

*Российская академия наук*

# **ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ**

Том 60 № 4 2020 Июль—Август

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. Балускин, 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 ВИНТИ,  
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 × 88<sup>1</sup>/<sub>8</sub> Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 23 экз.

Зак. 2876

Бесплатно

---

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

---

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский 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 4, 2020

Новый вид <i>Rhynchohyalus</i> из юго-восточной части Тихого океана с замечаниями по <i>R. natalensis</i> (Opisthoproctidae) <i>А. М. Прокофьев, Е. И. Кукуев</i>	375
Таксономический статус трёх номинальных видов индо-пацифических камбал (Bothidae) с переописанием <i>Japonolaeops gracilis</i> : новая комбинация <i>Е. П. Воронина, С. Раредон, Дж. Маклейн</i>	382
Новые данные о короткожаберном гимнелопсе <i>Gymnelopsis brevifenestrata</i> (Zoarcidae) из Охотского моря <i>Н. В. Чернова, М. В. Назаркин</i>	383
Морфологическая изменчивость бурого морского петушка <i>Alectrias alectrolophus</i> (Stichaeidae) из Охотского и Берингова морей <i>Е. А. Поезжалова-Чегодаева, М. Ю. Мурашева</i>	392
Новые данные по морфологии и распространению двух редких видов глубоководных удильщиков из семейств Linophrynidae и Himantolophidae <i>А. М. Прокофьев</i>	400
Краниологическая дивергенция двух генетически близкородственных кавказских видов щиповок: <i>Cobitis saniae</i> и <i>C. derzhavini</i> (Cobitidae) <i>Е. Д. Васильева, В. П. Васильев</i>	407
Морфология отолитов и чешуи эндемичного в бассейне рек Тигр и Евфрат вида рыб <i>Cyprinion macrostomum</i> <i>С. Конташ, С. Едиэ, Д. Бостанджи</i>	408
Анализ формы отолита и зависимость между размерами отолитов и общей длиной особей европейского горчача <i>Rhodeus amarus</i> (Cyprinidae) из провинции Самсун, Турция <i>С. Сайгин, М. Ёзничак, С. Йилмаз, Н. Полат</i>	409
Видовой состав, распределение и экологические особенности ихтиофауны термального урочища Пымвашор (Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ) <i>А. П. Новосёлов, О. В. Аксёнова, И. Н. Болотов, Н. Г. Скютте, В. В. Ануфриев, М. В. Сурсо</i>	410
Распределение и размерно-половой состав ската Таранца <i>Bathyraja taranetzi</i> в тихоокеанских водах северных Курильских островов и у берегов Юго-Восточной Камчатки в летний период <i>В. В. Панченко, А. А. Баланов, А. Б. Савин</i>	417
Динамика популяции леща <i>Abramis brama</i> Псковско-Чудского озера <i>М. Б. Данилов, Е. А. Криксунов, А. Е. Бобырев, А. Д. Шереметьев, М. М. Мельник, С. О. Северин, П. В. Васильев, С. В. Чистов</i>	426
Формирование и реализация плодовитости у черноморского калкана <i>Scophthalmus taeoticus</i> (Scophthalmidae) на юго-западном шельфе Крымского полуострова <i>В. Е. Гиразосов</i>	442
Происхождение двух видов гольцов ( <i>Salvelinus</i> , Salmonidae) озера Эльгыгытгын: данные по <i>ATPase6-NADH4L</i> -участку митохондриальной ДНК <i>А. Г. Осин, А. А. Волков</i>	452
Интрогрессивная гибридизация в зоне вторичного контакта атлантической <i>Clupea harengus</i> и тихоокеанской <i>C. pallasii</i> сельдей (Clupeidae): экологические основы, географическая структура и временная изменчивость гибридной зоны <i>А. В. Семенова</i>	460

Сравнение экспериментальных методов оценки мотивационной компоненты реореакции рыб (соотношения типов реореакции) <i>Д. С. Павлов, В. Ю. Паршина, В. В. Костин, Д. А. Прозоров</i>	478
Ведущая роль самок большеглазого бычка <i>Gymnogobius heptacanthus</i> (Gobiidae) в преднерестовом поведении <i>А. И. Маркевич</i>	488
Непрерывное воздействие света подавляет тестикулярную активность мозамбикской тиляпии <i>Oreochromis mossambicus</i> (Cichlidae) <i>П. Конкал, С. Б. Ганеш</i>	495

---

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новая поимка макрелевого тунца <i>Auxis thazard</i> (Scombridae) в экваториальной части центральной Атлантики и расширение его ареала <i>Н. П. А. Безерра, Ф. В. Альбукерк, Ж. Фигейредо-Фильо, Б. К. Л. Масена, Ф. Х. В. Хазин</i>	496
--	-----

---

---

УДК 597.5

## НОВЫЙ ВИД *RHYNCHOHYALUS* ИЗ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО *R. NATALENSIS* (OPISTHOPTERIDAE)

© 2020 г. А. М. Прокофьев<sup>1,2, \*</sup>, Е. И. Кукуев<sup>3</sup>

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

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

<sup>3</sup>Атлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – АтлантНИРО, Калининград, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 18.02.2020 г.

После доработки 20.02.2020 г.

Принята к публикации 20.02.2020 г.

Описан новый вид *Rhynchohyalus parbevs* sp. nov. из Юго-Восточной Пацифики, отличающийся от *R. natalensis* большим числом жаберных тычинок, взаиморасположением плавников и отсутствием пигментации жирового плавника. На основании собственных и литературных данных обсуждена изменчивость ряда диагностически значимых признаков у *R. natalensis*. Впервые сообщается о поимке этого вида в Индийском океане.

**Ключевые слова:** опистхоптерковые, *Rhynchohyalus*, изменчивость, новый вид.

**DOI:** 10.31857/S0042875220040219

До сих пор считавшийся монотипичным род *Rhynchohyalus* Barnard, 1925 был известен по единичным поимкам в Атлантическом и Тихом океанах. Типовой вид был описан под названием *Hyalorhynchus natalensis* по единственному экземпляру из атлантических вод Южной Африки (Столовая бухта) (Gilchrist, von Bonde, 1924), впоследствии утраченному. Повторно этот вид был описан также по одному экземпляру из желудка тунца из вод Мадейры под названием *Ophthalmopelton macropus* (Maul, 1946). Позже единичные находки данного вида были сделаны в различных районах Атлантического океана (Бермудские и Багамские о-ва и Саргассово море, Угловое поднятие, Ньюфаундлендская котловина, Азорские и Канарские о-ва, западная часть Аргентинской котловины) (Grey, 1952; Cohen, 1964; Bertelsen et al., 1965; Алексеев и др., 1982; Кукуев, 1982; Трунов, 1997; Porteiro et al., 1999; Кукуев, Трунов, 2005; Hartel et al., 2008) и в Тихом океане у берегов Перу (Парин и др., 1973), у Гавайских о-вов (Clarke, Wagner, 1976; Mundy, 2005), к северо-востоку от о-вов Огасавара (Fujii, 1985; Aizawa, 2002) и в Юго-Западной Пацифике у берегов Восточной и Южной Австралии и Новой Зеландии (Raxton et al., 1989; Partridge et al., 2014; Stewart, 2015; Bray, 2020), а также в водах Новой Каледонии (Rivaton et al., 1990; Fricke et al., 2011). Конспецифичность тихоокеанских экземпляров атлантическим никем не была убедительно доказана. Проведенное нами сравнение перу-

анского экземпляра, пойманного в 4-м рейсе научно-исследовательского судна (НИС) “Академик Курчатов”, с рыбами других районов выявило его существенные отличия, в связи с чем он описывается в настоящей работе в качестве нового для науки вида. В Индийском океане представители данного рода ранее не отмечались, однако в коллекции ИО РАН мы обнаружили экземпляр этого вида, пойманный в центральной части Индийского океана в 11-м рейсе НИС “Мстислав Келдыш”. Помимо этого мы обнаружили, что некоторые признаки исследованных нами представителей вида *R. natalensis* весьма отличаются от данных, приведенных в ряде предшествующих работ, что потребовало отдельного обсуждения.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Этикеточные данные для нового вида приведены при его описании. Для сравнения исследовано 4 экз. *R. natalensis* из коллекций ИО РАН и АтлантНИРО: *SL* 133 мм, ~35° с.ш., ~50° з.д., банка Резервная, рыболовный морозильный траулер (РТМ) “Бахчисарай”, 12.06.1977 г., сборщик В.И. Веренко; *SL* 75 мм, 35°5′ с.ш., 52°15′ з.д., 510–0 м, средний морозильный рыболовный траулер (СРТМ)-8086, трал № 38, сентябрь 1983 г., сборщик Шерстюков; *SL* 58 мм, 13°04′ ю.ш., 78°48′ в.д., 450 м (вытравлено 1360 м троса), НИС “Мстислав Келдыш”, рейс 11, станция (ст.) 1350,

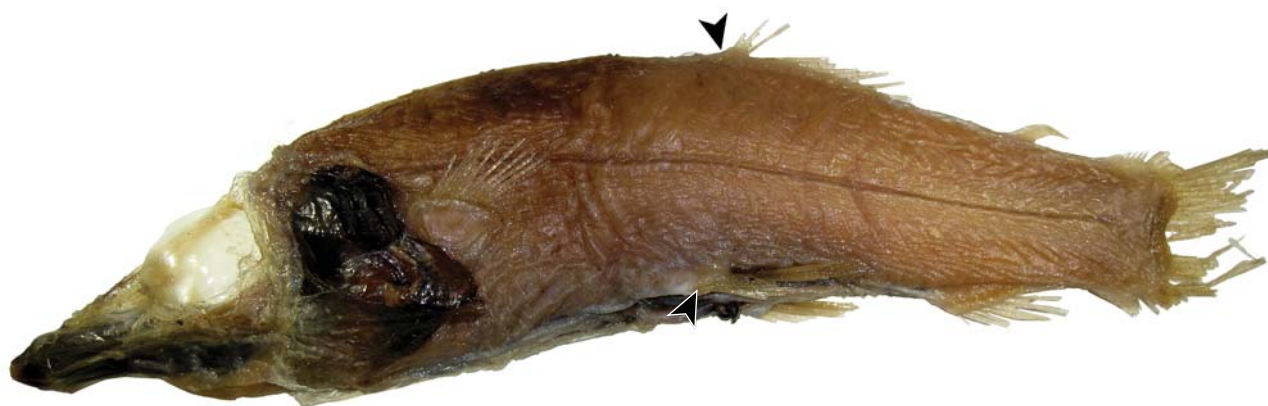


Рис. 1. Общий вид *Rhynchohyalus parbevs* sp. nov., голотип  $SL$  155 мм, (►) – начала  $D$  и  $V$ .

разноглубинный трал Айзекса–Кидда (РТАК)–8, проба № 16, 03.03.1986 г.;  $SL$  47 мм,  $36^{\circ}59'$  с.ш.,  $35^{\circ}02'$  з.д., глубина места 2700 м, СРТМ–8072, трал 108, проба № 10, 30.10.1984 г., время лова 12.10, сборщик Черноготский. Данные приведены с той полнотой, которая возможна, исходя из оригинальных этикеток.

Длину головы измеряли от вершины рыла до самой задней точки operculum; горизонтальную длину костной орбиты – от заднего края ethmoid-

ale laterale до переднего края prooticum; прочие измерения выполнены по стандартной методике (Hubbs, Lagler, 1958). В работе использованы следующие сокращения:  $SL$  – стандартная длина;  $D$ ,  $A$ ,  $P$ ,  $V$ ,  $C$  – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники;  $sp.br_{(o)}$ ,  $sp.br_{(i)}$  – число жаберных тычинок соответственно в наружном и внутреннем рядах на первой жаберной дуге;  $r.br$ ,  $pbr$  – соответственно число жаберных лучей и элементов ложножабры.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Rhynchohyalus parbevs* Prokofiev et Kukuev, sp. nov.

(рис. 1, 2а)

Материал. Голотип ИО РАН № 3616,  $SL$  155 мм (рис. 1),  $17^{\circ}23'$  ю.ш.,  $84^{\circ}39'$  з.д., 500 м (1500 м троса), НИС “Академик Курчатов”, рейс № 4, ст. 234, проба № 102, РТАК, 14.09.1968 г., время лова 01.30–02.30.

