0.40	0.20	0.10	<0.01
	2002–2017	3.10	11.1	23.20	25.90	20.50	11.70	3.30	0.80	0.30	0.10	
Карское море,												
Карская губа	1981–2000	5.00	14.10	10.40	30.2	17.50	7.00	5.10	3.40	6.80	0.50	
	2012–2016	3.90	32.30	43.10	14.50	2.70	2.40	0.90	0.20			

Среднегодовое значение температуры моря в период нагула наваги (май–сентябрь) к концу 2010-х гг. по сравнению с 1960-ми гг. в Двинском заливе (данные ГМС Унский маяк) Белого моря и в Печорском заливе (ГМС Константиновский) Баренцева моря выросла более чем на 1°C (рис. 5). В других районах обитания наваги температура воды в период нагула выросла примерно на эту же величину. При этом продолжительность сезона с положительной температурой воды увеличилась на 1 мес. Межгодовые колебания температуры воды на этих постах происходили однотипно.

При сравнении размерно-возрастной структуры популяций наваги в рассматриваемые периоды, прежде всего, следует отметить увеличение длины и массы особей в возрасте 2–4 года во всех без исключения популяциях (табл. 2). В южных районах (Онежский и Двинский заливы) увеличились размеры и рыб старшего возраста. Полагаем, что увеличение темпа роста наваги во всех районах является результатом воздействия одного и того же фактора – удлинения вегетационного периода в районах обитания наваги (Стасенков, 2017).

В Онежском и Двинском заливах увеличение темпа роста наваги привело к её массовому созреванию и вступлению в промысловое стадо в возрасте 2 года, в отдельные годы их доля в уловах достигала 60–80% (Стасенков, 2017). По сравнению с предыдущим периодом доля 2-годовиков в уло-

вах в этих заливах увеличилась соответственно на 15 и 12%, а доля особей старших возрастных групп снизилась (табл. 3). В северных районах Белого моря, а также в Баренцевом море, наоборот, доля рыб старших возрастных групп в промысловом стаде увеличилась. Считаем, что увеличение численности в стаде особей старшего возраста произошло в результате резкого уменьшения промысловой активности в этих районах и, соответственно, снижения вылова. Увеличение численности наваги старшего возраста привело к снижению её темпа роста. В южных районах Белого моря, где места зимних нерестовых скоплений находятся вблизи населённых пунктов, вылов наваги снизился в меньшей степени. Кроме того, здесь в значительных масштабах ведётся любительский лов, объёмы добычи которого не включены в статистику.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование размерно-возрастной структуры популяций наваги Белого, Баренцева и Карского морей в пределах всего ареала проведено впервые. Установлено, что темп роста наваги зависит от продолжительности периода с оптимальной для нагула температурой воды (0–12°C). Наиболее высоким темпом роста характеризуется навага в центральной части ареала (Мезенский залив, Воронка Белого моря, Чёшская губа Ба-

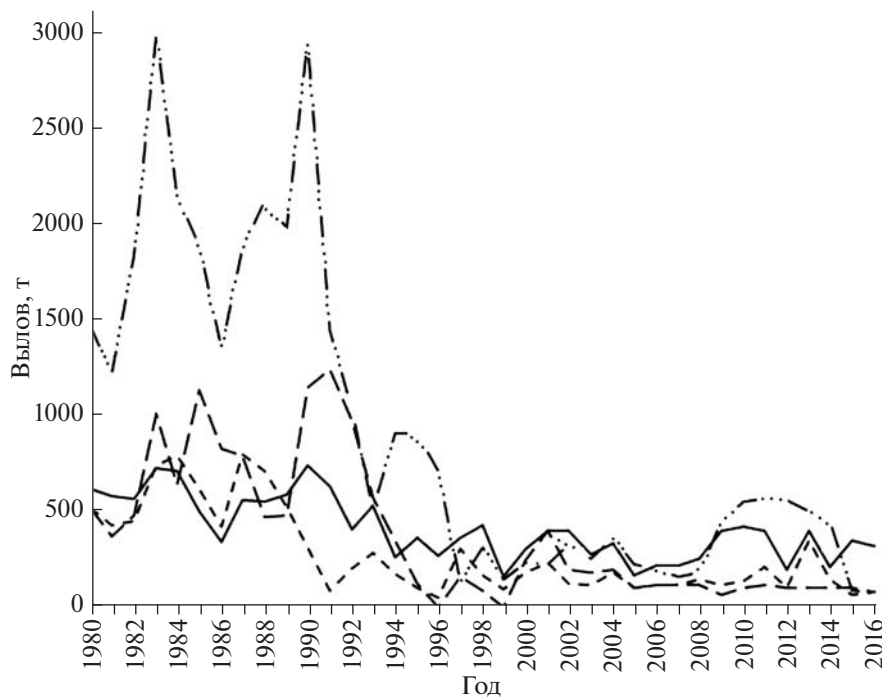


Рис. 7. Вылов наваги *Eleginus nawaga* в Онежском (—), Двинском (.....) заливах, Мезенском заливе и Воронке (---) Белого моря и в Чёшской и Хайпудырской губах и Печорском заливе Баренцева моря (-·-·-) в 1980–2016 гг.

ренцева моря), где наблюдается достаточно продолжительный сезон с положительной температурой воды (~180 сут) и умеренный прогрев (среднегодовое значение 8.5°C) моря в летний период. В Печорском заливе Баренцева моря вследствие короткого вегетационного периода (~140 сут) и относительно высокого прогрева (12.8°C) моря в летний период все возрастные группы наваги имеют наименьшие размеры. В Карской и Байдарацкой губах Карского моря, несмотря на короткий период с положительной температурой поверхностных вод (~130 сут), темп роста наваги практически сопоставим с таковым у рыб в Мезенском заливе и Воронке Белого моря. Данный факт можно объяснить тем, что в расположенных севернее Печорского залива районах температура воды в летний период редко превышает верхнюю границу оптимального для откорма наваги диапазона. Кроме того, не исключается, что в холодные периоды навага может мигрировать для откорма в прилегающие к побережью районы Карского и Баренцева морей, где присутствуют тёплые течения. Однако это предположение требует дополнительных исследований.

Среднемесячная температура воды в мае–сентябре в исследованных районах к концу 2010-х гг. по сравнению с 1960-ми гг. повысилась на 1°C, а продолжительность вегетационного периода увеличилась почти на 1 мес. В результате повысился темп роста и соответственно средняя длина и масса наваги всех возрастных групп. Увеличение

доли особей, созревающих в двухлетнем возрасте, привело к омоложению промысловых стад. Однако в удалённых районах, где с середины 1990-х гг. резко снизился пресс промысла, несмотря на ускорение темпа роста молоди, этого не произошло вследствие увеличения доли рыб старших возрастных групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов К.А. 1957. Навага Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 126–139.
- Анухина А.М. 1962. Материалы по экологии беломорской наваги // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 1. С. 55–68.
- Анухина А.М. 1963. Навага Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 144–158.
- Бабков А.И., Голиков А.Н. 1984. Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 103 с.
- Бергер В.Я. 2007. Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 60 (68). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 292 с.
- Кобелев Е.А. 1994. Осеннее распределение наваги *Eleginus nawaga* в юго-восточной части Баренцева моря // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 2. С. 226–233.
- Кобелев Е.А. 2000. Промысел и биология наваги юго-восточной части Баренцева моря // Сб. тр. конф. «Биологические ресурсы побережья российской Арктики». М.: Изд-во ВНИРО. С. 53–57.

- Козлов В.И., Абрамович Л.С. 1982. Краткий словарь рыбовода. М.: Россельхозиздат, 160 с.
- Кузьмин-Караваев Г.А. 1930. Материалы по биологии беломорской наваги // Тр. Науч. ин-та рыб. хоз-ва. Т. 5. Вып. 4. С. 55–79.
- Ланишин В.А. 1928. К вопросу о некоторых морфологических особенностях наваги // Рус. зоол. журн. Т. 8. Вып. 4. С. 17–38.
- Ланишин В.А. 1929. Возраст, темп роста и плодовитость *Eleginus navaga* // Там же. Т. 9. Вып. 3. С. 103–121.
- Мантейфель Б.П. 1945. Навага Белого моря и её промысел. Архангельск: ОГИЗ, 44 с.
- Николаев А.П. 1957. Навага Онежского залива Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 140–154.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 357 с.
- Петрова Л.М. 1971. Некоторые морфологические особенности наваги Печорского залива // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Вып. XVIII. С. 52–62.
- Покровская Т.Н. 1957. Возраст и рост наваги Карского моря // Тр. ИО АН СССР. Т. 20. С. 302–311.
- Покровская Т.Н. 1960. Географическая изменчивость биологии наваги // Там же. Т. 31. С. 19–110.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Русанова М.Н. 1963. Питание наваги в губах Карельского побережья Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоёмов Карелии. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 119–126.
- Стасенков В.А. 2016. О промысле наваги *Eleginus nawaga* (Koelreuter, 1770) // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 3. № 2 (10). С. 18–26.
- Стасенков В.А. 2017. Многолетняя динамика биологических показателей наваги *Eleginus nawaga* (Walbaum, 1792) Белого моря в связи с изменениями температурного режима водоема // Вестн. МГТУ. Т. 20. № 2. С. 370–379.
- Стасенков В.А., Щербина Л.И. 1972. Об изменении промысловой меры на навагу Белого моря и Чешской губы Баренцева моря // Тез. докл. молодых учёных ПИНРО по результатам исследований 1971 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 26–27.
- Тимакова М.Н. 1957. Питание и пищевые взаимоотношения наваги и корюшки Онежского залива Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 185–221.
- Халдинова Н.А. 1936. Материалы по размножению и развитию беломорской наваги *Eleginus navaga* (Pallas) // Зоол. журн. Т. XV. Вып. 2. С. 321–329.
- Ястребков А.А. 1964. О наваге Печорской губы // Тр. ММБИ. Вып. 5 (9). С. 125–142.

УДК 597.593.8.591.134

ВОЗРАСТ И РОСТ АТЕРИНЫ *ATHERINA BOYERI* (ATHERINIDAE) ИЗ АКВАТОРИИ ЮГО-ЗАПАДНОГО КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2020 г. Д. Н. Куцын¹ *, Ю. В. Самотой¹

¹Институт биологии южных морей РАН – ИнБЮМ РАН, Республика Крым, Севастополь, Россия

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 22.05.2019 г.

После доработки 17.07.2019 г.

Принята к публикации 17.07.2019 г.

Изучена размерно-возрастная структура и рост атерины *Atherina boyeri* из акватории Юго-Западного Крыма. Соотношение самцов и самок составляет 1.00 : 1.38; доля самцов снижается в старших возрастных группах; предельный возраст у обоих полов – 4 года. Удельная скорость роста закономерно снижается с 2.29 на 1-м году жизни до 0.25 на 2-м и до 0.10 на – 4-м. Максимальная длина и масса самок больше, чем самцов (12.3 см и 9.25 г против 10.8 см и 7.65 г). Установлено, что темп роста атерины из акватории Юго-Западного Крыма выше, чем у эстуарных и лагунных форм, обитающих в условиях лабильной солёности, но ниже, чем у морских и океанических.

Ключевые слова: атерина *Atherina boyeri*, возраст, рост, уравнение Бергаланфи, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S004287522003011X

Атерина *Atherina boyeri* – короткоциклический эвригалинный вид, широко распространённый и многочисленный в морях Средиземноморского бассейна, встречается в Северо-Восточной Атлантике, от Азорских о-вов до берегов Голландии и северо-западного побережья Шотландии (Quignard, Pras, 1986). Населяет главным образом прибрежные и эстуарные морские воды, лагуны, реже внутренние водоёмы, от пресных до солёных; пелагический планктофаг. В Чёрном и Азовском морях нерестится с мая по август. В Средиземном море промысловый вид; в Чёрном и Азовском морях, несмотря на высокую численность, специализированный промысел не развит (Световидов, 1964).

В пределах средиземноморской и восточноатлантической частей ареала *A. boyeri* активно изучается. Имеются сведения о размерно-возрастных характеристиках, росте и воспроизводстве атерины турецкого (Gurkan et al., 2010; İlhan, İlhan, 2018), греческого (Leonardos, Sinis, 2000) побережий Средиземного моря, португальского (Pombo et al., 2005) и испанского (Fernández-Delgado et al., 1988) побережий Атлантики, пролива Ла-Манш (Henderson, Vamber, 1987) и прибрежных вод Западной Англии и Шотландии (Creesh, 1992). Опубликовано ряд работ по биологии атерин из внутренних водоёмов: Аральского (Маркевич, 1977) и Каспийского (Patimar et al., 2009; Устарбекова, Джабраилов, 2012) морей, озёр Турции (Özeren, 2009) и Греции (Leonardos, 2001). При этом биология атерины Чёрного моря изучена крайне слабо:

имеются некоторые сведения о росте, возрасте, питании и воспроизводстве (Ткачева, 1950), а также данные о распространении и биологии *A. boyeri* северо-западной части Чёрного моря (Солис, 1987).

Отдельной проблемой является таксономический статус *A. boyeri*. В современных каталогах и списках видов для Чёрного моря приводятся два вида атерин – *A. hepsetus* и *A. boyeri* (Васильева, 2007). Валидность первого не вызывает сомнений, а видовая принадлежность представителей локальных популяций, включаемых в *A. boyeri*, остаётся дискуссионным вопросом. Вероятно, в пределах бассейна Чёрного моря обитает до трёх криптических видов, обнаруживающих высокий уровень генетической дивергенции, с одной стороны, и ту или иную степень перекрывания морфологических признаков – с другой (Васильева, 2017). В этой связи следует уточнить, что объектом текущего исследования являлась атерина, характеризующаяся отсутствием капсуловидных расширений гемальных дуг, числом жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге > 30. Данная форма может быть идентифицирована как *A. bonapartei* (Мешков, 1941; Драпкин, 1968) или как *A. mochon* (Васильева, 2017). В то же время, согласно современным таксономическим представлениям (Fricke et al., 2019), *A. bonapartei* и *A. mochon* являются синонимами *A. boyeri*.

Исходя из малоизученности *A. boyeri* Чёрного моря и её потенциальной промысловой значимости (в качестве сырья для производства рыбной

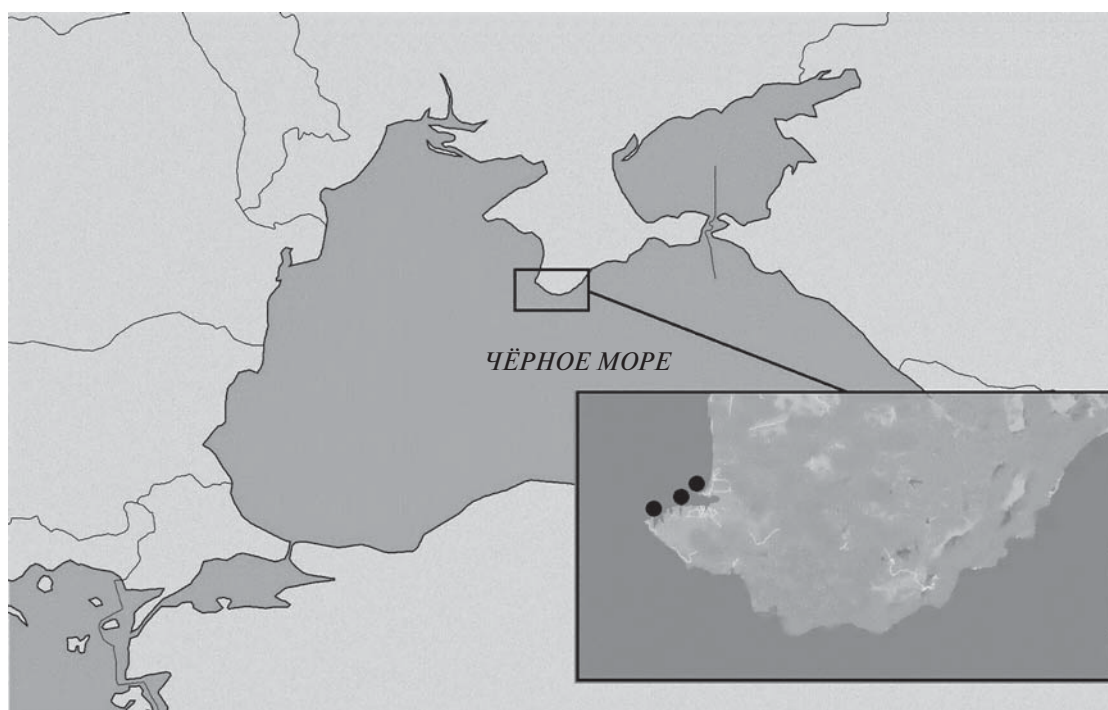


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) – места отбора проб.

муки и в других технических целях), изучение её возраста и роста видится актуальной проблемой, особенно в контексте климатических изменений и увеличения антропогенной нагрузки на экосистемы. Изучение географической изменчивости биологических показателей атерины в связи с гидрометеорологическими условиями может оказаться весьма информативным в выявлении основных закономерностей её адаптации.

Цель работы – изучить размерно-возрастной состав и закономерности роста *A. boyeri* Чёрного моря, а также проанализировать географическую изменчивость её биологических особенностей в связи с условиями обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отлавливали в бухтах Казачья, Стрелецкая, Севастопольская и в районе м. Толстый (рис. 1) в феврале–мае 2012–2018 гг. ставными неводами (ячея сетного полотна 6 мм), выставяемыми на глубине 12–15 м. Всех рыб (1188 экз.) подвергали полному биологическому анализу согласно стандартным методикам (Правдин, 1966). Общую длину (TL) измеряли с точностью до 0.1 см, массу – до 0.01 г. Возраст определяли по отолитам. Годовым кольцом считали границу между внутренним краем широкой опаковой (светлой в отражённом свете) зоны летнего прироста и внешним краем узкой гиалиновой (тёмной в отражённом свете) зоны зимнего прироста.

Для анализа линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976): $L = L_{\infty}(1 - e^{-k(t - t_0)})$ и $W = W_{\infty}(1 - e^{-k(t - t_0)})^b$, где L_{∞} – асимптотическая длина, W_{∞} – асимптотическая масса; k – константа, характеризующая скорость приближения L к L_{∞} ; t_0 – возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой модели равны 0; b – показатель степени в зависимости массы от длины ($W = aL^b$). Удельную скорость роста определяли по формуле Шмальгаузена–Броди (Мина, Клевезаль, 1976): $C = (\lg L_2 - \lg L_1)/0.4343\Delta t$, где L_2 – длина рыбы в конце наблюдения, L_1 – длина в начале наблюдения, Δt – период наблюдения. Рассчитывали индекс роста для линейных размеров и массы (Pauly et al., 1988): $\varphi = \lg k + 2\lg L_{\infty}$ и $\varphi' = \lg k + (2\lg W_{\infty})/3$. В основу расчётов положены наблюдаемые значения размеров.

При описании размерно-возрастной структуры использовали следующие статистические критерии: для проверки нормальности распределения – W -критерий Шапиро–Уилка, для оценки различий длины и массы в выборках самок и самцов – U -критерий Манна–Уитни, для оценки соотношения полов – χ^2 -тест. Статистический анализ выполнен с применением программных пакетов MS Excel и Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее соотношение самцов и самок составляет 1.00 : 1.38, отличия от 1 : 1 статистически значимы (χ^2 -тест, $df = 1$, $p < 0.05$). Половой состав меняется в старших возрастных группах. Доля самцов на первом году жизни составляет 46%, затем сокращается до 33% к третьему году и до 14% – к концу жизненного цикла (рис. 2).

Длина самок в уловах варьирует в пределах 5.4–12.3 (8.45 ± 0.04) см, самцов – 5.3–10.8 (8.22 ± 0.04) см (рис. 3а). Распределение по линейным размерам у самок в уловах отличается от нормального (W -критерий, $n = 687$, $p < 0.05$), у самцов – близко к нормальному (W -критерий, $n = 501$, $p = 0.07$). Различия между средней длиной самок и самцов статистически достоверны (U -критерий, $n_f = 687$, $n_m = 501$, $p < 0.05$), что связано с преобладанием самок в старших возрастных группах. Для обоих полов средняя длина составляет 8.26 ± 0.02 см ($n = 1188$).

Масса самок варьирует в пределах 1.06–9.25 (4.01 ± 0.06) г, самцов – 0.99–7.65 (3.47 ± 0.07) г (рис. 3б). Распределение по массе как самок, так и самцов отличается от нормального (W -критерий, $n_f = 602$, $n_m = 396$, $p < 0.01$). Различия средней массы самок и самцов достоверны (U -критерий, $n_f = 602$, $n_m = 396$, $p < 0.01$). Для обоих полов средняя масса составляет 3.77 ± 0.05 ($n = 998$).

Максимальный возраст у обоих полов составляет 4 года (рис. 3в). К трём годам погибает 82% половозрелых самцов и несколько меньше (74%) самок, что обуславливает преобладание последних.

По наблюденным данным, рост атерины характеризуется двумя этапами. На первом, в течение 1-го года жизни, темп роста наиболее высокий, и к началу 2-го года, когда наступает половое созревание, особи обоих полов достигают в среднем TL 6.40 см и массы 1.79 г (табл. 1). Удельная скорость роста на данном этапе составляет 2.29. После полового созревания начинается второй этап, который характеризуется линейно замедляющимся ростом и близким к изометрическому набором массы ($b = 2.89$ в уравнении зависимости массы от длины для обоих полов), и к концу жиз-

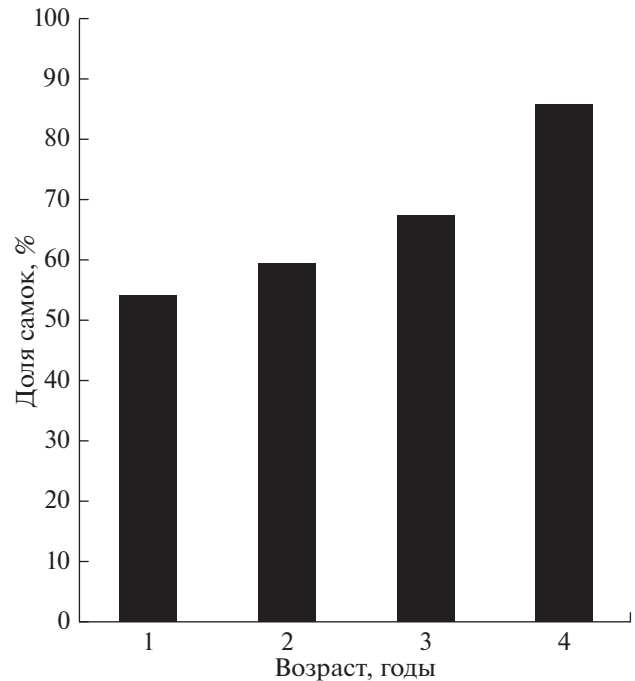


Рис. 2. Доля самок в разных возрастных группах атерины *Atherina boyeri* на акватории Юго-Западного Крыма.

ненного цикла, в возрасте 4 года, атерина достигает TL 10.54 см и массы 6.93 г. Удельная скорость роста на втором этапе закономерно снижается с 0.25 на 2-м году жизни до 0.10 на 4-м.

Функция Форда–Уолфорда (Walford, 1946) для обоих полов имеет вид: $L_{(t+1)} = 0.72L_t + 3.61$ ($R^2 = 0.997$), а её значение в точке пересечения с прямой $L_{(t+1)} = L_t$ близко к расчётным L_∞ и составляет 12.97 см, что указывает на высокую достоверность аппроксимации эмпирической кривой роста уравнением Бергаланфи (табл. 2). Межполовые различия значений коэффициентов уравнения Бергаланфи и индексов роста выражены слабо. Для атерины характерно высокое значение параметра $k = 0.32$, свойственное для короткоциклических рыб, и в соответствии с которым 50%-ной предельной дли-

Таблица 1. Длина (TL) и масса атерины *Atherina boyeri* разных возрастных групп из акватории Юго-Западного Крыма ($M \pm S.E.$)

Возраст, годы	Самцы			Самки			Оба пола		
	TL , см	Масса, г	n , экз.	TL , см	Масса, г	n , экз.	TL , см	Масса, г	n , экз.
1	6.40 ± 0.05	1.74 ± 0.04	51	6.40 ± 0.05	1.83 ± 0.05	60	6.40 ± 0.03	1.79 ± 0.03	111
2	8.13 ± 0.04	3.38 ± 0.06	276	8.26 ± 0.04	3.71 ± 0.06	402	8.21 ± 0.03	3.57 ± 0.04	678
3	9.47 ± 0.06	5.49 ± 0.11	51	9.63 ± 0.06	5.81 ± 0.09	104	9.57 ± 0.04	5.70 ± 0.07	156
4	10.20 ± 0.18	6.48 ± 0.20	2	10.60 ± 0.16	7.00 ± 0.35	12	10.54 ± 0.14	6.93 ± 0.31	14

Примечание. $M \pm S.E.$ – среднее значение и стандартная ошибка.

КУЦЫН, САМОТОЙ

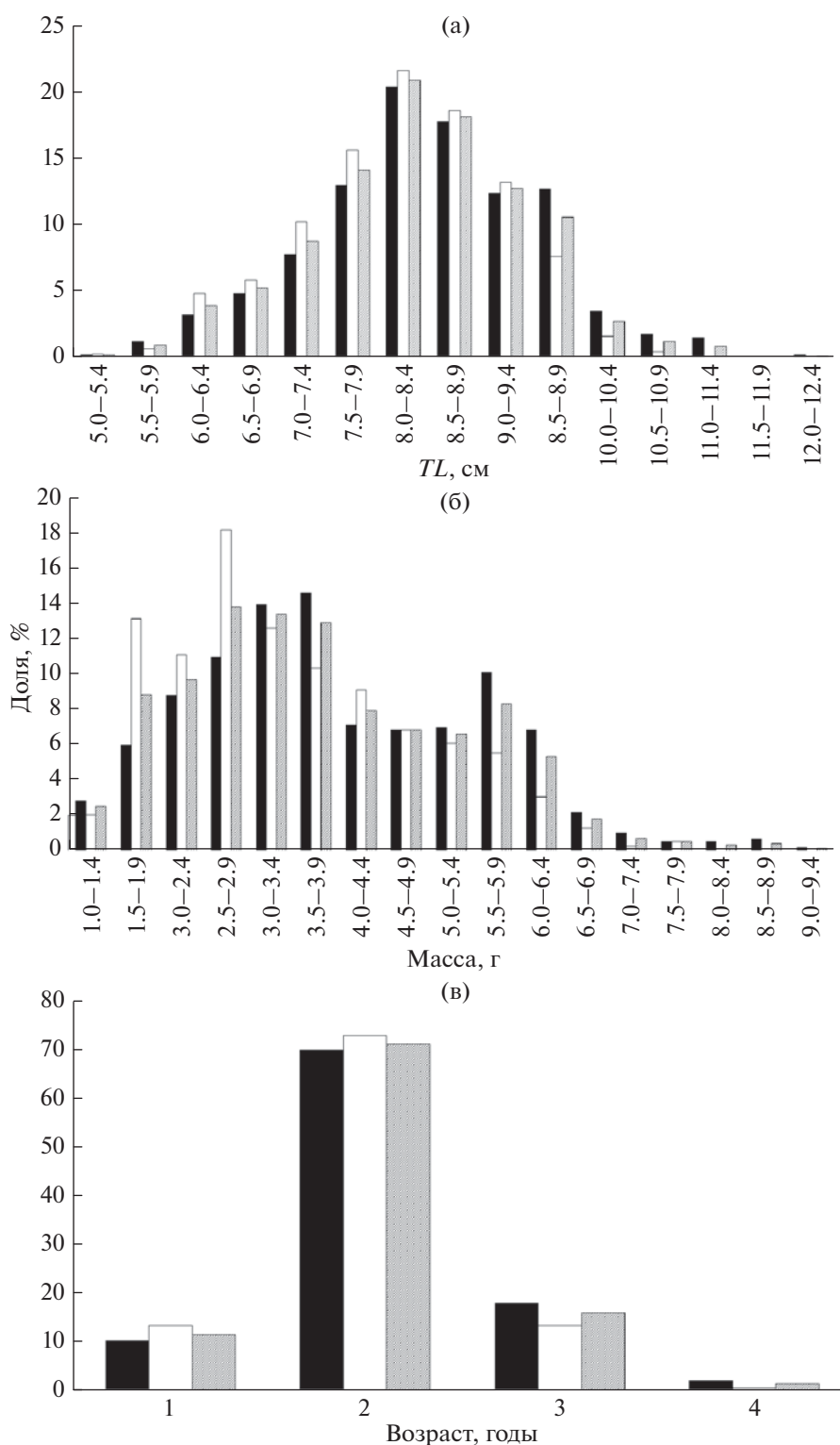


Рис. 3. Размерно-возрастной состав уловов атерины *Atherina boyeri* у юго-западного побережья Крыма: а – длина (TL), б – масса, в – возраст; (■) – самки, (□) – самцы, (▨) – оба пола.

ны особи *A. boyeri* достигают уже к концу первого года жизни. Кривая, описывающая линейный рост атерины для обоих полов по уравнению Бер-таланфи, представлена на рис. 4.

ОБСУЖДЕНИЕ

Структура популяции и особенности роста рыб формируются в соответствии с наследственными факторами, промыслом и условиями сре-

Таблица 2. Коэффициенты уравнений Бергаланфи, зависимости длина—масса и индексы роста атерины *Atherina boyeri* из разных частей ареала

Регион	Пол	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	W_{∞} , г	a	b	t_0 , год	ϕ	ϕ'	Источник информации
Чёрное море, Юго-Западный Крым	Самки	13.04	0.33	5.96	0.0090	2.81	-0.21	1.75	0.26	Наши данные
	Самцы	12.05	0.37	5.36	0.0070	2.95	-0.29	1.73	0.26	
	Оба пола	12.99	0.32	5.69	0.0080	2.89	-0.27	1.73	0.26	
Лагуна Риа де Авейро, Западная Португалия	То же	11.60	0.10		0.0031	3.35	-3.80	1.12		Pombo et al., 2005
Лагуны Месолонги и Этоликон, Западная Греция	»	11.58	0.24		0.0042	3.15	-1.27	1.51		Leonardos, Simis, 2000
Эгейское море, Измирский залив	»	13.45	0.23		0.0052	3.08	-1.89	1.62		Sezen, 2005
Система эстуариев оз. Вистонис, Северная Греция	Самки	16.65	0.16				-1.90	1.65		Koutrakis et al., 2004
	Самцы	12.81	0.26				-1.64	1.63		
	Оба пола	11.70	0.35			3.22	-0.99	1.68		
Озеро Трихонис, Греция	То же	11.24	0.42			3.18	-0.40	1.72		Leonardos, 2001
Озеро Изник, Турция	»	14.11	0.27		0.0040	3.21	-0.49	1.73		Özeren, 2009
Лагуна Мар Менор, юго-восток Иберийского п-ова	Самки	8.46	0.81			3.04	-0.65	1.76		Andreu-Soler et al., 2003
	Самцы	8.19	0.91			3.11	-0.45	1.79		
Адриатическое море, восточная часть	Самки	10.58	1.19				0.006	2.12		Bartulovic et al., 2004
	Самцы	9.91	0.97				-0.19	1.98		
	Оба пола	13.50	0.37				-0.97	1.83		
Каспийское море, юго-восточная часть	Самки	16.28	0.27		0.0053	3.06	-0.73	1.85		Patimar et al., 2009
	Самцы	15.52	0.28		0.0050	3.02	-0.74	1.83		
Ла Манш	Оба пола	13.80	0.70					2.12		Henderson, Bamber, 1987

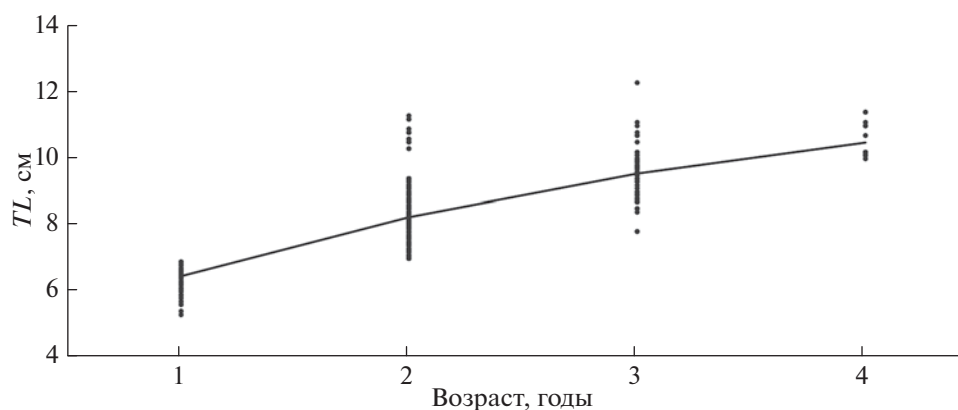


Рис. 4. Кривая линейного роста (TL) атерины *Atherina boyeri* акватории Юго-Западного Крыма, описываемая уравнением Бергаланфи (оба пола).

ды, определяющими направление и интенсивность отбора (Шмальгаузен, 1968; Никольский, 1974; Шварц, 1980). Промысел атерины в исследуемой акватории не развит, поэтому следует полагать, что её биологические особенности определяются, прежде всего, условиями обитания.

Для исследуемой группировки *A. boyeri* установлена повышенная смертность самцов и преобладание самок среди особей старших возрастов. Подобная картина характерна для *A. boyeri* юго-восточной части Каспия (соотношение полов 1.00 : 1.30) (Patimar et al., 2009), лагун Западной Греции (1.00 : 1.24) (Leonardos, Sinis, 2000), эстуария р. Мала Неретва в Хорватии (1.00 : 1.30) (Bartulovic et al., 2004), системы эстуариев оз. Вистонис в Северной Греции (1.00 : 2.50) (Koutrakis et al., 2004) и согласуется с представлениями об эволюционной роли полов, в соответствии с которыми повышенная смертность самцов, связанная, как правило, с более широкой нормой реакции, является выгодной формой информационного взаимодействия популяции со средой, обеспечивающей элиминацию вредных мутаций и закрепление наиболее адаптивных признаков (Геодакян, 1974). С этой точки зрения повышенная смертность самцов *A. boyeri* и преобладание самок – свидетельство отбора, обеспечивающего высокую скорость адапционного ответа и устойчивость к лабильным условиям среды, что вносит весомый вклад в формирование эврибионтности данного вида и широкую его экспансию.

По темпу линейного роста *A. boyeri* из акватории Юго-Западного Крыма занимает промежуточное положение в ряду атерин из других районов (табл. 2). Согласно индексу линейного роста ф, наибольшее сходство по данному показателю обнаруживается с атеринами пресноводных озёр Греции и Турции. При этом исследуемая группировка уступает *A. boyeri* из Ла Манша, Адриатического моря и Юго-Восточного Каспия. В то же

время темп роста атерины Юго-Западного Крыма выше, чем у форм из эстуария Риа де Авейро в Португалии, системы эстуариев оз. Вистонис в Северной Греции, лагун Западной Греции. По всей видимости, низкий темп роста *A. boyeri* из данных акваторий связан с лабильной солёностью, которая варьирует в широких пределах – 0–35‰ (Koutrakis et al., 2004; Pombo et al., 2005).

Имеются сведения о том, что темп роста и предельные размеры *A. boyeri* связаны с солёностью и закономерно снижаются с её уменьшением (Henderson, Vamber, 1987). В соответствии с этим утверждением наиболее быстрорастущими являются атерины открытого моря, а прибрежные и солоноватоводные растут медленнее, и наиболее тугорослые формы – пресноводные. Однако проведённый анализ свидетельствует, что наиболее тугорослыми следует считать представителей из солоноватоводных акваторий с неустойчивой солёностью, что может объясняться необходимостью энергетических трат на водно-солевой обмен и его адаптацию к периодически сменяемым условиям. Помимо физиологических предпосылок замедления роста в условиях лабильной солёности, можно предположить и действие отбора, направление которого постоянно меняется, не позволяя закрепиться вариантам признаков, позволяющим наиболее эффективно использовать ресурсы экосистемы.

Следует отметить, что температурные условия не обнаруживают такого выраженного влияния на рост *A. boyeri*, как солёность. Так, наибольшим темпом роста обладают популяции из Северо-Восточной Атлантики, Адриатики и Юго-Восточного Каспия – регионов, совершенно разных по температурному режиму. *A. boyeri* акватории Юго-Западного Крыма обитает в условиях сравнительно низкой температуры, сезонности и континентального климата. В этой связи следовало бы ожидать более высокое значение L_{∞} и низкое k по сравне-

нию с популяциями низких широт, что в реальности либо вовсе не наблюдается, либо выражено слабо.

Таким образом, по своим биологическим особенностям *A. boyeri* из акватории Юго-Западного Крыма мало отличается от популяций из районов со стабильным режимом солёности, как морских, так и пресноводных. При этом темп её роста и предельные размеры выше, чем у представителей из эстуарных районов с лабильной солёностью, что следует учитывать при организации промысла в пределах Азово-Черноморского бассейна.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена при поддержке темы государственного задания “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” № АААА-А18-118020890074-2 (ИМБИ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Васильева Е.Д. 2017. Диагностические признаки и таксономия средиземноморских атерин из группы *Atherina boyeri* (Atherinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 6. С. 627–639.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217060145>
- Геодакян В.А. 1974. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 3. С. 376–385.
- Драпкин Е.И. 1968. О морфологических признаках черноморско-азовских атерин (Pisces, Atherinidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. Вып. 6. С. 47–54.
- Маркевич Н.Б. 1977. Некоторые морфологические показатели атерины *Atherina tochon pontica* Eichwald в Аральском море в связи с возрастной структурой ее популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4 (105). С. 698–707.
- Мешков М.М. 1941. К систематике рыб семейства Atherinidae Черного и Каспийского морей // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 400–407.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Правдин И. Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 391 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Солис М.В. 1987. Атерина *Atherina boyeri pontica* Risso северо-западной части Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Ткачева К.С. 1950. К биологии атерин Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. Вып. 9. С. 81–94.
- Устарбекова Д.А., Джабраилов Ю.М. 2012. Особенности биологии атерины *Atherina boyeri caspia* (Eichwald, 1838) Каспийского моря // Изв. ДГПУ. Естеств. и точ. науки. № 4 (21). С. 39–44.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 277 с.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 451 с.
- Andreu-Soler A., Oliva-Paterna F.J., Fernandez-Delgado C., Torralva M. 2003. Age and growth of the sand smelt, *Atherina boyeri* (Risso 1810), in the Mar Menor coastal lagoon (SE Iberian Peninsula) // J. Appl. Ichthyol. V. 19. P. 202–208.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00477.x>
- Bartulovic V., Glamuzina B., Conides A. et al. 2004. Age, growth, mortality and sex ratio of sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces: Atherinidae) in the estuary of the Mala Neretva River (middle-eastern Adriatic, Croatia) // Ibid. V. 20. P. 427–430.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00560.x>
- Bertalanffy L. Von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // Human Biol. V. 10. P. 181–213.
<https://doi.org/10.2307/41447359>
- Creech S. 1992. A multivariate morphometric investigation of *Atherina boyeri* Risso, 1810 and *A. presbyter* Cuvier, 1829 (Teleostei: Atherinidae): Morphometric evidence in support of the two species // J. Fish Biol. V. 41. P. 341–353.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02663.x>
- Fernández-Delgado C., Hernando J.A., Herrera M., Bellido M. 1988. Life-history patterns of the sandsmelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 in the estuary of the Guadalquivir River, Spain // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 27. P. 697–706.
[https://doi.org/10.1016/0272-7714\(88\)90076-5](https://doi.org/10.1016/0272-7714(88)90076-5)
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan, R. (eds.). 2019. Eschmeyer’s catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 05/2019)
- Gurkan S., Bayhan B., Can Akcinar S., Taskavak E. 2010. Length–weight relationship of fish from shallow waters of Candarli Bay (North Aegean Sea, Turkey) // Pakistan J. Zool. V. 42. № 4. P. 495–498.
- Henderson P.A., Bamber R.N. 1987. On reproductive biology of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso (Pisces: Atherinidae) and its evolutionary potential // Biol. J. Linn. Soc. V. 32. № 4. P. 395–415.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb00440.x>
- Ilhan A., Ilhan D. 2018. Length–weight relationship and condition of big-scale sand smelt (*Atherina boyeri* Risso, 1810) from Marmara Lake (Manisa) and Homa Lagoon (İzmir) // Black Sea J. Sci. V. 8. № 1. P. 25–34.
<https://doi.org/10.31466/kfbd.403014>
- Koutrakis E.T., Kamidis N.I., Leonardos I.D. 2004. Age, growth and mortality of a semi-isolated lagoon population of sand smelt, *Atherina boyeri* (Risso, 1810) (Pisces: Atherinidae) in an estuarine system of northern Greece // J. Appl. Ichthyol. V. 20. P. 382–388.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00583.x>
- Leonardos I.D. 2001. Ecology and exploitation pattern of a landlocked population of sand smelt, *Atherina boyeri* (Risso, 1810), in Trichonis Lake (western Greece) // Ibid. V. 17. P. 262–266.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2001.00296.x>

- Leonardos I., Sinis A.* 2000. Age, growth and mortality of *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces: Atherinidae) in the Mesolongi and Etolikon lagoons (W. Greece) // *Fish. Res.* V. 45. P. 81–91.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00097-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00097-1)
- Özeren S.C.* 2009. Age, growth and reproductive biology of the sand smelt *Atherina boyeri*, Risso 1810 (Pisces: Atherinidae) in Lake Iznik, Turkey // *J. Fish Int.* V. 4. P. 34–39.
- Patimar R., Yousefi M., Hosieni S.M.* 2009. Age, growth and reproduction of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 in the Gomishan wetland – southeast Caspian Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 81. P. 457–462.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.12.007>
- 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.
- Pombo L., Elliott M., Rebelo J.E.* 2005. Ecology, age and growth of *Atherina boyeri* and *Atherina presbyter* in the Ria de Aveiro, Portugal // *Cybium.* V. 29. № 1. P. 47–55.
- Quignard J.P., Pras A.* 1986. Atherinidae // *Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean.* Paris: UNESCO. P. 1207–1210.
- Sezen B.* 2005. İzmir Homa Lagünü gümüş balığı (*Atherina boyeri* Risso, 1810) populasyonunun biyolojik özelliklerinin incelenmesi. Ege Üniv. Fen Bilimleri Enst. (Yüksek Lisans Tezi). 85 S.
- Walford L.A.* 1946. A new graphic method of describing the growth of animals // *Biol. Bull.* V. 90. № 2. P. 141–147.

ВОСПРОИЗВОДСТВО, РОСТ, СМЕРТНОСТЬ И ВЫЛОВ ЖЁЛТОЙ СУЛТАНКИ *UPENEUS SULPHUREUS* (MULLIDAE) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ БЕНГАЛЬСКОГО ЗАЛИВА, БАНГЛАДЕШ[#]

© 2020 г. М. Актер^{1,2}, С. М. Шарифуззаман¹*, С. Джан³, М. Рашед-Ун-Наби⁴

¹Институт морских наук университета Читтагонг, Читтагонг, Бангладеш

²Шахджалальский университет науки и техники, Силхет, Бангладеш

³Научно-исследовательский институт рыбного хозяйства Жёлтого моря
Китайской академии рыбохозяйственных наук, Циндао, Китай

⁴Университет Читтагонг, Читтагонг, Бангладеш

*E-mail: sharifuzzaman.imsf@gmail.com

Поступила в редакцию 15.11.2019 г.

После доработки 19.12.2019 г.

Принята к публикации 24.12.2019 г.

Информация о состоянии запасов и репродуктивной биологии имеет важное значение для сохранения рыбных запасов и планирования управления ими. Рассмотрены воспроизводство, рост, смертность и объемы вылова жёлтой султанки *Upeneus sulphureus* (Mullidae), которая является малоценной пищевой рыбой, в больших количествах вылавливаемой в качестве прилова на кустарном и промышленном промысле у юго-восточного побережья Бангладеш в северной части Бенгальского залива. Данные собирали ежемесячно, получая пробы из местного центра выгрузки уловов. Динамика изменения гонадосоматического индекса показала, что *U. sulphureus* нерестится дважды в год – в январе–мае и августе–октябре. Плодовитость рыб положительно коррелировала с массой тела и гонад и варьировала от 15128 до 97274 икринок при массе тела рыб 11.30–58.73 г. Ежемесячные данные по размерному составу анализировали с помощью программного пакета FISAT, при этом параметры уравнения Берталанфи, учитывающего сезонные изменения темпа роста, составили соответственно: $L_{\infty} - 21.80$ см, $K - 0.54$ в год, $C - 0.5$, $WP - 0.1$ и $Rn - 0.300$. Кроме того, значение коэффициента общей смертности Z (2.24), вычисленное с учётом сезонной динамики роста, было меньше такового, определённого по осреднённым данным (4.16). Мгновенные коэффициенты естественной и промысловой смертности, рассчитанные исходя из величины общей смертности без учёта сезонной динамики роста, составили 1.31 и 2.86 соответственно. Кроме того, в анализе улова на единицу пополнения высокий коэффициент эксплуатации ($E = 0.69$) был близок к максимальному ($E_{\max} = 0.75$). Это позволяет предположить, что *U. sulphureus* эксплуатируется на уровне, близком к максимальному равномерному вылову. Поэтому дальнейшее увеличение промыслового усилия может привести к сокращению запасов *U. sulphureus* в прибрежных водах Бангладеш.

Ключевые слова: жёлтая султанка *Upeneus sulphureus*, воспроизводство, Бенгальский залив, FISAT.

DOI: 10.31857/S0042875220030017

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.585.2.591.39

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *INIMICUS SINENSIS* (SYNANCEIIDAE)

© 2020 г. Н. Г. Емельянова¹, Д. А. Павлов¹, *

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 04.06.2019 г.

После доработки 11.07.2019 г.

Принята к публикации 17.07.2019 г.

Строение гонад, цитологическое состояние ооцитов, ультраструктуру оболочки ооцитов и морфологию сперматозоидов исследовали у особей *Inimicus sinensis* длиной 120–230 мм с гонадами преимущественно IV стадии зрелости. Самцы имеют гипертрофированный мочевой пузырь. Судя по распределению ооцитов в яичниках, тип оогенеза непрерывный и икротетание порционное. Ооциты периода созревания имеют диаметр более 600–700 мкм. Порционная плодовитость составила в среднем 15380 ооцитов. Лучистая оболочка (*zona radiata*) завершивших рост ооцитов имеет толщину в среднем 10.2 мкм и состоит из двух слоёв. Узкий поверхностный слой толщиной около 0.34 мкм, очевидно, является хорионом. Ультраструктура сперматозоидов *I. sinensis* существенно не отличается от таковой у других Scorpaenoidei с внешним осеменением. Центриолярный комплекс характеризуется ортогональным расположением центриолей. По строению яичников представители рода *Inimicus* сближаются с подавляющим большинством костистых рыб и живородящих видов родов *Sebastes* и *Sebastes*, в то время как многие представители подотряда Scorpaenoidei имеют уникальное строение яичников с центральной яйценосной стромой, окружённой ооцитами и прикреплённой к передней части гонады. В соответствии с существующими филогенетическими схемами такой тип яичников появился параллельно и независимо в нескольких эволюционных линиях.

Ключевые слова: *Inimicus sinensis*, Scorpaenoidei, оогенез, ультраструктура оболочки ооцита, морфология сперматозоидов.

DOI: 10.31857/S0042875220030108

Скорпеновидные рыбы (подотряд Scorpaenoidei) включают около 500 видов, распространённых преимущественно в Индо-Пацифике (Fricke et al., 2019). Почти все виды тропической зоны имеют ядовитые плавниковые лучи, но обладают ценными вкусовыми качествами и являются объектами местного промысла или спортивного рыболовства. Ярко окрашенные виды (*Scorpaena brasiliensis*, *Taenianotus triacanthus*, *Scorpaenopsis macrochir*, *Rhinopias frondosa*, *Rh. eschmeyeri*) широко используются в аквариумном бизнесе. Яд некоторых видов используется в медицине (Santhanam, 2019). Скорпеновидные рыбы являются важным компонентом трофической цепи, а во многих экосистемах — её конечным звеном. Тропические виды обитают преимущественно на мелководьях прибрежной зоны и поэтому особенно уязвимы к глобальному изменению климата и антропогенному воздействию, включая загрязнение акватории и неконтролируемый вылов. Охрана и восстановление популяций скорпеновидных рыб невозможны без сведений об их жизненных циклах, но биология большинства видов

остаётся неисследованной (Kwik, 2011). Филогенетические отношения и таксономия видов подотряда Scorpaenoidei являются предметом интенсивных исследований (Smith, Wheeler, 2004; Smith et al., 2018).

Род *Inimicus* (японские бородавчатки), включающий 10 видов, относится к подсемейству Choridactylinae семейства Synanceiidae (Froese, Pauly, 2019). Все представители рода обладают двумя свободными передними (нижними) лучами грудного плавника, которые используются для перемещения по дну. Кроме этого, свободные лучи служат опорой для атак на добычу, проплывающую над рыбой. Подобные свободные лучи грудного плавника, которые, по-видимому, не несут сенсорную функцию, а применяются для “хождения” по дну, имеются у некоторых других представителей отряда Scorpaeniformes: *Choridactylus* (Synanceiidae: Choridactylinae), *Minous* (Synanceiidae: Minoinae), *Prionotus*, *Trigla* (Triglidae), *Apistus* (Apistidae) (Gosline, 1994). Представители рода *Inimicus* — хищники-засадчики, ведут ночной образ жизни и частично зарываются в грунт в свет-

лое время суток. При зарывании глаза, расположенные в верхней части головы, остаются на поверхности, а грудные плавники расправлены, что позволяет совершать быстрый бросок на добычу. Насколько известно, этих рыб не поедают другие животные. При возникновении опасности рыба поднимает колючие лучи спинного плавника, расправляет грудные плавники, демонстрируя их контрастно окрашенную внутреннюю поверхность, и совершает веерные движения ярко окрашенным хвостовым плавником. Колючие лучи спинного плавника особенно ядовиты. Укол чрезвычайно болезненный, а боль, сопровождающаяся опухолью поражённой конечности, может длиться в течение нескольких часов или даже суток. Рыбы могут содержаться в сравнительно небольших (~135 л) аквариумах, но поодиночке во избежание агрессии (Scott, 2001). В отличие от большинства скорпеновидных рыб, являющихся живородящими или с икрой, которая развивается в кладках, заключённых в желеобразную массу, представители рода *Inimicus* вымётывают одиночные пелагические яйца. Такой способ размножения рассматривается как наиболее генерализованный в подотряде Scorpaenoidei (Wourms, 1991; Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2013).

Японская бородавчатка *I. japonicus* – перспективный объект культивирования в прибрежных регионах Китая и Японии (Liu, Quan, 2005). Использование этого вида в полноциклового аквакультуре связано как с высокими вкусовыми качествами рыб, так и с крупными личинками (TL 4.0 мм при вылуплении и 4.9 мм при переходе на экзогенное питание), способными потреблять сравнительно крупный стартовый корм (коловраток) (Wang et al., 2013). Исследовали следующие особенности жизненного цикла *I. japonicus*: динамику размножения в природе (Nozaki et al., 2003), потребление кислорода взрослыми особями в течение суток (Hirata et al., 2001), оогенез в естественных и искусственных условиях (Watanabe, 2006), сперматогенез в условиях культивирования (Watanabe, 2012), развитие эмбрионов, личинок и ювенильных особей и устойчивость молодых к солёности (Wang et al., 2013).

Объект данного исследования – *I. sinensis*. Этот вид обитает в прибрежной зоне Южного Китая и Вьетнама, южнее от Явы и Бали до залива Шарк в Западной Австралии; находки вида известны на западном побережье о-ва Лусон, а также у Шри-Ланки и южного побережья Индии. Часто попадает в тралы на мягких и песчаных грунтах (Carpenter, Niem, 1999). Рыбы распространены в прибрежных регионах тропических океанов в лагунах и на коралловых рифах на глубине от 5 до 90 м. Максимальная длина (TL) составляет 260 мм (Froese, Pauly, 2019). Как и *I. japonicus*, *I. sinensis* может рассматриваться как потенциальный объект аквакультуры в Юго-Восточной Азии, но

его репродуктивные характеристики до настоящего времени остаются неизвестными.

Цель работы – изучить некоторые особенности биологии размножения *I. sinensis*, включая строение гонад и морфологию половых клеток.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Свежевыловленные особи *I. sinensis* приобретены на рыбных рынках г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама) в 2015–2017 гг. Первичную обработку и фиксацию материала проводили на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Нячанг). Биологический анализ включал определение стандартной длины (SL) до конца чешуйного покрова, полной длины (TL) до заднего края хвостового плавника, массы тела (W), массы тела без внутренностей (w) и массы гонад (g). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали по формуле: $ГСИ = g/w \times 100$. Соотношение между массой (W , г) и длиной (TL , см) рыб определяли, используя уравнение степенной зависимости (Sparre, Venema, 1998): $W = aTL^b$. Порционную плодовитость самок с гонадами IV стадии зрелости определяли весовым методом, подсчитывая число ооцитов диаметром >600 мкм во фрагменте гонады массой 0.04–0.10 г.

Для анализа размерного состава ооцитов использовали фрагменты гонад, помещённые в физиологический раствор. Изображения клеток получали с помощью микроскопа Nikon Eclipse E-200 (Япония) и видеокамеры. Измерения диаметра ооцитов (>50 мкм) проведены с использованием программы ImageJ.

Половозрелые самцы ряда видов рыб подотряда Scorpaenoidei обладают гипертрофированным мочевым пузырьком. Предполагается, что содержимое мочевого пузыря используется в процессе размножения (Павлов, Емельянова, 2007, 2013; Pavlov, Emel'yanova, 2010). Длину (K) и ширину (k) наполненного мочевого пузыря измеряли с помощью электронного штангенциркуля. Объём мочевого пузыря (V) рассчитывали по формуле для сплюснутого сфероиды: $V = \pi/6 \times K^2 \times k$.

Для световой микроскопии фрагменты яичников фиксировали в жидкости Буэна; дальнейшая гистологическая обработка проведена общепринятыми методами (Роскин, Левинсон, 1957). Для сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) половых клеток фиксировали фрагменты яичников и семенников половозрелых особей и единичные овулировавшие ооциты, обнаруженные при вскрытии одной из самок. Фиксатором служила смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере pH 7.4 с добавлением хлористого натрия (2.5%) и сахарозы

Таблица 1. Биологические показатели особей *Inimicus sinensis* с гонадами IV стадии зрелости

Пол (число рыб, экз.)	Длина, мм		Масса, г			ГСИ, %
	<i>TL</i>	<i>SL</i>	<i>W</i>	<i>w</i>	<i>g</i>	
Самки (22)	120–230	96–195	32–193	24–156	0.85–19.88	2.65–13.17
	184 (33)	157 (28)	111 (55)	95 (45)	7.23 (5.91)	7.03 (3.22)
Самцы (16)	130–183	110–158	32–117	31–107	0.06–0.32	0.08–0.41
	163 (15)	137 (10)	71 (20)	66 (18)	0.17 (0.08)	0.25 (0.09)

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

(1.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокси осмия. Дальнейшую обработку для СЭМ и ТЭМ проводили по общепринятым методам (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в сканирующем электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Ирландия) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для получения изображений использовали цифровую камеру ES-500W (“Gatan”, США) и компьютерную программу Digital Micrograph.

Статистический анализ данных проведён с помощью программы GraphPad Prism 5.03.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размер рыб и строение внутренних органов

Биологические показатели рыб с гонадами IV стадии зрелости приведены в таблице. Длина тела (*TL*) самок и самцов имеет нормальное распределение, но распределение значений массы тела самок (*W*) и массы тела без внутренностей (*w*) отличается от нормального (тест Д’Агостино–Пирсона). По длине тела самки статистически значимо крупнее самцов (*t*-тест: $p = 0.028$). Масса тела самок и самцов (*W* и *w*) статистически значимо не различается (критерий Манна–Уитни: $p = 0.06$ и $p = 0.11$ соответственно). Соотношение длина (см) – масса тела (г) для рыб обоих полов аппроксимировано следующим уравнением: $W = 0.0183 TL^{2.9556}$, $R^2 = 0.927$.

Яичники половозрелой самки парные на протяжении 2/3 длины, а их каудальные части сливаются (рис. 1а, 1б). У половозрелых самцов семенники разделены на всё протяжении, а семяпроводы сливаются непосредственно перед генитальным отверстием (рис. 1в). Гипертрофированный мочевой пузырь занимает значительную часть полости тела, располагаясь в её ростральной, средней и каудальной части. Семяпроводы прилегают к поверхности мочевого пузыря. У самца *TL* 176 мм

(ГСИ 0.30%) длина семенников и семяпроводов составляет соответственно 17.8 и 23.7 мм, длина и наибольшая ширина мочевого пузыря – 22.0 и 9.0 мм, а его объём – 2.28 мл. Размер мочевого пузыря самок значительно меньше: у самки такой же длины (*TL* 176 мм) параметры мочевого пузыря составляют соответственно 12.0 и 6.0 мм и 0.45 мл. У самцов *TL* 140–183 мм ($n = 6$) длина мочевого пузыря варьирует в пределах 11.4–23.6 (в среднем 18.4) мм, наибольшая ширина – 6.5–9.0 (7.8) мм, объём – 0.45–2.50 (1.53) мл.

Размерный состав ооцитов и плодовитость самок

Распределение ооцитов по диаметру у половозрелых самок свидетельствует о численном преобладании клеток меньшего размера и наличии клеток промежуточного размера между превителлогенными ооцитами и клетками, завершающими период вителлогенеза. К последним, очевидно, относятся ооциты диаметром ≤ 500 мкм (рис. 2). Между этими ооцитами и клетками, вступающими в период созревания, имеется хиатус. Ооциты периода созревания диаметром >600 – 700 мкм развиваются асинхронно и находятся в разных фазах этого периода. В наиболее крупных клетках диаметром ~ 900 мкм начинается процесс оводнения цитоплазмы; по наблюдениям *in vivo*, они имеют сравнительно прозрачный узкий слой периферической цитоплазмы.

Порционная плодовитость самок (*F*), рассчитанная по числу клеток диаметром >600 мкм, составляет 4233–50080 (15380) ооцитов ($n = 15$). Зависимость этого показателя от длины тела (*TL*, мм) может быть аппроксимирована линейным уравнением: $F = 249.47 TL - 30539$; $R^2 = 0.38$.

Цитологическое состояние ооцитов

Половые клетки расположены в хорошо развитых яйценосных пластинках. В гонадах единственной самки II–III стадии зрелости большая часть ооцитов представлена клетками разного размера периода превителлогенеза, достигающи-

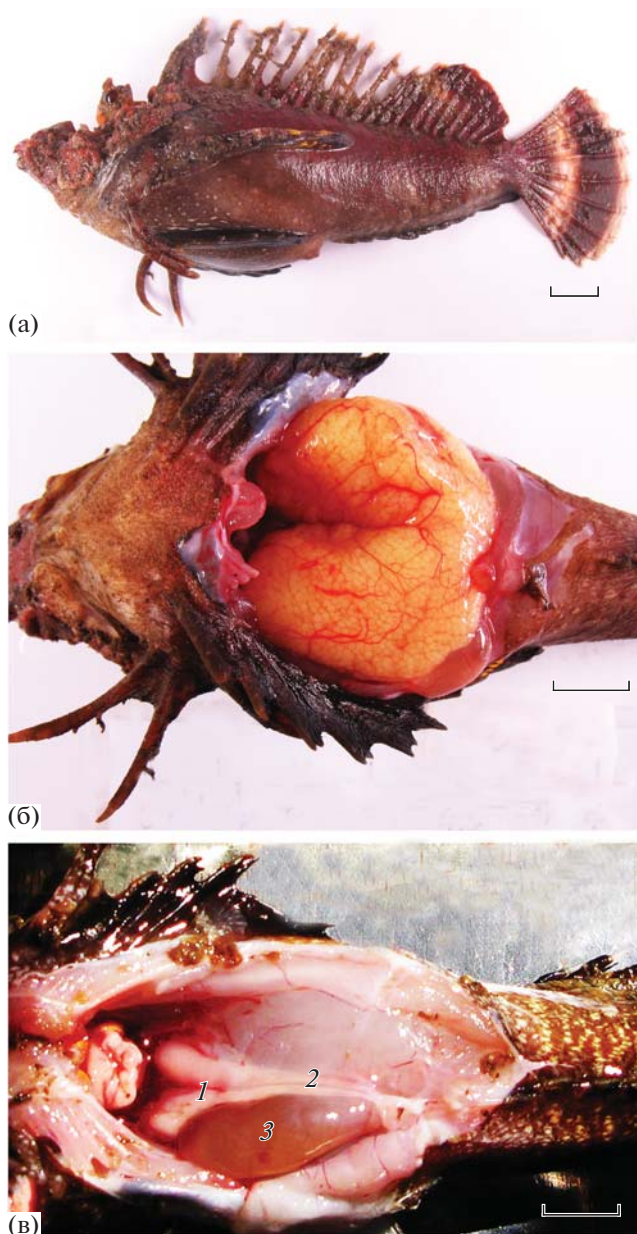


Рис. 1. *Inimicus sinensis*: а – самка TL 121 мм, стадия зрелости гонад IV, гонадосоматический индекс 11.3%; б – яичники этой особи; в – самец TL 176 мм, IV, 0.30%, 1 – семенники, 2 – семяпроводы, 3 – мочевого пузыря. Масштаб: 1 см.

ми максимального диаметра 150 мкм, и лишь незначительная часть клеток вступает в период вителлогенеза. Такие ооциты имеют диаметр ~200 мкм; по периферии хорошо выражен один ряд вакуолей – предшественников кортикальных альвеол (рис. 3). В периферической цитоплазме появляются мелкие гранулы желтка.

В гонадах IV стадии зрелости в завершивших рост ооцитах гранулы желтка заполняют всю цитоплазму, имеют округлую форму и диаметр 1–10 мкм. Слой

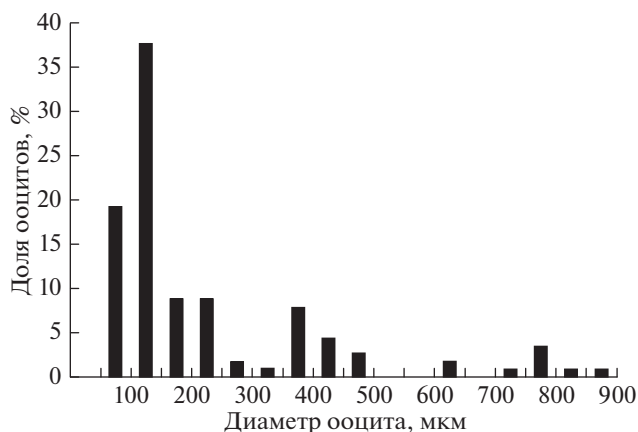


Рис. 2. Распределение ооцитов ($n = 114$) по диаметру у самки *Inimicus sinensis* TL 171 мм, стадия зрелости гонад IV, гонадосоматический индекс 5.2%.

кортикальных альвеол достигает ширины 9 мкм. Кортикальные альвеолы располагаются в периферической цитоплазме в один, чаще в два или три ряда (в зависимости от их диаметра) и локализуются в непосредственной близости друг от друга. Размер кортикальных альвеол значительно варьирует, их максимальный диаметр – 8 мкм. Липидные капли отсутствуют.

Ультраструктура оболочки ооцита

Поверхность ооцита равномерно прободена округлыми порами, образовавшимися после сокращения микро- и макроворсинок в процессе завершающих фаз созревания (рис. 4а). Диаметр пор составляет 0.11–0.25 ($M \pm \sigma - 0.19 \pm 0.13$) мкм ($n = 54$). Расстояние между порами варьирует в пределах 0.47–0.97 (0.75 ± 0.03) мкм ($n = 64$). Поверхность ооцита сравнительно гладкая. На ней иногда встречаются частицы разной формы и размера, по-видимому, являющиеся инородными образованиями.

Лучистая оболочка (zona radiata) завершивших рост ооцитов толщиной 9.25–11.37 (10.19) мкм ($n = 6$) состоит из двух слоёв, представленных веществом средней электронной плотности (рис. 4б). Наиболее широкий внутренний слой оболочки имеет гомогенную структуру, в которой заметны мелкие полости. Ширина его варьирует в пределах 5.95–7.50 (6.65) мкм. Наружный слой толщиной 2.45–5.10 (3.19) мкм полностью гомогенный, несколько более электроноплотный, чем внутренний. Над ним лежит очень узкий слой толщиной 0.31–0.37 (0.34) мкм, очевидно, являющийся хорионом. Этот слой представлен тонкими волокнами, ориентированными в разных направлениях и ограниченными сверху тонкой электроноплотной полоской. В оболочке видны каналцы, в которых расположены микро-

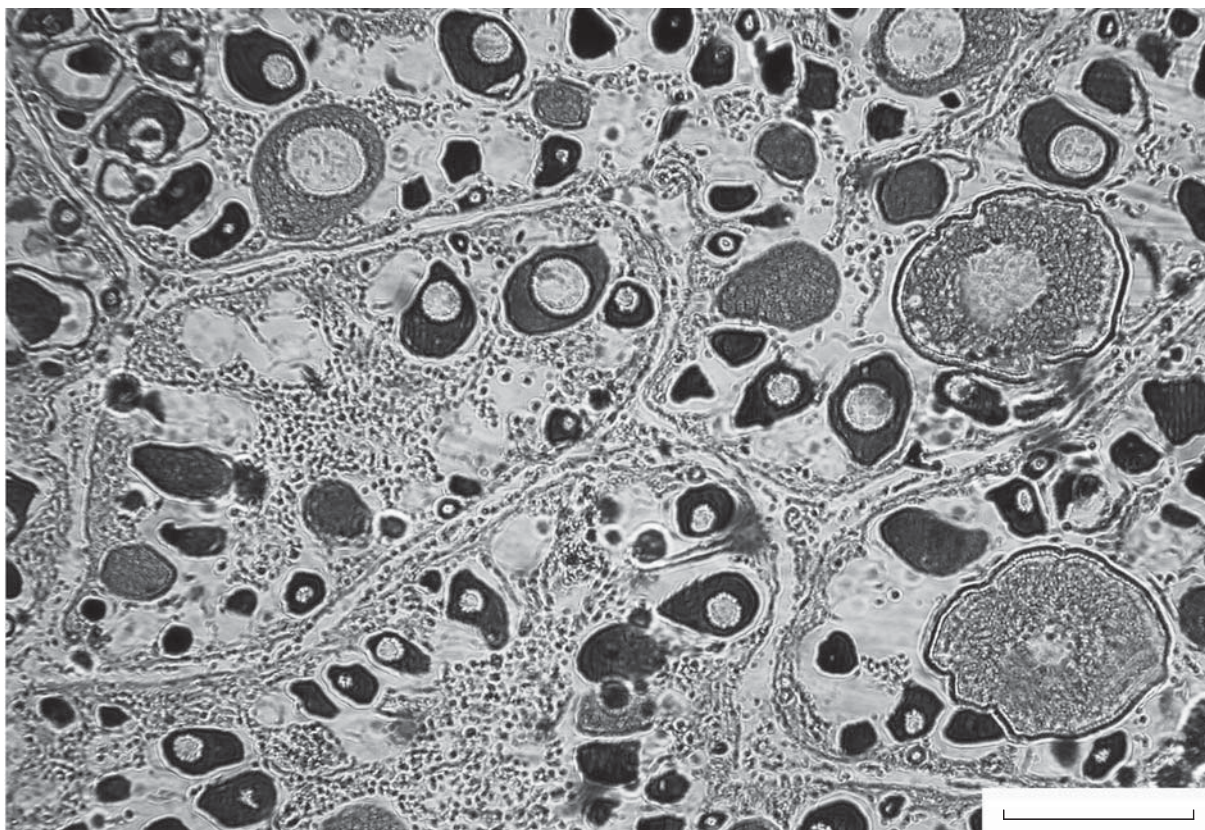


Рис. 3. Морфология ооцитов самки *Inimicus sinensis* TL 145 мм, стадия зрелости гонад II–III, гонадосоматический индекс 2.0%. Масштаб: 200 мкм.

и макроворсинки. В цитоплазматическом слое ооцита локализованы многочисленные округлые митохондрии со светлым матриксом, везикулы агранулярной эндоплазматической сети, а также кортикальные альвеолы (рис. 4в).

Ультраструктура сперматозоидов

Сперматозоиды имеют округлую головку, чётко выраженную среднюю часть и жгутик (рис. 5а). Размер головки, средней части жгутика и его длина составляют соответственно 1.53×1.63 , 0.43×1.19 и 21.4 мкм. Хроматиновый материал головки плотно упакован, иногда в нём встречаются небольшие полости. Углубление в основании головки, в цитоплазме которого находится центриольный комплекс, составляет $\sim 1/3$ – $1/4$ диаметра головки. Оно расположено в центре основания ядра, реже – слегка эксцентрично (рис. 5б, 5в). Проксимальная центриоль ориентирована ортогонально по отношению к дистальной (базальному тельцу) (рис. 5г). В цитоплазме средней части четыре–семь сечений митохондрий. Митохондрии имеют округлую форму и матрикс средней плотности. Аксонема жгутика построена по классической схеме и состоит из девяти дуплетов пери-

ферических микротрубочек и двух центральных: $(9 \times 2) + 2$. Все микротрубочки электропрозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика (рис. 5д).

ОБСУЖДЕНИЕ

Почти все особи *I. sinensis*, отловленные в зал. Нячанг в марте и апреле, имели гонады IV стадии зрелости, что предполагает интенсивное размножение на протяжении весеннего сезона. В Японии нерест *I. japonicus* в прибрежной зоне префектуры Ниигата наблюдается с июня по август с пиком в июле (Watanabe, 2006), а в более южном регионе (зал. Симабара) – с мая по август с пиком в мае–июне (Nozaki et al., 2003). Минимальная длина (TL) половозрелых самок *I. sinensis* с яичниками IV стадии зрелости составила 120 мм. Самка TL 145 мм имела яичники II–III стадии зрелости и, по-видимому, являлась впервые созревающей, что предполагает вариабельность размера рыб по достижении полового созревания. Минимальная длина (TL), при которой отмечены участвующие в размножении самки *I. japonicus*, составила 190 мм; эти рыбы имели возраст 3 года (Watanabe, 2006).

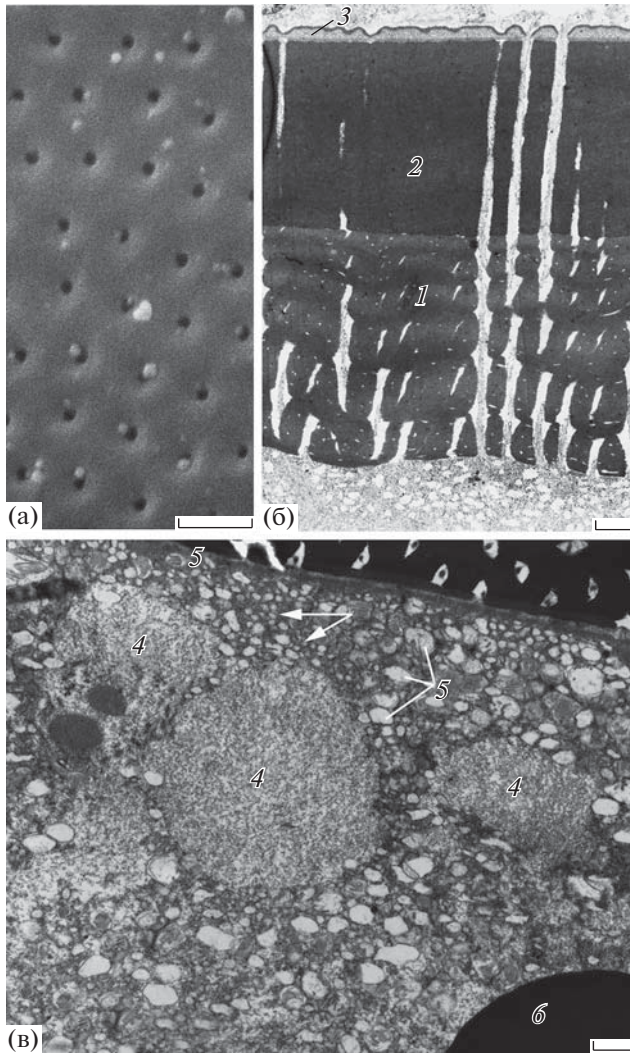


Рис. 4. Ультраструктура оболочки ооцита *Inimicus sinensis*: а – поверхность овулировавшего ооцита, б – оболочка заполненного желтком ооцита с частью периферической цитоплазмы, в – фрагмент периферической цитоплазмы заполненного желтком ооцита; 1 – внутренний слой zona radiata, 2 – наружный слой zona radiata, 3 – узкий слой яйцевой оболочки, расположенный над наружным (хорион), 4 – кортикальные альвеолы, 5 – митохондрия, 6 – фрагмент гранулы желтка, (→) – везикулы эндоплазматической сети. Масштаб: 1 мкм.