Диагноз. Вид рода *Rhynchohyalus* с большим числом жаберных тычинок на первой дуге (в наружном ряду – 36, во внутреннем – 41), началами  $D$  и  $V$ , расположенными вблизи одной вертикали (рис. 1), равными пектоанальными и вентроанальными промежутками и непигментированным жировым плавником (рис. 2а).

Описание. Счётные и пластические признаки представлены в табл. 1, 2. Глаза утрачены. Рыло относительно длинное (2.7 раза в длине головы), рот мал; передний край сошника с мелкими коническими, направленными внутрь ротовой полости зубами, сидящими в два–три неправильных ряда, переходящих друг в друга; нижняя челюсть без зубов. Praemaxillare имеется, маленькое, палочковидное; maxillare в виде маленькой пластинки. Жаберные тычинки уплощенные, узкотреугольной формы, не соприкасающиеся краями друг с другом, во внутреннем ряду столь же развитые, что и в наружном, но более узкие. Лепестки

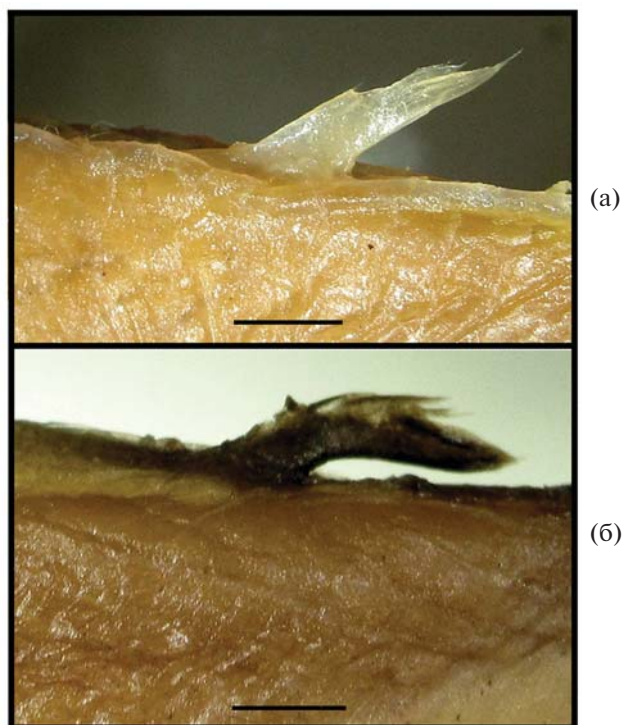


Рис. 2. Пигментация жирового плавника: а – *R. parbevs* sp. nov., голотип  $SL$  155 мм; б – *R. natalensis*  $SL$  133 мм. Масштаб: 3 мм.

**Таблица 1.** Морфометрические признаки исследованных экземпляров *Rhynchonyalus*

Признак	<i>R. parbevs</i> , голотип <i>SL</i> 155 мм	<i>R. natalensis</i>			
		<i>SL</i> 133 мм	<i>SL</i> 75 мм	<i>SL</i> 58 мм	<i>SL</i> 47 мм
В % <i>SL</i>					
Длина головы	38.7	37.6	37.3	43.1	42.6
Максимальная высота тела	23.2	25.6	21.3	20.7	19.2
Минимальная высота хвостового стебля	10.3	9.8	10.7	8.6	10.6
Длина хвостового стебля	10.3	9.8	10.7	9.5	10.6
Расстояние:					
– предорсальное	61.3	61.7	60.0	66.1	61.7
– превентральное	60.7	50.4	52.0	61.0	55.3
– преанальное	83.2	82.7	84.0	82.8	83.0
– пектоцентрального	19.4	15.0	17.3	17.0	12.8
– вентроанальное	19.4	30.1	30.7	24.6	25.5
– преадипозное	85.8	88.7	90.0	88.8	89.4
– между концом <i>D</i> и началом жирового плавника	10.3	11.3	13.3	8.6	12.8
Длина жирового плавника	5.8	4.5	5.3	4.3	5.3
Длина рыла	14.2	15.0	14.7	18.6	17.0
Горизонтальная длина костной орбиты	11.0	12.8	12.0	12.7	11.7
Длина нижней челюсти	4.5	4.1	Повреждена	5.2	5.3
Индексы					
Пектоцентрального/вентроанальное расстояние	1.0	2.0	1.8	1.5	2.0
Длина жирового плавника/длина хвостового стебля	1.8	2.2	2.0	2.2	2.0
Максимальная/минимальная высота тела	2.3	2.6	2.0	2.4	1.8

ложножабры длинные. Задний край *operculum* слабо вогнут и слабо скошен дорсовентрально. *Interoperculum* и *suboperculum* образуют удлинённую лопасть, далеко выступающую за задний край *operculum* и подлежащую под основанием *P*. Жаберные лучи крупные.

Начало *D* и *V* расположено вблизи одной вертикали (разница между антедорсальным и антевентральным расстоянием составляет около 0.6% *SL*) немного позади середины тела; пектоцентрального расстояние равно вентроанальному. Начало *A* расположено заметно позади конца *D*. Жировой плавник прикрепляется над серединой *A*. *C* с выемкой. Хвостовой стебель одинаковой длины и высоты. Анус расположен между основаниями *V*, открывается на шишковидном выпячивании, представляющем собой ректальный светящийся орган. Вентральная сторона тела между анусом и началом *A* несколько уплощена, но отчётливой “подожвы” не образует.

**Пигментация.** Края сохранившихся чешуйных карманов совершенно непигментированы, в том числе в области зачаточной “подожвы” позади оснований *V* и ануса. При увеличении видна разлитая буроватая подкожная пигментация с отдельными более крупными точечными меланофорами, в предорсальной области тулови-

ща выше миокоммы она особенно сильно выражена и хорошо заметна невооружённым глазом. Область ректального органа интенсивно чёрная. В основании *C* узкая поперечная черноватая полоса. Между лучами внутренней половины *V* сохранились остатки интенсивно-чёрной межлучевой перепонки; остальные лучи и остатки межлучевых перепонки не окрашены (при большом увеличении на лучах обнаруживаются мелкие точечные меланофоры). Жировой плавник не окрашен (рис. 2а). Ротожаберная полость чёрная, просвечивает наружу. Выстилка жаберных дуг чёрная, жаберные лепестки не пигментированы. Через вентральную стенку брюшной полости просвечивает чёрный перитонеум. По срединно-брюшной линии от истмуса до начала *A*, плотно охватывая анус и ректальный орган, протягивается пара светлых тяжёлых (инфракаринальные мышцы), устроенных совершенно аналогично таковым у *Bathylchnops* (Stein, Bond, 1985) и, возможно, способных к биолюминесценции.

**Этимология.** Вид назван в честь авторов ревизии “длиннотелых” опистопротковых рыб (Parin et al., 2009) по первым буквам их фамилий – **Parin**, **Belyanina**, **Evseenko**. Видовой эпитет является несклоняемым существительным.

**С р а в н е н и е.** Новый вид отличается от *R. natalensis* сближенными началами *D* и *V* (расстояние

Таблица 2. Меристические признаки *Rhynchohyalus* по собственным и литературным данным

Признак	<i>R. natalensis</i>				Литературные данные				
	Собственный материал				Gilchrist, von Bonde, 1924; Barnard, 1925	Maul, 1946; Cohen, 1964; Bertelsen et al., 1965; Андреев и др., 1982; Ahlstrom et al., 1984	Трунов, 1997	Stewart, 2015 <sup>4</sup>	Fujii, 1985; Aizawa, 2002
	SL 133 мм	SL 75 мм	SL 58 мм	SL 47 мм					
<i>R. rarbeus</i> , голотип									
<i>D</i>	13	12	11	10	10	(10) <sup>1</sup> 11–12	11	10–12	12–13
<i>A</i>	9	10	9	9	7	(9) <sup>2</sup> –10	9	7–10	8–10
<i>P</i>	20	20	20	Повреждён	14	18–20	18	14–17	18–20
<i>V</i>	12	12	12	Повреждён	12	11–12(13)	10?	11–12	12
<i>C</i>	x + 10 + + 9 + +ix	x + 10 + + 9 + +ix	ix + 10 + + 9 + ix	? + 10 + + 9 + ?	–	x + 19 + x <sup>3</sup>	–	–	–
<i>r. br</i>	4	4	4	4	–	4	–	–	–
<i>sp.br</i> <sub>(o)</sub>	11 + 25	8 + 21	8 + 20	9 + 23	–	6 + 17 <sup>3</sup> 25–26 <sup>2</sup>	–	–	–
<i>sp.br</i> <sub>(i)</sub>	19 + 22	15 + 12	15 + 15	15 + 16	–	–	–	–	–
<i>pbr</i>	13	~13	7	10	–	–	–	–	–
Число позвонков (миомеров)	38	40	40	~35 (плохая сохранность)	–	–	–	–	–

**Примечания.** <sup>1</sup> Как вариация 10 лучей *D* отмечалось только в работе (Ahlstrom et al., 1984); <sup>2</sup> указание (Андреев и др., 1982) на присутствие девяти лучей *A* и 26 *sp.br*<sub>(o)</sub> у самца *SL* 134 мм не подтверждается нашими данными; <sup>3</sup> по данным: Maul, 1946; <sup>4</sup> данные, по-видимому, приведены по опубликованным работам (Barnard, 1925; Трунов, 1997) и по одному непосредственно изученному экземпляру от юго-западного побережья Южного острова Новой Зеландии.



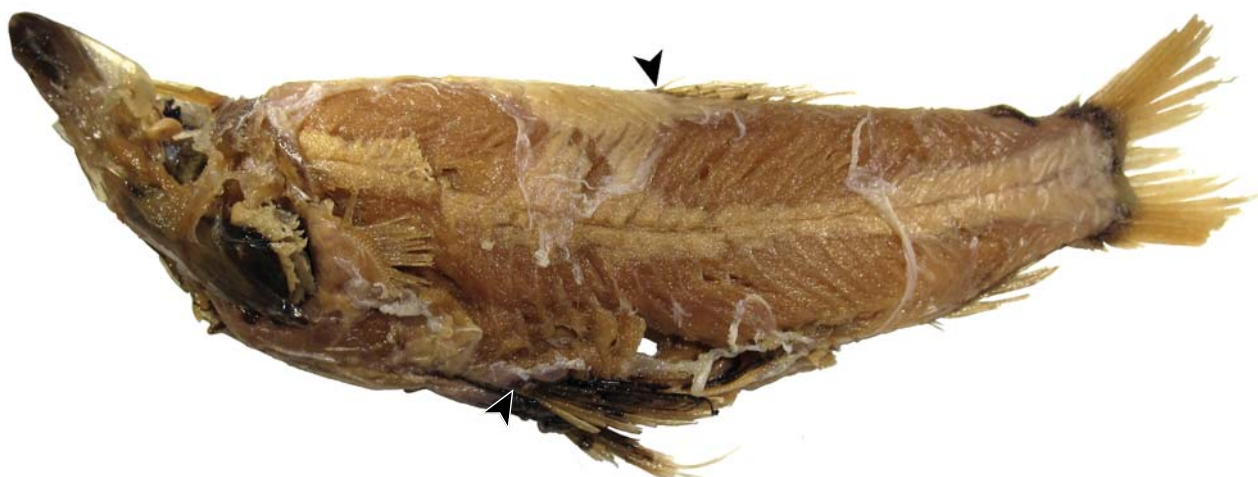


Рис. 3. Общий вид *Rhynchohyalus natalensis* SL 133 мм, (▶) — начала *D* и *V*.

между их вертикалями составляет менее 1% *SL* против 6.4–11.3% *SL* у *R. natalensis*: ср. рис. 1 и 3) и равными пектоцентральной и вентроанальной расстояниями (первое в (1.5)1.8–2.0 раза больше второго у *R. natalensis*). По сравнению с *R. natalensis* у нового вида больше жаберных тычинок (табл. 2) и совершенно отсутствует пигментация жирового плавника (рис. 2). У *R. natalensis* при *SL* от 75 мм жировой плавник интенсивно и однородно пигментирован (рис. 2б); у исследованных нами мальков *SL* 47 и 58 мм его пигментация представлена множественными (частью сливающимися) крупными меланофорами на светлом фоне (у наименьшей рыбы развиты лишь в базальной половине плавника). Возможно, специфическими чертами нового вида также являются несколько большее число лучей *D* (13 против 10–12), более длинный жировой плавник (табл. 1) и отсутствие интенсивной краевой пигментации чешуйных карманов, по меньшей мере, на вентральной поверхности между основаниями *V* и началом *A*, но реальность этих отличий требует верификации на более представительном материале. *D* 12–13 было указано для рыб из Северо-Западной Пацифики (Fujii, 1985; Aizawa, 2002), видовая принадлежность которых, на наш взгляд, нуждается в уточнении.

**З а м е ч а н и я.** В первоописании *R. natalensis* число жаберных тычинок не указано, однако отмечены различия в положении начал *V* и *D* (соответственно у середины и в задней половине тела) и пигментированный жировой плавник (Gilchrist, von Bonde, 1924). В первоописании *O. macropus* число жаберных тычинок, по-видимому, занижено (см. далее), однако показаны различия в положении *P*, *V* и *D*, полностью совпадающие с таковыми у исследованных нами экземпляров *R. natalensis*, и тоже отмечен пигментированный жировой плавник (Maul, 1946). На этом основании мы делаем вывод о конспецифичности нашего сравни-

тельного материала *R. natalensis* и о неприменимости названия *R. macropus* для нового вида.

#### Об изменчивости *Rhynchohyalus natalensis*

Литературные данные по морфологии и изменчивости *R. natalensis* чрезвычайно скудны, да и само число работ, в которых приводятся оригинальные данные по этому виду, очень ограничено (все они перечислены во введении и в табл. 2). В большинстве случаев даётся лишь описание общего габитуса, указание плавниковой формулы и некоторых стандартных промеров, хотя имеются также описание малька *SL* 23 мм (Bertelsen et al., 1965), отолитов (Rivaton, Bourret, 1999) и детальные исследования по морфологии глаза (Bertelsen et al., 1965; Partridge et al., 2014). Сравнивая данные непосредственно изученных нами рыб с имеющимися в литературе, мы обнаружили существенные расхождения с некоторыми источниками (включая первоописания *R. natalensis* и *O. macropus*) по ряду значений меристических признаков, которые нельзя игнорировать. Меристические признаки изученных нами рыб в сравнении с литературными данными представлены в табл. 2. Прежде всего, обращают на себя внимание крайне малые значения числа лучей *P* и *A* в первоописании *R. natalensis*, никем из последующих авторов не подтвержденные<sup>1</sup>. Голотип *R. natalensis* в настоящее время утрачен (Fricke et al., 2020), и проверить данные Гилкриста и Бонди не представляется возможным. Скорее всего, подсчёт лучей в указанных плавниках в первоописании не точен, поскольку внутри- и

<sup>1</sup> Данные, приводимые Стюартом (Stewart, 2015), являются компилятивными; наименьшие значения числа лучей *P* и *A*, приводимые им, очевидно, взяты из первоописания *R. natalensis* (Gilchrist, von Bonde, 1924).

межвидовые вариации в числе плавниковых лучей у опистопротковых рыб очень невелики (Cohen, 1964; Parin et al., 2009; собственные данные). Также сомнительны указания на наличие 10 или 13 лучей в *V*. Плавниковые лучи у опистопротковых рыб, попадающих в руки исследователей, как правило, обломаны, расщеплены на две половины, а межлучевая перепонка утрачена, что затрудняет подсчёт и может привести к неточностям. Как можно судить по экземпляру *SL* 58 мм из нашего материала, повреждение *P*, основание которого образует короткий и широкий стебель, может сопровождаться обрывом нижней части этого основания, что и могло обусловить малое значение числа лучей *P*, приводимое для голотипа *R. natalensis*.

Вместе с тем нужно отметить уклоняющиеся значения числа лучей *D* и *A*, указываемые для рыб из северо-западной части Тихого океана (Fujii, 1985; Aizawa, 2002). Эти рыбы пойманы в значительном удалении от других мест находок представителей рода, и их систематическое положение нуждается в уточнении<sup>2</sup>.

Другим серьезным расхождением является значение числа жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге, которое у исследованных нами рыб гораздо больше описанного в литературе. У голотипа *O. macropus* было насчитано 23 (6 + 17) тычинок (Maul, 1946); то же их число, приводимое Коэном (Cohen, 1964), является компиляцией данных Мауля (Maul, 1946). Кроме этих авторов, число жаберных тычинок у *R. natalensis* было указано только в работе Алексева с соавторами (1982), которые насчитали у 2 экз. с Углового поднятия 25–26 тычинок. Однако переисследование одного из экземпляров (*SL* 133 мм) (рис. 3) показало наличие у него 29 (8 + 21) тычинок (вторую рыбу из цитированной работы, самку *SL* 142 мм, найти не удалось). По-видимому, малое число жаберных тычинок, указываемое Маулем и Алексеевым с соавторами, объясняется тем, что подсчёт их числа производился без подрезки жаберной перепонки и гиогиоидной мышцы, из-за чего самые нижние тычинки не были учтены. Таким образом, различия в числе жаберных тычинок между *R. natalensis* и *R. parbevs* не столь значительны, как представлялось ранее (8–9 + 20–23 = 28–32 против 11 + 25 = 36), однако они вполне сопоставимы с различиями по этому признаку между видами рода *Dolichopteryx* (Parin et al., 2009) и потому сохраняют диагностическое значение. Из других признаков, приводимых в работе Алексева с соавторами (1982), у самца *SL* 133 мм (в цитируемой работе указана *SL* 134 мм) занижено число лучей *A* и завышены величины длины рыла, преанального и преанального расстояний; другие признаки по результатам нашей проверки совпа-

дают или их различия с приводимыми в цитируемой работе несущественны.

Вместе с тем исследованный нами экземпляр *R. natalensis* из Индийского океана (*SL* 58 мм) отличается от прочих изученных более длинными рылом и головой, более смещёнными кзади *D* и *V* и соответственно меньшей величиной промежутка между концом *D* и жировым плавником и меньшей разницей между пектоцентральной и вентроанальными расстояниями (табл. 1), а также тем, что меланофорная пигментация на боках тела у него сливается в продольную срединную полосу. Судя по нашим экземплярам, длина рыла (и соответственно головы) у *R. natalensis* уменьшается с ростом, а максимальная высота тела, напротив, увеличивается, что совпадает с данными, приводимыми Бертельсеном с соавторами (Bertelsen et al., 1965), однако по положению плавников возрастной изменчивости не выявлено, а по длине рыла индоокеанский экземпляр заметно превосходит малька *SL* 47 мм из Атлантики (табл. 1). Учитывая ограниченность доступного нам материала и литературных данных по *R. natalensis*, а также весьма посредственную сохранность индоокеанского экземпляра, мы не рискуем придавать выявленным отличиям какого-либо таксономического значения.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение океанической ихтиофауны и сравнительный морфологический анализ выполнены при поддержке тем государственного задания № 0149-2018-0009 и 0109-2018-0076 соответственно; описание нового вида поддержано Российским научным фондом, проект № 19-14-00026.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., Кукуев Е.И. 1982. Некоторые морфологические признаки и состояние яичников редких глубоководных рыб *Opisthoproctus soleatus* Vailant и *Rhynchohyalus natalensis* (Gilchrist et von Bonde) (Salmoniformes, Opisthoproctidae) из Саргассова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 1. С. 153–157.
- Кукуев Е.И. 1982. Ихтиофауна Углового поднятия и Новоанглийского подводного хребта в северо-западной части Атлантического океана // Малоизученные рыбы открытого океана. М.: ИО АН СССР. С. 92–109.
- Кукуев Е.И., Трунов И.А. 2005. Ихтиофауна мезопелагиали Ньюфаундлендской котловины (СЗА) // Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Калининград: АтлантНИРО. С. 217–231.
- Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д., Чувасов В.М. 1973. Глубоководные пелагические рыбы юго-восточной части Тихого океана и прилежащих вод // Тр. ИО АН СССР. Т. 94. С. 71–172.

<sup>2</sup> Сведения о морфологии экземпляра, пойманного близ о. Оаху (Гавайские о-ва) (Clarke, Wagner, 1976), отсутствуют.

- Трунов И.А. 1997. Виды семейства Opisthoproctidae из южных вод Атлантического океана // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 6. С. 847–851.
- Ahlstrom E.H., Moser H.G., Cohen D.M. 1984. Argentinoidi: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G. et al. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1. P. 155–169.
- Aizawa M. 2002. 88. Opisthoproctidae barreleyes // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 287–288.
- Barnard K.H. 1925. A monograph of the marine fishes of South Africa. Pt. 1 (Amphioxus, Cyclostomata, Elasmobranchii, and Teleostei – Isospondyli to Heterosomata) // Ann. South Afr. Mus. V. 21. Pt. 1. 418 p. + 17 pls.
- Bertelsen E., Theisen B., Munk O. 1965. On a postlarval specimen, anal light organ, and tubular eyes of the argentinoid fish *Rhynchohyalus natalensis* (Gilchrist and von Bonde) // Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. Bd. 128. P. 357–371, pls. 54–59.
- Bray D.J. 2020. *Rhynchohyalus natalensis* in Fishes of Australia. <http://136.154.202.208/home/species/2086>. Version 02/2020.
- Clarke T.A., Wagner P.J. 1976. Vertical distribution and other aspects of the ecology of certain mesopelagic fishes taken near Hawaii // Fish. Bull. V. 74. № 3. P. 635–645.
- Cohen D.M. 1964. Pt. 4. Suborder Argentinioidea // Fishes of the western North Atlantic (Mem. Sears Found. Mar. Res. № 1) / Ed. Bigelow H.B. New Haven: Yale Univ. P. 1–70.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. 2020. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Available. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 02/2020.
- Fricke R., Kulbicki M., Wantiez L. 2011. Checklist of the fishes of New Caledonia, and their distribution in the Southwest Pacific Ocean (Pisces) // Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A. N.S. V. 4. P. 341–463.
- Fujii E. 1985. Family Opisthoproctidae // The fishes of the Japanese Archipelago / Eds. Masuda H. et al. Tokyo: Tokai Univ. Press. V. 1. P. 41–42. V. 2. Pl. 46.
- Gilchrist J.D.F., von Bonde C. 1924. Deep-sea fishes procured by the S.S. "Pickle" (Part II) // Rept. Fish. Mar. Biol. Surv. Union of South Africa. V. 3. № 7. P. 1–24, pls. 1–6.
- Grey M. 1952. First record of the deepsea fish, *Dolichopteryx longipes* from the Pacific, with notes on *Ophthalmopelton macropus* // Copeia. № 2. P. 87–90.
- Hartel K.E., Kenaley C.P., Galbraith J.K., Sutton T.T. 2008. Additional Records of Deep-sea Fishes from off Greater New England // Northeast. Nat. V. 15. № 3. P. 317–334.
- Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. 26. 213 p.
- Maul G.E. 1946. Um novo genero e especie dos Macropinideos // Bol. Mus. Municip. Funchal. № 2. Art. 3. P. 62–65.
- Mundy B.C. 2005. Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago // Bishop Mus. Bull. Zool. № 6. 703 p.
- Parin N.V., Belyanina T.N., Evseenko S.A. 2009. Materials to the revision of the genus *Dolichopteryx* and closely related taxa (*Ioichthys*, *Bathylychnops*) with the separation of a new genus *Dolichopteroidea* and description of three new species (fam. Opisthoproctidae) // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 839–851.
- Partridge J.C., Douglas R.H., Marshall N.J. et al. 2014. Reflecting optics in the diverticular eye of a deep-sea barreleye fish (*Rhynchohyalus natalensis*) // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. V. 281. P. 1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3223>
- Paxton J.R., Hoese D.F., Allen G.R., Hanley J.E. 1989. Zoological catalogue of Australia. V. 7. Pisces. Petromyzontidae to Carangidae. Canberra: Australian Government Publ. Service, i–xii + 665 p.
- Porteiro F.M., Hartel K.E., Craddock J.E., Santos R.S. 1999. Deep-sea pelagic fishes from the Azores (eastern North Atlantic) deposited in the Museum of Comparative Zoology // Breviora. № 507. 42 p.
- Rivaton J., Bourret P. 1999. Les otolithes des poissons de l'Indo-Pacifique. Nouméa: Documents scientifiques et techniques, Institut de Recherche pour le Développement. V. special. № II 2. 378 p.
- Rivaton J., Fourmanoir P., Bourret P., Kulbicki M. 1990. Catalogue des poissons de Nouvelle-Calédonie. Rapport provisoire, Sciences de la Mer, Biologie Marine. Nouméa: Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), 170 p. + i–iii.
- Stein D.L., Bond C.E. 1985. Observations on the morphology, ecology, and behaviour of *Bathylychnops exilis* Cohen // J. Fish. Biol. V. 27. № 3. P. 215–228.
- Stewart A.L. 2015. Family Opisthoproctidae spookfishes // The Fishes of New Zealand. V. 1 / Eds. Roberts C.D. et al. Wellington: Te Papa Press. P. 326–331.