Как и многие другие представители подотряда Scorpenoidei с внешним осеменением, половозрелые самцы *I. sinensis* имеют гипертрофированный мочевой пузырь. Впервые половой диморфизм по размеру мочевого пузыря обнаружен у самцов нескольких видов байкальских широколобок (*Scorpaeniformes*: *Cottoidei*: *Cottocomphoridae*) в период подготовки к нересту, во время нереста и охраны донной кладки икры (Черняев, 1977, 1979). В частности, Черняев (1979. С. 1054) сообщает, что у самки большоголовой широколобки *Batrachoc-*

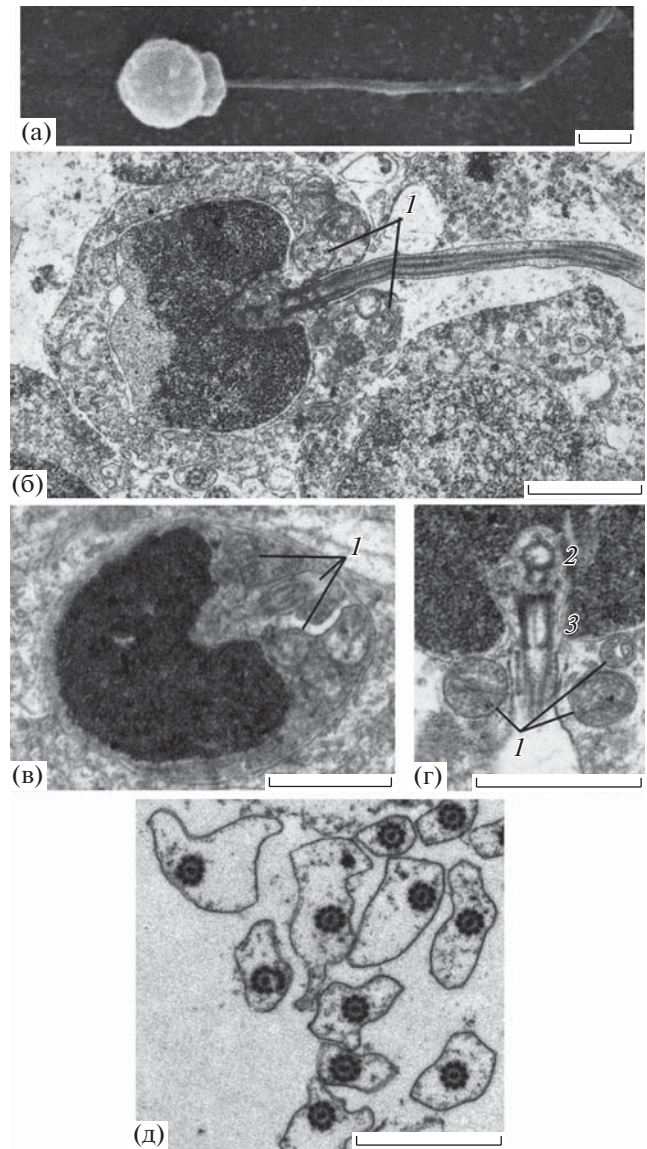


Рис. 5. Ультраструктура сперматозоидов *Inimicus sinensis*: а – общий вид сперматозоида, б – продольный срез сперматиды, в – продольный срез головки и средней части сперматозоида, г – часть головки сперматозоида с центриолярным комплексом, д – поперечные срезы жгутиков; 1 – митохондрия, 2 – проксимальная центриоль, 3 – дистальная центриоль. Масштаб: 1 мкм.

ottus baicalensis “мочевой пузырь нормального наполнения, а у самца вся полость тела была заполнена им, и для зарисовки мочеполовой системы пришлось его проколоть и выпустить содержимое”. У черноморской скорпены *Scorpaena porcus* (*Scorpaenidae*) мочевой пузырь самца также существенно больше, чем у самки (Соин, Чепурнов, 1986). Впоследствии гипертрофированный мочевой пузырь обнаружен у самцов других представителей семейства *Scorpaenidae*: *Scorpaenopsis possi*, *Sebastapistes cyanostigma* (Павлов, Емельянова, 2007), *Den-*

drochirus zebra (Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2019). Имеется он и у самцов *Synanceia horrida* (Synanceiidae) (наши наблюдения). Наибольшего размера мочевой пузырь достигает у половозрелых рыб: отмечена положительная аллометрия линейного роста этого органа по отношению к длине тела самцов *D. zebra* (Павлов, Емельянова, 2019). В жидкости мочевого пузыря обычно присутствуют сперматозоиды, а их концентрация может быть близка к таковой в эякуляте рыб с внутренним осеменением. При активации морской водой сперматозоиды из мочевого пузыря сохраняют поступательные движения дольше, чем сперматозоиды, взятые из семенников (Павлов, Емельянова, 2007; Pavlov, Emel'yanova, 2010). Первоначальные предположения о наличии непосредственной связи мочевой и половой систем у самцов скорпеновидных рыб, имеющих гипертрофированный мочевой пузырь (Павлов, Емельянова, 2007, 2013; Pavlov, Emel'yanova, 2010), не подтвердились. Несмотря на то что удлинённые семяпроводы лежат на поверхности мочевого пузыря, какие-либо протоки, соединяющие эти органы, не обнаружены, а генитальная пора находится на вершине мочеполовой папиллы в непосредственной близости от мочевого отверстия, но обособлена от последнего (наши наблюдения). Аналогичное строение выводных протоков описано у живородящего вида *Sebastes paucispinis* (= *Sebastes paucispinis*), причём размеры мочевого пузыря самца и самки не различаются (Moser, 1967). Таким образом, путь проникновения сперматозоидов в гипертрофированный мочевой пузырь самца остаётся неясным. По предположению Черняева (1977, 1979), выделения гипертрофированного мочевого пузыря самцов байкальских широколобок, содержащие сперму, выполняют функцию аттрактантов для самок и репеллентов для беспозвоночных. Мы полагаем, что мочевой пузырь опорожняется в процессе осеменения ооцитов, а заключённые в нём сперматозоиды могут участвовать в оплодотворении (Павлов, Емельянова, 2007, 2013; Pavlov, Emel'yanova, 2010).

Несмотря на то что нерест *I. japonicus* индуцирован (под действием инъекции аналога гонадотропин-рилизинг гормона и хорионического гонадотропина) в условиях культивирования (Wang et al., 2013), процесс икрометания и осеменения ооцитов не прослежен. Максимальное значение ГСИ самцов *I. sinensis* составило 0.4%, самцов *I. japonicus*, культивируемых в искусственных условиях, – примерно 1.0% (Watanabe, 2012). Близкое максимальное значение ГСИ (0.7%) отмечено у самцов *D. zebra* (Павлов, Емельянова, 2019). Размножение этого вида включает близкий контакт самца и самки, а сперма вымётывается внутрь кладки ооцитов, заключённых в желеобразную массу (Fishelson, 1975; Moyer, Zaiser, 1981). Размножение представителей рода *Inimicus*,

по-видимому, также осуществляется парами, а порция ооцитов вымётывается в виде компактной кладки, которая окружается спермой и лишь после оплодотворения распадается на отдельные яйца.

Судя по распределению ооцитов в яичниках половозрелых самок *I. sinensis*, этому виду свойствен непрерывный тип оогенеза, при котором наблюдается порционное икрометание. Тем не менее следует отметить сравнительно высокие значения ГСИ, достигающие 13.17%. Максимальные значения ГСИ самок *I. japonicus* из природы и в условиях культивирования составили соответственно 23.28 и 26.97% (Watanabe, 2006). Эти особи, очевидно, находились в преднерестовом состоянии. Высокие значения ГСИ половозрелых самок представителей рода *Inimicus*, возможно, связаны с крупными зрелыми ооцитами и сравнительно высокой порционной плодовитостью. Представители семейства Scorpaenidae *Sc. possi* и *S. cyanostigma*, имеющие непрерывный тип оогенеза и многопорционный нерест, характеризуются крайне низкими значениями ГСИ самок в период размножения, составляющими в среднем соответственно 0.97 и 1.49% (Павлов, Емельянова, 2007). Среднее значение ГСИ самок *D. zebra* составляет 4.45% (Шадрин, Емельянова, 2019), но максимальное значение может превышать 8% (Павлов, Емельянова, 2019). Сезонность размножения *I. sinensis* остаётся неизвестной, а интервалы между икрометаниями, по-видимому, значительно больше, чем у других скорпеновидных рыб тропической зоны с более мелкими зрелыми ооцитами.

Краткое описание оогенеза, включая морфологию ооцитов конца вителлогенеза с мигрирующим ядром, а также завершающих фаз созревания, приведены для *I. japonicus* (Watanabe, 2006). К сожалению, размеры овулировавших ооцитов не указаны. Средний диаметр яйца *I. japonicus* на начальных стадиях развития равен 1.40 мм (Wang et al., 2013). Перивителлиное пространство очень узкое (Wang et al., 2013. Fig. 2), в связи с чем диаметр овулировавших ооцитов и яиц в начале эмбриогенеза, очевидно, не различается. Диаметр яйца *I. sinensis* с эмбрионом за 12 ч до вылупления составляет 1.25 мм (Шадрин и др., 2003).

Несмотря на то что *I. sinensis* – пелагофил, толщина его лучистой оболочки, составляющая в среднем 10.2 мкм, существенно превышает таковую других скорпеновидных рыб, икра которых также развивается в толще воды: *Sc. possi* (1.4 мкм), *S. cyanostigma* (0.7 мкм) (Павлов, Емельянова, 2007; Pavlov, Emel'yanova, 2010) и *D. zebra* (0.6–0.9 мкм) (Павлов, Емельянова, 2019). Значительная толщина лучистой оболочки *I. sinensis*, по-видимому, связана с защитной функцией крупных яиц, развивающихся в толще воды и не окружённых же-

леобразной массой. Лучистая оболочка *I. sinensis* двухслойная, в отличие от однослойной у *Sc. possi* и *S. cyanostigma* (Павлов, Емельянова, 2007; Pavlov, Emel'yanova, 2010) и трёхслойной у *D. zebra* (Павлов, Емельянова, 2019). Внешний узкий слой оболочки (по-видимому, хорион) *I. sinensis* отмечен помимо скорпеновидных рыб у некоторых других морских рыб с пелагической икрой (Emel'yanova, Pavlov, 2012; Емельянова, Павлов, 2014). Средний диаметр пор на поверхности оболочки и расстояния между ними существенно не различаются у скорпеновидных рыб с разным размером овулировавших ооцитов: *I. sinensis* — 0.19 и 0.75 мкм, *S. cyanostigma* — 0.17 и 1.04 мкм (наши наблюдения), *D. zebra* — 0.14 и 0.99 мкм (Павлов, Емельянова, 2019).

Анализ ультраструктуры сперматозоидов *I. sinensis* не выявил каких-либо специфических особенностей, не свойственных другим скорпеновидным рыбам с внешним осеменением. Головка сперматозоида *I. sinensis* шаровидной формы, её ширина несколько превышает длину, что описано и у других скорпеновидных рыб (Павлов, Емельянова, 2018). Центриольный комплекс характеризуется ортогональным расположением центриолей, аналогичным таковому у *D. zebra* (Павлов, Емельянова, 2018). Следует отметить, что у *S. horrida* наблюдается разное расположение центриолей в сперматозоидах: ортогональное или латеральное смещение проксимальной центриоли и её локализация под острым углом к дистальной (Павлов, Емельянова, 2018). Не исключено, что эта изменчивость может быть связана с разной степенью завершённости формирования сперматозоидов из сперматид. Сходные изменения во взаимной локализации центриолей в центриольном комплексе отмечены у *Helicolenus dactylopterus* (Sebastidae) (Vila et al., 2010): в процессе завершения спермиогенеза расположение проксимальной и дистальной центриолей по отношению друг к другу становится более ортогональным. У *I. sinensis* углубление в основании головки, в цитоплазме которого находится центриольный комплекс, выражено в большей степени, чем у *S. horrida*.

Дуплеты микротрубочек аксонемы жгутиков у *I. sinensis* электропрозрачны, как и у многих других видов рыб. Тем не менее у ряда представителей семейств Clupeidae, Engraulidae, Aleroscephalidae, Searcidae и некоторых других наблюдается наличие электроплотных фибрилл, расположенных в отдельных микротрубочках, что может играть определённую роль в обеспечении подвижности сперматозоидов (Mattei, 1991). По длине жгутика *I. sinensis* существенно не отличается от других скорпеновидных рыб, сближаясь с *D. zebra*, имеющим наиболее короткий жгутик (Павлов, Емельянова, 2018).

По строению яичников представители рода *Inimicus* не отличаются от подавляющего большинства костистых рыб: ооциты развиваются в яйцеклеточных пластинках на дорсальной стороне яичника, а овулирующие ооциты концентрируются в овариальной полости в вентральной части гонады (Watanabe, 2006; наша работа). Такое строение гонад обозначено как цистовариальный тип II-1 (Takano, 1989, цит. по: Koya, Muñoz, 2007). Многие другие представители подотряда Scorpaenidae, яйца которых вымётываются группами, заключёнными в желеобразную массу, имеют уникальное строение яичников. Яйцеклеточная строма, окружённая ооцитами, находится в центре гонады и прикреплена к стенке яичника только в его передней части; внутренняя стенка яичника и яйцеклеточные ткани выстланы секреторными клетками, вырабатывающими желеобразную массу; ооциты развиваются на стебельках, а после овуляции заключаются в желеобразную массу (McMillan, 2007). Данное строение гонад обозначено как цистовариальный тип II-3 (Takano, 1989, цит. по: Koya, Muñoz, 2007). Кладки этих рыб представляют собой полые структуры с яйцами, расположенными на периферии; они имеют двухлопастную форму или икра вымётывается одновременно двумя кладками (Wourms, 1991; Павлов, Емельянова, 2013). Аналогичное продуцирование желеобразной массы описано и у других видов костистых рыб, например у *Hexagrammos octogrammus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) (Koya et al., 1993) и *Lophiomus setigerus* (Lophiiformes: Lophiidae) (Yoneda et al., 1998), но эти рыбы имеют яичники типа II-1.

Для объяснения изменчивости репродуктивной системы скорпеновидных рыб выдвинута гипотеза о том, что живородящие виды родов *Sebastes* и *Sebastiscus* сохранили исходный тип яичников (II-1), в то время как тип II-3, свойственный остальным представителям подотряда, является более продвинутой (Koya, Muñoz, 2007), что соответствует одной из филогенетических схем (Imamura, 2004). Наличие яичников типа II-1, по крайней мере у представителей рода *Inimicus*, нарушает стройность этой гипотезы. Согласно одной из последних филогенетических схем Scorpaeniformes, построенной на основе комбинации большого числа морфологических и молекулярных признаков, живородящие виды родов *Sebastes* и *Sebastiscus* рассматриваются как наиболее продвинутые (Smith et al., 2018), что соответствует традиционным представлениям об эволюции живорождения (Wourms, 1991; Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2013). Согласно этой схеме (Smith et al., 2018, Fig. 3), Synanceiidae и Scorpaenidae + Sebastidae в прежней интерпретации этих семейств (Smith, Wheeler, 2004) составляют две большие кладки, причём вторая кладка интерпретируется как семейство Scorpaenidae. В пределах кладки Synanceiidae *Inimicus* характеризуется яичниками типа II-1, в то

время как представители рода *Synanceia* вымётывают донную кладку, окружённую желеобразной массой (Fewings, Squire, 1999) и имеют яичники типа II-3 (наши наблюдения). В кладе Scorpaenidae большинство родов имеют яичники типа II-3, но *Helicolenus* (тип II-3), *Sebastiscus* и *Sebastes* (тип II-1) составляют одну субкладу. При этом представители рода *Helicolenus* вымётывают оплодотворённые яйца на ранних стадиях развития после копуляции и внутреннего оплодотворения (способ размножения, получивший название zygourarity, или embryourarity) (Wourms, 1991; Коуа, Muñoz, 2007). Таким образом, данная филогенетическая схема (Smith et al., 2018) предполагает параллельное и независимое возникновение (гомоплазию) уникального для рыб типа яичников II-3. Возможность такого эволюционного преобразования остаётся под вопросом, и ни одна из существующих филогенетических схем не даёт на него ответа.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2014. Ультраструктура гамет двух видов рода *Upeneus* (Mullidae) Южно-Китайского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 54. № 3. С. 352–358. <https://doi.org/10.7868/S0042875214030023>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2007. Особенности биологии размножения двух видов тропических рыб семейства Scorpaenidae // Там же. Т. 47. № 3. С. 347–360.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2013. Переход к живорождению в отряде Scorpaeniformes: краткий обзор // Там же. Т. 53. № 1. С. 69–86. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010116>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2018. Сравнительный анализ морфологии сперматозоидов у трёх видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Там же. Т. 58. № 2. С. 201–214. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020091>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2019. Биологическая характеристика *Dendrochirus zebra* (Cuvier, 1829) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) из залива Нячанг Южно-Китайского моря // *Биология моря*. Т. 45. № 2. С. 75–85. <https://doi.org/10.1134/S0134347519020104>
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Соин С.Г., Чепурнов В.А. 1986. Особенности строения придаточных образований мочеполовой системы некоторых морских рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 26. Вып. 5. С. 726–733.
- Уикли Б. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.
- Черняев Ж.А. 1977. Морфоэкологические особенности размножения и развития песчаной широколобки оз. Байкал *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 17. Вып. 6 (107). С. 1055–1069.
- Черняев Ж.А. 1979. Размножение и развитие большоголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dyb.) оз. Байкал // Там же. Т. 19. Вып. 6 (119). С. 1053–1067.
- Шадрин А.М., Емельянова Н.Г. 2019. Эмбрионально-личиночное развитие и некоторые особенности репродуктивной биологии *Dendrochirus zebra* (Scorpaenidae) // Там же. Т. 59. № 1. С. 39–53. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010168>
- Шадрин А.М., Павлов Д.С., Астахов Д.А., Новиков Г.Г. 2003. Атлас икры и личинок рыб прибрежных вод Южного Вьетнама. М.: ГЕОС, 264 с.
- Carpenter K.E., Niem V.H. (eds.). 1999. FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Mugilidae to Carangidae). Rome: FAO. P. 2069–2790.
- Emel'yanova N.G., Pavlov D.A. 2012. From oocyte to larva: hormonal induction of oocyte maturation and initial development of coral reef fishes. Moscow: KMK Sci. Press, 170 p.
- Fewings D.G., Squire L.C. 1999. Notes on the reproduction in estuarine stonefish *Synanceia horrida* // *SPC Live Reef Fish Info. Bull.* 5. P. 31–33.
- Fishelson L. 1975. Ethology and reproduction of pteroid fishes found in the Gulf of Aqaba (Red Sea), especially *Dendrochirus brachypterus* (Cuvier), (Pteroidae, Teleostei) // *Publ. Staz. Zool. Napoli*. V. 39. P. 635–656.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2019. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 05/2019)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. (<http://www.fishbase.org>. Version 04/2019)
- Gosline W.A. 1994. Function and structure in the paired fins of scorpaeniform fishes // *Environ. Biol. Fish.* V. 40. P. 219–226.
- Hirata H., Niino M., Ishibashi Y. et al. 2001. Diurnal changes of oxygen consumption in devil stinger *Inimicus japonicus* // *Suisanzoshoku*. V. 49. № 4. P. 469–474.
- Imamura H. 2004. Phylogenetic relationships and new classification of the superfamily Scorpaenoidea (Actinopterygii: Perciformes) // *Species Divers.* V. 9. P. 1–36.
- Koya Y., Muñoz M. 2007. Comparative study on ovarian structures in scorpaenids: possible evolutionary process of reproductive mode // *Ichthyol. Res.* V. 54. P. 221–230.
- Koya Y., Munehara H., Takano K. 1993. Secretion abilities of epithelia of ovarian wall and ovigerous lamella lining the ovarian cavity of masked greenling *Hexagrammos octogrammus* // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 40. P. 199–208.
- Kwik J.T.B. 2011. The biology and ecology of small tropical scorpaenoids inhabiting shallow coastal habitats in Singapore: Ph.D. Thesis. Nat. Univ. Singapore, 219 p. (<http://scholarbank.nus.sg/handle/10635/31654>)
- Liu Z.Y., Quan H.F. 2005. Research on the technique for artificial breeding of *Inimicus japonicus* // *J. Shanghai Fish. Univ.* V. 14. P. 30–34.

- Mattei X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implication in fishes // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 3038–3055.
- McMillan D.B. 2007. Fish histology. Female reproductive system. Dordrecht: Springer, 598 p.
- Moser H.G. 1967. Reproduction and development of *Sebastes paucispinis* and comparison with other rock fishes of Southern California // *Copeia*. № 4. P. 773–797.
- Moyer J.T., Zaiser M.J. 1981. Social organization and spawning behavior of the Pteroine fish *Dendrochirus zebra* at Miyake-Jima, Japan // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 28. P. 52–69.
- Nozaki R., Takushima M., Mizuno K. et al. 2003. Reproductive cycle of devil stinger, *Inimicus japonicus* // *Fish Physiol. Biochem.* V. 28. P. 217–218.
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G. 2010. Reproductive biology of species from the family Scorpaenidae and transition from oviparity to viviparity in the southern and northern Percomorpha // *Viviparous fishes II* / Eds. Uribe M.C., Grier H.J. Homestead: New Life Publ. P. 89–105.
- Santhanam R. 2019. Biology and ecology of venomous marine scorpionfishes. London: Acad. Press, 312 p.
- Scott M. 2001. Speak of the devil: fish of the genus *Inimicus* // *SeaScope*. V. 18. P. 1, 3.
- Smith W.L., Wheeler W.C. 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data // *Mol. Phylog. Evol.* V. 32. P. 627–646.
- Smith W.L., Everman E., Richardson C. 2018. Phylogeny and taxonomy of flatheads, scorpionfishes, sea robins, and stonefishes (Percomorpha: Scorpaeniformes) and the evolution of the lachrymal saber // *Copeia*. V. 106. № 1. P. 94–119. <https://doi.org/10.1643/CG-17-669>
- Sparre P., Venema C.S. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Pt. I: Manual // *FAO Fish. Tech. Pap. Rev.* № 306/1. Rev. 2. Rome: FAO, 407 p.
- Vila S., Sàbat M., Muñoz M., Casadevall M. 2010. Spermiogenesis particularities of a sperm storage species: *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae) // *Sci. Mar.* V. 74. № 4. P. 687–704. <https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n4697>
- Wang Y., Li L., Cui G., Lu W. 2013. Ontogenesis from embryo to juvenile and salinity tolerance of Japanese devil stinger *Inimicus japonicus* during early life stage // *Springer-Plus*. V. 2. № 289. P. 1–13.
- Watanabe K. 2006. Maturation of wild and reared female devil stinger, *Inimicus japonicus* // *Aquacult. Sci.* V. 54. № 4. P. 495–503.
- Watanabe K. 2012. Maturation of reared male devil stinger *Inimicus japonicus* // *Ibid.* V. 60. № 2. P. 227–232.
- Wourms J.P. 1991. Reproduction and development of *Sebastes* in the context of the evolution of piscine viviparity // *Environ. Biol. Fish.* V. 30. P. 111–126.
- Yoneda M., Tokimura M., Fujita H. et al. 1998. Ovarian structure and batch fecundity in *Lophiomus setigerus* // *J. Fish Biol.* V. 52. P. 94–106.

УДК 597.552.3.591.465.12.591.463.12

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ АЗИАТСКОЙ ЗУБАСТОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS DENTEX* (OSMERIDAE) РЕКИ АМУР

© 2020 г. О. В. Бурлак¹, К. А. Жукова², *

¹Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: kzh@vniro.ru

Поступила в редакцию 12.04.2019 г.

После доработки 09.07.2019 г.

Принята к публикации 12.07.2019 г.

Нерестовое стадо азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в период анадромной миграции в р. Амур представлено особями длиной 15–25 см в возрасте 3–5 полных лет, среди которых преобладают самцы (1 : 2). Гистологический анализ показал, что азиатская зубастая корюшка имеет прерывистый тип оогенеза, синхронное развитие ооцитов в период вителлогенеза и может нереститься несколько раз в жизни. Икрометание проходит одновременно и один раз в нерестовый сезон. Индивидуальная абсолютная плодовитость в разные годы варьирует в пределах 20.9–31.2 тыс. икринок, относительная плодовитость – 679–776 шт/г массы тела. Индивидуальная абсолютная плодовитость достоверно увеличивается с возрастом и размерами, у относительной плодовитости такая тенденция не отмечена.

Ключевые слова: азиатская зубастая корюшка *Osmerus dentex*, яичники, семенники, плодовитость, гистология, р. Амур.

DOI: 10.31857/S0042875220030078

Азиатская зубастая корюшка *Osmerus dentex* – арктическо-бореальный анадромный вид, обитающий у арктического и тихоокеанского побережья Северной Америки и Евразии (Берг, 1948; Клюканов, 1969, 1975; Черешнев и др., 2002). На Дальнем Востоке России основные районы воспроизводства зубастой корюшки сосредоточены на Западной и Восточной Камчатке, Сахалине, в Северном Приморье и в бассейне р. Амур (Бугаев и др., 2014).

Исследованиями репродуктивной биологии этого вида занимались многие отечественные учёные. Достаточно полно изучены особенности развития женских и мужских половых клеток, цитоморфологические изменения гонад азиатской корюшки зал. Петра Великого (Шкарина, 1979, 1984, 1991; Шкарина, Кудряева, 1991), особенности нереста и плодовитость азиатских зубастых корюшек водоёмов Чукотки (Голубь и др., 2012), Сахалина (Гриценко, 2002), Приморья (Парпура, Колпаков, 2001). Сведения по биологии азиатской зубастой корюшки р. Амур фрагментарны либо в значительной степени устарели (Берг, 1909; Воскресенский, 1946; Загороднева, 1954; Никольский, 1956; Кузнецова, 1962; Подушко, 1970, 1971; Горбачев, 1999). Не имеет однозначного ответа и

вопрос о том, сколько раз в жизни нерестится корюшка р. Амур. Нерестовые отметки на её чешуе не обнаруживаются, поэтому о кратности нереста без исследований на местах нагула делать выводы затруднительно. Гистологические исследования гонад ранее не проводили. Данные об индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости были получены в 1950–1970-х гг. (Загороднева, 1954; Никольский, 1956; Подушко, 1971).

Цель работы – изучить размерный, возрастной и половой состав нерестового стада азиатской зубастой корюшки р. Амур, оценить плодовитость, описать строение яичников и семенников, а также морфологию половых клеток.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в апреле–мае 2018 г. во время нерестового хода азиатской зубастой корюшки в нижнем течении Амура (рис. 1). В подлёдном режиме рыб отлавливали ставными неводами с шагом ячеи 10–12 мм, по открытой воде – закидными неводами с шагом ячеи 12–15 мм.

Биологический анализ 379 экз. выполнен по стандартной методике (Правдин, 1966): измеряли длину по Смитту (*FL*), массу тела (общую и без

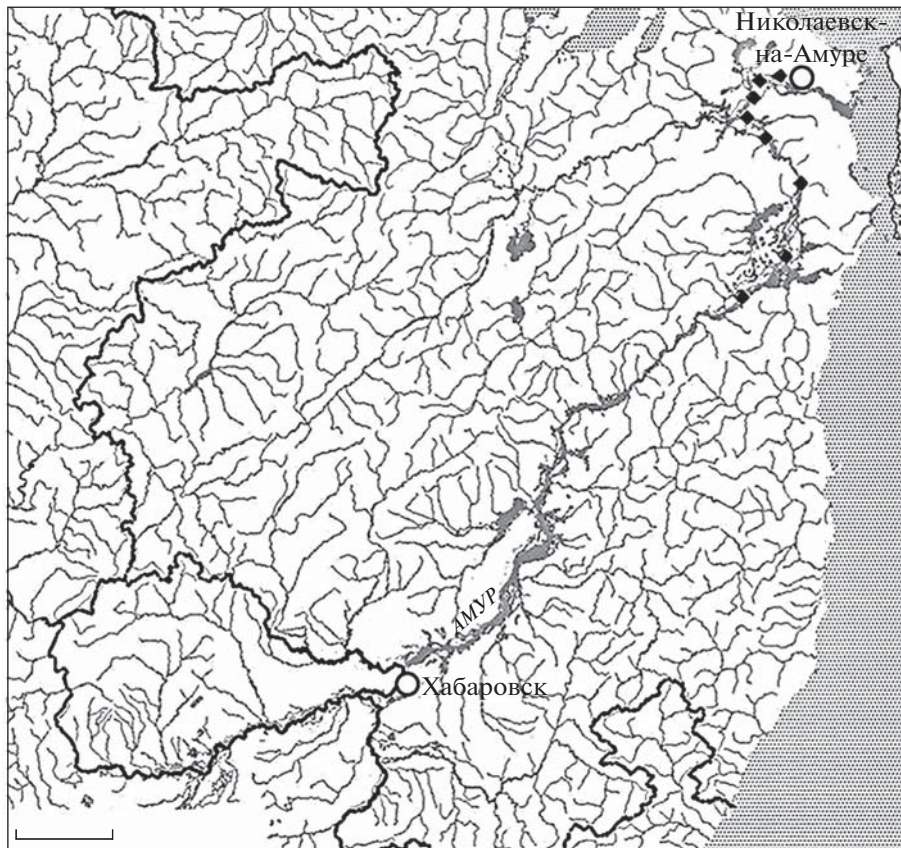


Рис. 1. Карта-схема мест отлова (♦) азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в нижнем течении Амура в апреле–мае 2018 г. Масштаб: 90 км.

внутренностей) и гонад, определяли пол и стадию зрелости гонад, индивидуальную абсолютную (ИАП) и относительную (ОП) плодовитость. Возраст определяли по чешуе (Чугунова, 1959).

Гонадосоматический индекс (ГСИ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела рыбы без внутренностей. ИАП и ОП определили у 67 самок с гонадами IV стадии зрелости путём пересчёта числа ооцитов в пробе на массу яичников; ОП рассчитывали относительно массы тела без внутренностей. Для сравнительного анализа использованы архивные материалы Хабаровского филиала ТИНРО (ныне ХабаровскНИРО), собранные в 2014–2017 гг. в том же районе и в схожие сроки (ИАП и ОП определены у 325 самок с гонадами IV стадии зрелости). Для оценки достоверности различий средних значений ИАП и ОП по каждому году для каждой возрастной группы использован *H*-критерий Краскела–Уоллиса, поскольку выборки не прошли тест Колмогорова–Смирнова на нормальность распределения.

Гонады 54 особей фиксировали в жидкости Буэна. Диаметр ооцитов ($n = 1235$) измеряли в фиксированных гонадах с использованием бинокля МБС-9 при увеличении 8×2 . Ядерно-ци-

топлазматическое соотношение (ЯЦ, %) рассчитывали как отношение диаметра ядра к диаметру клетки. Гистологическую обработку проб проводили по стандартным методикам (Микодина и др., 2009). Для ксилольно-спиртовой проводки использовали автоматическую станцию Microm STP 120, заливку в парафин проводили на установке Microm EC 350-1. Срезы толщиной 3–5 мкм, сделанные на микротоме HM 440E (все приборы фирмы “Thermo Ficher Scientific Inc.”, США), последовательно окрашивали гематоксилином по Эрлиху и эозином (Роскин, 1951). Для изучения и фотосъёмки препаратов использовали световой микроскоп OLYMPUS BX45 с цифровой фотокамерой OLYMPUS DP25 (Япония). Измерения диаметра половых клеток и их структур проводили с использованием программы Image J. При исследовании яичников принята периодизация оогенеза, предложенная Чмилевским (2003); семенников – периодизация сперматогенеза костистых рыб Сакун, Буцкой (1963) и Турдакова (1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2018 г. нерестовый ход азиатской зубастой корюшки начался во II декаде марта подо льдом,

совпав с началом весеннего подъёма уровня воды. Пик нерестового хода отмечен перед распалением льда на Амуре, а окончание — спустя 3–5 сут. после ледохода, во II декаде мая.

В нерестовом стаде отмечены особи трёх возрастных групп: от 3- до 5-годовиков; доминировали 4-годовики (91.6%), доля 3-годовиков составила 1.8%, 5-годовиков — 6.6%. В младших возрастных группах (3 и 4 года) по численности преобладали самцы (60%), в группе 5-годовиков — самки (84%). Соотношение полов (самки : самцы) составило 1 : 2. Длина и масса производителей в нерестовом стаде корюшки 2018 г. приведены в табл. 1.

Особь обоих полов, отловленные на нерестилищах, имели гонады IV (21.7%), V (50.0%) и VI–II (28.3%) стадий зрелости. ГСИ самок с преднерестовыми гонадами варьировал в пределах 10–41 (в среднем 24)%, с посленерестовыми яичниками — 2–5 (3.5)%.

Яичники и семенники азиатской корюшки имели вид несимметричных органов, прикреплённых к дорсальной стенке полости тела с помощью мезовариев или мезорхивев. Левый яичник был в два–три раза меньше, чем правый. Большой (рис. 2а, 2б) и малый (рис. 2в) яичники имели одинаковое строение и набор половых клеток.

В яичниках всех исследованных самок отмечены оогонии, ооциты ранней профазы мейоза и всех фаз превителлогенеза (рис. 2а–2в). Единичные оогонии разбросаны среди соединительно-тканых элементов герминального эпителия. Они сферической формы с гиалиновой ооплазмой. Диаметр оогониев варьировал от 12 до 15 мкм, ядра округлой формы диаметром 7–8 мкм с ядрышком и фибриллярным хроматином; ЯЦ 52–61%.

Ооциты ранней фазы превителлогенеза имели интенсивно окрашенную базофильную цитоплазму; вокруг ядра выделялось небольшое желточное ядро, которое представляет собой скопление РНК и органелл в цитоплазме (Макеева, 1992). Размер ооцитов составлял 21–32 мкм, ЯЦ — 50–66%. Фолликулярные клетки плоские, толщиной 1–2 мкм (рис. 2а–2в).

Ооциты средней фазы превителлогенеза крупнее — 33–92 мкм. Ооплазма окрашена базофильно, желточное ядро увеличилось в размере, прилегало к ядру и имело неровную форму. Диаметр ядра варьировал в пределах 17–54 мкм, ЯЦ — 37–53%. Фолликулярный слой состоял из плоских клеток гранулярного эпителия и васкуляризированной теки (рис. 2а–2в).

В ооцитах поздней фазы превителлогенеза желточное ядро находилось в среднем слое базофильной цитоплазмы, которая окрашена светлее. Размеры ооцитов составляли 194–248 мкм. Ядра ооцитов округлые, диаметром 93–128 мкм, ЯЦ 53–56%. Ядрышки округлой формы и разного размера ори-

Таблица 1. Размерные показатели производителей азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* бассейна р. Амур в нерестовом стаде 2018 г.

Показатель	Самцы (<i>n</i> = 217)	Самки (<i>n</i> = 162)	Оба пола (<i>n</i> = 379)
Длина (<i>FL</i>), см	$\frac{18.3}{15.0-23.6}$	$\frac{19.1}{16.0-24.8}$	$\frac{18.6}{15.0-24.8}$
Масса, г	$\frac{46.3}{24.3-93.2}$	$\frac{53.0}{22.7-124.5}$	$\frac{49.1}{22.7-124.5}$

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой — средние значения, под чертой — пределы варьирования показателя; *n* — число исследованных рыб, экз.

ентируются в периферической области кариоплазмы. Фолликулярный слой также представлен плоскими клетками.

В гонадах IV стадии зрелости лидирующей группой половых клеток были ооциты фазы конца вителлогенеза диаметром 715–850 мкм (рис. 2г). Ооплазма была ацидофильной, полностью заполненной округлыми желточными глобулами диаметром 9–12 мкм. Между ними по всему периметру ооцита разбросаны многочисленные липидные вакуоли разного размера — от 13 до 35 мкм. Ядро диаметром 98–107 мкм имело волнистую оболочку и центральное положение. В кариоплазме находились хромосомы типа ламповых щёток и ядрышки, которые располагались в периферических областях под оболочкой ядра. ЯЦ составляло 13–16%. Цитоплазма окружена *zona radiata* и хорионом. Первая имела ацидофильную окраску и радиальную исчерченность, её толщина составляла ~7–10 мкм. На анимальном полюсе ооцитов *zona radiata* утолщалась до 12–14 мкм и делала углубление внутрь цитоплазмы, образуя микропиле. Хорион на вегетативном полюсе был тоньше (4–5 мкм), чем на анимальном (>16 мкм). Фолликулярная оболочка состояла из гранулярных клеток столбчатой формы и двух слоёв плоских вытянутых клеток теки.

В яичниках после нереста кроме резервного фонда половых клеток присутствовали постовуляторные фолликулы. Такие половые железы соответствовали стадии зрелости VI–II (рис. 2а–2в).

В исследованных семенниках самцов азиатской зубастой корюшки присутствовали первичные сперматогонии, сперматогонии следующих порядков и сперматозоиды. Для первичных сперматогониев и сперматогониев первых порядков характерна светло окрашенная цитоплазма, округлое ядро с крупным ядрышком в центре кариоплазмы (рис. 2д, 2е). Размеры первичных сперматогониев варьировали в пределах 10–13 (11.2) мкм, сперматогониев следующих порядков — 6–8 (7.1) мкм. Диаметр ядер первичных сперматогониев соста-

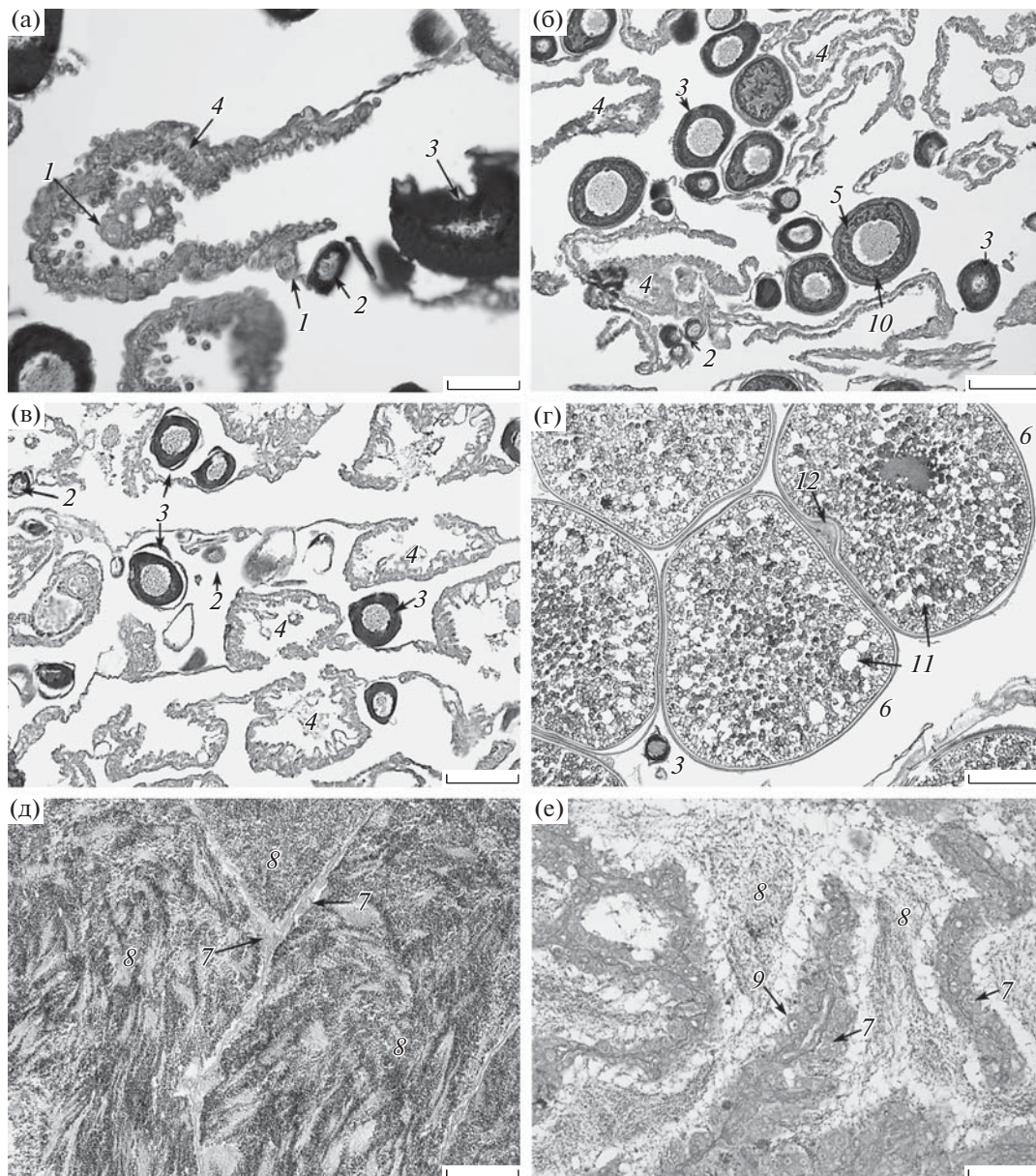


Рис. 2. Большой (а, б, г) и малый яичники (в) и семенники (д, е) азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* в преднерестовый (г, д) и посленерестовый (а–в, е) периоды: 1 – оогонии; 2, 3 – ооциты ранней и средней фаз превителлогенеза; 4 – постовуляторный фолликул; 5, 6 – фолликул поздней фазы превителлогенеза и конца вителлогенеза; 7 – сперматогонии, 8 – сперматозоиды, 9 – первичные сперматогонии, 10 – желточное ядро в цитоплазме ооцитов средней и поздней фаз превителлогенеза, 11 – липидные вакуоли, 12 – микропиле на анимальном полюсе ооцита фазы конца вителлогенеза. Масштаб: а, д, е – 50, б, в – 100, г – 200 мкм.

вил 7–8 мкм, ЯЦ – 58–70 (65)%, диаметр ядер сперматогониев – 3–5 мкм, ЯЦ – 50–62 (56.5)%.

В семенниках IV стадии зрелости массы сперматозоидов, вышедшие из цист вследствие спермиации, лежали в семенных канальцах, стенки которых сильно растянуты. Головки сперматозоидов округлые размером ~1 мкм (рис. 2д). В семенниках VI–II стадии зрелости отмечены остаточные, не выметанные в текущем нерестовом сезоне спермии, которые располагались беспорядочно в се-

менных канальцах, где подвергались резорбции (рис. 2е).

В преднерестовых яичниках выявлены две группы половых клеток, различающиеся по размеру: мелкие ооциты периода превителлогенеза диаметром 50–107 мкм и крупные ооциты фазы конца вителлогенеза диаметром 715–881 мкм (рис. 3). Первая группа представляла собой резервный фонд половых клеток, а вторая – расходный фонд, который должен быть выметан в 2018 г.

Самые высокие значения ИАП и ОП отмечены в 2015 г. у 5-летних особей — поколение 2010 г. рождения (табл. 2). В 2014–2018 гг. ИАП азиатской корюшки нерестового стада статистически отличалась внутри возрастных групп 3 и 4 года, ОП — только внутри возрастной группы 4 года. За все годы исследования отмечены статистические различия ИАП у особей разных возрастных групп ($p < 0.001$), тогда как различия ОП не достоверны.

ИАП увеличивается с размерами рыб и описывается линейным уравнением: $ИАП = 5.6962FL - 80.886$, $R^2 = 0.6$. ИАП и ОП коррелируют с ГСИ самок, но достаточно слабо: $R^2 = 0.3$ для ИАП, $R^2 = 0.4$ для ОП.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки начала нерестовой миграции азиатской зубастой корюшки в бассейне р. Амур зависят от начала весеннего подъема уровня воды, а окончание нерестового хода совпадает с понижением уровня воды в Амуре после ледохода (Подушко, 1970). Анадромные миграции в р. Амур начинаются во второй половине апреля и заканчиваются в начале мая. По реке производители поднимаются на расстояние > 230 км от устья, до с. Мариинское. Массовое половое созревание происходит в возрасте 3–4 года. Нерест приходится на май. Отнерестившиеся особи скатываются в Амурский лиман и далее мигрируют в Охотское море (Подушко, 1971; Горбачев, 1999). В 2018 г. массовое половое созревание было отмечено у поколения 2014 г. рождения (4 года), встречаемость 3-годовиков в уловах составила $< 2\%$. По данным Подушко (1971), половой зрелости азиатская зубастая корюшка р. Амур достигает в возрасте 3 года при $FL > 15$ см, в редких случаях в нересте участвуют особи $FL 9$ см.

Преобладание самцов в нерестовой части популяции азиатской корюшки характерно как для р. Амур, так и для других водоёмов Дальнего Востока, при этом в течение нереста половой состав уловов может меняться (Парпура, Семенченко, 1989; Василец, 2000; Гриценко, 2002; Голубь и др., 2012). Преобладание самок в старших возрастных группах согласуется с мнением о том, что жизненный цикл самцов короче (Подушко, 1970).

Асимметрия половых органов отмечена как для азиатской корюшки разных регионов (Подушко, 1970; Голубь и др., 2012), так и для других представителей рода *Osmerus* (Дрягин, 1948; Суворов, 1948; Legault, Delisle, 1968).

По данным Никольского (1956) и Подушко (1971), основная масса особей азиатской корюшки в Амуре нерестятся один–два раза в жизни. По материалам Кузнецовой (1962), большинство самок азиатской корюшки р. Амур нерестятся, по меньшей мере, три раза в жизни. Результаты ги-

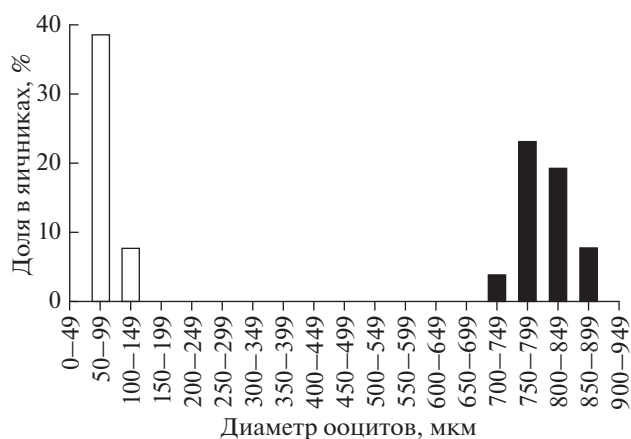


Рис. 3. Размерный состав ооцитов в яичниках в преднерестовый период у самок азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex*. Диаметр ооцитов измерен по фиксированному материалу ($n = 1235$ ооцитов): (□) — превителлогенные ооциты, (■) — ооциты фазы конца вителлогенеза.

стологических исследований подтвердили, что азиатская зубастая корюшка относится к полициклическим видам. В гонадах всех исследованных самок присутствуют оогонии, ооциты ранней профазы мейоза и периода превителлогенеза, которые относятся к резервному фонду половых клеток. Во всех исследованных семенниках обнаружены первичные сперматогонии. Это указывает на то, что такие рыбы принимают участие в нересте несколько раз в жизни (Макеева, 1992; Чмилевский, 2017). Наличие двух групп ооцитов, различающихся по размеру, в преднерестовых яичниках показало, что для азиатской корюшки характерен прерывистый тип оогенеза (Götting, 1961; Овен, 1976). Развитие ооцитов в период вителлогенеза было синхронным, икрометание проходило одновременно и один раз в нерестовый сезон. Сходные репродуктивные характеристики отмечены у кумжи *Salmo trutta*, атлантического лосося *Salmo salar*, гольцов рода *Salvelinus*, морских окуней рода *Sebastes*, удильщиков рода *Lophius*, окуня *Perca fluviatilis*, щуки *Esox lucius*, атлантической сельди *Clupea harengus* (Макеева, 1992; Murua, Saborido-Rey, 2003; Тиллер, 2007; Pavlov et al., 2009).

Гистологическое строение гонад исследованных азиатских зубастых корюшек р. Амур имеет много общих черт с таковым корюшек зал. Петра Великого (Шкарина, Кудряева, 1991): ооциты разных фаз развития имеют сходные размеры; в ооцитах фазы конца вителлогенеза присутствуют многочисленные крупные липидные вакуоли, закладка которых начинается в околядерной области ооцита в фазе вакуолизации цитоплазмы. Хорион обособлен от *zona radiata* и срастается с ней только в области микропиле. На вегетативном полюсе

Таблица 2. Индивидуальная абсолютная и относительная плодовитость азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* бассейна р. Амур в разных возрастных группах в 2014–2018 гг.

Возраст, лет	Год					n	H
	2014	2015	2016	2017	2018		
Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок							
2			$\frac{6.0 (1)}{6.0}$			1	
3	$\frac{24.3 (37)}{15.2-38.6}$	$\frac{27.6 (27)}{17.3-57.7}$	$\frac{26.1 (20)}{6.5-42.8}$	$\frac{16.0 (52)}{8.9-35.4}$		136	78.9*
4	$\frac{33.8 (24)}{23.0-48.1}$	$\frac{31.6 (39)}{18.1-60.3}$	$\frac{35.0 (29)}{25.8-46.7}$	$\frac{24.4 (63)}{10.5-54.3}$	$\frac{24.7 (58)}{12.7-39.6}$	213	61.4*
5		$\frac{51.9 (4)}{34.0-79.2}$	$\frac{44.2 (2)}{41.8-46.5}$	$\frac{37.8 (2)}{19.6-56.1}$	$\frac{35.6 (9)}{27.6-57.4}$	17	4.2
2–5	$\frac{28.0 (61)}{15.2-48.1}$	$\frac{31.2 (70)}{13.3-79.2}$	$\frac{31.4 (52)}{6.5-46.7}$	$\frac{20.9 (117)}{8.9-56.1}$	$\frac{26.2 (67)}{12.7-57.4}$	367	81.1*
Относительная плодовитость, шт/г массы тела без внутренностей							
2			$\frac{415}{415}$			1	
3	$\frac{758}{511-964}$	$\frac{811}{483-1410}$	$\frac{707}{472-1072}$	$\frac{739}{493-1047}$		136	3.6
4	$\frac{762}{575-1026}$	$\frac{747}{511-1214}$	$\frac{704}{466-965}$	$\frac{785}{547-1225}$	$\frac{670}{423-1035}$	213	19.2*
5		$\frac{826}{625-1217}$	$\frac{764}{739-789}$	$\frac{727}{719-736}$	$\frac{736}{538-998}$	17	0.7
2–5	$\frac{763}{511-1026}$	$\frac{776}{483-1014}$	$\frac{702}{466-1072}$	$\frac{750}{493-1225}$	$\frac{679}{423-1035}$	367	20.3*

Примечание. H – H-критерий Краскела–Уоллиса; над чертой в скобках – число самок; * различия достоверны при $p < 0.001$; ост. обозначения см. в табл. 1.

ооцита толщина хориона в три раза меньше, это обусловлено тем, что после попадания овулировавшей икры в воду хорион на вегетативном полюсе разрывается, сползает, выворачивается, прикрепляясь к субстрату. В результате этого икринки находятся в приподнятом над поверхностью субстрата состоянии. Такой способ прикрепления икры к субстрату характерен и для других видов семейства Osmeridae (Шадрин, 1989). Толщина zona radiata и наличие хориона соответствуют таковым у представителей семейств Osmeridae, Salmonidae, Pleuronectidae, Hexagrammidae, Hemitripterae, Cottidae и Clupeidae, откладывающих клейкую икру на субстрат (Warfel, Merriman, 1944; Иванков, Курдяева, 1973; Stehr, Hawkes, 1979; Маркевич, 2000; Колпаков, Долганова, 2006; TenBrink, Buckley, 2013; Юсупов, Санталова, 2016).

ИАП и ОП азиатской зубастой корюшки варьируют в разные годы. Чётко прослеживается тенденция увеличения ИАП самок с возрастом и

размерами. Возрастные изменения ОП не столь закономерны. В 2014–2018 гг. изменений ОП с возрастом не наблюдалось. В 2017 и 2018 гг. была отмечена пониженная ИАП одновозрастных самок по сравнению с другими годами во всех возрастных классах. Вероятно, это могло быть связано с недостаточной кормовой базой и другими факторами, влияющими на нагул. В целом в 2014–2018 гг. ИАП и ОП соответствуют данным, полученным ранее в р. Амур (Загороднева, 1954; Никольский, 1956; Подушко, 1971), водоёмах Сахалина (Гриценко, 2002), Приморья (Парпура, Колпаков, 2001) и большинства рек Чукотки, за исключением р. Хатырка, где плодовитость азиатской зубастой корюшки в пять раз выше (Голубь и др., 2012). Повышенная ИАП в этом районе, вероятно, связана с более крупными размерами нерестящихся особей (FL 25–35 см).

Результаты нашей работы подтвердили неоднократность нереста данного вида. Цитология и

морфология гонад в целом оказались схожими с таковыми у азиатской зубастой корюшки, обитающей в других регионах Дальнего Востока. Анализ репродуктивных параметров не выявил значительных изменений ИАП и ОП по сравнению с 1950–1970-ми гг., что может говорить об относительно стабильном состоянии популяции азиатской зубастой корюшки р. Амур.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.В. Харитонову, О.А. Кудревскому и С.А. Пуките (ХабаровскНИРО) за помощь в сборе материала, а также Н.В. Колпакову, А.П. Шмигирилову (ХабаровскНИРО) и Г.Ю. Головатюк (ВНИРО) за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1909. Рыбы бассейна Амура // Зап. Императ. АН. Т. 24. № 9. 270 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Бугаев А.В., Амельченко Ю.Н., Липнягов С.В. 2014. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура // Изв. ТИНРО. Т. 178. С. 3–24.
- Василец П.М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 24 с.
- Воскресенский Н.А. 1946. Промысловая характеристика некоторых рыб Амура // Рыб. хоз-во. № 7. С. 23.
- Голубь Е.В., Батанов Р.Л., Голубь А.П. 2012. Материалы по биологии азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae) из водоемов Чукотки // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 50–62.
- Горбачев В.А. 1999. Биологическая характеристика нерестового стада азиатской корюшки *Osmerus mordax* бассейна Амура в 1996–1998 гг. // Тез. докл. конф. “Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 25–26.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Дрягин П.А. 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. Т. 25. Вып. 2. С. 3–104.
- Загороднева Д.С. 1954. Плодовитость жилых рыб реки Амура: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 14 с.
- Иванков В.Н., Курдяева В.П. 1973. Систематические различия и экологическое значение строения оболочек яйцеклеток рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 13. № 6. С. 1035–1045.
- Клюканов В.А. 1969. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 1. С. 99–109.
- Клюканов В.А. 1975. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* и их расселение // Там же. Т. 54. Вып. 4. С. 590–596.
- Колпаков Н.В., Долганова Н.Т. 2006. Данные по биологии трехлопастного бычка *Blepsias cirrhosus* (Hemipteridae) прибрежных вод северного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 519–524.
- Кузнецова А.Ф. 1962. Новые данные об азиатской корюшке *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner // Изв. ТИНРО. Т. 48. С. 214–215.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Маркевич А.И. 2000. Размножение костистой рыбы *Hemipteris villosus* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 26. № 4. С. 272–274.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 131 с.
- Парпура И.З., Колпаков В.Н. 2001. Биология и внутренняя дифференциация корюшек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 284–295.
- Парпура И.З., Семенченко А.Ю. 1989. Фауна и биология рыб Северного Приморья // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 120–137.
- Подушко Ю.Н. 1970. Биологическая характеристика азиатской корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner в низовьях Амура // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 130–138.
- Подушко Ю.Н. 1971. Динамика плодовитости азиатской корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Steindachner и определяющие ее факторы // Там же. Т. 79. С. 72–83.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пиш. пром-сть, 376 с.
- Роскин Г.И. 1951. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 447 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Знание, 36 с.
- Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. Л.: Сов. наука, 579 с.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.
- Турдаков А.Ф. 1972. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Илим, 280 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В. и др. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 491 с.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.
- Чмилевский Д.А. 2017. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях. СПб.: Изд-во СПбГУ, 156 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шадрин А.М. 1989. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 2. С. 289–301.

- Шкарина Т.В. 1979. Гаметогенез, половые циклы и биологическая характеристика нерестовых скоплений дальневосточных корюшек рода *Osmerus* и рода *Hypomesus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 23 с.
- Шкарина Т.В. 1984. Сперматогенез и половой цикл самцов азиатской и малоротой корюшек (*Osmeridae*) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 79–85.
- Шкарина Т.В. 1991. Биология тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Южного Приморья // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 77–84.
- Шкарина Т.В., Кудряева В.П. 1991. Цитоморфологические изменения яичников азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steind. Залива Петра Великого в различные сезоны года // Там же. С. 98–104.
- Юсупов Р.Р., Санталова М.Ю. 2016. Репродуктивная биология и развитие тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. Т. 185. С. 49–66.
- Götting K.J. 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteen // Helgol. Wiss. Meeresunters. Bd. 8. № 1. S. 1–43.
- Legault R.O., Delisle C. 1968. La fraye d'une population d'éperlans géants, *Osmerus eperlanus mordax*, au lac Heney, Comté de Gatineau, Québec // J. Fish. Res. Board Canada. V. 25. № 9. P. 1813–1830.
<https://doi.org/10.1139/f68-167>
- Murua H., Saborido-Rey F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 33. P. 23–31.
<https://doi.org/10.2960/J.v33.a2>
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G., Novikov G.G. 2009. Reproductive dynamics // Fish reproductive biology: implications for assessment and management / Eds. Jakobsen T. et al. Oxford: Blackwell Publ. Ltd. P. 48–90.
- Stehr C.M., Hawkes J.W. 1979. The comparative ultrastructure of the egg membrane and associated pore structures in the starry flounder, *Platichthys stellatus* (Pallas), and pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Cell Tiss. Res. V. 202. P. 347–356.
<https://doi.org/10.1007/BF00220430>
- TenBrink T.T., Buckley T.W. 2013. Life history aspects of the yellow Irish lord, (*Hemilepidotus jordani*) in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // Northw. Naturalist. V. 94. P. 126–136.
<https://doi.org/10.1898/12-33.1>
- Warfel H.E., Merriman D. 1944. The spawning habits, eggs, and larvae of the sea raven, *Hemitripteris americanus* in Southern New England // Copeia. № 4. P. 197–205.
<https://doi.org/10.2307/1438673>

УДК 597.587.9.574.524

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА И СРАВНЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ЧЁРНОГО *REINHARDTIUS MATSUURAE*, БЕЛОКОРОГО *HIPPOGLOSSUS STENOLEPIS* И АЗИАТСКОГО СТРЕЛОЗУБОГО *ATHERESTHES EVERMANNI* ПАЛТУСОВ ОХОТСКОГО МОРЯ ПО ИЗОТОПНОМУ СОСТАВУ УГЛЕРОДА И АЗОТА ПИЩЕВЫХ КОМПОНЕНТОВ

© 2020 г. В. В. Напазаков

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

*E-mail: napazakov@tinro.ru

Поступила в редакцию 01.03.2019 г.

После доработки 05.06.2019 г.

Принята к публикации 13.06.2019 г.

Представлены результаты количественной оценки ширины трофических ниш чёрного *Reinhardtius matsuurae*, белокорого *Hippoglossus stenolepis* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов на западнокамчатском шельфе Охотского моря с использованием данных изотопных подписей углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) их жертв. По скорректированной стандартной эллиптической области ширина трофической ниши у азиатского стрелозубого палтуса составляет 11.35, у белокорого – 9.41, у чёрного – 12.36. Диапазон значений изотопных подписей $\delta^{15}\text{N}$ (8.80–17.61) соответствует трофическому уровню 2.63–5.22. Согласно пределам варьирования $\delta^{13}\text{C}$ (–14.99...–22.9), базовыми источниками углерода у палтусов являются планктонные, нектонные и нектобентосные группы жертв. Максимальное значение параметра нишевого перекрытия принадлежит азиатскому стрелозубому палтусу (93.25%) в нише чёрного палтуса, а минимальное, напротив, чёрному палтусу (73.19%) в нише азиатского стрелозубого палтуса. Высокая степень сходства общесистемных нишевых показателей, рассчитанных по изотопным подписям жертв палтусов, в конкретных местообитаниях нивелируется расхождением по иным параметрам: глубине, температуре и по изменчивости рационов в онтогенезе.

Ключевые слова: чёрный *Reinhardtius matsuurae* палтус, белокорый *Hippoglossus stenolepis* палтус, стрелозубый *Atheresthes evermanni* палтус, изотопная подпись, углерод, азот, трофическая ниша, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875220020149

Количественное определение ширины трофических ниш долгое время было затруднено из-за отсутствия индексов, адекватно оценивающих пищевые спектры в едином масштабе (Bearhop et al., 2004; Jackson et al., 2011). В связи с этим экосистемное обобщение трофологических данных статистическими методами, в том числе у рыб, было также ограничено. Беэрхоп с соавторами (Bearhop et al., 2004) первыми предложили использовать значения дисперсии стабильных изотопов тканей в качестве меры для определения ширины трофической ниши. Использование этого метода, впоследствии модернизированного (Layman et al., 2007; Newsome et al., 2007; Jackson et al., 2011; Swanson et al., 2015), в наших трофологических исследованиях стало возможным благодаря накопленным данным по соотношениям стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота

($\delta^{15}\text{N}$) в тканях массовых видов гидробионтов дальневосточных морей (Горбатенко и др., 2008, 2012, 2013, 2014, 2015). Под влиянием климатических, биологических и антропогенных факторов состав и структура ихтиоценов подвержены изменениям. В морских сообществах примеры подобных структурных перестроек многочисленны и зачастую являются следствием конкурентных отношений (Чучукало, 2006). Для прогнозирования откликов, вызванных структурными перестройками, частота которых в меняющихся климатических условиях, вероятно, будет возрастать, необходимо обобщение обширных трофологических данных для определения и анализа пищевых отношений в морских сообществах.

Цель исследования – по данным изотопных подписей жертв оценить ширину трофических ниш чёрного *Reinhardtius matsuurae*, белокорого

Таблица 1. Объём материала, собранного в Охотском море в разные годы

Вид	Год	Число желудков, шт.
Чёрный палтус	2010	210
Белокорый палтус	2005	41
	2008	78
	2010	222
Азиатский стрелозубый палтус	2005	73
	2010	91
Итого		715

Hippoglossus stenolepis и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов и определить степень их перекрытия с использованием новых статистических методов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по питанию палтусов собран в Охотском море на западнокамчатском шельфе (июнь—июль 2005, 2008 и 2010 гг.) из уловов донного трала ДТ 27.1 с горизонтальным и вертикальным раскрытием соответственно 16 и 4 м. Содержимое желудков исследовано количественно-весовым методом (Методическое пособие ..., 1974; Руководство ..., 1986). Всего собрано и исследовано 715 желудков трёх видов палтусов (табл. 1). Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в тканях жертв палтусов взяты из публикаций Горбатенко с соавторами (2008, 2012, 2013, 2014, 2015) и интегрированы в базу данных по питанию донных рыб.

Для количественной оценки и сравнения трофических ниш трёх видов палтусов по изотопным подписям жертв использован пакет SIBER статистической программы R (Jackson et al., 2011; Jackson, 2017; R Core Team, 2016). В этом пакете общие площади (TA – total areas) вычисляли для выпуклых оболочек по самым внешним значениям на биплот-графике $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Стандартные площади эллипсов (SEA – standard ellipse areas) рассчитывали для 40% данных (Jackson et al., 2011; Jackson, 2017). Скорректированные стандартные площади эллипсов (SEAc – standard ellipse areas corrected) рассчитывали как стандартные площади эллипсов, скорректированные для малых выборок. Оценка перекрытия ниш выполнена в пакете nicheROVER статистической программы R, которая учитывает видоспецифичность распределения в нишевом пространстве (Lysy et al., 2014; Swanson et al., 2015; R Core Team, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные трофологических проб, собранные классическим методом (Методическое пособие..., 1974), относятся к номинальному типу и имеют самую простую измерительную шкалу, что объективно ограничивает применение методов математической статистики и, соответственно, дальнейшее обобщение. Альтернативным методом изучения трофической структуры водных экосистем стало определение соотношения стабильных изотопов, как правило $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, в тканях гидробионтов, так как значения изотопных подписей обеспечивают единое представление о трофических уровнях организмов в сообществе. Впервые использование изотопных подписей для количественного определения общесистемных аспектов трофической структуры было предложено Лейманом с соавторами (Layman et al., 2007). Всего авторы этой публикации представили шесть общесистемных показателей. Однако полноценное использование этих метрик стало возможным лишь после их переформулирования в байесовской структуре (Jackson et al., 2011). Как указывают Лейман с соавторами (Layman et al., 2007), новый метод не может обеспечить полного описания структуры и функционирования пищевой сети, а является одним из дополнительных инструментов для выявления специфической информации о трофической структуре сообщества.

В последние годы в нашей лаборатории проводится работа по определению изотопных подписей массовых видов гидробионтов дальневосточных морей и к настоящему времени уже получены данные для многих планктонных, нектонных и нектобентосных видов (Горбатенко и др., 2008, 2012, 2013, 2014, 2015). В соответствии с концепцией о том, что изотопная подпись может быть мерой для количественного определения общесистемных параметров трофической структуры и для актуализации имеющихся материалов, значения изотопных подписей жертв были ретроспективно внесены в базу данных по питанию рыб. В результате обновлённые материалы стали доступны для количественной оценки общесистемных нишевых характеристик рыб в ихтиоценозе. Как мы полагаем, если изотопная подпись отражает интегрированную во времени диету консумента,

Таблица 2. Трофические нишевые параметры азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni*, белокорого *Hippoglossus stenolepis* и чёрного *Reinhardtius matsuurae* палтусов, рассчитанные по значениям изотопных подписей углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) пищевых компонентов

Показатель	<i>A. evermanni</i>	<i>H. stenolepis</i>	<i>R. matsuurae</i>
TA	16.21	29.79	30.02
SEA	10.22	9.15	11.97
SEAc	11.35	9.41	12.36
$\delta^{15}\text{N}$ range (NR)	8.80–15.04	10.10–17.61	8.80–16.67
$\delta^{13}\text{C}$ range (CR)	–16.08...–21.20	–14.99...–21.30	–16.08...–22.90

Примечание. TA – общая область выпуклой оболочки, SEA – стандартная эллиптическая область; SEAc – стандартная эллиптическая область, скорректированная для проб небольшого объёма; $\delta^{15}\text{N}$ range (NR), $\delta^{13}\text{C}$ range (CR) – расстояния между минимальными и максимальными значениями $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ жертв.

то ширина ниши, рассчитанная по индивидуальным изотопным подписям жертв, учитывает индивидуальный вклад каждого компонента пищевого рациона.

Для исследования выбраны чёрный, белокорый и азиатский стрелозубый палтусы, которые относятся к гильдии хищников с хорошо изученной биологией (Шунтов, 1965, 1966, 1971; Фадеев, 1987; Чучукало, 2006). Общесистемные параметры их трофических ниш, рассчитанные в статистическом пакете SIBER, представлены в табл. 2.

Границы областей выпуклых оболочек (TA) характеризуют ширину трофической ниши и вычисляются по самым внешним значениям на биплотеграфике $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Оказалось, что у белокорого и чёрного палтусов значения TA близки – соответственно 29.79 и 30.02, а у стрелозубого почти в два раза меньше (табл. 2).

Стандартная эллиптическая область (SEA) является альтернативой TA. В отличие от последней вычисляется с учётом байесовской вероятности, поэтому является более надёжным показателем (Jackson et al., 2011). Расчётные значения этого параметра у трёх видов оказались более сходными между собой: для белокорого палтуса – 9.15, для азиатского стрелозубого – 10.22 и для чёрного палтуса – 11.97 (табл. 2). На рис. 1, подготовленном в пакете SIBER, сплошными линиями показаны SEA, включающие 40% исходных данных изотопных подписей $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ жертв. Отметим, что между собой области выпуклых оболочек так же, как и области стандартных эллипсов, сильно перекрываются, что является следствием сходства пищевых рационов.

Значения третьего параметра – скорректированной стандартной эллиптической области (SEAc) – у стрелозубого, белокорого и чёрного палтусов составили соответственно 11.35, 9.41 и 12.36 (табл. 2). Метрика $\delta^{15}\text{N}$ range (NR), определяющая расстояние между минимальными и максимальными значениями изотопной подписи $\delta^{15}\text{N}$ у пищевых компонентов, характеризует вертикальную струк-

туру пищевой сети. Диапазон значений изотопных подписей по этому параметру изменяется в пределах 8.80–17.61, а в пересчёте на трофический уровень – 2.63–5.22. Следовательно, палтусам пища доступна со всех трофических уровней консументов, включая 5-й. Метрика $\delta^{13}\text{C}$ range (CR) определяет расстояние между минимальными и максимальными значениями $\delta^{13}\text{C}$ пищевых компонентов. По содержанию $\delta^{13}\text{C}$ можно определить базовые источники пищи (Layman et al., 2007). Значения изотопных подписей $\delta^{13}\text{C}$ у жертв палтусов изменяются от –14.99 до –22.9. Минимальные значения были отмечены у чёрного палтуса (–22.9), а максимальные у белокорого палтуса (–14.99). Таким образом, весьма широкий диапазон значений изотопных подписей жертв палтусов свидетельствует о том, что источниками углерода служат одновременно несколько экологиче-

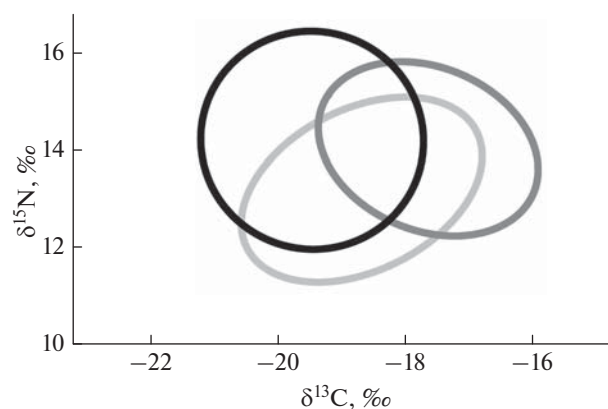


Рис. 1. Стандартные эллиптические области (SEA) азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* (—), белокорого *Hippoglossus stenolepis* (—) и чёрного *Reinhardtius matsuurae* палтуса (—); SEA составляют 40% исходных данных для каждого вида.

Таблица 3. Средние значения нишевых перекрытий между азиатским стрелозубым *Atheresthes evermanni*, белокрым *Hippoglossus stenolepis* и чёрным *Reinhardtius matsuurae* палтусами, рассчитанные в пакете nicheROVER (при заданной вероятности $\alpha = 95\%$)

Вид	Вид		
	<i>A. evermanni</i>	<i>H. stenolepis</i>	<i>R. matsuurae</i>
<i>A. evermanni</i>		84.15	93.25
<i>H. stenolepis</i>	77.58		87.70
<i>R. matsuurae</i>	73.19	82.20	

ских групп гидробионтов – планктон, нектон и нектобентос.

По данным расчёта перекрытий вероятностных нишевых областей, выполненного в пакете nicheROVER (табл. 3, рис. 2), белокрым палтус находится в нише стрелозубого с вероятностью 77.58%; максимальное значение (93.25%)

метрики перекрытия принадлежит азиатскому стрелозубому палтусу в нише чёрного палтуса, а минимальное (73.19%), наоборот, – чёрного палтуса в нише азиатского стрелозубого палтуса. В целом между всеми палтусами наблюдается высокая степень перекрытия по трофической оси экологической ниши.