УДК 597.08

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ТРЁХ НОМИНАЛЬНЫХ ВИДОВ ИНДО-ПАЦИФИЧЕСКИХ КАМБАЛ (BOTHIIDAE) С ПЕРЕОПИСАНИЕМ *JAPONOLAEOPS GRACILIS*: НОВАЯ КОМБИНАЦИЯ<sup>#</sup>

© 2020 г. Е. П. Воронина<sup>1, \*</sup>, С. Раредон<sup>2</sup>, Дж. Маклейн<sup>3</sup>

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

<sup>2</sup>Музей естественной истории, Сьютланд, США

<sup>3</sup>Музей естественной истории, Южный Кенсингтон, Лондон, Великобритания

\*E-mail: voron@zin.ru

Поступила в редакцию 15.01.2020 г.

После доработки 20.01.2020 г.

Принята к публикации 20.01.2020 г.

Рассмотрен таксономический статус трёх номинальных видов камбал Индо-Пацифики, *Laeops cypho* Fowler, 1934, *L. gracilis* Fowler, 1934 и *Japonolaeops dentatus* Amaoka, 1969. Предложена новая комбинация *Japonolaeops gracilis* (Fowler, 1934), отражающая перенос *gracilis* из рода *Laeops* в род *Japonolaeops*. Вид *Japonolaeops gracilis*, известный ранее только по голотипу, переописан на основании изучения 27 экземпляров, включая голотип. Данный вид встречается на банке Сая-де-Малья, островах Фиджи, Новая Каледония, на Филиппинах и в Японии в диапазоне глубин 48–440 м. Вид *Japonolaeops dentatus* является младшим синонимом *J. gracilis*. Вид *Laeops cypho*, известный только по голотипу и паратипу, является младшим синонимом *Neolaeops microphthalmus* (von Bonde, 1922).

**Ключевые слова:** *Laeops cypho*, *Laeops gracilis*, *Japonolaeops gracilis*, *Japonolaeops dentatus*, таксономическая ревизия.

**DOI:** 10.31857/S0042875220040268

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

УДК 597.586.2.591.4.574.9

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О КОРОТКОЖАБЕРНОМ ГИМНЕЛОПСЕ *GYMNELOPSIS BREVIFENESTRATA* (ZOARCIDAE) ИЗ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2020 г. Н. В. Чернова<sup>1</sup>, \*, М. В. Назаркин<sup>1</sup>

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

\*E-mail: nchernova@mail.ru

Поступила в редакцию 15.07.2019 г.

После доработки 16.09.2019 г.

Принята к публикации 18.09.2019 г.

Короткожаберный гимнелопс *Gymnelopsis brevifenestrata* (Zoarcidae, Gymnelinae) – эндемик Охотского моря, до недавнего времени был известен по 12 типовым особям из музейных коллекций. На основании изучения нескольких новых экземпляров и паратипов охарактеризована изменчивость вида и уточнено его распространение. Впервые описана прижизненная окраска самцов, дающая новые признаки для полевого определения вида. *G. brevifenestrata* обитает в западных и северных районах Охотского моря на глубинах 76–200 м. Учитывая приуроченность *G. brevifenestrata* к переохлаждённым водам арктического характера, его следует относить к группе гляциально-охотоморских видов.

**Ключевые слова:** короткожаберный гимнелопс *Gymnelopsis brevifenestrata*, Zoarcidae, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875220040049

Гимнелопсы рода *Gymnelopsis* Soldatov, 1922 – бельдюговые рыбы (Zoarcidae) небольших размеров, обитающие в Охотском и Японском морях (Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Красюкова, 1975; Anderson, 1982, 1994; Назаркин, Чернова, 2003). Населяют шельф и верхнюю часть континентального склона на глубинах от 70 до 783 м, ведут донный образ жизни (Anderson, 1982, 1994). Как и другие представители подсемейства Gymnelinae, гимнелопсы характеризуются удлинённым низким телом, отсутствием брюшного плавника, большим числом позвонков (86–115). От представителей наиболее близкого рода *Gymnelus* Reinhardt, 1834 они отличаются наличием чешуи, меньшим числом лучей хвостового плавника (5–8 против 9–12), наличием корональной поры. Последняя у видов *Gymnelus* отсутствует (кроме *G. popovi*, который, возможно, относится к роду *Commandorella* Taranetz et Andriashev, 1935, в котором был первоначально описан).

Состав рода *Gymnelopsis* вызывает дискуссии. В последней ревизии (Anderson, 1982) в род включены четыре вида: *G. ocellata* Soldatov, 1922, *G. brashnikovi* Soldatov, 1922, *G. brevifenestrata* Anderson, 1982 и *G. ochotensis* (Поров, 1931); пятый вид, япономорский гимнелопс *G. japonica* Katayama, 1943, сведён в синонимию вида *G. ochotensis*, хотя японскими ихтиологами (Katayama, 1943; Toyoshima, 1981) были показаны значительные различия этих видов, географически разделённых большим рас-

стоянием. Считая их аргументы убедительными, ряд авторов продолжают рассматривать *G. japonica* в качестве самостоятельного вида (Назаркин, Чернова, 2003; Shinohara et al., 2011, 2014). Нет единого мнения и о родовой принадлежности *G. ochotensis*. Одни исследователи (Toyoshima in Masuda et al., 1984; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Balushkin et al., 2011) продолжают включать его в род *Derjuginia* Porov, 1931, в котором он был описан. Другие, следуя Андерсону (Anderson 1982, 1994; Anderson, Fedorov, 2004), считают его гимнелопсом (Shinohara et al., 2011; Парин и др., 2014). В данной работе мы принимаем в составе *Gymnelopsis* шесть видов, учитывая, кроме выше перечисленных, *G. humilis* Nazarkin et Chernova, 2003 (Назаркин, Чернова, 2003).

Короткожаберный гимнелопс *G. brevifenestrata* был описан из Охотского моря по 12 экз., собранным экспедициями 1912–1949 гг. и хранившимся в ЗИН (Anderson, 1982). Вид относили к категории редких (Федоров и др., 2003), так как его не находили до последнего времени, и лишь недавно он был указан в материалах траловой съёмки (Савельев и др., 2019).

Поводом для написания данной работы послужили 2 экз. *G. brevifenestrata* из сборов научно-исследовательского судна (НИС) “Зодиак” в Охотском море (2001 г.), обнаруженные при разборе хранящихся в ЗИН коллекций. Прижизненная окраска рыб этого вида не была известна (Ander-

son, 1982), поэтому интерес представляют фотографии экземпляров, выполненные при их поимке. Для подтверждения правильности определения *G. brevifenestrata*, на тот момент известного лишь по первоописанию, были исследованы его паратипы. Розыски дополнительных материалов выявили в коллекциях ЗИН ещё несколько особей вида среди *Gymnelopsis* sp. и *Derjuginia* sp. В результате оказалось возможным исследовать в общей сложности 23 экз. *G. brevifenestrata* (большая часть – молодь). Мы не ставили своей задачей выполнить полное переописание вида: в этом нет необходимости, поскольку его описание было выполнено на высоком уровне (Anderson, 1982).

Цель настоящей работы – дополнить имеющиеся сведения новыми данными и обобщить известные материалы. В задачи работы входило охарактеризовать морфологическую изменчивость *G. brevifenestrata*, а также провести критический анализ опубликованных данных, исправить номенклатурные и иные неточности, уточнить распространение вида, условия его обитания и зоогеографическую характеристику.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы методы, применявшиеся при обработке рыб подсемейства *Gymnelinae*, включая методику изучения пор сейсмосенсорной системы (рис. 1) (Чернова, 1998; Назаркин, Чернова, 2003). Число костных элементов подсчитано по рентгенограммам, на которых различимы все позвонки до конца хвостовой части тела ( $n = 12$ ). Андерсон (Anderson, 1982) указывает 1-й луч спинного плавника ( $D$ ) как колючий, но на рентгенограммах передний луч  $D$  не отличается от последующих, поэтому мы его не выделяем. Протяжённость очешуения измеряли на боках тела от наиболее передних до наиболее задних чешуек (последние обычно расположены вблизи основания хвостового плавника). Число зубов на челюсти подсчитывали во внешнем (наиболее длинном) ряду, во внутреннем (более коротком) и в среднем ряду (если таковой имеется). Измерения (выполнены по экземплярам хорошей сохранности) приведены в процентах стандартной длины ( $SL$ ) и длины головы ( $c$ ). Формула для пересчёта пропорций относительно абсолютной длины тела ( $TL$ ):  $SL = 0.98 TL$  ( $n = 15$ ).

Прижизненная окраска приводится по полевым записям и фото двух самцов (ЗИН № 56454, 56455).

В работе приняты следующие обозначения морфометрических признаков:  $c$  – длина головы (до кожного края operculum);  $hc$ ,  $ws$  – высота и ширина головы,  $ao$  – длина рыла,  $o$  – горизонтальный диаметр глаза,  $io$  – межглазничное расстояние (костное);  $aD$ ,  $aA$  – антедорсальное и ан-

теанальное расстояния;  $H_1$ ,  $H_2$  – высота тела над грудным плавником и над началом анального плавника;  $IP$ ,  $IC$  – длина грудного и хвостового плавников;  $lmx$  – длина верхней челюсти;  $D$ ,  $A$ ,  $P$ ,  $C$  – число лучей в спинном, анальном, грудном и хвостовом плавниках;  $Dabd$  – число лучей  $D$  в предхвостовом (=туловищном) отделе;  $vert.$ ,  $vert. abd.$ ,  $vert.c.$  – число позвонков общее, туловищных и хвостовых.

В квадратные скобки помещены комментарии, уточняющие данные из опубликованных источников.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Gymnelopsis brevifenestrata* Anderson, 1982 – короткожаберный гимнелопс (рис. 2, 3)

*Gymnelopsis brevifenestratus* Anderson, 1982. P. 52. Fig. 33 (Охотское море, 100–200 м,  $SL \leq 122$  мм; грамматический род *Gymnelopsis* ошибочно принят как мужской).

*Gymnelopsis brevifenestrata*: Anderson, 1994. P. 32, 112 (частью: Охотское море, но не Япония;  $SL$  89 мм относится к голотипу). Федоров и др., 2003. С. 110 (высокобореальный приазиатский вид, эндемик северо-западной части Охотского моря; глубина 76–200 м; рисунок из: Anderson 1982. Fig. 33). Anderson, Fedorov, 2004. P. 4 (частью: Охотское море, но не Япония).

*Derjuginia* sp. (non Popov, 1931): Balushkin et al., 2011. P. 960 (в каталоге коллекций ЗИН, частью: № 44705). Балушкин и др., 2012. С. 28 (то же).

*Gymnelopsis brashnikovii* (non Soldatov, 1922): Balushkin et al., 2011. P. 960 (частью: ЗИН № 44729). Балушкин и др., 2012. С. 29 (то же).

*Gymnelopsis brevifenestratus*: Balushkin et al., 2011. P. 960–961 (частью: кроме ЗИН № 46785). Балушкин и др., 2012. С. 29 (то же).

*Gymnelopsis* sp.: Balushkin et al., 2011. P. 961 (частью: ЗИН № 32119 [2 из 3 экз.], № 33273). Балушкин и др., 2012. С. 30 (то же).

*Gymnelopsis brevifenestrata*: Парин и др., 2014. С. 389 (северо-западная часть Охотского моря, редкий; глубина 76–200 м). Савельев и др., 2019. С. 405 (Притауйский район, в составе уловов траловой съёмки, глубина 97–150 м).

Типовая серия: 12 экз. (голотип и 11 паратипов) с пяти станций. [В описании *G. brevifenestrata* в составе типовой серии перечислены 12 экз. (Anderson 1982. P. 53), но в тексте и таблице промеров приводятся данные 13 экз. Причину разночтений установить не удалось.]