Высокая степень сходства пищевых рационов палтусов по всем общесистемным метрикам предполагает острую межвидовую конкуренцию за пищевые ресурсы и расхождение экологических ниш. Факты нишевой дифференциации палтусов по двум параметрам среды (глубине и температуре местообитаний) приведены в работе Дьякова (2006). Показано, что палтусы северных районов дальневосточных морей на протяжении всего года обитают в очень широком батиметрическом диапазоне, а их сезонные миграции выражаются в основном в перераспределении плотности популяций относительно глубины. Между собой палтусы различаются широтой батиметрического и термического диапазонов встречаемости, вертикальной локализацией местообитаний и распре-

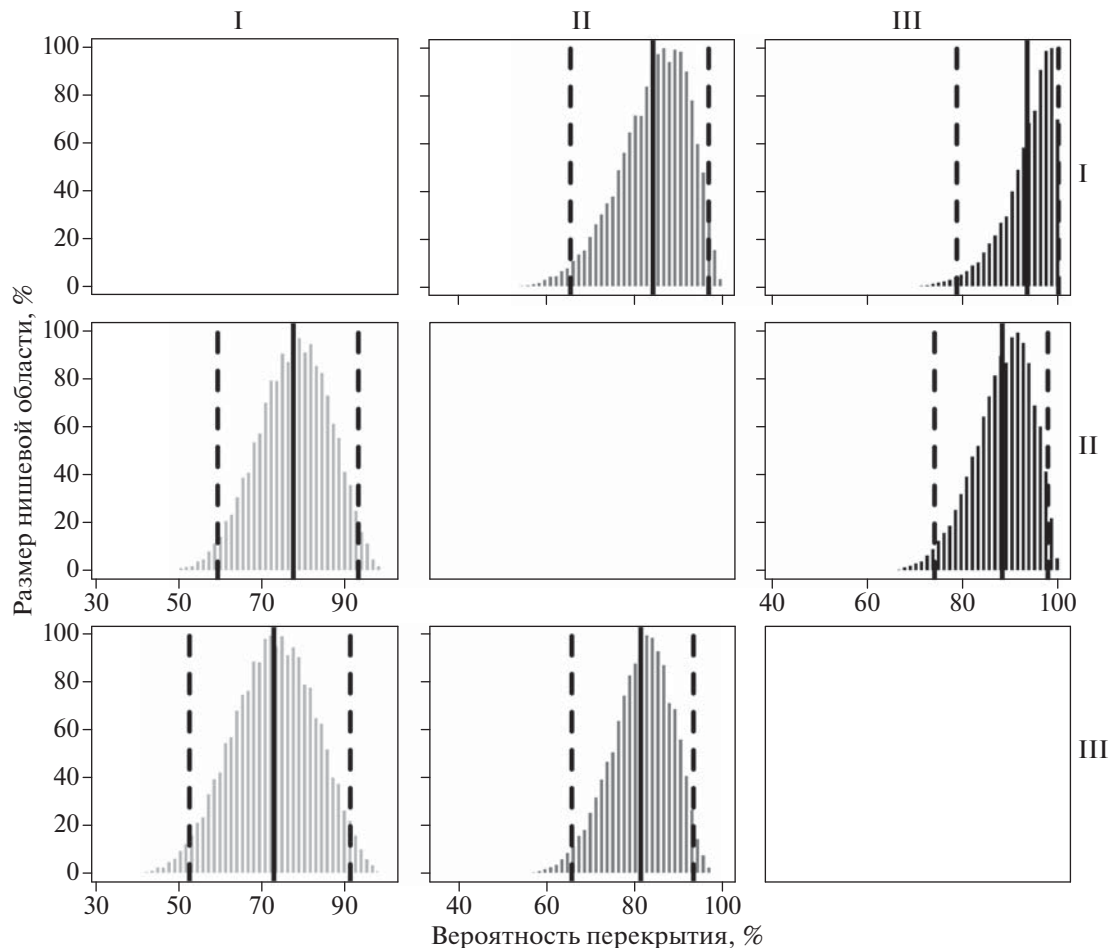


Рис. 2. Апостериорное распределение вероятностной метрики нишевого перекрытия для 95% нишевой области азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* (I), белокрылого *Hippoglossus stenolepis* (II) и чёрного *Reinhardtius matsuurae* (III) палтусов. Вероятность нахождения в нише другого вида отображена в направлении строка–столбец; (—) – средние значения, (---) – 95%-ные доверительные интервалы; ост. обозначения см. на рис. 1.

делением плотности популяций в границах факторов среды обитания. По данным Мухаметова (2014), трофические ниши палтусов в районе северных Курильских о-вов перекрываются слабо: они обитают на разных глубинах, их пищевые рационы различаются. Осенью в Беринговом море белокорый палтус обитает в элиторали, а чёрный и стрелозубые азиатский и американский *A. stomias* – в мезобатиали; кроме пространственного разделения у палтусов выявлена возрастная изменчивость питания (Напазаков, Чучукало, 2001; Напазаков, 2004). Таким образом, общесистемные параметры, рассчитанные по изотопным подписям жертв, имеют высокую степень сходства, однако в конкретных местообитаниях экологические ниши палтусов расходятся по другим нишевым измерениям: глубине, температуре, онтогенетической изменчивости рационов.

Подводя итоги исследования, можно заключить, что для трёх видов палтусов пища доступна со всех трофических уровней, включая 5-й. Широкий диапазон значений изотопных подписей жертв палтусов свидетельствует о том, что базовыми источниками поступления углерода служат такие экологические группы, как планктон, нектон и нектобентос. Общесистемные нишевые параметры трёх видов палтусов, рассчитанные по изотопным подписям жертв, имеют высокую степень сходства, однако в конкретных местообитаниях их экологические ниши расходятся по другим параметрам экологической ниши: глубине, температуре и по изменению рационов в онтогенезе. Изучение трофических ниш с использованием дисперсии изотопных подписей жертв совместно с традиционным трофологическим методом прямых наблюдений даёт возможность получать общесистемные количественные метрики без потери экологической информации, необходимой для корректной интерпретации полученных результатов. Практическая ценность данного метода заключается в возможности привлечения архивных данных для проведения экосистемных исследований обобщающего плана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лажнецов А.Е. и др. 2008. Бенто-пелагические трофические связи в ихтиоценозе шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 284–295.

Горбатенко К.М., Надточий В.А., Кияшко С.И. 2012. Трофический статус макробентоса шельфа западной Камчатки по данным анализа стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) // Там же. Т. 171. С. 168–174.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лажнецов А.Е. и др. 2013. Трофические отношения и бентопелагические связи на западнокамчатском шельфе Охотского моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Там же. Т. 175. С. 3–25.

Горбатенко К.М., Лажнецов А.Е., Кияшко С.И. 2014. Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) // Там же. Т. 177. С. 25–39.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лажнецов А.Е. и др. 2015. Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Там же. Т. 183. С. 200–216.

Дьяков Ю.П. 2006. Батитермическое распределение и миграции камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) в дальневосточных морях России // Вестн. КамчатГТУ. № 8. С. 54–84.

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

Мухаметов И.Н. 2014. Палтусы прикурильских вод: биология, состояние запасов, перспективы промысла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.

Напазаков В.В. 2004. Трофические связи рыб в донных ихтиоценозах западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 139. С. 19–42.

Напазаков В.В., Чучукало В.И. 2001. Питание и некоторые черты экологии палтусов западной части Берингова моря в летне-осенний период // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 2 (6). С. 319–337.

Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.

Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология). М.: Агропромиздат, 175 с.

Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.

Шунтов В.П. 1965. Распределение черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. Т. 58. Изв. ТИНРО. Т. 53. С. 155–163.

Шунтов В.П. 1966. Некоторые закономерности вертикального распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 1. С. 32–41.

Шунтов В.П. 1971. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 75. С. 3–36.

Bearhop S., Adams C.E., Waldron S. et al. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis // J. Anim. Ecol. V. 73. P. 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>

Jackson A.L. 2017. Introduction to SIBER. (<https://cran.r-project.org/web/packages/SIBER/vignettes/Introduction-to-SIBER.html>)

Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C., Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER stable isotope Bayesian ellipses in R // J. Anim. Ecol. V. 80. P. 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>

Layman C.A., Arrington D.A., Montana C.G., Post D.M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? // Ecology. V. 88. № 1. P. 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)

Lysy M., Stasko A.D., Swanson H.K. 2014. nicheROVER: (N)iche (R)egion and Niche (O)ver lap metrics for multidimensional ecological niches. Version 1.0. (<https://cran.r-project.org/web/packages/nicheROVER/index.html>)

Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. 2007. A niche for isotopic ecology // Front. Ecol. Environ. V. 5. № 8. P. 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.01>

R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. (<https://www.R-project.org>)

Swanson H.K., Lysy M., Power M. et al. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap // Ecology. V. 96. № 2. P. 318–324. <https://doi.org/10.1890/14-0235.1>

ЭКОЛОГО-ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES MENTELLA* (SEBASTIDAE) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ АТЛАНТИКИ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ЕГО ПАРАЗИТОФАУНЫ

© 2020 г. Ю. И. Бакай*

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

*E-mail: bakay@pinro.ru

Поступила в редакцию 26.04.2019 г.

После доработки 13.09.2019 г.

Принята к публикации 08.10.2019 г.

Приведены результаты исследований состава, особенностей экологии, зоогеографии и формирования фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* на акватории четырёх районов батиали Северо-Западной Атлантики и пелагиали моря Лабрадор. Установлена высокая мера сходства состава паразитофауны этого хозяина из районов банки Гамильтон, северных и южных склонов Большой Ньюфаундлендской банки. Состав и особенности возрастной динамики формирования разнообразия фауны паразитов свидетельствуют о значительной обособленности группировки окуня-клювача, обитающей на банке Флемиш-Кап, от его скоплений в других районах побережья Канады и пелагиали моря Лабрадор. Эти факторы в совокупности с представленными эколого-популяционными характеристиками указывают на популяционный статус группировки окуня-клювача банки Флемиш-Кап.

Ключевые слова: окунь-клювач *Sebastes mentella*, фауна паразитов, формирование, популяция, Северо-Западная Атлантика.

DOI: 10.31857/S0042875220030054

Окунь-клювач *Sebastes mentella*, как и другие виды североатлантических окуней рода *Sebastes*, является придонно-пелагическим видом с внутренним оплодотворением. Многие исследователи считают морских окуней яйцеживородящими (Барсуков, 1981; Литвиненко, 1985; Saborido-Rey, 1994). Окунь-клювач имеет большой ареал: обитает на акваториях шельфа, батиали и мезопелагиали от Баренцева и Гренландского морей до побережья Канады. В настоящее время обосновано существование двух популяций окуня-клювача — норвежско-баренцевоморской и североатлантической (Литвиненко, 1985; Древетняк, 1999; Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2009а; Бакай, 2011; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016; Бакай, Попов, 2017). Окуню-клювачу как филогенетически наиболее молодому среди североатлантических видов рода *Sebastes* (Барсуков, 1981; Artamonova et al., 2013), самому глубоководному и обладающему максимальной миграционной активностью свойственно симпатрическое распределение и слабая видовая дифференциация с американским *S. fasciatus* и золотистым окунем *S. norvegicus* во многих районах западной части ареала (Барсуков, Захаров, 1972; Литвиненко,

1985; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994; Valentin et al., 2002). Последнее усиливается межвидовой гибридизацией между этими видами (Roques et al., 2001; Artamonova et al., 2011; Saha et al., 2017), значительно ограничивая возможность применения результатов генетических исследований и обостряя проблему изучения популяционной структуры клювача (Planque et al., 2013; Melnikov, 2016). Кроме того, большинство данных по окуню-клювачу до 1970-х гг. относится к сборному виду, включавшему американского и золотистого окуней (Барсуков, Захаров, 1972; Барсуков и др., 1990).

Имеющиеся мнения о популяционной структуре окуня-клювача в Северо-Западной Атлантике (СЗА) весьма противоречивы. Некоторые исследователи предполагали существование у побережья Канады нескольких (до четырёх) изолированных группировок (популяций) этого вида (Templeman, 1953; Янулов, 1962; Никольская, 1969), из которых предполагается “лабрадорская популяция” клювача формируется из молоди, принесённой из района вымета предличинок в пелагиали моря Ирмингера (Templeman, 1961). Канадские авторы (Roques et al., 2002) по результатам иссле-

дований микросателлитных последовательностей ДНК относят придонные скопления окуня-клевача в СЗА (кроме скоплений на банке Флемиш-Кап) к западной составляющей его панокеанической (североатлантической) популяции, населяющей мезопелагиаль морей Ирмингера и Лабрадор с сопредельными районами батиали Гренландии, Исландии и Фарерских о-вов. Другие исследователи (Cadrin et al., 2010), используя тот же метод, относят особей клевача в районах батиали Канады к западной единице запаса, являющейся одной из четырёх генетически обособленных единиц запаса этого вида в морях Северной Атлантики (СА). Однако эти авторы не представили иных данных по популяционной биологии окуня-клевача для дифференциации его выделяемых групп.

В результате анализа морфологических, биологических и генетических данных высказано предположение об относительной изолированности скоплений окуня-клевача на акватории банки Флемиш-Кап от смежных районов (Алтухов, 1974). По итогам анализа эколого-популяционных характеристик, представленных в литературных источниках, высказано мнение о популяционном статусе скоплений окуня-клевача, обитающего на банке Флемиш-Кап (Melnikov, 2016).

Указанные неопределённости повышают актуальность современных эколого-паразитологических исследований этого объекта, поскольку использование паразитов в качестве естественных меток для познания популяционной биологии, миграций, питания и филогении рыб является общепризнанным (Sindermann, 1961; Williams et al., 1992; MacKenzie, Abaunza, 2005; Cadrin et al., 2010). Паразитологический метод предполагает исследование не только видового состава, но и условий формирования и зоогеографии фауны паразитов изучаемого хозяина, что не отражено в немногочисленных публикациях по паразитам окуня-клевача в районах у побережья Канады (Bourgeois, Ni, 1984; Moran et al., 1996; Vakay, 2001; Marcogliese et al., 2003).

Известны попытки некоторых исследователей выделить локальные группировки окуней рода *Sebastes* у атлантического побережья Канады посредством использования дискретного характера заражения копеподами *Sphyrion lumpi*, *Chondracanthus nodosus* и *Peniculus clavatus*, личинками нематод *Anisakis* sp. и *Contracaecum* sp., цестоды *Eubothrium* sp. (Sindermann, 1961; Янулов, 1962; Kabata, 1963). Они показали различия между скоплениями клевача банки Флемиш-Кап и района моря Лабрадор (банка Гамильтон). Позже представлены отличия по этим паразитам особей клевача из зал. Святого Лаврентия и южного побережья о-ва Ньюфаундленд (Marcogliese et al., 2003). Однако недостатками многих из этих работ является упомяну-

тое выше отсутствие до 1970-х гг. достоверной дифференциации североатлантических видов рода *Sebastes* (Литвиненко, 1985), а также проведение анализа встречаемости ограниченного числа (1–6) видов паразитов. Подлежит сомнению корректная идентификация двух видов Мухозоа (*Muxidium sphaericum* и *Ceratomyxa macrospora*), выполненная некоторыми авторами (Khan et al., 1986; Marcogliese et al., 2003), поскольку в большом объёме нашего материала, собранного в этом районе от трёх видов *Sebastes*, указанные Мухозоа не встречены (Бакай, Груднев, 2009).

Цель настоящей работы – представить зоогеографическую и экологическую характеристику фауны паразитов окуня-клевача в западной части ареала и использовать её для выявления особенностей популяционной биологии этого хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы окуня-клевача взяты из уловов донного трала, полученных на глубинах 400–630 м в апреле–июне 1986–1987 и 1990 гг. в акваториях четырёх доступных для исследований районов батиали банки Флемиш-Кап, южной и северной частей Большой Ньюфаундлендской банки (БНБ), банки Гамильтон, а также из уловов пелагического трала в море Лабрадор в слое 200–450 м в июле 1990–1993 гг. (рис. 1). Полному паразитологическому вскрытию (Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985) с видовой идентификацией обнаруженных паразитов подвергли 157 экз. придонного клевача общей длиной (*TL*) 8–44 см в возрасте 2–24 лет и 199 экз. пелагического клевача *TL* 28–38 см в возрасте 8–17 лет. Паразитов крови не исследовали. Видовая идентификация особей окуня-клевача выполнена согласно “Методическим указаниям...” (1984). Возраст рыб определён по чешуе и отолитам.

Понятие “популяция” принято в формулировках Тимофеева-Ресовского с соавторами (1973), Алтухова (1974), Яблокова (1987) и других исследователей как элементарная эволюционирующая единица вида, определяющими характеристиками которой являются устойчивое самовоспроизводство, доминирование внутригруппового обмена генами между особями при освоении ими уникальной экологической ниши. Для указания принадлежности к экологическим группировкам окунь-клевач североатлантической популяции, обитающий в пелагиали морей Лабрадор и Ирмингера, назван пелагическим, а приуроченный к акватории батиали Гренландии, Канады и Исландии – придонным. Особям клевача пелагической группировки свойственно более раннее половое созревание (Мельников, Бакай, 2006, 2009б).

Показателями степени заражённости служили: экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля рыб, за-

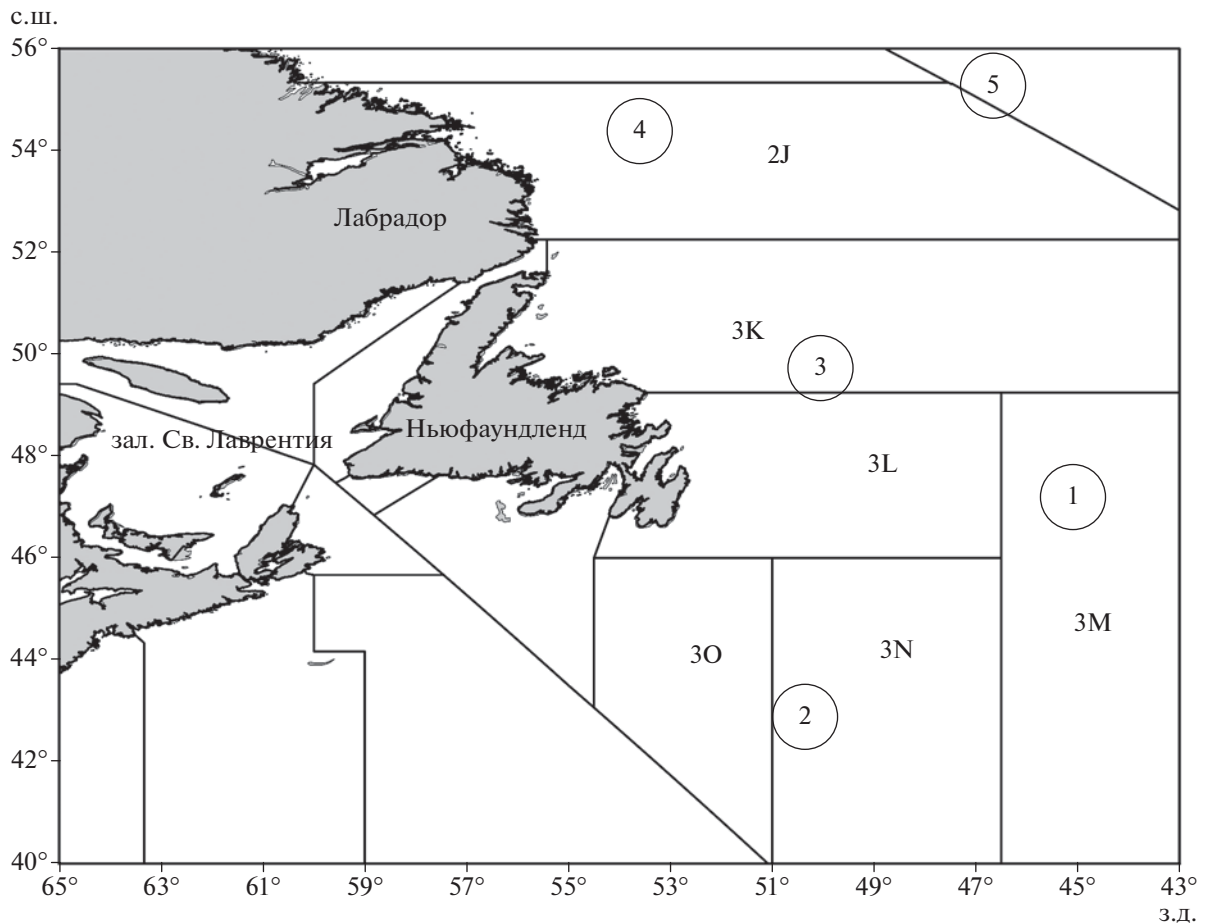


Рис. 1. Районы исследований окуня-клювача *Sebastes mentella*: 1 – банка Флемиш-Кап (3М), 2 – южные склоны Большой Ньюфаундлендской банки (3N, 3O), 3 – её северные склоны (3L, 3К), 4 – банка Гамильтон (2J), 5 – пелагиаль моря Лабрадор; (—) – границы микрорайонов 2J–3O, установленные Организацией по регулированию промысла в Северо-Западной Атлантике (NAFO, 2019).

ражѐнных паразитом данного вида (% числа исследованных); и индекс обилия (ИО) – число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). При оценке заражѐнности рыб копеподой *Sphyrion lumpi* регистрировали как живых особей паразита, так и следы его инвазии (остатки цефалоторакса) (Баккай, Карасев, 1995). К видам, образующим ядро паразитофауны, отнесены наиболее часто (ЭИ преимущественно >10%) и во всех районах встречающиеся паразиты окуня-клювача. Значимость различий в ЭИ для паразитов окуня-клювача банок Флемиш-Кап и БНБ (суммарно по южным и северным склонам БНБ), а также банки Флемиш-Кап и пелагиали моря Лабрадор определена по тесту критерия значимости (χ^2) при $p < 0.05$ (Бреев, 1976). Таксономический состав фауны паразитов указан согласно современным данным (WoRMS, 2019).

В основу экологического анализа паразитофауны положен метод вертикальной зональности

экологических группировок, предложенный Гаевской (1984). Принадлежность видов паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам определена по данным литературы (Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, McKenzie, 2001) и результатам собственных исследований. При оценке степени обособленности сравниваемых групп рыб исходили из её обратной зависимости от значения меры сходства (L_0) фауны паразитов (Андреев, Решетников, 1978), определяемой по коэффициенту Сѐренсена–Чекановского (Бейли, 1970). Мерой видового разнообразия паразитов окуня-клювача разных размерных групп служит индекс Шеннона (H) (Мѐгарран, 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У исследованных особей окуня-клювача в районах СЗА обнаружены паразиты 22 видов, которые принадлежат к восьми классам: Microsporea (1 вид), Muxozoa (4), Cestoda (4), Trematoda (6),

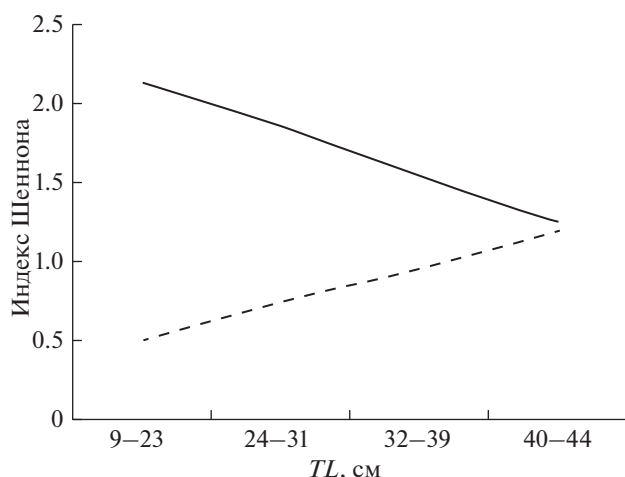


Рис. 2. Динамика видового разнообразия фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в зависимости от длины (TL) рыб на банке Флемиш-Кап (- -) и Большой Ньюфаундлендской банке (—).

Chromadorea (2), Palaeacanthocephala (1), Clitellata (1), Hexanauplia (3) (таблица). Из выявленных паразитов семь видов указаны впервые для окуня-клювача в западной части его ареала. Ядро фауны паразитов окуня-клювача формируют пять видов, среди которых доминируют (80%), как и во всей паразитофауне этого хозяина (59%), широко распространенные гетероксенные виды. Три вида Мухозоа и все три вида Hexanauplia специфичны роду североатлантических *Sebastes* (Бакай, 2016).

Эколого-трофический фактор определяет формирование фауны паразитов окуня-клювача, которая характерна для рыб-планктофагов. Это обусловлено питанием его молоди (TL < 32 см, возраст до 11 лет) планктонными беспозвоночными (Calanoida, Euphausiacea, Hyperiidia и др.), служащими промежуточными хозяевами в жизненных циклах большинства видов гельминтов (Køie, 1979, 1981, 1993; Smith, 1983). В питании клювача старшего возраста наряду с зоопланктоном присутствуют креветки (Pandalidae) и планктоноядные рыбы (Mystophidae, молодь рыб), доля которых увеличивается с возрастом окуня (Кашинцев, 1962; Янулов, 1963; Захаров и др., 1977; Albiakovskaya, Gerasimova, 1993; Saborido-Rey, 1994).

На банке Флемиш-Кап наблюдается прямая линейная зависимость видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов от длины (возраста) хозяина. Так, особям клювача в возрасте 5–7 лет (TL 18–23 см) свойственен рост зараженности видами паразитов, встречающимися у его 2-годоваликов, в том числе составляющих ядро паразитофауны, и появление новых видов. Рост разнообразия фауны паразитов иллюстрирует динамика индекса Шеннона (H), значения которого возрастают от 0.5–0.7 у молоди (TL < 32 см) до

0.9 у созревших рыб (TL 32–39 см, 11–18 лет) и 1.2 – у рыб старшего возраста (рис. 2).

В исследованных районах БНБ наблюдается обратная зависимость формирования разнообразия фауны паразитов в онтогенезе клювача: значения H снижаются от 2.1–1.8 у молоди до 1.5 у созревших и 1.2 у наиболее старших рыб. Такая динамика разнообразия паразитофауны клювача в районах БНБ при сохранении её количественного состава (11–12 видов) является следствием роста доминирования нематод обоих видов и снижения зараженности видами Мухозоа, цестодой *Scolex pleuronectis* pl., трематодой *Podocotyle reflexa* и копеподой *Chondranchus nodosus*. Указанные особенности онтогенетического формирования видового разнообразия фауны паразитов свидетельствуют о значимой экологической дифференциации группировок окуня-клювача, обитающих на банках Флемиш-Кап и БНБ.

В пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор также происходит снижение разнообразия паразитофауны в онтогенезе клювача, что иллюстрируется снижением H с 1.7 у впервые созревающих рыб до 0.5 у наиболее старших (Бакай, 2016, 2018). Это обусловлено сужением пищевого спектра хозяина в результате миграции его раносозревающих особей в мезопелагиаль морей СА со смежных участков шельфа Гренландии и последующей возрастной трофической специализацией клювача (Мельников, Бакай, 2009б).

В соответствии с вертикальной зональностью паразитофауны рыб СА фауна паразитов окуня-клювача представлена видами, отнесенными к четырём экологическим комплексам. Среди них во всех указанных районах СЗА у этого хозяина доминируют паразиты мезобентального (29–50%) и полизонального (25–35%) комплексов (рис. 3а; таблица). Из восьми видов паразитов полизонального комплекса три наиболее массовых вида формируют 60% состава ядра паразитофауны окуня-клювача. Среди паразитов мезопелагического комплекса (23–29% по районам) преобладают редкие для этого хозяина виды. Паразитофауна клювача банки Флемиш-Кап характеризуется минимальной по сравнению с другими районами долей паразитов мезобентального и максимальной долей мезопелагического комплексов (рис. 3а).

Результаты зоогеографического анализа фауны паразитов окуня-клювача свидетельствуют о том, что она представлена преимущественно (47–62% по районам) видами арктическо-бореального комплекса (рис. 3б). Виды паразитов бореального комплекса формируют 19–29%, виды-космополиты – 17–19% состава паразитофауны этого хозяина. Окуню-клювачу банки Флемиш-Кап свойственна минимальная доля видов паразитов арктическо-бореального и максимальная доля

Фауна паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в пяти районах Северо-Западной Атлантики

Паразит и другие показатели	ЭК	ЗГ	Батияль					Гамильтон	Пелагиаль море Лабрадор
			Флемиш-Кап	БНБ					
				юг	север	юг + север			
Microsporea:									
<i>Pleistophora</i> sp. ¹	мп	атб	4.3/+					*	
Мухозоа:									
<i>Myxidium incurvatum</i>	мб	амб	9.8/+	8.7/+	7.4/+	8.1/+	6.7/+	6.5/+	
<i>M. obliquelineolatum</i> ^{1, 3}	мб	аб	—	8.7/+	11.1/+	10.0*/+	6.7/+	9.5*/+	
<i>Leptotheca adeli</i> ^{1, 3}	мб	аб	1.1/+	4.3/+	11.1/+	7.9*/+	6.7/+	9.0*/+	
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> ^{1, 2, 3}	мб	аб	20.7/+	23.1/+	51.8/+	37.7*/+	13.3/+	5.0*/+	
Сестода:									
<i>Bothriocephalus scorpii</i> ²	мп	аамб	15.2/0.15	8.7/0.09	18.5/0.19	13.7/0.30	26.7/0.53	12.3/0.19	
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl.	мп	атб						0.5/0.01	
<i>Grillotia erinaceus</i> pl.	пз	амб	1.1/0.01					1.1/0.01	
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl.	мп	атб						0.5/0.01	
<i>Monorygma</i> sp. pl. ¹	пз	амб			3.7/0.04	1.9/0.02		1.6/0.02	
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. ²	пз	к	15.2/0.72	30.4/0.43	3.7/0.04	17.2/0.22	33.3/0.80	8.9/0.25	
Трематода:									
<i>Anomalotrema koiae</i>	мб	аб	4.3/0.10	13.0/0.17	3.7/0.04	8.5/0.09	6.7/0.07	2.2/0.05	
<i>Derogenes varicus</i>	пз	к	10.8/0.11	4.3/0.04	7.4/0.07	5.9/0.06	13.3/0.33	1.1*/0.01	
<i>Hemiurus levinseni</i>	пз	аамб	7.1/0.30		3.7/0.04	1.9/0.02	13.3/0.33	*	
<i>Lecithaster gibbosus</i>	пз	аамб					6.7/0.07		
<i>Lecithophyllum botryophoron</i>	мп	аамб	4.3/0.20	26.1/0.35	7.4/0.07	16.5*/0.19	13.3/0.33	2.2/0.02	
<i>Podocotyle reflexa</i>	мб	аамб		26.1/0.35	3.7/0.04	14.7*/0.18	46.7/1.00	2.8/0.03	
Хроматорея:									
<i>Anisakis simplex</i> l. ²	пз	к	47.8/2.87	95.7/3.35	40.7/1.75	68.0*/2.24	33.3/1.87	78.8*/6.21	
<i>Hysterothylacium aduncum</i> ²	пз	амб	71.7/5.72	43.5/1.22	18.5/0.30	30.7*/0.73	13.3/0.20	7.8*/0.09	
Палаеакантоцефала:									
<i>Rhadinorhynchus</i> sp. l. ¹	мб	аб		4.3/0.04		2.0/0.02		0.5/0.01	
Клителлата:									
<i>Johanssonia arctica</i> ¹	ЭК	а	1.1/0.01						
Гексанауплия:									
<i>Chondracanthus nodosus</i> ³	мб	аб	16.3/0.30	17.4/0.26	3.7/0.04	10.4/0.13	6.7/0.07	*	
<i>Peniculus clavatus</i> ³	мп	аб	2.2/0.02	13.0/0.17	3.7/0.04	8.5/0.09	6.7/0.07	*	
<i>Sphyrion lumpi</i> ³	мп	амб	2.5/0.03	2.0/0.05	13.5/0.18	7.9/0.13	20.0/0.33	39.7*/0.89	
Длина рыб (TL), см:									
– пределы варьирования			17–44	22–39	19–44	19–44	18–37	28–38	
– средняя			30.5	29.6	29.5	29.5	29.2	34.2	
Число исследованных рыб, экз.			92	23	27	50	15	199	
Глубина лова, м			430–530	400–450	490–550	400–550	580–630	200–450	

Примечание. ЭК — экологические комплексы: мб — мезобентальный, мп — мезопелагический, пз — полизональный, эк — эпиконтинентальный; ЗК — зоогеографические комплексы: а — арктический, аб — арктическо-бореальный, аамб — аркто-амфибореальный, атб — атлантическо-бореальный, амб — амфибореальный, к — космополиты; БНБ — Большая Ньюфаундлендская банка; перед чертой — экстенсивность инвазии (ЭИ), %; после черты — индекс обилия, экз. (“+” — не определяли у Мухозоа и Microsporea); ¹ вид впервые указан для окуня-клювача в западной части его ареала, ² вид ядра паразитофауны, ³ специфичный роду североатлантических *Sebastes* вид; пелагиаль моря Лабрадор — по данным Мельникова и Бакая (2009а); *отличия значений ЭИ от банки Флемиш-Кап значимы при $p < 0.05$.

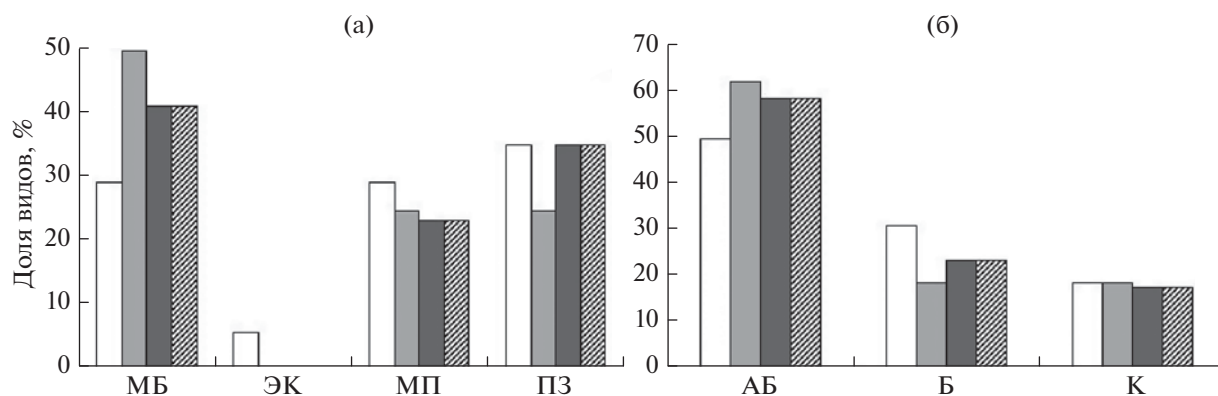


Рис. 3. Соотношение видов паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в батиали четырёх районов: а – экологические комплексы (МБ – мезобентальный, ЭК – эпиконтинентальный, МП – мезопелагический, ПЗ – полизональный), б – зоогеографические комплексы (АБ – арктическо-бореальный, Б – бореальный, К – космополиты); (□) – банка Флемиш-Кап, (■) – южные склоны Большой Ньюфаундлендской банки, (▨) – её северные склоны, (▩) – банка Гамильтон.

видов бореального комплексов по сравнению с другими исследованными районами.

Доминирование в гетерогенном составе паразитофауны окуня-клювача видов мезобентального и полизонального комплексов с преобладанием паразитов арктическо-бореального комплекса характеризует этого хозяина как придонно-пелагический вид субполярной и умеренной зон морей СА, обитающего в районах смещения потоков вод арктического и атлантического происхождения.

Показатели мер парного сходства (L_0) состава паразитофауны окуня-клювача пяти районов СЗА, установленные по коэффициенту Сёрсенсе-

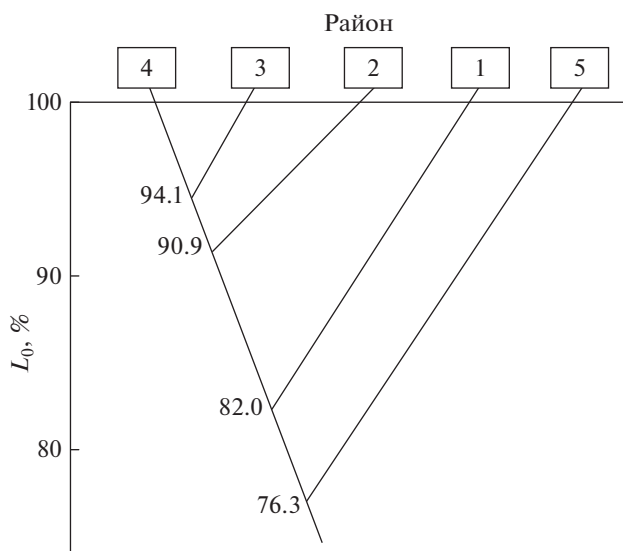


Рис. 4. Дендрограмма сходства (L_0) фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в пяти районах Северо-Западной Атлантики; обозначения районов см. на рис. 1.

на–Чекановского, изменяются от 68.6% (банка Флемиш-Кап и пелагиаль моря Лабрадор) до 94.1% (северные склоны БНБ и банка Гамильтон). Дендрограмма сходства паразитофауны демонстрирует значительные отличия её состава у клювача банки Флемиш-Кап от БНБ ($L_0 = 81.8\%$) и банки Гамильтон ($L_0 = 82.3\%$), а также пелагиали моря Лабрадор от остальных районов (рис. 4). Высокие показатели мер сходства паразитофауны окуня-клювача районов банки Гамильтон и БНБ ($L_0 = 90.9–94.1\%$) обусловлены значительной миграционной активностью этого хозяина.

Относительная оригинальность фауны паразитов на банке Флемиш-Кап выражена в отсутствии специфичной роду североатлантических *Sebastes* и обычной для клювача во всех районах ареала миксоспоридии *Muxidium obliquelineolatum* (Бакай, Груднев, 2009), а также трематод *Podocotyle reflexa* и *Lecithaster gibbosus*, цестоды *Monorygma* sp. pl. и скребня *Rhadinorhynchus* sp. l. (таблица). Нигде в СЗА, кроме банки Флемиш-Кап, не обнаружены редкие для окуня-клювача паразиты – микроспоридия *Pleistophora* sp., цестода *Grillotia erinaceus* pl. и пиявка *Johanssonia arctica*. Кроме этого установлены значимые различия ($p < 0.05$) в заражённости окуня-клювача банок Флемиш-Кап и БНБ паразитами пяти общих видов: *Leptotheca adeli*, *Pseudoalataspora sebastei*, *Lecithophyllum botryophoron*, *Anisakis simplex* l. и *Hysterothylacium aduncum*.

Результаты сравнительного анализа фауны паразитов окуня-клювача банки Флемиш-Кап с опубликованными ранее данными по паразитам этого хозяина в мезопелагиали морей Лабрадор и Ирмингера, где обитают особи клювача пелагической группировки его североатлантической популяции (Вакау, 2001; Мельников, Бакай, 2009а, 2009б), указывают на максимальные их различия

($L_0 = 68.6\%$). Так, в мезопелагиали морей СА не встречены обычные для клювача банки Флемиш-Кап трематода *Hemiurus levinseni*, специфичные копеподы *C. nodosus* и *P. clavatus* (таблица). В свою очередь, на банке Флемиш-Кап не обнаружены специфичная североатлантическим *Sebastes* микроспоридия *M. obliquelineolatum* и гельминты шести видов (*Hepatoxylon trichiuri* pl., *Monorygma* sp. pl., *Diphyllobothrium* sp. pl., *P. reflexa*, *Corynosoma strumosum* l., *Rhadinorhynchus* sp. l.), выявленные у этого хозяина в мезопелагиали морей СА. К тому же из 12 общих для этих районов видов отмечены значимые различия в степени заражённости паразитами шести (50%) видов (*L. adeli*, *P. sebastei*, *Derogenes varicus*, *A. simplex* l., *H. aduncum*, *S. lumpi*).

Установленный рост разнообразия фауны паразитов в ходе онтогенеза окуня-клювача на банке Флемиш-Кап (рис. 2) обусловлен сопутствующим расширением спектра его пищевого рациона. Так, доминирование Calanoida в питании молоди клювача сменяется увеличением его спектра (Euphausiacea, Nuphuriidae, Pandalidae, молодь Cephalopoda и рыб) в среднем и старшем возрасте и ростом встречаемости рыбных объектов в питании окуня в осенне-зимние месяцы (Кашинцев, 1962; Янулов, 1963; Захаров и др., 1977; Albiakovskaya, Gerasimova, 1993). Обратная зависимость формирования разнообразия паразитофауны этого хозяина в районах БНБ определяется его возрастной трофической специализацией, приводящей к сужению пищевого спектра, выраженного в доминировании Euphausiacea и планктонных рыб (преимущественно Mucrophidae). Такой процесс обусловлен смещением созревающих особей клювача с участков шельфа БНБ на постоянное обитание в батии на глубинах 400–1200 м.

Результаты анализа географической структуры фауны паразитов свидетельствуют о значительной обособленности группировки окуня-клювача, обитающей на банке Флемиш-Кап, от его скоплений на соседней БНБ и от пелагической группировки его североатлантической популяции. Подтверждением этому служит также кардинальное отличие возрастной динамики формирования разнообразия паразитофауны окуня-клювача в этих районах (рис. 2).

Полученные материалы по фауне паразитов окуня-клювача из районов батии согласуются с данными других авторов, показавших различия в заражённости этого хозяина банок Флемиш-Кап и БНБ паразитами одного–шести видов (Sindermann, 1961; Янулов, 1962; Kabata, 1963; Bourgeois, Ni, 1984). Некоторые исследователи (Алтухов, 1974; Saborido-Rey, 1994) на основании сравнительного анализа биологических, морфологических и генетических данных также высказывали предположение об относительной изолированно-

сти скоплений клювача банки Флемиш-Кап от смежных районов.

В отличие от североатлантической популяции окуня-клювача, занимающей обширную акваторию батии и шельфа Гренландии, Канады, Исландии и мезопелагиали морей Ирмингера и Лабрадор (Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016), ареал ведущего придонный образ жизни клювача на склонах банки Флемиш-Кап ограничен действующим над ней замкнутым антициклоническим течением. Оно образовано Флемишской ветвью Лабрадорского течения и препятствует выносу пелагической молоди окуня-клювача за пределы данной подводной возвышенности, способствуя её дрейфу преимущественно к центру этой банки (Серебряков, 1962; Захаров и др., 1977; Borovkov, Kudlo, 1980; Saborido-Rey, 1994; Боровков и др., 2005). Однако наличие такой циркуляции водных масс и глубоководного жёлоба Флемиш-Пасс, отделяющих этот район от близлежащей БНБ, не может обеспечить полную изоляцию скоплений половозрелых особей клювача этих двух банок.

На обособленность группировки окуня-клювача банки Флемиш-Кап, имеющей признаки отдельной популяции, указывают следующие факторы: наличие особей всех возрастных групп при пространственно-временной стабильности на протяжении множества поколений; регулярное спаривание рыб в августе–ноябре на глубинах > 500 м (Серебряков, 1962; Захаров и др., 1977; Saborido-Rey, 1994); массовый вымет предличинок самками в марте–мае на глубинах 400–800 м (Янулов, 1962; Vainbridge, Cooper, 1971; Барсуков и др., 1990; Vaskov, 2002, 2005; Melnikov, 2016); низкий уровень сходства и перекрытия морфологических параметров с особями соседних районов (Алтухов, 1974; Saborido-Rey, 1994). Принято считать, что окунь-клювач совершает сезонные перемещения в пределах этой подводной возвышенности (уход на большую глубину самок для вымета предличинок и молоди по мере роста) и не покидает в массовом количестве пределы банки в течение жизни при отсутствии массовой внешней миграции его особей (Захаров и др., 1977; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994).

В других районах СЗА отсутствуют массовое спаривание и вымет предличинок окуня-клювача. Указания на существование таковых в зал. Святого Лаврентия, на шельфе Новой Шотландии и БНБ на глубинах < 400 м (Templeman, 1959; Vainbridge, Cooper, 1971; Ni, Templeman, 1985; St-Pierre, Lafontaine, 1995; Dutil, 2003), очевидно, являются ошибочными, поскольку процессы воспроизводства этого вида приурочены к глубинам > 400 м. Вероятно, эти сообщения относятся к американскому окуню *S. fasciatus*, обитающему

здесь в массовом количестве, и вызваны некорректной видовой дифференциацией (использовано малое число параметров идентификации) этих видов *Sebastes*, имеющих значительное морфологическое сходство (Методические указания ..., 1984; Литвиненко, 1985; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994; Valentin, 2002).

Процессы массового воспроизводства окуня-клювача в указанных районах невозможны из-за малой доли его половозрелых особей, обитающих здесь постоянно. Так, у Баффиновой Земли и Лабрадора обитает преимущественно молодь клювача $TL \leq 30$ см, имеющая, по мнению ряда авторов (Templeman, 1961; Saborido-Rey et al., 2004), происхождение из района вымета предличинок в мезопелагиали моря Ирмингера. Массовое созревание самок в этих районах не отмечено даже при их максимальной длине. На северных склонах БНБ на глубинах до 550 м преобладают (до 65%) особи клювача с ранним созреванием, при котором они покидают участки батиали, мигрируя в пелагиаль моря Лабрадор и пополняя пелагическую группировку североатлантической популяции этого вида (Захаров и др., 1977; Saborido-Rey et al., 2004; Melnikov, 2016). Поздно созревающие особи клювача, распределяясь над глубинами 550–1200 м, формируют западную часть придонной группировки этой популяции, в которой полное созревание самок отмечается лишь у самых старших рыб (22–25 лет, TL 46–50 см), составляющих < 1% общего числа особей.

Низкий уровень парного сходства фауны паразитов окуня-клювача из пелагиали моря Лабрадор и батиали сопредельных банок Гамильтон и БНБ (L_0 соответственно 74.3 и 80.0%) свидетельствует об отсутствии массового возврата его особей из пелагиали моря Лабрадор в выростные районы у канадского побережья. Однако присутствие у 13–20% рыб в батиали Канады на глубинах 550–1000 м следов прошлой зараженности (остатки цефалоторакса) мезопелагической копеподой *S. lumpi* (таблица), сохраняющихся в рыбе, возможно, до конца жизни (Бакай, Карасев, 1995), свидетельствует о непродолжительном выходе части особей клювача с участков канадской батиали в пелагиаль морей Лабрадор и Ирмингера, где расположен центр инвазии этим специфичным окуню-клювачу паразитом (Вакау, 1989; Мельников, Бакай, 2009а; Бакай, 2011, 2014).

Таким образом, имеются основания полагать, что скопления окуня-клювача, локализованные на акватории банки Флемиш-Кап, представляют отдельную (третью) его популяцию. Большинство неполовозрелых особей среднего и старшего возраста, распределяющихся в районах батиали Лабрадора, БНБ и Баффиновой Земли, формируют западную (канадскую) часть придонной группировки североатлантической популяции этого

вида. Такое же мнение о популяционной структуре клювача в западной части его ареала высказано Мельниковым (Melnikov, 2016). Особи окуня-клювача придонной группировки, обитающей в батиали вдоль побережья Канады, значительно обособлены, как и в батиали Исландии и Гренландии, от рыб пелагической группировки этой популяции, которые распределяются в мезопелагиали морей Ирмингера и Лабрадор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. 1974. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 247 с.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 2. С. 165–174.
- Бакай Ю.И. 2011. Эколого-паразитологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Норвежского моря и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 97–104.
- Бакай Ю.И. 2014. Экологические особенности паразитирования *Sphyrion lumpi* (Copepoda) у окуня-клювача *Sebastes mentella* // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVIII. Систематика и экология паразитов. С. 24–26.
- Бакай Ю.И. 2016. Особенности формирования фауны паразитов североатлантических окуней рода *Sebastes* (Scorpaenidae) // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии. Севастополь: Издатель Н.Ю. Бондаренко. С. 208–211.
- Бакай Ю.И. 2018. Формирование фауны паразитов североатлантических окуней рода *Sebastes* (Scorpaeniformes: Sebastidae) в онтогенезе // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. L. Биоразнообразии паразитов. С. 25–27.
- Бакай Ю.И., Груднев М.А. 2009. Фауна миксоспоридий (Мухозоа: Мухоспореа) морских окуней рода *Sebastes* северной Атлантики // Паразитология. Т. 43. Вып. 4. С. 317–329.
- Бакай Ю.И., Карасев А.Б. 1995. Диагностика и регистрация эктопаразитов морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 22 с.
- Бакай Ю.И., Попов В.И. 2017. Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Норвежского моря на основе анализа его паразитофауны // Вестн. МГТУ. Т. 20. № 2. С. 412–421. <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2017-20-2-412-421>
- Барсуков В.В. 1981. Морские окуни (Sebastinae) Мирового океана — их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 50 с.
- Барсуков В.В., Захаров Г.П. 1972. Морфологические и биологические особенности американского морского окуня // Тр. ПИНРО. Т. 28. С. 143–173.
- Барсуков В.В., Оганин И.А., Павлов А.И. 1990. Морфологические и экологические различия *Sebastes fasciatus* и *S. mentella* на Ньюфаундлендском шельфе и банке Флемиш-Кап // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 791–803.

- Бейли Н. 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 326 с.
- Боровков В.А., Карсаков А.Л., Васьяков А.А. 2005. Роль циркуляции вод в динамике урожайности поколений морского окуня и трески банки Флеминг-Кап // *Вопр. промысл. океанологии*. № 2. С. 243–252.
- Бреев К.А. 1976. Применение математических методов в паразитологии // *Изв. ГосНИОРХ*. Т. 105. С. 109–126.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 120 с.
- Гаевская А.В. 1984. Паразиты рыб северо-восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 35 с.
- Донец З.С., Шульман С.С. 1973. О методах исследований Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // *Паразитология*. Т. 7. Вып. 2. С. 191–193.
- Древетняк К.В. 1999. Биология и промысел окуня-клювача норвежско-баренцево-морской популяции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Захаров Г.П., Никольская Т.Л., Сорокин В.П. и др. 1977. Морской окунь-клюворылый *Sebastes mentella* Travin // Промысловые биологические ресурсы северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 72–87.
- Зубченко А.В. 1993. Вертикальная зональность и особенности формирования фауны паразитов глубоководных рыб открытой части северной Атлантики // *Паразитологические исследования рыб Северного бассейна*. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 39–60.
- Кашинцев М.Л. 1962. К вопросу о питании окуня в районе Ньюфаундленда // *Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана*. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. С. 263–271.
- Литвиненко Н.И. 1985. Морские окуни (род *Sebastes*) Северной Атлантики – их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 22 с.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И. 2006. Биолого-экологическое обоснование мер регулирования промысла окуня-клювача в районе Исландии // *Рыб. хоз-во*. № 1. С. 48–50.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И. 2009а. Структура скопленных и основные популяционные характеристики окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // *Вопр. ихтиологии*. Т. 49. № 2. С. 200–213.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И. 2009б. Пополнение запаса окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Там же. Т. 49. № 5. С. 669–680.
- Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилежащих морей. 1984. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 28 с.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 161 с.
- Никольская Т.Л. 1969. Размерно-возрастной состав и темп роста морского окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) южных склонов Большой Ньюфаундлендской банки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 9. Вып. 4(57). С. 657–664.
- Серебряков В.П. 1962. К изучению ихтиопланктона районов Ньюфаундленда и Лабрадора // *Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана*. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. С. 227–233.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 277 с.
- Янулов К.П. 1962. О группировках окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе // *Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана*. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. С. 285–296.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 303 с.
- Янулов К.П. 1963. Питание окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в водах Ньюфаундленда и Лабрадора // *Вопр. ихтиологии*. Т. 3. Вып. 4. С. 708–725.
- Albikovskaya L., Gerasimova O. 1993. Food and feeding patterns of cod (*Gadus morhua* L.) and beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin) on Flemish Cap // *NAFO Sci. Coun. Stud.* V. 19. P. 31–39.
- Artamonova V.S., Karabanov D.P., Makhrov A.A. et al. 2011. Hybridization of redfish (genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and its significance for studies of population structure of beaked redfish, *S. mentella* // *ICES Annual Sci. Conf.* ICES CM/A: 06. 3 p.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Karabanov D.P. et al. 2013. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes (Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // *J. Nat. Hist.* V. 1. № 47. P. 1791–1801.
<https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bainbridge V., Cooper G. 1971. Populations of *Sebastes* larvae in the North Atlantic // *ICNAF Res. Bull.* № 8. P. 27–35.
- Bakay Yu.I. 1989. On infestation of marine redfishes (*Sebastes* genus) of the North Atlantic by the copepod *Sphyrion lumpi* (Krøyer, 1845) // *Proc. Int. Workshop Sphyrion lumpi*. Güstrow, GDR. P. 29–36.
- Bakay Yu.I. 2001. Results from the analysis of geographical variability in parasite fauna of redfish *Sebastes mentella* from the North Atlantic // *Deep-Sea Fisheries Symposium*. NAFO SCR Doc. 01/153. Ser. № 4503. 11 p.
- Borovkov V., Kudlo B. 1980. Results of USSR oceanographic observations on Flemish Cap, 1977–1978 // *ICNAF Sel. Pap.* № 6. P. 47–52.
- Bourgeois C.E., Ni I.-H. 1984. Metazoan parasites of Northwest Atlantic redfishes (*Sebastes* spp.) // *Can. J. Zool.* V. 62. P. 1879–1885.
- Bush A., Lafferty K., Lotz J., Shostak A. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited // *J. Parasitol.* V. 83. № 4. P. 575–583.
- Cadrin S., Bernreuther M., Danielsdóttir A. et al. 2010. Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats // *ICES J. Mar. Sci.* V. 67. № 8. P. 1617–1630.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq046>
- Dutil J.-D. 2003. Timing of sexual maturation, mating, breeding and spawning in *S. fasciatus* and *S. mentella* // *Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci.* № 2462. P. 103–105.
- Hemmingsen W., McKenzie K. 2001. The parasite fauna of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // *Adv. Mar. Biol.* V. 40.

- P. 1–80.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(01\)40002-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(01)40002-2)
- Kabata Z. 1963. Parasites as biological tags // ICNAF. Spec. publ. № 4(6). P. 31–37.
- Khan R., Bowering W., Bourgeois C. et al. 1986. Myxospor-ean parasites of marine fish from the continental shelf off Newfoundland and Labrador // Can. J. Zool. V. 64. P. 2218–2286.
<https://doi.org/10.1139/z86-336>
- Køie M. 1979. On the morphology and life-history of *Dero-genes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, He-miuridae) // Z. Parasitencunde. V. 59. P. 67–78.
<https://doi.org/10.1007/BF00927847>
- Køie M. 1981. On the morphology and life-history of *Podocot-yle reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905, and a comparison of its developmental stages with those of *P. atomon* (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905 (Trematoda, Opcoelidae) // Ophelia. V. 20. № 1. P. 17–43.
- Køie M. 1993. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Can. J. Zool. V. 71. P. 1289–1296.
- Lile N., Halvorsen O., Hemmingsen W. 1994. Zoogeographi-cal classification of the macroparasite faunas of four flatfish species from the northeastern Atlantic // Polar Biol. V. 14. P. 137–141.
- MacKenzie K., Abaunza P. 2005. Parasites as biological tags // Stock identification methods: applications of fisheries sci-ence / Eds. Cadrin S. et al. N.Y.: Elsevier Acad. Press. P. 211–226.
<https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50012-5>
- Marcogliese D., Albert E., Gagnon P., Sevigny J.-M. 2003. Use of parasites in stock identification of the deepwater red-fish (*Sebastes mentella*) in the Northwest Atlantic // Fish. Bull. V. 101. P. 183–188.
- Melnikov S.P. 2016. Intraspecific structure of beaked redfish *Sebastes mentella* of the Atlantic and Arctic oceans // J. Ich-thyol. V. 56. № 1. P. 52–71.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216010094>
- Moran J., Arthur J., Burt M. 1996. Parasites of sharp-beaked redfishes (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) collected from the Gulf of St. Lawrence, Canada // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 53. P. 1821–1826.
- NAFO. 2019. Northwest Atlantic Fisheries Organization: Regulatory area map. (<https://www.nafo.int/Fisheries/Fishing-Activity-in-the-NRA>)
- Ni I.-H., Templeman W. 1985. Reproductive cycles of red-fishes (*Sebastes*) in southern Newfoundland waters // J. Northwest. Atl. Fish. Sci. V. 6. P. 113–131.
- Planque B., Astakhov A., Kristinsson K. et al. 2013. Monitor-ing beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // Aquat. Liv. Re-sour. V. 26. P. 293–306.
<https://doi.org/10.1051/alr/2013062>
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L. 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example // Mol. Ecol. V. 10. P. 149–165.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01195.x>
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L. 2002. Genetic structure of deep-water redfish, *Sebastes mentella*, popula-tion across the North Atlantic // J. Mar. Biol. Ass. UK. V. 140. P. 297–307.
<https://doi.org/10.1007/s002270100705>
- Saborido-Rey F. 1994. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Scorpaenidae) in the North Atlantic: species and popula-tion identification using morphometric techniques; growth and reproduction of the Flemish Cap populations: Ph. D. Thesis. Madrid: Univ. Autonoma, 276 p.
- Saborido-Rey F., Garabana D., Stransky K. et al. 2004. Re-view of the population structure and ecology of *S. mentella* in the Irminger Sea and adjacent waters // Rev. Fish Biol. Fish. V. 14. P. 455–479.
<https://doi.org/10.1007/s11160-005-3585-9>
- Saha A., Johansen T., Hedeholm R. et al. 2017. Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure // Evol. Appl. V. 10. № 1. P. 77–90.
<https://doi.org/10.1111/eva.12429>
- Sindermann C. 1961. Parasitological tags for redfish of the western North Atlantic // Rapp. Cons. Explor. Mer. V. 150. P. 111–117.
- Smith J.W. 1983. Larval *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Crabbe, 1978) and larval *Hysterothylacium* sp. (Nema-toda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Malacostra-ca) in the North-East Atlantic and northern North Sea // J. Helminthol. V. 57. P. 167–177.
- St-Pierre J.-F., de Lafontaine Y. 1995. Fecundity and repro-duction characteristics of beaked redfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in the Gulf of St. Lawrence // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2059. 32 p.
- Templeman W. 1953. Knowledge of divisions of stock of cod, haddock, redfish and American plaice in subareas 3 and 2 of Northwest Atlantic Convention Area // ICNAF Ann. Proc. Doc. № 3, 5 p.
- Templeman W. 1959. Redfish distribution in the North At-lantic // Bull. Fish. Res. Board Can. V. 120. P. 120–173.
- Templeman W. 1961. Redfish distribution of Baffin Island, Northern Labrador, and in Ungava Bay in August-Septem-ber 1959 // ICNAF Spec. Publ. № 3. P. 157–162.
- Valentin A., Sévigny J.-M., Chanut J.-P. 2002. Geometric morphometrics reveals body shape differences between sympatric redfish *Sebastes mentella*, *Sebastes fasciatus* and their hybrids in the Gulf of St Lawrence // J. Fish Biol. V. 60. P. 857–875.
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.1889>
- Vaskov A.A. 2002. Assessment of redfish stock in the Flem-ish Cap based on data from the Russian trawl survey in 2001 // NAFO SCR Doc. 02/9 Ser. № N4610. 16 p.
- Vaskov A.A. 2005. Reproduction of deepwater redfish *Se-bastes mentella* on the Flemish Cap Bank // NAFO SCR Doc. 05/4 Ser. № N5079. 10 p.
- Williams H., MacKenzie K., McCarthy A. 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // Rev. Fish Biol. Fish. V. 2. P. 144–176.
- WoRMS. 2019. World register of marine species. (<http://www.marinespecies.org>. Version 09/ 2019).
<https://doi.org/10.14284/170>

УДК 597.58.591.5

АНОМАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ СВОБОДНОПЛАВАЮЩИХ *ECHENEIS NAUCRATES* (ECHENEIDAE) НА АКВАКУЛЬТУРНЫХ АКВАТОРИЯХ ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ, ЮЖНАЯ ЧАСТЬ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЬЕТНАМА)[#]

© 2020 г. Д. А. Астахов*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: dmastakhov@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.12.2019 г.

После доработки 25.12.2019 г.

Принята к публикации 25.12.2019 г.

Приведены результаты наблюдений за поведением свободноплавающих акулых рыб-прилипал *Echeneis naucrates* в благополучной экосистеме (Мальдивские о-ва, Индийский океан) и на акватории, подвергающейся сильному антропогенному воздействию (зал. Нячанг, Южно-Китайское море). В зал. Нячанг особи *E. naucrates* не встречаются на рифах с невысокой плотностью кормовых объектов, а смещаются в зону размещения хозяйств аквакультуры, где образуют стаи и питаются кормовой рыбой, выпадающей из садков. Впервые показано, что при поглощении значительного количества пищи у садков происходит увеличение отрицательной плавучести (у эхенеид отсутствует плавательный пузырь), ведущей к быстрой усталости рыб при плавании в пелагиали, и они начинают периодически оседать на дно. На разных участках акватории в разные дни было зарегистрировано семь таких эпизодов, из них два хронометрированы: пребывание на дне стаи *E. naucrates* составило 2 мин 38 с и 2 мин 14 с, а пелагический период между двумя оседаниями – 3 мин 6 с. У особей в осевшем состоянии развивается удушье, проявляющееся в учащённом дыхании и подъёме головы для противодействия засасыванию илистой фракции с грунта. Аномальное поведение отражает адаптацию *E. naucrates* зал. Нячанг к освоению искусственно возникших кормовых ресурсов и связано с нехарактерным для данного вида ритмом питания.

Ключевые слова: акуля рыба-прилипало *Echeneis naucrates*, Echeneidae, оседание на дно, южная часть Центрального Вьетнама, залив Нячанг.

DOI: 10.31857/S0042875220030030

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ПРОЯВЛЕНИЕ НЕОБЫЧНЫХ СВОЙСТВ У РЫБ В НОВОЙ СИТУАЦИИ НА ПРИМЕРЕ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* И КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS*

© 2020 г. Ю. С. Решетников¹, *, О. П. Стерлигова², Л. В. Аникиева², И. М. Королева³

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

³Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН – ИППЭС КНЦ РАН, Апатиты, Россия

*E-mail: ysreshetnikov@gmail.com

Поступила в редакцию 21.03.2019 г.

После доработки 15.08.2019 г.

Принята к публикации 16.08.2019 г.

На примере ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus* показаны широкие адаптивные возможности видов при попадании в новые водоёмы. В результате анализа данных мониторинговых исследований установлено, что виды-вселенцы способны изменять свою морфологию и образ жизни вплоть до образования новых по сравнению с исходной популяцией экологических форм, которые известны у вида в других местах его обитания. Получены новые данные о структуре и функционировании водных экосистем в изменяющихся условиях.

Ключевые слова: ряпушка *Coregonus albula*, корюшка *Osmerus eperlanus*, пресноводные экосистемы, интродукция, саморасселение, фазы натурализации.

DOI: 10.31857/S0042875220030182

При разных условиях обитания у лососеобразных (Salmoniformes) рыб неоднократно наблюдалось проявление таких свойств, которые ранее не отмечались, но были известны для других видов. Это, прежде всего, изменения возрастной структуры, темпа роста, возраста полового созревания, спектра питания и образование разных экологических форм. Известен полиморфизм, например, европейской ряпушки *Coregonus albula*, у которой выявлены три формы – мелкая, крупная и очень крупная, представленная ладожским рипусом и онежским кольцом (Берг, 1949; Покровский, 1953; Стерлигова, 1972; Потапова, 1978; Дятлов, 2002; Бабий, Сергеева, 2003). Выявлены три формы европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (Берг, 1949; Ключанов, 1977). Описано обилие экологических форм у сига *C. lavaretus* (Правдин, 1954; Решетников, 1980; Решетников, Лукин, 2006), арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Савваитова, 1989) и сибирского хариуса *Thymallus arcticus*, которых некоторые авторы выделяют даже в самостоятельные виды (Рыбы ..., 2010). Всё это результаты долгих эволюционных изменений.

Проблема биологических инвазий чужеродных видов стала актуальной со второй половины XX века. По данным ряда авторов, именно хозяйственная деятельность человека способствовала

появлению и распространению новых видов гидробионтов, включая рыб (Решетников и др., 1982; Odum, 1985; Williamson, 1996; Дгебуадзе, 2000; Алимов и др., 2004; Inderjit et al., 2005; Кудерский, 2006; Дгебуадзе, Павлов, 2007; Стерлигова, Ильмаст, 2009; Криксунов и др., 2010). Для экосистемы эффект от появления вселенцев подобен экологическому стрессу, когда меняются биологические свойства как новых, так и аборигенных видов рыб.

На примере мониторинговых исследований ряпушки и корюшки рассмотрены быстрые перестройки в популяциях рыб в некоторых пресноводных водоёмах европейской части России, происходящие при интродукции и саморасселении этих видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой данной работы послужили результаты многолетних исследований на Сямозере (1966–2018), в системе водохранилищ р. Пасвик (1994–2013) и на озёрах Кольского п-ова (1992–2016). Для анализа ситуации в водохранилищах Волги использовали опубликованные материалы (Иванова, 1982; Шакирова, 2007; Решетников, Попова, 2012; Слынько, Кияшко, 2012; Рыбы ..., 2015; Герасимов и др., 2018).

Сбор материала на Сямозере проводили круглогодично (объём собранного и обработанного материала составил >20000 экз. корюшки и >15000 экз. других видов рыб), на озёрах Кольского п-ова – в осенний период (>1000 экз. ряпушки), в системе р. Пасвик – в летне-осенний сезон, совместно с норвежскими коллегами из Университета Тромсё (>10000 экз.). При камеральной обработке материала на всех водоёмах использовали общепринятые методики (Дгебуадзе, Чернова, 2009; Решетников, Попова, 2015). Рыб для анализа брали из мерёж, ставных и тягловых неводов. Опытные ловы выполняли однотипным набором сетей, устанавливаемых на разных участках и глубинах. У рыб измеряли длину по Смитту (*FL*), массу тела, определяли возраст (чешуя и отолиты), пол, стадию зрелости гонад, плодовитость. При обработке проб по питанию рыб использовали методику Фортунатовой, Поповой (1973) и Методическое пособие (1974). Таксономический статус рыб приводится по последним сводкам (Решетников, 2010; Рыбы ..., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Европейская корюшка – широко распространённый вид, её ареал включает бассейны Балтийского, Белого и Баренцева морей, водоёмы юго-восточной части Скандинавского п-ова и Юго-Западной Ирландии (Берг, 1949; Рыбы ..., 2010). Северной границей её распространения в России является оз. Имандра в Мурманской области и низовья р. Печора (Смирнов, 1977; Сидоров, Решетников, 2014). Самые южные популяции в виде снетка обитают в Псковском и Белом озёрах (Берг, 1949; Иванова, 1982; Решетников, Попова, 2012; Слынько, Кияшко, 2012).

В водоёмах России корюшка представлена тремя экологическими формами – проходной (морской), озёрно-речной и озёрной (две последние – пресноводные) (Берг, 1949; Клюканов, 1977; Рыбы ..., 2010). Разные формы корюшки значительно отличаются по образу жизни. Проходная корюшка нагуливается в море или крупных морских заливах, для размножения поднимается в реки. В уловах присутствуют рыбы *FL* 15–25 см, редко до 28 см, преобладают особи *FL* 15–18 см и массой 30–37 г. Созревает в возрасте 3–5 лет, предельный возраст рыб составляет 10 лет. Озёрно-речная корюшка обитает в больших и средних по площади водоёмах (Ладожское, Онежское и др.), на нерест уходит в связанные с ними реки. Длина рыб в уловах варьирует в пределах 15–25 см, редко до 28 см; в Неве средний размер особей составляет 15–18 см, масса – 32–37 г. Созревает в возрасте 2–3 года. Жизненный цикл озёрной корюшки протекает в озёрах, и лишь в период нереста она может подходить к устьевым участкам рек. Имеет более мелкие размеры (8–15 см), созревает в возрасте 2+–6+,

продолжительность жизни – 8 лет. Предельный возраст 10 лет отмечен у корюшки Ладожского озера (Дятлов, 2002) и 12 лет – в Пяозере (Мельянцева, 1954). Карликовая форма – снеток – обитает в озёрах Псковское и Белое, а также в водоёмах Карелии – Водлозере, Янисъярви и Суйстамонъярви (Иванова, 1982; Стерлигова и др., 2016). Снеток имеет малые размеры (7–9 см и массу 5–6 г), редко встречаются особи *FL* > 10 см и массой – 10 г. Созревает в возрасте 1 год. Необходимо отметить, что у всех форм корюшки в одном и том же поколении как у молоди, так и у рыб старших возрастных групп выявлены значительные колебания размерно-весовых показателей.

За исключением снетка, потребляющего только планктонные организмы, все формы корюшки имеют смешанный тип питания. Младшие возрастные группы (0+–1+) питаются в основном зоопланктоном, по мере роста мелкие рачки заменяются более крупными. Рыбы в возрасте 2+ и старше хищничают, поедая личинок и молодь разных видов рыб и собственную молодь. Период интенсивного откорма продолжается с июня по октябрь включительно (Иванова, 1968; Стерлигова, 1979; Бушман, 1982). Сама корюшка всегда была излюбленным объектом питания хищных видов рыб, главным образом, судака *Sander lucioperca*, речного окуня *Perca fluviatilis*, налима *Lota lota* и щуки *Esox lucius* (Иванова, 1968; Попова, 1982).

В последние десятилетия европейская корюшка существенно расширила границы своего обитания. Распространение её происходит разными путями: в результате интродукции, саморасселения и случайного заноса. Так, в Белом озере (Вологодская область) много столетий обитал снеток. В 1940 г. он впервые был обнаружен в Рыбинском водохранилище, куда проник, вероятно, из Белого озера (рис. 1). Далее в 1957 г. снеток уже был отмечен в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, в 1958 г. – в Куйбышевском, в 1961 – в Саратовском, в 1970 г. – в Волгоградском, Угличском и Иваньковском (Иванова, 1982; Шакирова, 2007; Решетников, Попова, 2012; Слынько, Кияшко, 2012). Во всех этих водохранилищах снеток натурализовался, но фактически превратился в озёрную корюшку.

Наиболее многочисленная популяция корюшка сформировалась в *Рыбинском водохранилище*, где длина особей достигала 8–15 см, масса 30–40 г. Возрастная структура популяции стала более сложной (до 6 лет), изменился темп роста и сроки полового созревания. Нерестилища корюшки располагаются в зонах литорали и сублиторали на глубинах до 4 м, а также в устьях рек. В многоводные годы корюшка иногда поднимается на нерест по речкам, ручьям и фактически ведёт образ жизни озёрно-речной формы.



Рис. 1. Саморасселение корюшки *Osmerus eperlanus* из оз. Белое (1) вниз по Волге. Водохранилища: 2 – Рыбинское, 3 – Горьковское, 4 – Чебоксарское, 5 – Куйбышевское, 6 – Саратовское, 7 – Волгоградское. Указаны годы появления рыб в соответствующих водохранилищах.

В 1990 г. в Рыбинском водохранилище корюшка была важным объектом промысла. При общем вылове рыбы в водоёме 1400–1800 т её доля составила 40 т, что значительно превышало вылов многих видов карповых рыб (кроме плотвы *Rutilus rutilus*). В уловах экспериментального трала численность молоди корюшки на два порядка превосходила численность всех других видов рыб (Рыбы ..., 2015; Герасимов и др., 2018). Начиная с 1996 г. в водохранилище отмечается очень низкий уровень воды, это привело к осушению нерестилищ и гибели икры корюшки. Например, в 1994 г. за 10 мин траления учётным пелагическим тралом вылавливали в среднем 2120 экз. корюшки, в 1995 г. – 530 экз., в 1996 г. – 37 экз., в 1998–1999 гг. – всего 11 экз. В 2002 г. этот вид в Рыбинском водохранилище практически полностью исчез (Герасимов и др., 2018). Необходимо отметить, что в 1994 г. в Рыбинском водохранилище впервые была зарегистрирована

каспийская тюлька *Clupeonaella cultriventris*, которая поднялась по Волге из нижележащих водохранилищ. Она быстро освоила всю пелагиаль и заменила корюшку в качестве основного кормового объекта пелагических хищников.

Начиная с 2000 г. очень малочисленными стали популяции корюшки в Ивановском, Верхневолжском и Шекснинском водохранилищах и даже в оз. Белое. Однако в последние годы (2018–2019) в Рыбинском водохранилище вновь отмечено появление снетка из Белого озера и корюшки (устное сообщение Ю.В. Герасимова).