Г о л о т и п: (был передан А.М. Поповым в Национальный музей США (United States National Museum – USNM), ныне – Национальный музей естественной истории, Смитсоновский институт, Вашингтон, США (National Museum of

Natural History, Smithsonian Institution, Washington, USA) из ЗИН в 1932 г.) USNM № 92587 – молодая самка *SL* 89 мм, Охотское море, между м. Аян и р. Иней, 57°50' с.ш., 141°47' в.д., глубина 80 саженей [146 м], грунт жёлтый песок и камни, 30.06.1912 г., гидрографическая экспедиция Восточного океана (ГЭВО), траулер “Охотск”, ст. 11, коллектор Ф.А. Дербек.

Изученный материал – 23 экз. (11 паратипов и 12 нетиповых экземпляров), все из Охотского моря.

Паратипы. ЗИН № 23944 – *TL* 73 мм, *SL* 71 мм, пойман вместе с голотипом; ЗИН № 23952 – *TL* 99.0 мм, *SL* 96.5 мм, пойман вместе с голотипом; ЗИН № 23953 – *TL* 122 мм, *SL* 119 мм, 54°14' с.ш., 143°45' в.д., ГЭВО, ст. I 17, 12.07.1918 г. [3 экз., указанные в этом номере (Balushkin et al., 2011; Балусшкин и др., 2012), – опечатка.]; ЗИН № 33334 – 6 экз. *TL* 74–95 мм, 58°50' с.ш., 146°48' в.д., ст. III 18, 20.07.1916 г., ГЭВО; ЗИН № 33751 – самка *TL* 104.5 мм, *SL* 102.0 мм, НИС “Витязь”, ст. 60, 56°59' с.ш., 149°12' в.д., глубина 175 м, 29.08.1949 г., бим-трал, сборы ИО АН СССР; ЗИН № 34842 – самка *TL* 120.0 мм, *SL* 117.5 мм, 58°41.5' с.ш., 149°47.50' в.д., 08.08.1915 г., ГЭВО.

Нетиповой материал. ЗИН № 32119 – 2 самца *TL* 117 и 113 мм, *SL* 115.0 и 111.5 мм, между островами Коровий и Ионы, 58°41' с.ш., 147°45' в.д., глубина 66 саженей [121 м], ст. 20, 22.08.1912 г., коллектор Ф.А. Дербек; ЗИН № 33273 – juv. *TL* 88.0 мм, *SL* 86.5 мм, у входа в Тауйскую губу, 58°28.5' с.ш. [но не 53°28.5' (Balushkin et al., 2011; Балусшкин и др., 2012) – опечатка], 148°41' в.д., 75 саж. [137 м], ст. IX № 5, 27.08.1914 г., сборы ГЭВО; ЗИН № 44705 – juv. *TL* 74 мм, *SL* 73 мм, глубина 103 м, большой морозильный рыболовный траулер (БМРТ) “Посейдон”, ст. 144, 30.07.1978 г. [в районе м. Энкан], грунт ил, песок, камни, коллектор В.Н. Кобликов; ЗИН № 44727 – 4 экз. *TL* 57–96 мм, 55°00' с.ш., 141°09' в.д., 28.08.1978 г., БМРТ “Посейдон”, рейс 21, ст. 270, глубина 140 м, песчаный ил с галькой, придонная температура 1.73°C, шлюпочный трал Сигсби, коллектор В.А. Павлючков; ЗИН № 44729 – *TL* 82 мм, Охотское море, у [северной оконечности] Сахалина, БМРТ “Посейдон”, рейс 22, ст. 269, глубина 102 м, 28.08.1978 г., заиленный песок, шлюпочный трал, коллектор В.А. Павлючков; ЗИН № 48107 – самец *TL* 116 мм, 48°00' с.ш., 144°01' в.д., глубина 80–76 м, БМРТ “Мыс Бабушкина”, трал 130, 10.08.1986 г., коллектор Л.А. Борец; ЗИН № 56454 – самец *TL* 107 (при поимке 111.5) мм, *SL* 105 мм, Охотское море, 58°55' с.ш., 148°00' в.д., глубина 113 м, НИС “Зодиак”, трал 18, 19.08.2001 г., коллектор М.В. Назаркин. ЗИН № 56455 – самец *TL* 96.0 (при поимке 99.0) мм, *SL* 94.5 мм, Охотское море, 58°30' с.ш. 149°44' в.д., глубина 122 м, НИС

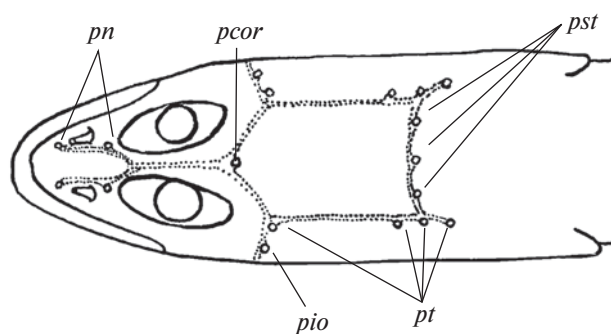


Рис. 1. Сейсмочувствительные поры (○) и каналы (⋯) *Gymnelopsis*: *pn* – носовые (=anterior supraorbital – по: Anderson, 1982), *pcor* – корональная (= interorbital), *pst* – супратемпоральные (=occipital). *pio* – инфраорбитальные (=suborbital) (показана последняя пора в инфраорбитальном канале), *pt* – темпоральные (=postorbital, 1 + 3). Поры преоперкуломандибулярного канала, расположенные на нижней стороне головы, не изображены.

“Зодиак”, трал 20, 19.08.2001 г., коллектор М.В. Назаркин.

Уточнённый диагноз. Вид отличается от прочих *Gymnelopsis* сочетанием следующих признаков: *vert.* 89–96, *vert. abd.* 16–18, *D* 80–89, *A* 73–80. Спинной плавник обычно начинается над концом грудного плавника (над 6–9-м позвонками), *aD* 22–29% *SL*. Чешуя имеется только на хвостовой части тела (на протяжении, равном 1–3 *c*; у молоди развита в меньшей степени, чем у взрослых). Жаберное отверстие расположено выше основания грудного плавника и достигает его верхнего луча. Подглазничных пор обычно 6 (реже 7–8).

Приводим признаки, дополняющие или уточняющие первоописание (по совокупности изученного материала). Тело удлинённое, его высота содержится 8.6–13.5 раза в *SL*. Голова содержится 5.1–6.5 раза в *SL*; её высота составляет около половины *c* (46–56%). Ширина головы у молоди примерно равна высоте, с возрастом несколько увеличивается (58–64% *c*). Лицевая часть головы более уплощённая, чем сжатая с боков. Глаз продольно-овальный и довольно большой, 25–32% *c*; его диаметр несколько больше рыла; у молодых немного навывкате. Межглазничное пространство в три–пять раз меньше диаметра глаза. Длина трубчатой ноздри меньше диаметра зрачка. Рот конечный; у взрослых самцов верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза, у прочих особей заканчивается под задним краем зрачка. Длина верхней челюсти у наиболее крупных самцов (*TL* 116–122 мм) составляет 52–55% *c*, у самки сходной длины (120 мм) – 44% *c*. Жаберное отверстие меньше глаза и расположено полностью выше основания грудного плавника: не доходит до его верхнего луча или достигает его. Оперкулярная лопасть округлая, с кожистым краем, под которым на

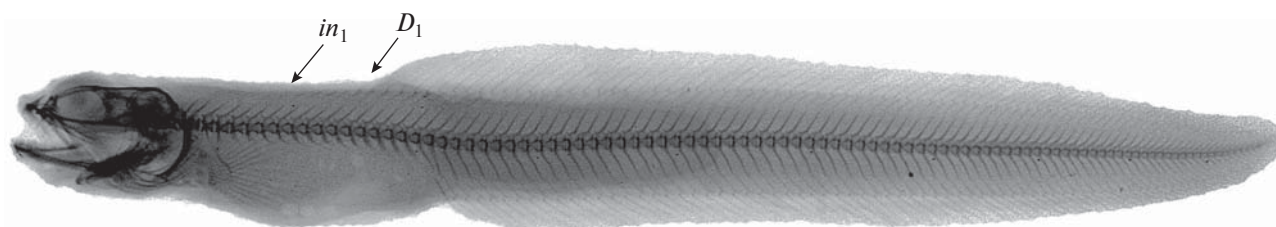


Рис. 2. Рентгенограмма *Gymnelopsis brevifenestrata* – самка  $TL$  104.5 мм, паратип ЗИН № 33751;  $in_1$  – первая interneurale,  $D_1$  – первый (укороченный) луч спинного плавника.

(a)



(б)



Рис. 3. Прижизненная окраска самцов короткожаберного гимнелопса *Gymnelopsis brevifenestrata*: а –  $TL$  111.5 мм (ЗИН № 56454), б –  $TL$  99 мм (ЗИН № 56455); указана длина при поимке.

теле имеется хорошо выраженная кожная складка, плотно замыкающая жаберное отверстие (сифон). Жаберных лучей у всех особей 5 (4 + 1).

Зубы на верхней челюсти обычно трёхрядные, разноразмерные. Во внешнем ряду их 8–14, во внутреннем – 5–14, в среднем – 4–8; всего зубов 17–27. Внешние зубы крупные, клыковидные, на протяжении всей длины челюсти сидят с широкими промежутками. Внутренний ряд (развит на передней половине челюсти) короткий и состоит из мелких ровных зубов; зубы среднего ряда меньше прочих. На нижней челюсти зубы однорядные на большей части её длины, лишь спереди добавляются один (реже два) коротких ряда. Во внешнем ряду 12–18 зубов, они крупные, редко сидящие; во внутреннем ряду их 2–5, в среднем – 0–4; всего зубов 16–22. Зубов на сошнике 3–7 [в первоописании 7–10]; нёбных 4–9, в один ряд. С возрастом число зубов увеличивается. Нёбная дыхательная перепонка занимает примерно 2/3 длины челюсти, по ширине она уже полосы че-

люстных зубов. Нижнечелюстная перепонка развита на передней трети челюсти. Нёбо усажено папиллами, особенно многочисленными в области дыхательной перепонки.

Сейсмочувствительных пор в супратемпоральной комиссуре всегда три ( $pst$ ); корональная пора ( $pcor$ ) одна; носовых ( $pn$ ) две, темпоральных ( $pt$ ) – 1 + 3 (рис. 1). Андерсон (Anderson, 1982) указывает стабильное число пор также в инфраорбитальном (suborbital) и преоперкуломандибулярном каналах (соответственно б и б), однако по нашим данным число этих пор изменчиво:  $pio$  6–8 и  $ppm$  6–8. При обычном числе пор  $pio$  6 их может быть 6 справа и 7 слева (ЗИН № 44727), 7 (у паратипов ЗИН № 23944 и 23952 и у экземпляра ЗИН № 44727), 8 и 7 (ЗИН № 56454). При обычном числе пор  $ppm$  6 их может быть 7 (ЗИН № 56455) или 8 (ЗИН № 56454).



Боковая линия медиолатеральная, состоит из свободно сидящих невромастов (заметна на передней части тела).

Спинной плавник начинается обычно над концом грудного плавника (реже немного смещён вперёд или назад) (рис. 2). У взрослых самцов  $D$  высокий (при расправленных лучах равен примерно половине высоты тела); анальный плавник ниже спинного. Грудной плавник удлинённый, закруглён на конце, его основание составляет 32–48 (в среднем 40.0)% длины  $P$  [по первоописанию 28–44, в среднем 36%]; мембрана плавника у кончиков лучей отчётливо вырезана. Лучей  $P$  10–11 (редко 9).

Анус открывается перед началом  $A$ . Чешуя мелкая, редко сидящая, имеется обычно только на задней половине хвостовой части тела. На расстоянии, равном диаметру глаза, насчитывается пять–шесть чешуй. У молоди ( $TL$  96–107 мм) чешуя занимает пространство, примерно равное длине головы (17–19%  $TL$ ). У взрослых особей ( $TL$  120–121.5 мм) она развита лучше: по протяжённости занимает пространство  $\sim 3$  с (54–58%  $TL$ ), а на боках немного заходит вперёд за середину длины тела.