В Сямозере корюшка впервые была обнаружена в 1968 г. Существуют две версии её проникновения в озеро. По одной икра корюшки могла быть занесена в водоём на промысловых орудиях лова из Онежского озера, где сямозерские рыбаки в 1965–1967 гг. неводами проводили весенний лов нерестовой корюшки. Возвратившись на Сямозеро

Таблица 1. Линейный и весовой рост корюшки *Osmerus eperlanus* в Сямозере в разные периоды (июнь)

Возраст, лет	Период, годы			
	1978–1980	1981–1988	1991–2001	2002–2009
1	<u>8.0</u>	<u>7.0</u>	<u>7.2</u>	<u>7.5</u>
	3.5	2.3	2.6	2.4
2	<u>11.0</u>	<u>9.5</u>	<u>10.3</u>	<u>10.7</u>
	9.0	6.0	8.0	8.6
3	<u>13.0</u>	<u>11.5</u>	<u>12.8</u>	<u>12.0</u>
	13.0	8.0	11.5	11.2
4	<u>15.0</u>	<u>12.6</u>	<u>14.3</u>	<u>13.8</u>
	19.5	11.3	15.3	14.5
5	<u>16.3</u>	<u>14.2</u>	<u>15.5</u>	<u>15.1</u>
	26.2	22.0	24.0	–
6	<u>18.0</u>	–	<u>17.0</u>	–
	33.0	–	25.0	–
Число рыб, экз.	2290	2000	2120	950

Примечание. Над чертой – длина (*FL*), см; под чертой – масса, г.

и не просушив орудия лова, на которых могла быть икра корюшки (её инкубационный период длится в зависимости от температуры воды 15–28 сут), они использовали их на данном водоёме. Согласно второй версии личинки ладожской корюшки могли оказаться в Сямозере в результате небрежности, допущенной рыболовами при выпуске посадочного материала в Иматозеро, имеющее сток через ручей в Сямозеро. Сравнение морфологических признаков сямозерской корюшки с особями из Онежского и Ладожского озёр показало, что она ближе к корюшке Ладожского озера (Кудерский, 1976; Стерлигова, 1979). Сравнение выборок сямозерской корюшки с донорскими популяциями из Финского залива и Ладожского озера по данным генетического анализа изменчивости с помощью метода полимеразной цепной реакции и полиморфизма длины рестрикционных фрагментов митохондриальной ДНК (ПЦР-ПДРФ мтДНК) показало, что корюшка Сямозера обладает высоким уровнем разнообразия, довольно существенно отличается от донорских популяций и, возможно, имеет смешанное происхождение (Гордеева и др., 2005).

В Сямозере корюшка прижилась и стала доминантным видом в рыбной части сообщества водоёма. В уловах встречаются рыбы в возрасте 1–6 лет (табл. 1). Половой зрелости корюшка достигает в возрасте 2 года. Абсолютная плодовитость варьирует в зависимости от массы тела и возраста в пределах 3600–24000 икринок. Основным фактором, способствующим развитию инвазионного процесса, послужило наличие ресурсов, не утилизируемых аборигенными видами. Также в условиях пространственно-временной неоднородности среды обитания важную роль приобретает фактор време-

ни, определяющий конкретный момент вселения нового вида в экосистему (Криксунов и др., 2010).

С момента появления в озере популяция корюшки пережила несколько этапов становления (рис. 2). С 1968 по 1977 г. происходило наращивание численности корюшки и её вылова (до 30 т в 1977 г.). В уловах встречались особи в возрасте 1–6 лет, преобладали 2–3-летки (80%) *FL* 11–13 см, массой 9–13 г. В 1978–1980 гг. была отмечена максимальная численность корюшки, её вылов достиг 185 т, или 7.0 кг/га. Для сравнения: вылов корюшки в эти же годы в Ладожском и Онежском озёрах составлял 1.4 кг/га, в Сегозере – 0.6 кг/га, в Рыбинском водохранилище – 1.6 кг/га (Иванова, 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016). Столь быстрый рост её численности связан с эффектом акклиматизации (Карпевич, 1998), когда новый вид в первые годы после вселения резко увеличивает свою численность. Большое значение также имели процессы начавшегося эвтрофирования водоёма (Решетников и др., 1982). Биомасса зоопланктона в озере с начала 1950-х гг. по настоящее время увеличилась в четыре раза (с 0.4 до 1.6 г/м³), продукция – в девять раз (с 4 до 37 г/м³).

Появление в водоёме нового вида привело к перестройке пищевых цепей. В питании хищных рыб озера в 1935–1970 гг. по массе доминировала ряпушка (75%), в 1971–2000 гг. – корюшка (80%). Хищные рыбы озера, которые ранее питались ряпушкой, получили новый многочисленный кормовой объект, доступный для них по размерам на протяжении всего года. Резко возросла обеспеченность пищей судака, налима и окуня всех размеров, включая сеголеток. Известно, что при уменьшении численности основного кормового

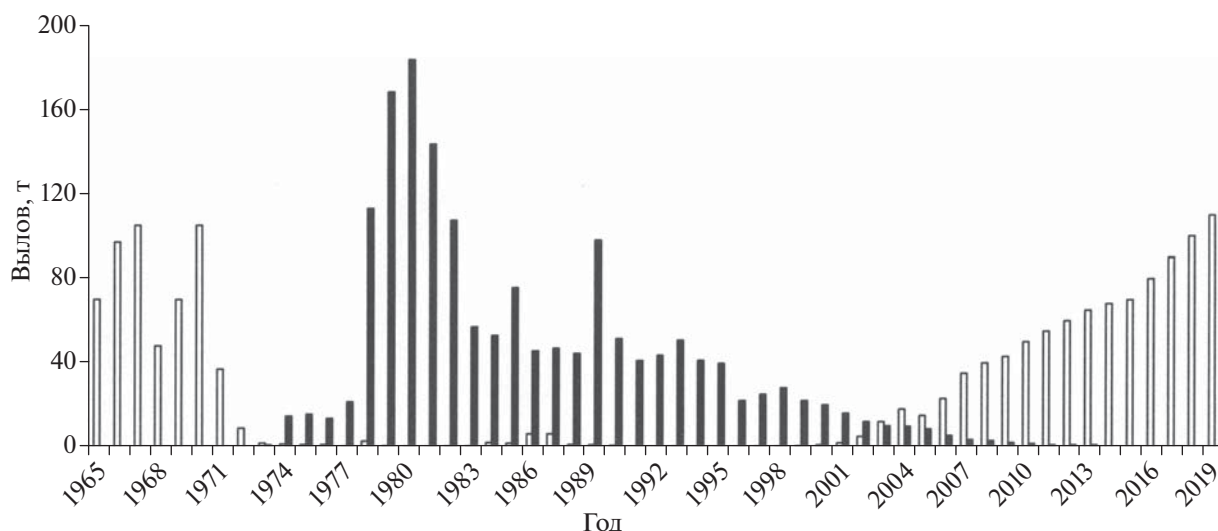


Рис. 2. Динамика уловов ряпушки *Coregonus albula* (□) и корюшки *Osmerus eperlanus* (■) в Сямозере.

объекта хищники легко переключаются на другой, более доступный, корм и собственную молодь (Балагурова, 1963; Попова 1982; Стерлигова и др., 2002). Только у щуки – прибрежного хищника – доля корюшки в рационе не превышала 11% (табл. 2).

Увеличение численности корюшки отрицательно отразилось на состоянии популяции ряпушки, уловы которой значительно сократились (со 105 т в 1970 г. до 0.01 т в 1973 г.). Затем на протяжении почти 30 лет (1974–2002) ряпушка в Сямозере вылавливалась единично или совсем не отмечалась (рис. 2). Анализ питания корюшки показал, что она практически уничтожила сиговых в водоёме путём выедания их икры и ранней молоди (до 40 личинок ряпушки и 20 личинок сига в одном желудке).

После максимума численности корюшки в 1980 г. следовало ожидать стабилизации её популяции на определённом уровне. Однако в 1981–1990 гг. произошло снижение численности корюшки, что было связано с её заражением микроспоридией *Glugea hertwigi*. Паразит был впервые выявлен в 1980 г. (че-

рез 12 лет после появления корюшки в озере) только у одной из 200 обследованных рыб, а уже в мае следующего года экстенсивность заражения резко возросла до 60%, а в октябре – до 90% (Иешко, Малахова, 1982). В начальный период эпизоотии отмечалось поражение внутренних органов – гонад, почек, стенок желудка и кишечника. К осени 80% заражённых рыб имели уже внешние признаки заболевания (вздутия кожи, бугорки и др.). В 1982 г. экстенсивность заражения составила уже 100%. Особенно уязвимым органом для поражения явились гонады, причём заражённость самок была в 2.5 раза выше, чем самцов (индекс обилия 19.7 против 7.8 экз.). При массе икры 210 мг масса цист составляла 240 мг; число цист на икре варьировало от 1 до 1000 шт., что привело к паразитарной кастрации самок.

Массовый характер заражения паразитом *G. hertwigi* привёл к значительной гибели рыб и отразился на структуре популяции корюшки. Отмечалось уменьшение темпа роста. Средняя длина годовиков составляла 7.0 см и масса 2.3 г, рыб в возрасте 2 года – 9.5 см и 6.0 г (табл. 1). В 1980-е гг. в уловах

Таблица 2. Состав пищи хищных рыб в Сямозере в 1950-е (Балагурова, 1963) и 1970-е (Попова, 1982) гг., % числа жертв

Жертва	Судак		Окунь		Щука		Налим	
	1950-е	1970-е	1950-е	1970-е	1950-е	1970-е	1950-е	1970-е
Ряпушка	68.2	6.2	16.2	1.2	48.8	6.1	68.8	0.7
Корюшка	–	61.2	–	60.0	–	11.0	–	44.4
Окунь	7.1	16.0	17.5	16.6	22.8	46.3	13.4	31.0
Ёрш	22.0	14.0	60.5	16.5	8.7	18.2	10.3	22.1
Прочие	2.7	2.8	5.8	5.7	19.7	18.4	7.5	1.8

преобладали 2–4-летки *FL* 9–10 см, массой 7–10 г, рыбы старше 5 лет встречались единично. В связи с уменьшением массы рыб абсолютная плодовитость снизилась в два раза: у самок в возрасте 2, 3 и 4 года она в среднем составляла соответственно 3100, 5900 и 6100 икринок. Выявлено уменьшение диаметра икринок с 0.7–0.9 (мода 0.8) мм в 1980-е гг. до 0.5–0.7 (0.6) мм в 1990-е гг. (Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002).

В 1991–2001 гг. в озере наблюдалось снижение заражённости корюшки, её уловы варьировали в пределах 20–50 т/год. Размеры корюшки увеличились и приблизились к таковым в 1973–1980 гг. (табл. 1). Условия для нагула и нереста корюшки в озере остались благоприятными. Однако уже тогда специалисты-паразитологи предупреждали, что повторение заражения корюшки очень опасно для популяции в целом (Иешко, Малахова, 1982; Иешко и др., 2000; Anikieva et al., 2018). Это и произошло. В 2002–2009 гг. вновь было зафиксировано 100%-ное заражение корюшки этим же паразитом. Резко сократилась её численность, что привело к падению уловов до 0.5 т/год. В 2013–2014 гг. как в водоеме, так и в питании хищных рыб корюшка отмечалась крайне редко, а с 2015 г. и по настоящее время и вовсе не фиксируется (рис. 2).

Таким образом, заражение паразитом *G. herwigii* привело к исчезновению корюшки в Сямозере. Подобная ситуация наблюдалась с появлением зубатой корюшки *Osmerus mordax* в Великих Американских озёрах, у которой был выявлен этот же паразит и которая исчезла из этих озёр (Nellbring, 1989). Наиболее массовое заражение зарегистрировано в озёрах Эри и Онтарио, где корюшка через 10 лет после появления исчезла, и причина была в её заражении микроспоридией (Colby et al., 1972). Известно, что биологические инвазии в водных экосистемах тесно связаны с паразитологическими проблемами. Вселение новых видов рыб может сопровождаться заносом неспецифичных паразитов. Широко известна гибель аральского шипа *Acipenser nudiiventris* от моногенеи *Nitzschia sturionis*, перешедшей на шипа при пересадке севрюги *A. stellatus* из Каспийского в Аральское море (Лутта, 1941). В 1970-е гг. в реки Скандинавии была занесена моногенея *Gyrodactylus salaris*. Паразит перешёл на местные популяции атлантического лосося *Salmo salar* и быстро расселился по 40 рекам, что привело к катастрофической потере лосося (Malmberg, 1989; Anikieva et al., 2018). Отметим, что обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* попал в Великие озёра Америки с балластными водами, и вместе с ним в озёра попали пять новых видов паразитов, которые раньше здесь не встречались (Обыкновенный ёрш ..., 2016). Имеется много и других примеров, когда вместе с хозяином-вселенцем в водоём попадает новый паразит и вызывает массовую ги-

бель или катастрофическое снижение численности аборигенных видов рыб.

В настоящее время в Сямозере наблюдается восстановление численности и вылова ряпушки (90 т в 2018 г.). Этому способствовало прекращение мелиоративных и сельскохозяйственных работ на водосборе, что привело к уменьшению поступления биогенов в озеро и снижению заиления нерестилищ сиговых рыб. Большую роль сыграло и исчезновение из водоёма корюшки, которая являлась основным хищником, поедающим икру и молодь ряпушки. Сиг Сямозера в отличие от ряпушки имеет длительный жизненный цикл и поэтому медленнее восстанавливает свою численность.

Основной поток вещества и энергии в озере в 1935–1970 гг. шёл по планктонному пути с доминированием ряпушки; в 1971–2000 гг. — также по планктонному пути, но с заменой ряпушки на корюшку (Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016). В настоящее время продолжает преобладать планктонный путь, но теперь, как и ранее (до появления корюшки в водоёме), с доминированием ряпушки.

Ещё один пример изменения образа жизни вида при интродукции рассмотрим на примере **европейской ряпушки** *p. Пасвик*. Река берёт начало из финского оз. Инари, течёт на север и впадает в Баренцево море (недалеко от г. Киркинес). Она перегорожена серией плотин, образующих каскад небольших водохранилищ с медленным течением. Ранее в бассейне реки ряпушки не было. В 1960-х гг. её завозили в оз. Инари из разных водоёмов Южной и Средней Финляндии. Впервые в озере ряпушка была зарегистрирована в 1973 г., регулярно стала встречаться с 1978 г., пика численности достигла в 1989 г. В этот же год она стала мигрировать из озера в р. Пасвик, к середине 1990-х гг. освоила все водоёмы бассейна реки и дала резкую вспышку численности. Она активно вошла в состав рыбной части сообщества экосистемы бассейна реки, быстро стала доминантным видом в новых для неё водоёмах водохранилищного типа и заняла место планктофага — среднетычинкового сига (рис. 3). Ряпушка снизила численность среднетычинкового сига и вытеснила его в литораль, где он стал потреблять больше бентоса, чем зоопланктона. Произошли изменения в трофических цепях; сменился видовой и размерный состав зоопланктона: вместо крупных дафний стали преобладать мелкие босмины (Vøhn, Amundsen, 1998). В питании хищных рыб (табл. 3) произошла замена сига на ряпушку (Amundsen et al., 1999, 2003; Vøhn et al., 2002; Решетников и др., 2008, 2011; Попова, Решетников, 2011; Решетников, Попова, 2011; Popova et al., 2013).

Когда соотношение численности ряпушки и продукции зоопланктона достигло критической

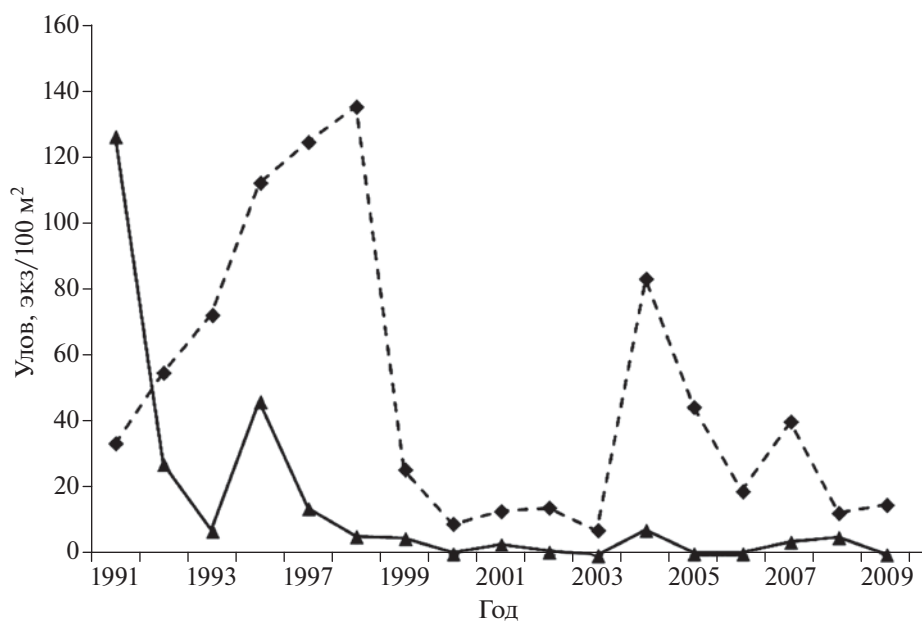


Рис. 3. Динамика уловов ряпушки *Coregonus albula* (-♦-) и среднетычинкового сига *C. lavaretus* (-▲-) в пелагиали оз. Ваггатем (бассейн р. Пасвик).

величины, начали наблюдаться изменения и в образе жизни ряпушки. В 2000–2002 гг. резко снизилась её численность и темп роста. Особенно удивило уменьшение минимальных размеров впервые нерестующих рыб. Так, в верхнем течении реки (Ваггатем) минимальная длина половозрелых рыб уменьшилась с 95 мм в 1991 г. до 72 мм – в 2000 г. и до 68 мм – в 2004 г. (табл. 4). Аналогичное явление отмечалось и в нижнем течении (Скруккебухта). В первые годы наблюдений распределение половозрелых рыб по разме-

рам было унимодальным, а в 2004 г. оно стало бимодальным: особи первой группы имели *FL* 68–115 (мода 94) мм и массу 3–13 (6) г, второй – 115–157 (130) мм, 125–155 (140) г. Это разделение на две группы можно было бы трактовать как попытку образования карликовой формы с ранним половым созреванием. Отметим, что недалеко от этих мест в оз. Куетсиярви (связан с р. Пасвик протокой) обнаружен самый мелкий в мире сиг, который созревает в возрасте 1+ при *FL* 8 см и массе 10 г (Решетников и др., 1997). Однако в последу-

Таблица 3. Доля ряпушки *Coregonus albula* в питании хищных рыб р. Пасвик в разные годы

Год	Щука			Окунь			Налим		
	ЧВ, %	Доля массы, %	<i>IR</i> , %	ЧВ, %	Доля массы, %	<i>IR</i> , %	ЧВ, %	Доля массы, %	<i>IR</i> , %
1991	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1992	2	1.7	0.1	3	2.0	1.5	0	0	0
1998	16	12.3	7.6	0	0	0	0	0	0
2000	10	7.8	1.3	15	9.2	6.2	0	0	0
2003	0	0	0	1	0.5	0.1	0	0	0
2004	25	23.4	24.4	11	10.3	3.4	0	0	0
2005	–	–	–	1	3.0	0.2	0	0	0
2006	33	28.6	34.3	1	3.0	0.1	0	0	0
2007	–	–	–	5	8.1	0.6	0	0	0
2008	32	34.0	48.5	5	6.3	4.1	25	25.3	23.1
2009	–	–	–	1	4.4	0.1	–	–	–
2010	29	42.1	36.8	7	16.3	2.4	62	91.1	92.7

Примечание. ЧВ – частота встречаемости, *IR* – индекс относительной значимости, “–” – нет данных.

Таблица 4. Размерный состав половозрелых особей ряпушки *Coregonus albula* в бассейне р. Пасвик в разные годы, %

Год	Размерная группа (FL), мм												lim, мм	M, мм	Число рыб, экз.
	60–69	70–79	80–89	90–99	100–109	110–119	120–129	130–139	140–149	150–159	160–169	170–179			
1991				2	8	20	26	32	8	2	2		95–169	126	50
1992			3	5	3	5	38	28	13	5			80–154	130	26
1998			12	23	48	5	5	2	2	3			80–155	97	100
2000		2	10	29	33	15	10		1				72–149	99	71
2004	2	5	24	19	22	6	11	6	2	3			68–157	103	110
2008				1	15	26	32	13	6	5	1	1	95–178	123	180

Примечание. lim – пределы варьирования показателя, M – среднее значение.

ющие годы эта бимодальность в распределении половозрелой ряпушки исчезла, и не стало половозрелых рыб $FL < 90$ мм.

И последнее, чем удивила нас ряпушка (особенно наших норвежских коллег) – это переход крупных особей на питание молодью рыб. В сентябре 2008 г. в желудках ряпушки FL 11–19 см встречалась девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* FL 2.0–2.5 см. Доля рыбной пищи достигала 20% массы содержимого желудка. Также были отмечены воздушные насекомые, объекты зоопланктона (*Cladocera*, *Copepoda*) и в незначительных количествах организмы бентоса (*Liso et al.*, 2011). Такое разнообразное питание ряпушки было отмечено только у крупных её форм – рипуса (эндемик Ладожского озера) и кильца (эндемик Онежского озера), обитающих в крупных ледниковых озёрах с большими глубинами, где имеются реликтовые ракообразные (мизиды и *Amphipoda*). В результате перехода на разнообразное питание продолжительность жизни этих форм ряпушки увеличилась (Бабий, Сергеева, 2003; Решетников, Лукин, 2006).

Таким образом, у ряпушки р. Пасвик наблюдается процесс натурализации вида в новую для него экосистему, прослеживаются существенные изменения в её образе жизни. Однако, по нашему мнению, этот процесс ещё не завершился.

Нативный ареал ряпушки на *Кольском полуострове* включает водоёмы бассейнов Белого (Умбозеро, Колозеро, Кахозере, Пулозеро, Имандра и Пиренгские озёра) и Баренцева моря (Ловозеро, Серебрянское, Верхне- и Нижнетуломские водохранилища). В большинстве водоёмов полуострова обитает мелкая форма ряпушки длиной до 10–12 см и массой 10–18 г в возрасте не старше 10 лет.

В Умбозере в 1960-х гг. были выявлены две экологические формы ряпушки. В северном районе обитала мелкая форма, которая в 3-летнем возрасте имела среднюю длину 15 см и массу 30 г; в южном плёсе с более богатыми кормовыми ресурсами – крупная ряпушка FL 25 см и массой 130 г (Рыбы ..., 1966). В начале 1980-х гг. в южной части

озера по-прежнему сохранялась популяция крупной ряпушки, но с меньшей модальной длиной 19 см и массой 64 г.

Верхнетуломское водохранилище, образованное в 1963–1964 гг. в результате перекрытия р. Туломы плотиной ГЭС, является одним из самых крупных рыбохозяйственных водоёмов Мурманской области. В первые годы образования водохранилища резко увеличилась его кормовая база, которая обеспечила высокую выживаемость молоди и дальнейший быстрый рост всех промысловых рыб, включая ряпушку. В 1967 г. основу её уловов составляли особи FL 15–16 см и массой ~ 40 г. В 1980–1990 гг. при стабилизации экосистемы водохранилища наблюдалось резкое сокращение кормовой базы, что привело к снижению средней массы ряпушки в уловах до 6 г. Возможно, стадо ряпушки водохранилища неоднородно, так как возникло в результате смешивания популяций нескольких подтопленных озёр и, вероятно, этим можно объяснить колебания размерных и других её показателей. Биомасса популяции верхнетуломской ряпушки уменьшилась с 60 до 17 кг/га (Рыбохозяйственные исследования ..., 1985).

Самым крупным водоёмом Кольского п-ова является оз. Имандра. В состав ихтиофауны озера входит большинство видов, характерных для пресноводных водоёмов Европейского Севера России. За весь период наблюдений за водоёмом, по данным разных авторов, число видов рыб варьирует от 12 до 15 (Берг, 1949; Смирнов, 1977). По нашим данным, в оз. Имандра обитают 15 видов рыб, из них два – микижа *Parasalmo mykiss* и карп *Cyprinus carpio* – были интродуцированы и натурализовались на акватории плёса Бабинский, обогреваемой сбросовыми водами Кольской АЭС.

Озеро начиная с середины прошлого века испытывает сильные техногенные нагрузки со стороны горнодобывающих и металлургических предприятий и подвергается загрязнению тяжёлыми металлами (Моисеенко и др., 2009). В результате этого происходят значительные изменения гидрохимических и гидробиологических показателей воды, что отрицательно влияет на образ жизни гидро-

бионтов, включая рыбное население (Лукин и др., 1984, 2011; Решетников и др., 2011; Решетников, Терещенко, 2018). В промысловых уловах последних лет практически отсутствуют кумжа *Salmo trutta* и голец *Salvelinus alpinus*, резко снизились уловы хариуса и сига. Периодически отмечается исчезновение ряпушки из мест с очагами техногенного воздействия и из районов с высоким содержанием взвешенных частиц. В этих местах значительно снижается обилие кормовых объектов, заиливаются нерестилища и гибнет икра. В 1960-е гг. ряпушка исчезла из губы Белая, а в 1970-е гг. — из губ Монче и Молочная. В 1970–1980 гг. в оз. Имандра у ряпушки наблюдалось сокращение числа возрастных групп, омоложение популяции, сдвиг сроков полового созревания на младшие возрастные группы и появление рыб, пропускающих нерест, — такого раньше у этого вида не отмечалось (Решетников, 1967, 1980; Лукин и др., 1984). Конец 1980-х и начало 1990-х гг. характеризовались некоторым уменьшением техногенной нагрузки на озеро (в результате сокращения производств) и улучшением состояния всей экосистемы. У ряпушки увеличилась продолжительность жизни (до 7 лет), линейно-весовой рост (средняя *FL* 14 см, масса 17 г) и абсолютная плодовитость (от 1.9 до 4.8 тыс. икринок). Вновь появились крупные особи *FL* > 20 см и массой до 100 г (Королева, 2011; Королева, Терентьев, 2016).

На изменение темпа роста ряпушки в разные годы оказывают воздействие гидрологические (водность, температурный режим и др.) и гидробиологические показатели (обилие кормовых объектов, биомасса зоопланктона и зообентоса), которые влияют на численность поколений. Сочетание нескольких малоурожайных поколений при неблагоприятных условиях приводит к резкому снижению численности и изменению условий её обитания в водоёмах (Покровский, 1953; Беляева, Покровский, 1958; Потапова, 1978). Отмеченный нами в озёрах Кольского п-ова переход мелкой формы ряпушки в крупную условно назван феноменом “гигантизма” (Королева, 2011). В некоторых водных экосистемах иногда наблюдается и обратное явление. Так, обитающая в оз. Вендюрском (Южная Карелия) до 1967 г. крупная форма ряпушки (*FL* 17–24 см, масса 40–140 г, возраст 2–8 лет) начиная с 1970 г. стала мелкой (*FL* 12–16 см, масса 15–45 г, возраст 2–5 лет) (Потапова, 1978).

Интересно отметить, что с 2002 г. в промысловых уловах оз. Имандра вновь начала встречаться корюшка, которая не отмечалась в озере на протяжении 35 лет (1965–2000 гг.). В настоящее время корюшка наряду с ряпушкой становится преобладающим видом в оз. Имандра (Решетников и др., 2011).

В Мурманской области выявлено повышение уровня трофности ряда водоёмов или их заливов под влиянием деятельности человека. Изменения в экосистеме отразились на образе жизни ряпушки. В пресноводных олиготрофных водоёмах обитает мелкая форма ряпушки *FL* 10–12 см и массой 8–17 г. Крупная форма ряпушки встречается преимущественно в озёрах с признаками мезотрофного типа. Особенно хорошо это заметно на примере оз. Имандра. В настоящее время весь плёс Йокостровская Имандра и часть плёса Большая Имандра имеют признаки мезотрофного типа, и только плёс Бабинская Имандра по-прежнему сохраняет олиготрофный тип. Во всех трёх плёсах отмечается появление пока ещё единичных крупных особей массой 80 г, что может свидетельствовать о начинающемся расхождении этой популяции на мелкую и крупную формы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинговые исследования видов-вселенцев предоставляют новую информацию об их адаптивных способностях изменять свою морфологию и образ жизни вплоть до образования новых для исходной популяции экологических форм (переход снетка в корюшку в водохранилищах Волги). Кроме того, мы получаем новые данные о структуре и функционировании самих водных экосистемы.

Саморасселение вида или интродукция вида (намеренная или непреднамеренная) приводят к резким перестройкам в экосистеме и снижению биологического разнообразия. В стрессовых ситуациях сложные экологические системы вынуждены изменять свою структуру, обеспечивая сохранение главных внешних функций. Саморасселение снетка из Белого озера привело к формированию популяций корюшки в ряде водохранилищ. Фактически из мелкого белозерского снетка получилась быстрорастущая и крупная корюшка, по многим биологическим показателям напоминающая проходную корюшку из Финского залива.

В исследуемых водоёмах на примере структурных перестроек выявлены следующие фазы вселения вида в новую для него экосистему и натурализации в ней (Reshetnikov, Popova, 2017): I — латентная, или скрытая, когда идёт медленное нарастание численности пришельца, освоение им разных биотопов и пищевых объектов; II — взрыв численности; III — резкое падение численности под воздействием хищников, паразитов и конкуренции с другими видами; IV — вхождение пришельца в состав экосистемы или его отчуждение. Продолжительность последней фазы зависит от гидрологических, гидрохимических условий обитания, от длины жизненного цикла нового вида и кормовой базы водоёма. Отметим, что порой экосистема сама справляется с вселенцами и

“ставит их на место”. Однако очень трудно предсказать заранее их судьбу в экосистеме.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-29-2772) и темы государственного задания № 0218-2019-0081.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богоуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 436 с.
- Бабий А.А., Сергеева Т.И. 2003. Крупная ряпушка килец — *Coregonus albula* Онежского озера // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 345–351.
- Балагурова М.В. 1963. Биологические основы организации рационального рыбного хозяйства на сямозерской группе озёр Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 88 с.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1380 с.
- Беляева К.И., Покровский В.В. 1958. Крупная ряпушка озер Карелии как объект искусственного разведения // Рыб. хоз-во Карелии. Вып. 7. С. 25–67.
- Бушман Л.Г. 1982. Изменения в структуре и продукции зоопланктона // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 34–62.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2018. Многолетние изменения роли местных и инвазийных видов рыб в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 507–522. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040045>
- Гордеева Н.В., Стерлигова О.П., Сендек Д.С. 2005. Генетическая изменчивость корюшки, вселенной в Сямозеро // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Ч. 1. Вологда: Изд-во ВГПУ. С. 108–110.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2000. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Павлов Д.С. 2007. Вчера, сегодня и завтра инвазийных чужеродных видов в Российской Федерации // Тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 71–82.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 315 с.
- Дятлов М.А. 2002. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 281 с.
- Иванова М.Н. 1968. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты рыб Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 17 (20). С. 180–198.
- Иванова М.Н. 1982. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск: Изд-во ИБВВ АН СССР, 145 с.
- Иешко Е.П., Малахова Р.П. 1982. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 161–176.
- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразита корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. Т. 34. С. 44–50.
- Карневич А.Ф. 1998. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. М.: Изд-во ВНИРО, 870 с.
- Клюканов В.А. 1977. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (*Osmeridae*) // Основы классификации и филогении лососевых рыб Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 13–27.
- Королева И.М. 2011. Особенности биологии ряпушки в условиях эвтрофирования // Матер. Междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. II”. СПб.: Любавич. С. 225–232.
- Королева И.М., Терентьев П.М. 2016. О плодовитости сиговых рыб озера Имандра // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 203–207.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. 2010. Обеспеченность ресурсами и ее роль в развитии инвазионных процессов // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 5. С. 436–451.
- Кудерский Л.А. 1976. О появлении корюшки в Сямозере (южная Карелия) // Тр. ГосНИОРХ. Т. 17. С. 18–29.
- Кудерский Л.А. 2006. Изменения в региональных ихтиофаунах водоемов Европейской части России в результате антропогенных влияний // Там же. Т. 2. Вып. 331. С. 159–194.
- Лукин А.А., Моисеенко Т.И., Кашулин Н.А. 1984. Изменение некоторых показателей ряпушки как реакция на меняющиеся условия обитания // Мониторинг природной среды Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 58–62.
- Лукин А.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2011. Динамика рыбного населения озера Имандра под влиянием загрязнения и перелова // Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 217–221.
- Лутта А.С. 1941. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudiventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis* // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. Т. 18. Вып. 4. С. 40–60.
- Мельянцева В.Г. 1954. Рыбы Пяозера // Тр. Карело-ФинГУ. Т. V. С. 3–77.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Моисеенко Т.И., Гашкина Н.А., Шаров А.Н. и др. 2009. Антропогенная трансформация арктической экосистемы озера Имандра: тенденции к восстановлению после длительного периода загрязнения // Вод. ресурсы. Т. 36. № 3. С. 312–325.
- Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758): систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. 2016 / Под ред. Решетникова Ю.С., Поповой О.А. М.: Т-во науч. изд. КМК, 279 с.
- Покровский В.В. 1953. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-ФинССР, 107 с.

- Попова О.А. 1982. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма. М.: Наука. С. 106–145.
- Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Потапова О.И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* (L.). Л.: Наука, 132 с.
- Правдин И.Ф. 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 324 с.
- Решетников Ю.С. 1967. Периодичность размножения у сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 6. С. 1019–1031.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Решетников Ю.С. 2010. Современные представления о таксономическом статусе сиговых рыб // Матер. VII Межд. науч.-производ. совещ. “Биология, биотехника, разведение и состояние запасов сиговых рыб”. Тюмень: Изд-во Госрыбцентра. С. 45–50.
- Решетников Ю.С., Лукин А.А. 2006. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 6. С. 732–746.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2011. Влияние вида-вселенца на экосистему р. Пасвик // Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 294–298.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2012. Лососеобразные и корюшковые рыбы в водохранилищах Волги // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 236–239.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 112–129.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2018. Анализ равновесного состояния рыбного населения озер на основе его динамического фазового портрета // Успехи соврем. биологии. Т. 138. № 6. С. 538–548.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого озера. М.: Наука, 248 с.
- Решетников Ю.С., Кашулин Н.А., Лукин А.А. 1997. Самый мелкий сиг в Европе // Матер. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 50–54.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Амундсен П.-А. 2008. Влияние вида-вселенца на экосистему (на примере ряпушки р. Пасвик) // Матер. науч. конф. “Водные экосистемы: трофические уровни проблемы поддержания биоразнообразия”. Вологда: Изд-во ВГПУ, С. 347–350.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Амундсен П.-А. 2011. Структурные перестройки в экосистеме реки Пасвик // Матер. Междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. II”. СПб.: Любавич. С. 232–238.
- Рыбы в заповедниках России. 2010 / Под ред. Решетникова Ю.С. Т. 1. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Рыбы Мурманской области. Условия обитания, жизнь и промысел. 1966. Мурманск: Мурман. книж. изд-во, 335 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 с.
- Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского водохранилища. 1985. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 125 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические голцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2012. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилищах Волги // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 73–87.
- Смирнов А.Ф. 1977. Рыбы Имандра // Рыбы озер Кольского полуострова. Петрозаводск: Изд-во ПГУ. С. 56–76.
- Стерлигова О.П. 1972. О кильце *Coregonus albula* Онежского озера // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Петрозаводск: Изд-во Кар. филиала АН СССР. С. 70–73.
- Стерлигова О.П. 1979. Корюшка *Osmerus eperlanus* и ее роль в ихтиофауне Сямозера // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 5. С. 793–800.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. 2009. Виды вселенцы в водных экосистемах Карелии // Там же. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим и использование). Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 120 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 224 с.
- Фортулатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения рыб хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Шакирова Ф.М. 2007. Современное состояние чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 157–170.
- Amundsen P.-A., Staldvik F.J., Reshetnikov Yu.S. et al. 1999. Invasion of vendace *Coregonus albula* in a subarctic watercourse // Biol. Conserv. V. 88. P. 405–413. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00110-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00110-4)
- Amundsen P.-A., Bohn T., Popova O.A. et al. 2003. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild // Hydrobiologia. V. 497. № 1–3. P. 109–119. <https://doi.org/10.1023/A:1025465705717>
- Anikieva L.V., Puhachev O.N., Ieshko E.P., Reshetnikov Yu.S. 2018. Features of the parasite fauna formation in the European smelt *Osmerus eperlanus* (L.) // Паразитология. Т. 12. № 2. С. 97–109.
- Bohn T., Amundsen P.-A. 1998. Effects of invading vendace (*Coregonus albula*) on species composition and body size in two zooplankton communities of the Pasvik River System, northern Norway // J. Plankton Res. V. 20. P. 243–256.
- Bohn T., Amundsen P.-A., Popova O. A. et al. 2002. Predator avoidance by coregonids: can habitat choice be explained by size-related prey vulnerability // Adv. Limnol. V. 57. P. 183–197.
- Colby P.J., Spangler G.S., Hurley D.A. et al. 1972. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes // J. Fish Res. Board Can. V. 29. P. 975–983.

- Inderjit T.V., Cadotte M.W., Colautti R.I.* 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future // Invasive plants: ecological and agricultural aspects / Ed. Inderjit T.V. Basel: Birkhauser Verlag. P. 19–44.
- Liso S., Gjeland R.Ø., Reshetnikov Y.S., Amundsen P.-A.* 2011. A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula* // J. Fish Biol. V. 78. P. 332–337.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x>
- Malmberg G.* 1989. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* infections in Scandinavia // Mater. Int. Symp. “Parasites of freshwater fishes of north-west Europe” / Ed. Dauer O.N. Petrozavodsk: Karel. Branch Acad. Nauk USSR. P. 88–104.
- Nellbring S.* 1989. The ecology of smelts (genus *Osmerus*) // Nordic J. Freshw. Res. V. 65. P. 116–145.
- Odum E.P.* 1985. Trends expected in stressed ecosystems // Bio-Science. V. 35. № 7. P. 419–422.
- Popova O.A., Reshetnikov Yu.S., Amundsen P.-A.* 2013. Changes of “predator–prey” relations in the Pasvik River waterbodies after the vendace invasion // Invasion of alien species in Holarctic / Ed. Dgebuadze Yu.Yu. Yaroslavl: Filigran. P. 138.
- Reshetnikov Yu.S., Popova O.A.* 2017. Phases of penetration of new species in freshwater ecosystems // Abstr. V Int. Symp. “Invasion of alien species in Holarctic”. Yaroslavl: Filigran. P. 102.
- Williamson M.* 1996. Biological invasions. London: Chapman Hall, 220 p.

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЦИОНА НА РЕОРЕАКЦИЮ МОЛОДИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *ONCORHYNCHUS MYKISS*

© 2020 г. Д. С. Павлов¹, В. В. Костин¹*, Е. Д. Павлов¹, А. А. Кравченко¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.09.2019 г.

После доработки 24.09.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

У молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в возрасте 4 мес., получающей разный рацион, определена мотивационная компонента реореакции. Показано, что увеличение рациона на 28% от первоначального уровня снижает мотивацию рыб к движению по течению. При многократном (шесть раз в течение 13 сут.) тестировании особей в гидродинамической установке “рыбоход” их реореакция не изменяется.

Ключевые слова: радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, рацион, голодание, реореакция.

DOI: 10.31857/S0042875220030157

Пища – один из важнейших факторов, регулирующих физиологическое состояние и миграционное поведение рыб (Olsson et al., 2006; Павлов, Савваитова, 2008; Ferguson et al., 2019). Ухудшение условий питания мотивирует молодь лососёвых (Salmonidae) на поиск новых мест обитания: стимулирует рыб к коротким миграциям вверх или вниз по течению (Zvezdin et al., 2015) либо к миграциям вниз по течению в море (Павлов, Савваитова, 2008). Проведённые ранее эксперименты (Павлов и др., 2010, 2016) в специализированной гидродинамической установке “рыбоход” показали, что голодание в зависимости от его длительности (от 2 до 12 сут) стимулирует молодь лососёвых к изменению поведения в потоке, мотивируя её двигаться либо по течению, либо против него.

Реореакция – сложное явление, которое выражается в направленном по отношению к течению движении рыб (Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010). Известно три типа реореакции: положительный (ПТР) – движение рыб против течения, отрицательный (ОТР) – движение по течению, компенсаторный (КТР) – сохранение положения рыб в потоке относительно неподвижных ориентиров. Каждая особь неоднократно проявляет все три типа реореакции, но с разной вероятностью (Пономарева и др., 2017). Соотношение вероятностей проявления типов реореакции (показатель мотивационной компоненты реореакции) отражает наличие и направленность миграционной активности рыб (миграций и кочёвок) (Pavlov et al., 2010).

Цель работы – оценить, влияет ли увеличение рациона на мотивационную компоненту реореак-

ции молоди радужной форели *Parasalmo mykiss* (= *Oncorhynchus mykiss*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперимент проведён в июле–августе 2019 г. на заводской молоди радужной форели в возрасте 4 мес., имевшей до начала эксперимента среднюю длину по Смитту (*FL*) 6.4 см, массу – 4.6 г, а после завершения эксперимента – 7.4 см и 6.8 г. Молодь содержали в аэрируемом бассейне размером 3.0 × 0.6 × 0.6 м, при уровне воды 0.5 м и средней плотности посадки 550 экз/м³. Водообмен составлял ~1/3 объём/сут, температура воды – 13°C, концентрация кислорода в воде ~9 мг/л, освещённость круглосуточно поддерживалась на уровне ~120 лк.

Для определения соотношения типов реореакции использовали модифицированную прямую гидродинамическую установку “рыбоход” (Pavlov et al., 2010). Установка представляет собой прямоугольный лоток (200 × 60 см), разделённый поперечными перегородками на девять рабочих отсеков (20 × 60 см) с шириной прохода между отсеками 7 см. Через установку с помощью погружного насоса мощностью 0.5 кВт создавали поток воды; скорость течения в проходах между отсеками составляла 17.2 см/с (2.3 *FL*/с). Для предотвращения выпрыгивания рыб из установки сверху её закрывали сеткой с ячейкой 1 см.

В каждом опыте (тесте) акклимация молоди составляла 20 мин, а сам опыт – 30 мин. Доля рыб (от общей численности в опыте) в отсеках № 1–4

являлась экспериментальной оценкой вероятности проявления ПТР, в стартовом отсеке (№ 5) – КТР, в отсеках № 6–9 – ОТР. Для определения степени мотивации рыб к перемещению в конкретном направлении рассчитывали индекс контрагентности (I_k) (Павлов и др., 2016), указывающий, в каком направлении относительно течения и насколько в среднем перемещались рыбы в опытах: $I_k = \sum(n_i(N_s - i)) / (N_s - 1) \sum n_i$, где n_i – число рыб в i -том отсеке установки, экз.; N_s , i – номер стартового и i -того отсека установки. I_k изменяется от 1 (все рыбы переместились из стартовой камеры в верхний отсек № 1) до –1 (все рыбы переместились из стартовой камеры в нижний отсек № 9).

Для сравнимости результатов ранее проведённых исследований (Павлов и др., 2010, 2016) с результатами данной работы соотношение типов реореакции определяли поэтапно – в 1-е, 3-и, 6-е, 8-е, 11-е и 13-е сут эксперимента. С этой же целью 60 одних и тех же рыб тестировали на каждом этапе эксперимента. В предыдущих работах повторное использование особей допускалось, так как опытная и контрольная группы рыб подвергались одинаковым манипуляциям. В данной работе сравнение показателей реореакции необходимо было провести на рыбах, которые сначала получали низкий рацион, а затем увеличенный. В этом случае одинаковое число манипуляций возможно только при использовании на каждом этапе эксперимента наивных рыб – первый раз попавших в экспериментальную установку. Поэтому чтобы обеспечить корректность методики и получить сравнимые данные, было одновременно проведено две серии опытов: в 1-й серии для каждого последовательного этапа эксперимента использовали наивных особей, во 2-й все этапы эксперимента выполнены на одних и тех же особях (опытных).

Рыб кормили стартовым кормом “Сорpens advance” (ФРГ) с гранулами 0.8 и 1.2 мм. Корм давали один раз в сутки в 19.00 (к этому времени завершались все тесты в “рыбоходе”) в двух разных дозах: в течение первых 5 сут по 0.10 г/экз. в день, а с 19.00 6-х по 13-е сут эксперимента – по 0.13 г/экз. Эти дозы были выбраны так, чтобы рыбы полностью съедали весь предложенный корм. Для каждого дня эксперимента были рассчитаны рационы исходя из модели линейного увеличения массы рыб. Первоначально выбранный рацион (низкий) изменялся в связи с ростом рыб от 1.75% массы тела особей в 1-е сут эксперимента до 1.64% на 6-е сут, а повышенный рацион – от 2.11% на 7-е сут (~28% при сравнении с рационом 6-х сут) до 1.96% на 13-е сут. И низкий, и повышенный рационы были меньше рекомендованного производителем корма для оптимального роста молоди радужной форели (2.09–2.52% при температуре 12–14°C).

Молодь, использованную в разных сериях эксперимента, содержали в одном бассейне, разделённом сетчатой перегородкой на два отделения – одно для наивных рыб, а другое для опытных. Первоначально все рыбы (360 экз.) были в одном отделении бассейна (для наивных рыб). В первый день эксперимента на наивных особях провели шесть тестов, после которых их помещали в ранее пустовавшее отделение, сформировав таким образом группу для 2-й серии опытов из 60 опытных особей. Эти 60 экз. и использовали в “рыбоходе” в каждый из последующих дней эксперимента.

В следующие дни проведения опытов в “рыбоход” чередовали тесты с рыбами из 1-й и 2-й серий. Наивных особей после тестов в установке пересаживали в другой бассейн, они более не участвовали в эксперименте. Для исключения повторного использования в течение суток одних и тех же опытных особей после теста их временно помещали в садок объёмом 0.06 м³, расположенный в том же отделении бассейна, в котором их содержали. В целом за день проводили 12 опытов на 120 особях.

Статистический анализ материала проводили с использованием H -критерия Краскела–Уоллиса (непараметрического дисперсионного анализа), критерия Стьюдента для долей (Лякин, 1973) и коэффициента корреляции Кендалла.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты эксперимента показали, что проявления типов реореакции у наивных и опытных рыб оказались сходными (таблица). Различия в величинах вероятностей для каждого типа реореакции в каждые сутки эксперимента у них оказались недостоверными ($p > 0.05$, критерий Стьюдента для долей). Также недостоверными были и различия между этими рыбами по I_k ($p = 0.53$, H -критерий Краскела–Уоллиса). Это указывает на отсутствие изменений реореакции рыб при повторном использовании особей в установке. При увеличении рациона значения I_k достоверно повысились как у наивных ($p = 0.038$), так и у опытных рыб ($p = 0.025$).

У молоди радужной форели в течение эксперимента (независимо от изменения рациона) преимущественно были выражены динамические типы реореакции (ПТР, ОТР). При всех использованных рационах средняя величина вероятности КТР (0.07) была одинаковой, а изменялось соотношение динамических типов реореакции (рис. 1).

При увеличении рациона рыбы стали чаще перемещаться против течения и реже – по течению ($p < 0.01$, здесь и далее по критерию Стьюдента для долей). При низком рационе рыбы чаще ($p < 0.001$) двигались по течению, чем против него. При повышенном рационе они стали больше двигаться

Вероятности проявления типов реореакции у наивной и опытной молодежи радужной форели *Oncorhynchus mykiss*

Время, сут.	Рацион, % от массы тела	Наивные особи			Опытные особи		
		ПТР	КТР	ОТР	ПТР	КТР	ОТР
1	1.75	0.35	0.08	0.57	—	—	—
3	1.71	0.36	0.02	0.62	0.30	0.08	0.62
6	1.64	0.30	0.07	0.63	0.38	0.08	0.54
8	2.08	0.52	0.05	0.43	0.47	0.05	0.48
11	2.00	0.42	0.10	0.48	0.42	0.07	0.51
13	1.96	0.40	0.08	0.52	0.43	0.05	0.52

Примечание. Типы реореакции: ПТР – положительный, КТР – компенсаторный, ОТР – отрицательный.

против течения, а различие между вероятностями проявления ОТР и ПТР стало недостоверным ($p > 0.05$). Соотношение динамических типов реореакции хорошо отражает I_k (рис. 2). Изменение индекса контрагентности проходило синхронно с изменением рациона. Коэффициент корреляции Кендалла (0.99, $p = 0.005$) оказался близким к единице. У рыб при низком рационе I_k варьировал в пределах $-0.24...-0.20$, а при увеличенном – от -0.12 до -0.02 . По H -критерию Краскела–Уоллиса I_k достоверно ($p = 0.0019$) различался при разных рационах. Внутри периодов низкого и увеличенного рациона достоверные различия по I_k не обнаружены: с 1-х по 6-е сут $p = 0.86$, а с 8-х по 13-е $p = 0.14$. На 8-е сут эксперимента (2-е сут после увеличения рациона) величина I_k достигла максимума, затем немного снизилась. При этом различия между I_k при рационах в 1-е, 3-и, 6-е сут и в 11-е и 13-е сут оставались достоверными ($p = 0.027$).

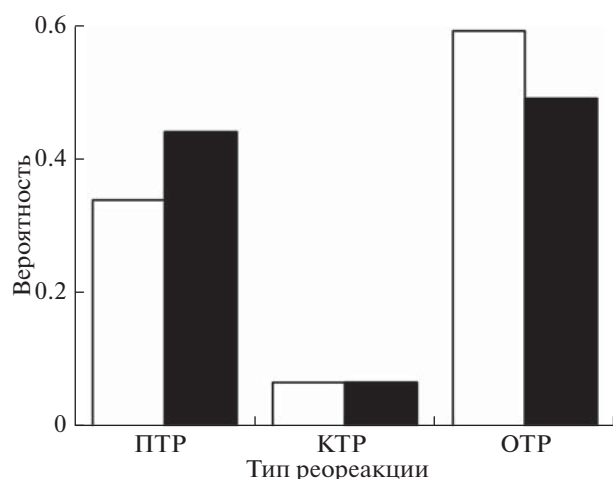


Рис. 1. Вероятность проявления типов реореакции у молодежи радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при низком (□) и повышенном (■) рационе. ПТР – положительный, КТР – компенсаторный, ОТР – отрицательный типы реореакции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что в зависимости от рациона поведение рыб в потоке воды изменялось. Первоначальный рацион был заметно ниже (на 16–30%) рекомендованного производителем корма для оптимального роста молодежи радужной форели и мотивировал её преимущественно на движение по течению. Такое поведение является первичной реакцией рыб на голодание (Павлов и др., 2010, 2016). По-видимому, это связано с тем, что использованный рацион не соответствовал потребностям рыб и у них начала формироваться мотивация к покатной миграции. Увеличение рациона на 28% – до уровня близкого к рекомендованному – привело к тому, что особи практически в равной степени стали двигаться как против течения, так и по нему. Такое поведение рыб в потоке воды характерно для динамического способа сохранения места обитания (Пономарева и др., 2017), т.е. мотивация к покатной миграции больше не проявлялась. Это согласуется с тем, что кормление плотвы *Rutilus rutilus* прерывает или снижает интенсивность вечернего выхода личинок на поток – начального этапа их покатной миграции (Кириллов, 2007; Павлов и др., 2007). Голодание (недостаток пищи) являет-

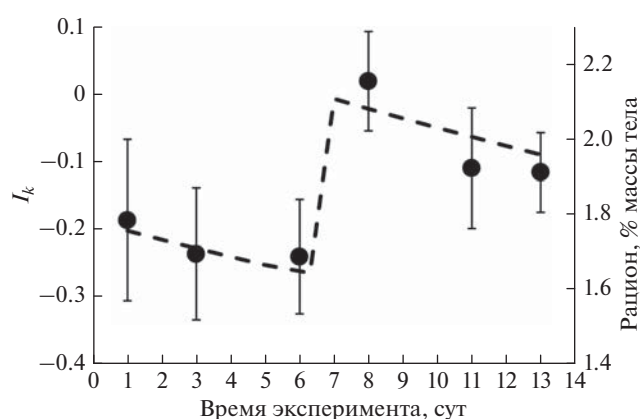


Рис. 2. Влияние рациона на индекс контрагентности (I_k) молодежи радужной форели *Oncorhynchus mykiss*: (●), (I) – среднее значение I_k и его ошибка, (---) – рацион.

ся одной из причин начала нагульной миграции, а увеличение рациона можно рассматривать как причину её приостановки.

В целом изменение рациона быстро меняет реореакцию рыб, что отражает и высокая степень корреляции между рационом и индексом контрактантности. Время, необходимое для изменения реореакции в ответ на изменение рациона, оказалось одинаковым (2 сут) как при голодании рыб (Павлов и др., 2010, 2016), так и при небольшом увеличении рациона (на 28%) в наших экспериментах. То есть скорость изменения мотивационной компоненты реореакции не зависит от направления изменения рациона — его увеличения или уменьшения. Ранее (Павлов и др., 2016) было установлено, что голодание снижает индекс контрактантности молоди радужной форели с положительного на отрицательный. Разница по индексу контрактантности при низком и увеличенном рационах (~0.2) меньше, чем разница между сытыми и голодными рыбами (~0.3) в предыдущих экспериментах (Павлов и др., 2016). Следовательно, чем меньше у рыб удовлетворена потребность в пище, тем выше у них мотивация к покатной миграции.

Известно (Olsson et al., 2006; Павлов, Савваитова, 2008; Ferguson et al., 2019), что лососёвые выбирают проходную жизненную стратегию в том случае, если условия обитания в реке неблагоприятны, в частности, из-за снижения количества корма. Такие рыбы характеризуются преобладанием ОТР (Павлов и др., 2010) по сравнению с особями, выбравшими резидентную жизненную стратегию. Повышение рациона на 28% в нашем эксперименте снижает мотивацию радужной форели к покатной миграции. Вероятно, заметное увеличение рациона в период формирования у рыб анадромной жизненной стратегии может не только снижать их миграционную активность, но и активировать механизм десмолтификации, способствующий сохранению места обитания.

Как показали результаты исследования, молодь радужной форели не изменяет своё поведение в установке “рыбоход” при многократном тестировании (шесть раз в течение 13 сут). Этот результат хорошо согласуется с ранее полученными данными на нескольких видах рыб, свидетелемствавшими о том, что поведение в “рыбоходе” определяется мотивацией рыб, возникшей до их помещения в данную установку (Павлов и др., 2010; Pavlov et al., 2010; Zvezdin et al., 2015). Низкий рацион вызывает миграцию молоди радужной форели преимущественно по течению, а увеличение рациона снижает мотивацию к покатной миграции, и их реореакция становится характерной для особей, сохраняющих своё место обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Племенному форелеводческому заводу “Адлер” за предоставленную молодь радуж-

ной форели; А.О. Касумяну (МГУ) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кириллов П.И. 2007. Экспериментальные исследования влияния условий питания личинок плотвы на их двигательную активность при выходе на течение // Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. экология. Вып. 5. С. 103–107.
- Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 211 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Костин В.В., Ганжа Е.В. 2016. Реореакция молоди радужной форели при воздействии сурфагона // Онтогенез. Т. 47. № 2. С. 110–116. <https://doi.org/10.7868/S0475145016020075>
- Пономарева В.Ю., Павлов Д.С., Костин В.В. 2017. Разработка и апробирование методики исследования соотношения типов реореакции рыб в кольцевом гидродинамическом лотке // Биология внутр. вод. № 1. С. 100–108. <https://doi.org/10.7868/S0320965217010156>
- Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. V. 95. № 3. P. 692–718. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // Ecol. Lett. V. 9. № 6. P. 645–651. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the reoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984. <https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>
- Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kostin V.V. 2015. On the mechanism of orientation and navigation of sockeye salmon underyearlings (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during feeding migration in the inlet–lake–outlet system // Inland Wat. Biol. V. 8. № 3. P. 287–295. <https://doi.org/10.1134/S1995082915030189>

ПИТАНИЕ ЭПИГОНУСА *EPIGONUS AFFINIS* (EPIGONIDAE) ПОДВОДНОЙ ГОРЫ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ХРЕБТА ВАВИЛОВА, АТЛАНТИЧЕСКИЙ ОКЕАН

© 2020 г. А. В. Гушин*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 23.04.2019 г.

После доработки 15.05.2019 г.

Принята к публикации 20.05.2019 г.

Пища эпигонаса *Epigonus affinis* в северо-восточной части хребта Вавилова (Гвинейское поднятие) состоит из пелагических организмов, входящих в состав звуко-рассеивающих слоёв. Главными объектами его питания являются эуфаузииды и рыбы семейства Mucrophidae. По мере роста эпигонаса размер его жертв увеличивается, но соотношение длины жертв и длины хищника для каждой группы пищевых организмов практически не меняется.

Ключевые слова: эпигонаса *Epigonus affinis*, питание, хребет Вавилова, Атлантический океан.

DOI: 10.31857/S0042875220020071

Подводный хребет Вавилова располагается в юго-восточной части Гвинейского поднятия, простирается к западу от Гвинейского залива и доходит до южной части Срединно-Атлантического хребта. Хребет Вавилова образовался вдоль крупного тектонического разлома (Ломакин, 2014), представляет собой достаточно пологий сложнорасчленённый вал, гребень которого в виде подводных гор лежит на глубине 300–400 м (Ильин, 1976); отдельные подводные поднятия имеют глубины <200 м.

Настоящее сообщение посвящено изучению питания эпигонаса *Epigonus affinis*, обитающего в районе северо-восточной подгруппы подводных гор хребта Вавилова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в экспедиции НИС “Тендра” в декабре 1988 г. на подводной горе “А+031” (02°58′–03°06′ ю.ш., 00°42′–00°49′ в.д.) северо-восточной части хребта Вавилова. Особей эпигонаса (31 экз.) отловили в дневное время на глубинах 113–157 м разноглубинным пелагическим тралом ТР/РГ 60/244 ПЭБ с горизонтальным раскрытием 42 м, вертикальным – 20 м, при скорости траления 3.2–3.6 узла.

В ходе камеральной обработки у рыб, фиксированных 6%-ным раствором формальдегида, определяли полную (*TL*) и стандартную (*SL*) длину, массу, пол, стадию зрелости половых продук-

тов по 6-балльной шкале Никольского, степень переваренности пищи по 5-балльной шкале (Инструкция ..., 1977). В работе приводится полная длина эпигонаса и его жертв. Коэффициент для перевода *TL* в *SL* – 0.9443.

Пищевой комок, извлечённый из желудочно-кишечного тракта, анализировали по стандартной методике (Методическое пособие ..., 1974). Все обнаруженные организмы определяли до возможного таксона. Массу содержимого и отдельных компонентов пищи взвешивали с точностью до 10 мг и подсчитывали число организмов. Индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) определяли как отношение массы пищи к массе рыбы. На основании массы отдельных пищевых компонентов оценивали их долю в пище рыбы (*M*, %). Частоту встречаемости отдельных компонентов пищи (ЧВ, %) определяли как отношение суммы встречаемости данного компонента к общему числу желудков, содержащих пищу. Индекс длины жертвы (ИДЖ, %) рассчитывали как отношение длины жертвы к длине хищника.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особи эпигонаса имели *TL* 118–172 (146.42 ± 2.26) мм и массу 15.46–44.10 (31.58 ± 1.42) г. Половые продукты самок (27 экз.) находились на III стадии зрелости, самцов (4 экз.) – на II стадии. Желудочно-кишечные тракты всех рыб содержали пищу: ИНЖ составлял 0.9–271.7 (69.89 ± 6.92) ‰, степень переваренности пищи – 2.02 ± 0.08 балла.

Таблица 1. Характеристика питания эпигонуса *Epigonus affinis* на подводном поднятии "А+031" в декабре 1988 г., хребет Вавилова (31 экз.)

Компонент пищи	Длина жертвы, мм	Длина жертвы : <i>TL</i> потребителя (ИДЖ), %	Доля массы пищи, %	ЧВ, %
Polychaeta	14	9.5	1.1	3.2
Crustacea:				
Copepoda	$\frac{3.8 \pm 0.44}{1.53(2-8)}$	$\frac{2.6 \pm 0.27}{0.94}$	2.6	38.7
Euphausiidae:				
<i>Euphausia hanseni</i>	$\frac{15.3 \pm 0.75}{4.05(11-26)}$	$\frac{10.5 \pm 0.54}{2.92}$	57.6	96.8
<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	$\frac{4.3 \pm 0.33}{0.58(4-5)}$	$\frac{3.5 \pm 0.13}{0.23}$	1.8	6.5
Hyperiididae:				
<i>Phronima</i> sp.	15	$\frac{9.4 \pm 0.34}{0.59}$	0.8	6.5
<i>Craniocephalus sceleroticus</i>	$\frac{10.6 \pm 0.60}{1.34(10-13)}$	$\frac{6.8 \pm 0.22}{0.49}$	<0.1	9.7
Hyperiididae sp.	$\frac{14.3 \pm 0.53}{1.58(12-16)}$	$\frac{9.6 \pm 0.42}{1.26}$	1.8	12.9
Рыбы:				
Mystophidae:				
<i>Notoscopelus</i> sp.	$\frac{28.3 \pm 4.40}{8.81(21-40)}$	$\frac{18.4 \pm 2.91}{5.82}$	7.3	12.9
<i>Diaphus</i> sp.	$\frac{29.3 \pm 0.67}{13.80(14-40)}$	$\frac{18.8 \pm 4.64}{8.03}$	4.5	9.7
<i>Lobianchia gemellarii</i>	43	28.3	3.2	3.2
Mystophidae sp.	$\frac{23.3 \pm 1.15}{4.61(18-30)}$	$\frac{16.0 \pm 0.91}{3.65}$	17.3	41.9
<i>Gonostoma</i> sp.	$\frac{8}{(7-9)}$	4.14	0.1	3.2
Неопределённые	$\frac{16.3 \pm 1.60}{3.20(14-21)}$	$\frac{11.9 \pm 0.47}{0.93}$	1.9	12.9

Примечание. Здесь и в табл. 2: ЧВ – частота встречаемости, над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой за скобками – стандартное отклонение, в скобках – пределы варьирования.

Спектр пищевых организмов эпигонуса включает 10 компонентов (табл. 1). По встречаемости и массе в пище преобладают пелагические ракообразные: среди них доминируют Euphausiidae; Hyperiididae и Copepoda встречаются в небольшом количестве. Рыбы, главным образом семейства Mystophidae, занимают второе место. Полихеты, которых было невозможно определить из-за высокой степени переваренности и, соответственно, отнести к донной или пелагической группе, отмечены в качестве редкой случайной пищи. Доминирующая в питании эуфаузида по ряду при-

знаков наиболее целых экземпляров (развитый надглазничный шип с каждой стороны, рострум длинный, заходящий за переднюю вертикаль глаза, брюшные сегменты III–V с острым спинным шипом (Ломакина, 1978)), идентифицирована как *Euphausia hanseni*.

Размеры жертв варьируют от 2 до 43 мм. Для эуфаузида *E. hanseni* (при среднем размере 15.3 мм) ИДЖ равен 10.5%; для миктофиды *Notoscopelus* sp. (*TL* 28.3 мм) – 18.4%. В случае самой крупной миктофиды *L. gemellarii* (*TL* 43 мм) ИДЖ составляет 28.3%.

Таблица 2. Характеристика питания эпитонуса *Erigonus affinis* разных размерных групп на подводном поднытии "А+031", хребет Вавилова

Компонент пищи	Размерная группа (TL), мм (число рыб, экз.)														
	118–130 (3)			131–140 (6)			141–150 (8)			151–160 (11)			161–170 (3)		
	М	ЧВ	ИДЖ	М	ЧВ	ИДЖ	М	ЧВ	ИДЖ	М	ЧВ	ИДЖ	М	ЧВ	ИДЖ
%															
Soreroa	2.90	66.7	$\frac{2.3 \pm 0.60}{0.85}$	1.36	50.0	$\frac{2.6 \pm 0.21}{0.36}$	5.98	37.5	$\frac{2.1 \pm 0.68}{0.97}$	1.51	27.3	$\frac{3.1 \pm 0.70}{1.40}$	–	–	–
Hyperidae	11.04	33.3	$\frac{7.9 \pm 4.50}{6.36}$	–	–	–	2.84	25.0	$\frac{8.1 \pm 0.67}{1.16}$	2.19	18.2	$\frac{8.6 \pm 1.12}{1.95}$	27.28	33.3	$\frac{8.1 \pm 0.58}{0.82}$
Euphausiidae	54.48	100	$\frac{10.7 \pm 0.91}{1.28}$	87.18	100	$\frac{11.5 \pm 1.31}{3.22}$	44.98	87.5	$\frac{11.5 \pm 1.41}{3.76}$	45.72	100	$\frac{10.0 \pm 0.72}{2.40}$	41.34	100	$\frac{8.6 \pm 0.93}{1.62}$
Mysophidae	24.75	33.3	$\frac{17.8 \pm 0.04}{0.06}$	5.40	16.7	21.32	38.84	62.5	$\frac{15.7 \pm 1.80}{4.77}$	50.58	90.9	$\frac{18.4 \pm 1.75}{5.53}$	30.06	66.7	$\frac{17.8 \pm 6.75}{9.54}$
В среднем			$\frac{9.9 \pm 2.03}{6.09}$			$\frac{9.4 \pm 1.73}{6.00}$			$\frac{11.0 \pm 1.36}{5.94}$			$\frac{12.0 \pm 1.23}{6.61}$			$\frac{10.2 \pm 2.18}{6.16}$

Примечание. М – доля массы пищи, ИДЖ – индекс длины жертвы; в таблицу не включены данные по прочим видам рыб и полихетам.

У разных размерных групп эпигонуса соотношение пищевых компонентов отличается (табл. 2). Ракообразные, в основном эуфаузиида *E. hansenii*, по частоте встречаемости преобладали у всех размерных групп, а по массе — у всех, за исключением группы особей *TL* 151–160 мм, у которых миктофиды составляли >50% массы пищи. Копеподы встречались в питании всех размерных групп, кроме самых крупных эпигонусов (*TL* > 161 мм). Полихеты отмечены в питании размерной группы 141–150 мм и, скорее всего, были случайной пищей. Значения ИДЖ каждого компонента пищи в целом во всех размерных группах эпигонуса варьируют в узких пределах, но различаются между собой. Для копепод ИДЖ варьирует в пределах 2–3%, для гипериид — ~8%, для эуфаузиид — 9–12%, для миктофид — 16–21%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *E. affinis* был описан в 1986 г. (Парин, Абрамов, 1986). Позднее валидность этого вида была подтверждена (Abramov, 1992; Gon, 2016), в том числе и для вод северо-восточной части хребта Вавилова (Okamoto et al., 2011; Gon, 2016). В качестве голотипа и паратипов была описана серия рыб *SL* 79–145 мм, пойманных в координатах 3°02' с.ш. 0°44' в.д., что совпадает с местом нашего лова. Рассматриваемые в настоящем сообщении экземпляры эпигонуса, несмотря на несколько большие размеры (*SL* 112–157 мм), соответствуют описанию вида *E. affinis*.

В зоне контакта этих водных масс образуются средне- и высокопродуктивные зоны (Дубравин, 2001). Воды отдельных подводных поднятий образуют локальные продуктивные зоны, которые совмещаются с продуктивными зонами контакта водных масс. Продуктивные зоны подводных поднятий связаны с локальным апвеллингом на подводной горе (Болдырев, Дарницкий, 1991), концентрацией организмов звуко рассеивающих слоёв (ЗРС) во время их опускания на подводное поднятие в ходе суточной вертикальной миграции (Кашкин, 1977) и с наносом организмов ЗРС течением на подводное поднятие (Пахоруков и др., 2014).

Основу питания эпигонуса составляют эуфаузииды, среди которых преобладает *E. hansenii*. Эта эуфаузиида распространена от Гвинейского залива до вод Бенгальского течения, она питается копеподами, совершает трофические вертикальные миграции в составе ЗРС (Barange et al., 1991). Ещё одним видом эуфаузиид, найденном в пищевом комке, является *S. abbreviatum*, но её роль в питании незначительна. Этот вид также совершает вертикальные миграции в составе ЗРС (Inger et al., 2014). Другие группы ракообразных (гиперииды *Phronima* sp. и *C. sceleroticus*, копеподы) особой роли в питании не играют, хотя копеподы встречаются достаточно часто: частота встречаемости у

разных размерных групп варьирует в пределах 27–67%. Вторым по значению в питании эпигонуса объектом являются рыбы, преимущественно миктофиды. Среди миктофид определить до вида удалось только *L. gemellarii*; остальные жертвы определены до рода (*Diaphus* и *Notoscopelus*). Представители семейства Muctorphidae совершают вертикальные миграции и обычны для океанической мезопелагиали и фауны подводных поднятий (Парин и др., 1977). Таким образом, эпигонус питается организмами, связанными с локальными зонами повышенной продуктивности подводных поднятий и входящими в состав ЗРС подводных поднятий хребта Вавилова. Это согласуется с данными о питании талассобатальных видов над подводными поднятиями в условиях бедности доступной бентической фауны (Гущин, 1982) и подтверждает гипотезу о важности подводных гор как агрегатора кормовых ресурсов (Кашкин, 1977).

Размеры эпигонуса и его жертв тесно связаны, что установлено для многих видов рыб. Увеличение размера хищника сопровождается увеличением размеров потребляемых жертв и переходом на питание более крупными видами жертв. Примечательно, что соотношение длины каждой группы жертв и длины хищника (ИДЖ) у эпигонуса по мере его роста практически не меняется. Это характерно для всех основных пищевых групп: копепод, гипериид, эуфаузиид и миктофид. Но значения ИДЖ в ряду этих групп пищевых организмов повышаются от 2–3% (копеподы) до 16–18% (миктофиды).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность С.А. Евсеенко (ИО РАН) и Е.И. Кукуеву (АтлантНИРО) за поддержку идеи данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы государственного задания № 0149-2019-0008 (ИО РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болдырев В.З., Дарницкий В.Б. 1991. Особенности распределения рыб на подводных горах зоны разломов Элтанин // Биологические ресурсы талассобатальной зоны Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 258–285
- Гущин А.В. 1982. Материалы по питанию мезопелагических рыб в талассобатальной Северной Атлантики // Малоизученные рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 66–72.
- 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 дна Атлантического океана. М.: Наука, 232 с.
- Инструкция по производству биологических работ и первичной обработке данных на судах Запрыбпромразведки 1977. Калининград: Запрыбпромразведка, 200 с.
- Кашкин Н.И. 1977. Фауна звукорассеивающих слоев // Биология океана. Биологическая структура океана. Т. 1. М.: Наука. С. 299–317.
- Ломакин И.Э. 2014. Террасы подводных гор и тектоника дна Мирового океана. Саарбрюккен: LAP Lambert Acad. Publ., 103 с.
- Ломакина Н.Б. 1978. Эуфаузииды мирового океана (Euphausiacea) // Определители по фауне. Т. 118. Л.: Наука, 223 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Парин Н.В., Абрамов А.А. 1986. К ревизии рода *Ehigonus* Rafinesque (Perciformes, Epigonidae): виды с подводных хребтов юго-восточной Пацифики и предварительный обзор “группы *E. robustus*” // Тр. ИО АН СССР. Т. 121. С. 173–194.
- Парин Н.В., Несис К.Н., Кашкин Н.И. 1977. Макропланктон и нектон // Биология океана. Биологическая структура океана. Т. 1. М.: Наука. С. 159–173.
- Пахоруков Н.П., Парин Н.В., Царин С.А., Данилюк О.Н. 2014. Результаты визуальных наблюдений рыб из ПОА “Север-2” на хребте Вавилова (Атлантический океан) // Мор. экол. журн. Т. 13. № 4. С. 15–28.
- Abramov A.A. 1992. Species composition and distribution of Epigonidae in the World Ocean // J. Ichthyol. V. 32. № 5. P. 94–108.
- Barange M., Gibbons M.J., Carola M. 1991. Diet and feeding of *Euphausia hanseni* and *Nematoscelis megalops* (Euphausiacea) in the northern Benguela Current: ecological significance of vertical space partitioning // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 73. P. 173–181.
- Gon O. 2016. Apogonidae, Epigonidae // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and Sea turtles / Eds. Carpenter K.E., De Angelis N. Rome: FAO. P. 2343–3124.
- Inger R., Bennie J., Davies T.W., Gaston K.J. 2014. Potential biological and ecological effects of flickering artificial light // PLoS ONE. V. 9. № 5. P. e98631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098631>
- Okamoto M., Motomura H., Asahida T. 2011. Redescription of a poorly known deepwater cardinalfish, *Epigonus affinis* (Actinopterygii: Perciformes: Epigonidae) and comparison with related species // Species Diversity. V. 16. № 3–4. P. 85–92. <https://doi.org/10.12782/specdiv.16.85>