Рентгенограммы ( $n = 12$ ): *vert.* 89–96 (91.8), *vert. abd.* 16–18 (16.3), *vert.c.* 73–80 (75.4),  $D$  80–89 (85.5),  $A$  73–81 (76.0) (таблица). Наличие колючих лучей  $D$  (указанных в первоописании:  $D I$  79–86), равно как и сегментация лучей, по рентгенограммам не выявлены. Свободных от лучей  $D$  птеригофоров (*interneuralia*) 0–5 (чаще два), расположены между невральными отростками 3–8-го позвонков. Птеригофор 1-го луча  $D$  находится между невральными отростками 5–9-го позвонков.  $Dabd$  7–15 (10.8), передние один–четыре луча короче последующих. В анальном плавнике свободные птеригофоры отсутствуют; переднему птеригофору соответствуют один–два луча  $A$ . Начало  $A$  ассоциировано с 16–18-м позвонками.

Измерения нетиповых *G. brevifenestrata*  $TL$  82–117 мм ( $n = 8$ ) [в квадратных скобках, если отличаются, приведены по первоописанию данные типовых экземпляров ( $n = 10$ )]. В %  $SL$ :  $aD$  22.4–26.7 [28.8] (в среднем 24.7 [26.0]),  $aA$  34.2–38.3 [38.8] ([35.9] 36.3),  $c$  [14.3] 15.1–19.1 ([15.7] 17.9),  $hc$  8.2–10.0 (8.9),  $wc$  [6.2] 7.8–11.4 ([7.8] 9.5),  $H_1$  7.3–11.0 ([9.2] 9.4), ширина тела в области  $P$  5.0–8.0 (6.2),  $H_2$  7.9–10.6 (9.0),  $IP$  8.5–10.6 (9.5),  $o$  4.5–5.8 (5.1), протяжённость очешуения 16.9–65.9 (34.4). В %  $c$ :  $aD$  125–156 (139),  $hc$  46–56 (50),  $wc$  43.5–60.0 (53.0),  $H_1$  44.0–59.5 (52.0),  $H_2$  44.0–59.0 (50.6),  $IC$  7.5–15.0 (10.0),  $IP$  47.0–59.0 (52.0 [56.6]),  $o$  25.0–32.1 [37.7] (28.4 [32.6]),  $ao$  [15.8] 19.2–25.2 ([17.3] 23.0),  $io$  5.5–12.5 ([7.2] 8.8),  $lmx$  24.4–54.8 ([45.2] 45.3), длина жаберного отверстия 16.2–25.3

([18.3] 21.5), протяжённость очешуения 94–365 (189).

Прижизненная окраска самцов (при поимке  $TL$  111.5 и 99.0 мм) яркая, зеленовато-жёлтая на сером или более светлом основном фоне (рис. 3). На боках неотчётливо выделяются до восьми широких поперечных полос, перемежающихся размытыми палевыми пятнами, которые при переходе на  $D$  становятся белыми или сероватыми и приобретают более чёткие очертания. Первая светлая полоса проходит на уровне середины длины грудного плавника. Щёки, низ головы и грудной плавник светлые. Жаберно-ротовая полость и перитонеум не пигментированы. На спинном плавнике у трёх из 19 экз. (16%) имеется чёрное глазчатое (окаймлённое белым) пятно (или *stigma*). Этот признак характерен для всех видов подсемейства *Gymnelinae* (но выражен не у всех экземпляров). Анальный плавник у обоих самцов с отчётливой красной полосой по краю. По аналогии с видами близкого рода *Gymnelus*, самцы которых всегда имеют чёрную полосу по краю  $A$  (в то время как  $A$  самок всегда светлый), можно предполагать наличие полового диморфизма по этому признаку и у *G. brevifenestrata*. Отметим, что у *Gymnelus* чёрный край  $A$  выражен и у мелких ювенильных особей, т.е. признак связан с полом, а не с половым созреванием. При хранении экземпляров в спирте их окраска выцветает и становится однотонной. Исчезает и красно-бурая полоса по краю анального плавника у самцов (в отличие от самцов *Gymnelus*, сохраняющих чёрную кайму из меланофоров по краю  $A$  и после фиксации).

*G. brevifenestrata* достигает  $TL$  122 мм (ЗИН № 23953). [Это именно  $TL$ , но не  $SL$ , как было указано в первоописании (Anderson, 1982. P. 53)].  $SL$  89 мм в качестве максимальной указана ошибочно (Froese, Pauly, 2019), на самом деле это длина голотипа (Anderson, 1982, 1994).

Половая зрелость, вероятно, наступает по достижении длины не менее 90–100 мм. Молодая самка  $SL$  89 мм, выловленная в июне, имела 25–30 икринок диаметром 1.8–1.9 мм (голотип). Самец прижизненной длиной  $TL$  99 мм имел в августе незрелые гонады (II стадии зрелости).

Сравнительные замечания. Сравнение дополнительных экземпляров с паратипами и первоописанием (Anderson, 1982) показывает хорошее соответствие большей части признаков, что, во-первых, подтверждает определение и, во-вторых, свидетельствует о высокой достоверности описания. Измерения близки данным типовой серии ( $aD$ ,  $aA$ ,  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $wc$ ,  $IP$ ,  $io$ ,  $lmx$  и др.). Некоторые расхождения имеются по измерениям длины головы (примерно на 2%  $SL$ ), а также рыла и глаза, что может быть обусловлено изменением пропорций при хранении. Выявленная изменчи-

Распределение исследованных экземпляров *Gymnelopsis brevifenestrata* по значениям счётных признаков

Признак	Значение признака	Число экземпляров	Пределы варьирования признака		
			Наши данные	Anderson, 1982	Всего
Число позвонков			89–95	89–96	89–96
	89	2			
	90	2			
	91	1			
	92	3			
	93	2			
	94	—			
Число лучей <i>D</i>	95	2			
			82–89	80–88	80–89
	82	2			
	83	2			
	84	—			
	85	1			
	86	1			
	87	—			
	88	2			
	89	2			
Число лучей <i>A</i>			73–80	72–80	72–80
	73	2			
	74	2			
	75	—			
	76	2			
	77	2			
	78	—			
	79	—			
	80	2			
	Число свободных interneuralia			0–5	3–5
0		2			
1		1			
2		7			
3		—			
4		1			
	5	1			

вость в числе сейсмоденситивных пор обусловлена в значительной мере увеличением количества изученных экземпляров.

Следует отметить, что видовой диагноз *G. brevifenestrata* в работе Андерсона включает ряд признаков, общих (или широко перекрывающихся) с признаками других видов *Gymnelopsis*: это число лучей грудного плавника и ширина его основания, наличие зубов на сошнике и нёбных, пять жаберных лучей, число стабильных пор (1 interorbital, 4 postorbital, 3 occipital). Поскольку такие признаки не

имеют значения для идентификации этого вида, они исключены из нашего уточнённого диагноза.

От остальных видов рода *G. brevifenestrata* отличается небольшим числом позвонков (89–96 против > 100) и лучей *A* (73–81 против 89–97), а также коротким жаберным отверстием, расположенным полностью над основанием *P* (у прочих видов оно заходит несколько ниже, достигая 2–6-го луча *P*).

В Охотском море помимо короткожаберного гимнелопса указаны *G. ocellata*, *G. brashnikovi*, *G. hu-*

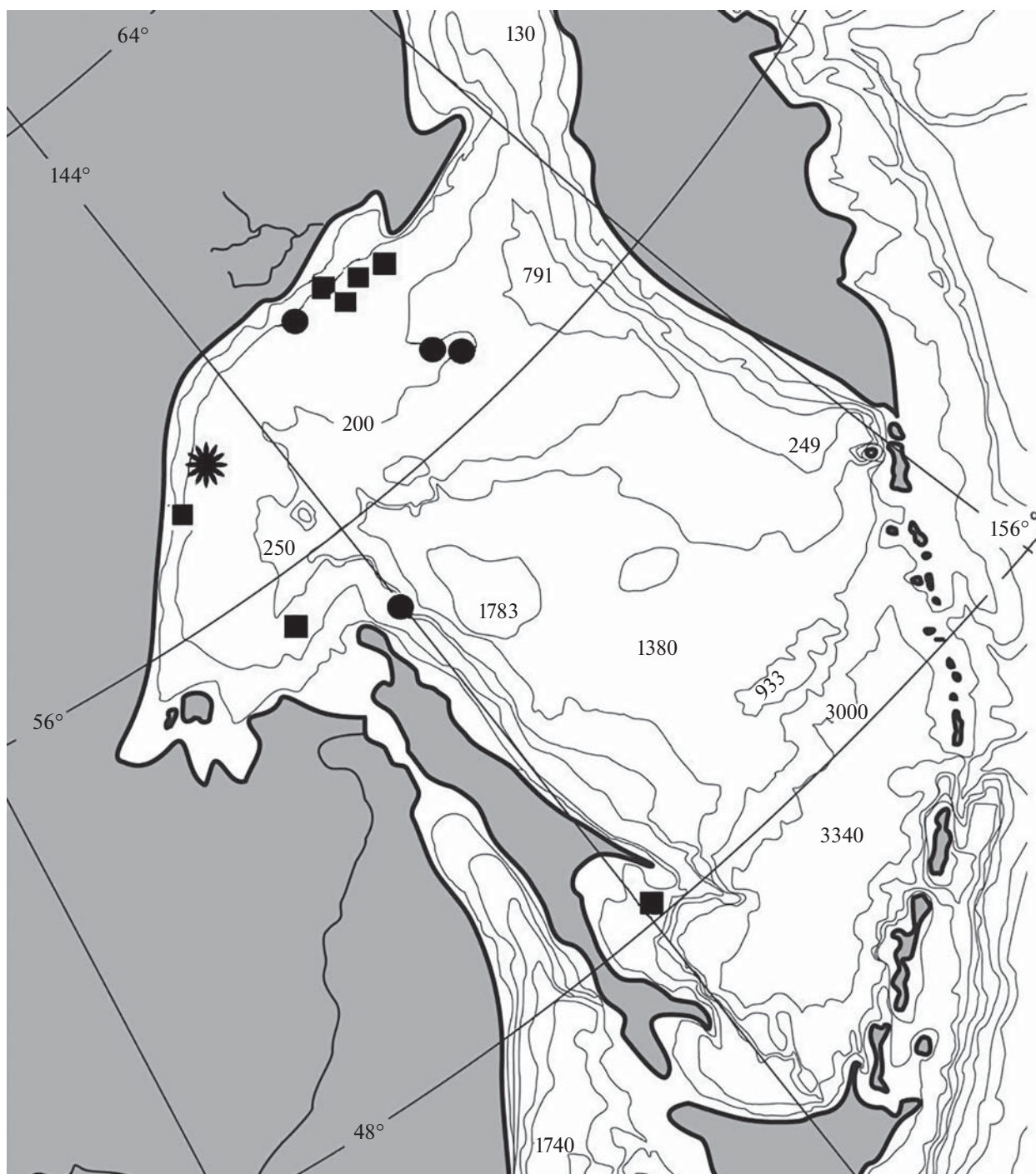


Рис. 4. Местонахождения *Gymnelopsis brevifenstrata*: (\*) – голотип и пойманные вместе с ним паратипы ЗИН № 23944 и 23952, (●) – прочие паратипы, (■) – нетиповые экземпляры; (—) – изобаты.

*milis* и *G. ochotensis* (Федоров и др., 2003). *G. brevifenstrata* отличается от *G. ocellata* помимо меньшего числа позвонков сдвинутым назад началом *D* (у последнего он начинается над началом *P*) и полным развитием подглазничных пор (отсутствуют у *G. ocellata*). *G. brevifenstrata* отличается от *G. brashnikovii* и от *G. humilis* числом позвонков и

положением *D*, начало которого находится над передней третью *P* у первого и заметно позади конца *P* – у второго. *G. brevifenstrata* отличается от *G. ochotensis* s. str. (голотип ЗИН № 30359) и *G. japonica* небольшим числом позвонков (89–96) и положением начала *D* (плавник начинается заметно позади конца *P* у двух упомянутых видов).

Прежние исследователи относили часть экземпляров *G. brevifenestrata* к виду *G. ocellatus* Soldatov 1922 (= *G. ocellata*): это следует из авторских этикеток А.М. Попова (1931 г., ЗИН № 23953) и П.Ю. Шмидта (1941 г., ЗИН № 23944, 23952). Можно полагать, таким образом, что в публикации Шмидта (1950) сведения по *G. ocellata* основаны на смешанных с *G. brevifenestrata* материалах.

Вид рассматривался как новый в 1940-е гг. А.М. Поповым (этикетки “*Gymnelopsis evermanni* Popov” имеются у экземпляров ЗИН № 23944, 23952) и в 1953 г. А.П. Андрияшевым (этикетка “*Gymnelopsis suvorovi* sp. n., голотип” у экземпляра ЗИН № 33751), но эти материалы не были опубликованы.

Распространение и данные по экологии. Типовые экземпляры *G. brevifenestrata* пойманы в Охотском море, в его северо-западной части и у северо-восточной оконечности Сахалина (рис. 4), на глубинах 100–200 м. Позднее, в каталоге материалов ЗИН, опубликованы сведения о трёх новых находках в Охотском море (Balushkin et al., 2011; Балушкин и др., 2012). Две из них подтверждаются настоящим исследованием (ЗИН № 44727, 48107), включая экземпляр из мелководного района восточнее южной части Сахалина (48°00′ с.ш., 144°01′ в.д., 76–80 м). Третий экземпляр (ЗИН № 46785: *vert.* 108, *D* 97, *A* 88) не относится к *G. brevifenestrata*.

*G. brevifenestrata* считают эндемиком Охотского моря (Федоров и др., 2003). Однако он был отмечен и за его пределами, в водах префектуры Аомори, занимающей северную оконечность о-ва Хонсю, Япония (Anderson, 1994). Это нахождение, нарушающее представление об охотоморском эндемизме вида, основано на экземпляре из сборов НИС “Витязь” (ст. 6668, без указания инвентарного номера коллекций ЗИН). Мы разыскали этот экземпляр (ЗИН № 48390). Как оказалось, он не относится к *G. brevifenestrata* (*vert.* 102, чешуя доходит вперёд до *P*). Таким образом, эндемизм *G. brevifenestrata* для Охотского моря подтверждается. Все особи *G. brevifenestrata* пойманы на шельфе западной и северной части Охотского моря.

Глубины новых находок вписываются в известный ранее диапазон 76–200 м (Федоров и др., 2003): 97–150 м (Савельев и др., 2019) и 102–137 м (наши данные). Указание на поймки *G. brevifenestrata* на глубинах до 783 м (Froese, Pauly, 2019) ошибочно, так как приводится со ссылкой на работу, в которой батиметрический диапазон 70–783 м относится ко всем видам рода *Gymnelopsis* (Anderson, 1994), причём глубина 712–782 м указана для *G. japonica* и основана на его находке в Японском море у берегов Хоккайдо (USNM № 117956) (Anderson, 1994; Shinohara et al., 2011). Отсутствие *G. brevifenestrata* на больших глубинах

подтверждается и тем, что в списке глубоководных рыб Японского моря он не значится (Shinohara et al., 2014).

Грунты в районах поймок (определены в четырёх случаях) включали ил, песок и камни в разных вариациях: жёлтый песок и камни, песчанистый ил с галькой, заиленный песок.

Придонная температура в районе поймки экземпляров к северо-западу от Сахалина (ЗИН № 44727) составляла 1.73°C. На севере Охотского моря *G. brevifenestrata* наиболее обычен в пределах вод с отрицательными значениями температуры: –1.0...–1.8°C (Савельев и др., 2019).

Зоогеографическая характеристика. *G. brevifenestrata* относили к группе приазиатских высокобореальных видов (Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014). Однако характеристика “высокобореальный” требует уточнения. На самом деле это гляциально-охотоморский вид, входящий в состав охотоморской холодноводной фауны, приуроченной к переохлаждённым водам арктического характера (Савельев и др., 2019).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Г.А. Волковой, старшему хранителю ихтиологических коллекций ЗИН, за многолетнюю помощь.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственной темы № АААА-А19-119020790033-9.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкин А.В., Шейко Б.А., Природина В.П. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд окунеобразные (Perciformis). Подотряд Zoarcoidei. Семейства Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae // Исследования фауны морей. Т. 72. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 136 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 463 с.
- Назаркин М.В., Чернова Н.В. 2003. Новый вид бельдюговых рыб, *Gymnelopsis humilis* sp. nov. (Zoarcidae) из северной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 5. С. 602–606.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Савельев П.А., Метелёв Е.А., Сергеев А.С., Данилов В.С. 2019. Видовой состав и распределение донных рыб в элиторали северо-западной части Охотского моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 405–415. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040179>
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.

- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 202 с.
- Чернова Н.В. 1998. Восстановление валидности вида *Gymnelus bilabrus* Andriashev, 1937 с уточнением видовой характеристики *G. viridis* (Fabricius, 1780) (Zoarcidae) // Вopr. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 182–188.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Anderson M.E. 1982. Revision of the fish genera *Gymnelus* Reinhardt and *Gymnelopsis* Soldatov (Zoarcidae), with two new species and comparative osteology of *Gymnelus viridis* // Nat. Mus. Can. Natur. Sci. Publ. Zool. № 17. 76 p.
- Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. №. 60. 120 p.
- Anderson M.E., Fedorov V.V. 2004. Family Zoarcidae Swainson 1839 – eelpouts // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fish. № 34. P. 1–58.
- Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: class Osteichthyes (bony fishes), order Perciformes, family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034.  
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100031>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication (<http://www.fishbase.org>. Version 02/2019).
- Katayama M. 1943. On two new ophidioid fishes from the Japan Sea // Ann. Zool. Jpn. V. 22. № 2. P. 101–104.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press, 437 p. + pls. 370.
- Shinohara G., Shirai A.M., Nazarkin M.V., Yabe M. 2011. Preliminary list of the deep-sea fishes of the Sea of Japan // Bull. Nat. Mus. Natur. Sci. Ser. A. V. 37. № 1. P. 35–62.
- Shinohara G., Nakae M., Ueda Y. et al. 2014. Annotated checklist of deep-sea fishes of the Sea of Japan // Nat. Mus. Natur. Sci. Monographs. № 44. P. 225–291.
- Toyoshima M. 1981. Revision of the eelpout genus *Derjuginia* // Jpn. J. Ichthyol. V. 28. № 3. P. 254–258.

УДК 597.585.2.591.4

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БУРОГО МОРСКОГО ПЕТУШКА *ALECTRIAS ALECTROLOPHUS* (STICHAEIDAE) ИЗ ОХОТСКОГО И БЕРИНГОВА МОРЕЙ

© 2020 г. Е. А. Поезжалова-Чегодаева<sup>1</sup> \*, М. Ю. Мурашева<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН – КФ ТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия

\*E-mail: zoarces@mail.ru

Поступила в редакцию 29.07.2019 г.

После доработки 26.09.2019 г.

Принята к публикации 11.10.2019 г.

Изучена морфологическая изменчивость (пластические и меристические признаки) бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Охотского и Берингова морей. При сравнении особей из районов, находящихся на значительном удалении, выявлена высокая степень морфологической изменчивости по большинству рассматриваемых признаков, что можно объяснить низкой миграционной мобильностью и разными условиями обитания особей этого литорального вида (температура, солёность, наличие течений и т.д.).

**Ключевые слова:** бурый морской петушок *Alectrias alectrolophus*, морфологическая изменчивость, Тауйская губа, Охотское море, Авачинская губа, Берингово море.

DOI: 10.31857/S0042875220040190

Род стихеевых рыб *Alectrias*, относящийся к подсемейству Alectriinae, представлен шестью видами: бурым *A. alectrolophus*; зелёнобрюхим *A. benjamini*; усатым, или ресничным, *A. cirratus*; вихрастым *A. gallinus*; красным *A. mutsuensis* и сравнительно недавно описанным тонким морским петушком *A. markevichi*. Бурый морской петушок *A. alectrolophus* – наиболее широко распространённый представитель данного рода и самый массовый его вид. Его ареал охватывает обширную акваторию: Японское море (от зал. Де-Кастри до зал. Петра Великого), Охотское море (Шантарские о-ва, Еринейская и Тауйская губы), Южный Сахалин (м. Анива), южные Курильские о-ва (Шикотан и Кунашир), Берингово море (Юго-Восточная Камчатка), а также Командорские о-ва и побережье Аляски. (Таранец, 1937; Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Черешнев и др., 2001; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Балушкин и др., 2012). Это типичный литоральный вид, являющийся доминирующим в прибрежной зоне Охотского и Берингова морей (Токранов, Мурашова, 2016, 2018; Поезжалова-Чегодаева, 2017, 2018). Несмотря на перечисленные факты, морфология *A. alectrolophus*, как и рода *Alectrias*, изучена очень слабо. Наиболее подробно морфологические основы систематики стихеевых изложены в работе Макушка (1958). В сравнительном

плане морфология этих рыб рассмотрена в работе Шейко (2012), а также в недавних кратких публикациях некоторых авторов (Чегодаева, 2005; Токранов, Мурашева, 2016; Мурашева, Токранов, 2017; Поезжалова-Чегодаева, 2017).

Как известно, изучение морфологической изменчивости имеет важное значение для разработки проблем систематики, филогении и путей расселения рыб, в том числе представителей рода *Alectrias*. Одним из методов решения данных вопросов является изучение географической и половой изменчивости. Предыдущими исследованиями были установлены факты полового диморфизма как во внешнем строении, так и в пластических признаках (Мурашева, Токранов, 2017; Земнухов, 2018). Специальных исследований географической изменчивости видов рода *Alectrias* не проводили.

Цель настоящей работы – изучить изменчивость пластических и меристических признаков бурого морского петушка из двух географически удалённых районов обитания, что позволит пополнить имеющиеся немногочисленные сведения о данном виде.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали с мая по август 2016–2018 гг. в Тауйской губе Охотского моря и Авачинской гу-

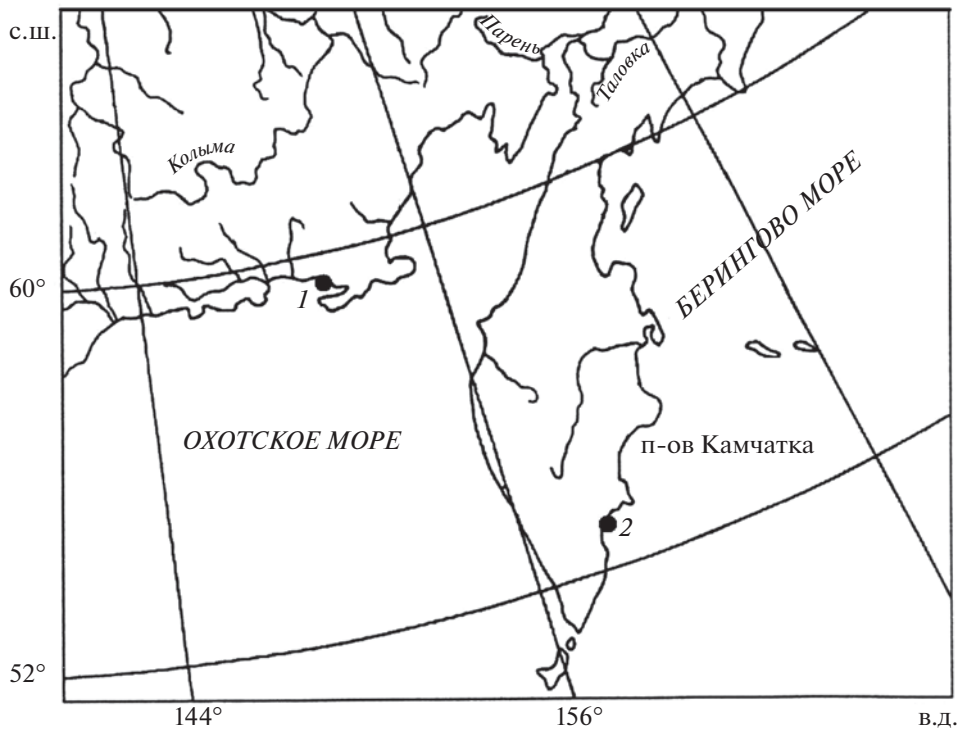


Рис. 1. Места сбора материала: 1 – Тауйская губа Охотского моря, 2 – Авачинская губа Берингова моря.

бе Берингова моря (рис. 1). Рыб отлавливали руками на литорали под камнями во время отлива. Петушков фиксировали в 6%-ном растворе формальдегида и исследовали в лаборатории. Всего собрано 150 экз. (по 75 экз. из каждого района).

Все измерения и подсчёты выполнены в соответствии с разработанными для данной группы рыб методиками (Черешнев и др., 2003) с некоторыми дополнениями. Пластические признаки измеряли на левой стороне тела штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Измерения представлены отдельно для трёх размерных групп: *TL* 70.1–90.0, 90.1–110.0 и 110.1–130.0 мм (по 25 экз. в каждой выборке).

Для подсчёта лучей в плавниках, позвонков и жаберных лучей были изготовлены ализариновые препараты (Якубовски, 1970), всего 50 экз. (по 25 экз. из каждого района исследования). В число позвонков включали уростилярный. Для выявления морфологической изменчивости исследовали 19 пластических и шесть меристических признаков. В связи с тем что представители данного вида обладают способностью значительно изменять свою окраску даже в течение суток, приспосабливаясь тем самым к постоянно меняющимся условиям окружающей среды (Виноградов, 1949), особенности окраски не анализировали.

В тексте приняты следующие обозначения: *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина, *H* –

наибольшая высота тела,  $H_A$  – высота тела у начала анального плавника, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *io* – межглазничное расстояние, *lmx* – длина верхней челюсти, *cr–D* – расстояние между передним краем медиальной поры и началом спинного плавника, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *cH* – высота головы через затылок; *lP*, *lC* – длина грудного и хвостового плавника; *lA*, *lD* – длина основания анального и спинного плавника; *hA*, *hD* – их наибольшая высота; *aD*, *aA* – антедорсальное и антеанальное расстояния; *hCo*, *lCo* – высота и длина основания межглазничного гребня; *A*, *D*, *P* – число лучей в анальном, спинном и грудном плавниках; *vert.a*, *vert.c.*, *vert.* – число позвонков туловищных, хвостовых и общее.

Результаты обработаны статистически при помощи стандартного пакета программ Microsoft Excel 2007. Достоверность различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все рыбы обеих исследованных выборок обладали большинством признаков, характерных для представителей данного вида: малым числом преуральных позвонков с широкими невральными отростками в хвостовом отделе – 0–3 (в среднем 1), числом тонких колючек *D* 7–16 (10.9), началом чешуйного покрова над 15–20-м лучами *A* (Макушок, 1958; Шейко, 2012). Различались выборки

следующим: у экземпляров из Тауйской губы анальный плавник начинается под 17–18-м лучом *D*, из Авачинской губы — под 17–19-м лучом *D*. Число последних укороченных колючек в *D* составило 2–3 (2.6) у тауйских экземпляров и 2–3 (2.7) — у авачинских.

Результаты измерения пластических признаков приведены в табл. 1. Все петушки двух выборок обладают следующими признаками: тело удлинённое, низкое, умеренно вертикально морщинистое, сжатое с боков, *H* укладывается 6.3–10.6 (7.8) раза в *SL*. Голова небольшая, 5.6–7.8 (6.8) раза в *SL*. Рыло немного больше диаметра глаза и составляет 3.1–6.5 (4.4) раза в *s*. Глаза округлые, умеренной величины. Рот косой, относительно небольшой, заходит за вертикаль переднего края глаза или до его середины. Грудные плавники небольшие, их длина примерно в два раза меньше *H*, хвостовой плавник округлый, его длина в два раза меньше *s*. Кожистый гребень на голове длинный, доходит до вертикали края предкрышки, его высота примерно равна межглазничному промежутку.

Бурый морской петушок из двух удалённых районов достоверно различается по большинству исследованных пластических признаков. Индексы таких признаков, как *s*, *cH*, *ao*, *lmx*, *lP*, *lC*, *aD*, *H*, *H<sub>A</sub>*, *hD*, у камчатских петушков достоверно выше, чем у тауйских, причём некоторые параметры головы превышают показатели тауйских экземпляров почти в два раза (*io*, *cr*—*D*, *hC<sub>o</sub>*). Охотоморские петушки характеризуются достоверно большими индексами *o*, *lCo*, *lD*; *lA* превышает показатель камчатских петушков только у крупных особей размерной группы *TL* 110.1–130.0 мм. Достоверные различия не выявлены только по двум признакам — *aA* и *hA*.

Сеймосенсорная система головы образована крупными, заметными порами. У всех особей носовых пор 2, в надглазничном канале 1–3 (2.0), в предкрышечном канале 5–6 (5.9); в нижнечелюстном канале 4. Число пор в подглазничном канале 5–7 (у тауйских экземпляров среднее значение 6.0, у авачинских — 5.9), число заглазничных пор у тауйских экземпляров 5–8 (6.9), у авачинских — 6–8 (7.0). Туловищная сеймосенсорная система представлена двумя ветвями открыто сидящих невромастов. Проходящая вдоль тела средняя линия невромастов хорошо развита и достигает основания хвостового плавника. Спинальная линия невромастов заканчивается примерно на вертикали основания анального плавника, заходя немного за неё. Поры авачинских петушков в отличие от пор тауйских более крупные и заметные.

У петушков обеих выборок зубы на челюстях мелкие, клыковидные. Зубы верхней челюсти расположены в два–три неполных ряда, с дополнительными одиночными зубами между ними. От симфизима к краю кости их размер уменьшается,

самые крупные (два–три зуба) расположены в её медиальной части. Зубы внутреннего и внешнего рядов примерно равного размера или зубы внешнего ряда крупнее. На нижней челюсти зубы расположены в три–четыре ряда. У симфизиса, а также во внешнем ряду зубы крупнее внутренних и тех, что расположены по краям. На сошнике и нёбных костях зубы повторяют форму челюстных, но более мелкие и близко сидящие; расположены по переднему краю обеих костей, иногда в несколько рядов.

Значения изученных меристических признаков приведены в табл. 2. У всех экземпляров *D* LX–LXIV, *A* I 42–45, *P* 9–10, *vert.* 16–19 + 45–48 = 63–67, *r. br.* по пять справа и слева. В целом показатели счётных признаков из обеих выборок соответствуют ранее опубликованным данным (Андряшев, 1954; Поезжалова-Чегодаева, 2017). Однако между исследованными выборками выявлены достоверные различия в числе позвонков: у тауйских петушков *vert.a.* больше, чем у камчатских (18.6 против 17.3), а *vert.c.*, наоборот, меньше (46.7 против 47.3). Диапазон варьирования некоторых меристических признаков (*A*, *vert.a.*, *vert.c.*), а также максимальные значения некоторых из них в выборке из Берингова моря больше, чем из Охотского.

Чётко выраженная аллометрическая изменчивость не выявлена. При сравнении особей разного размера обнаружен положительный аллометрический рост лишь по некоторым пропорциям головы (*lmx*, *cH*, *hCo*). Увеличение *lmx* и *cH*, скорее всего, связано с переходом к более активному питанию, а повышение *hCo*, возможно, с достижением половой зрелости.

Большинство значений счётных признаков вполне укладывается в пределы морфологической изменчивости этого вида из других районов его ареала, а имеющиеся отличия пластических характеристик не превышают популяционный уровень (Линдберг, 1938; Колпаков, Мирошник, 2007; Земнухов, 2018). Исследованные экземпляры *A. alectrolophus* от морфологически близкого вида — *A. benjamini* — отличаются более короткой головой (*s* 5.6–7.8 (6.7) против 5.8–6.1 (6.0) раза в *SL*), низким телом у начала *A* (*H<sub>A</sub>* 7.1–12.3 (9.1) против 7.4–8.7 (7.8) раза в *SL*), меньшей длиной верхней челюсти, не выходящей за вертикаль заднего края орбиты (Шейко, 2012). От остальных видов рода изученные экземпляры также значительно отличаются: от *A. markevichi* более высоким телом у начала *A* (*H<sub>A</sub>* 7.1–12.3 (9.1) против 10.2–14.1 (12.9) раза в *SL*) и большим числом последних укороченных колючек *D* (2–3 (2.7) против 1–1 (1.0)); от *A. mutsuensis* и *A. cirratus* — большим числом лучей в *D* (60–64 (61.6) против соответственно 56–59 (57.5) и 57–61 (59.3)) и *P* (9–10 (9.8) против 8–10 (8.8) и 8–10 (8.9)), а также боль-



**Таблица 1.** Пластические признаки бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Тауйской губы Охотского моря и Авачинской губы Берингова моря

Признак	TL 70.1–90.0 мм		t	TL 90.1–110.0 мм		t	TL 110.1–130.0 мм		t
	Тауйская губа	Авачинская губа		Тауйская губа	Авачинская губа		Тауйская губа	Авачинская губа	
TL, мм	75.0–89.3 83.6	76.0–87.0 80.9		90.3–109.3 100.0	91.0–108.0 97.1		110.4–124.0 115.1	111.1–130.0 119.2	
SL, мм	69.1–84.0 77.9 ± 0.74	69.0–81.0 74.6 ± 0.90		84.8–101.0 92.8 ± 1.10	83.0–99.0 89.6 ± 1.0		101.5–115.0 106.7 ± 0.82	102.0–122.0 109.7 ± 1.22	
B % SL									
c	12.7–16.0 14.3 ± 0.14	14.8–17.8 16.0 ± 0.16	<b>8.0</b>	13.3–15.2 14.2 ± 0.10	13.0–17.0 15.2 ± 0.21	<b>4.30</b>	13.2–15.5 14.5 ± 0.12	13.3–17.6 15.1 ± 0.18	<b>2.77</b>
o	2.3–3.3 2.7 ± 0.05	1.9–3.1 2.5 ± 0.07	<b>2.32</b>	2.1–3.2 2.7 ± 0.05	2.0–3.4 2.3 ± 0.06	<b>5.12</b>	1.9–2.9 2.5 ± 0.05	1.7–2.9 2.4 ± 0.08	1.06
ao	2.1–3.7 2.9 ± 0.08	3.0–5.4 4.0 ± 0.40	<b>2.70</b>	2.2–4.0 3.0 ± 0.10	3.0–4.7 3.6 ± 0.1	<b>4.24</b>	2.1–4.2 3.0 ± 0.08	2.7–5.1 3.8 ± 0.14	<b>4.96</b>
l <sub>mx</sub>	4.0–5.5 4.6 ± 0.08	4.9–6.9 5.9 ± 0.13	<b>8.52</b>	3.6–5.6 4.6 ± 0.10	5.1–7.9 6.5 ± 0.13	<b>11.58</b>	4.0–6.3 5.0 ± 0.11	5.3–6.9 6.3 ± 0.08	<b>9.56</b>
l <sub>P</sub>	4.7–7.2 5.9 ± 0.13	6.2–8.6 7.4 ± 0.13	<b>8.16</b>	4.9–7.6 6.0 ± 0.12	5.2–8.3 6.5 ± 0.11	<b>3.07</b>	4.8–7.1 6.2 ± 0.11	4.7–9.1 7.0 ± 0.20	<b>3.50</b>
l <sub>C</sub>	5.2–8.4 7.0 ± 0.14	6.6–10.2 7.8 ± 0.16	<b>3.76</b>	5.2–8.6 6.9 ± 0.18	6.7–10.6 7.8 ± 0.18	<b>3.54</b>	5.7–8.6 7.2 ± 0.13	6.6–10.4 8.3 ± 0.20	<b>4.61</b>
aA	33.7–42.4 39.5 ± 0.35	37.5–45.7 40.4 ± 0.40	1.69	34.3–41.7 38.5 ± 0.34	36.4–43.7 39.1 ± 0.30	1.32	36.0–41.1 39.2 ± 0.25	38.4–46.1 39.9 ± 0.41	1.46
aD	14.0–15.3 14.6 ± 0.10	14.4–18.3 16.4 ± 0.22	<b>7.45</b>	13.0–16.1 14.5 ± 0.15	12.7–17.8 15.8 ± 0.29	<b>3.98</b>	12.9–15.9 14.0 ± 0.15	14.1–18.6 15.8 ± 0.24	<b>6.36</b>
H	9.9–13.9 11.9 ± 0.23	9.4–14.2 12.6 ± 0.21	<b>2.25</b>	10.5–13.6 12.0 ± 0.15	11.7–15.3 13.6 ± 0.30	<b>4.77</b>	10.6–13.8 12.3 ± 0.16	11.5–15.7 13.3 ± 0.24	<b>3.47</b>
H <sub>A</sub>	9.3–11.4 10.5 ± 0.11	8.1–12.8 11.0 ± 0.21	<b>2.11</b>	9.5–12.6 10.7 ± 0.14	9.4–13.2 11.5 ± 0.20	<b>3.28</b>	9.0–11.6 10.4 ± 0.15	8.5–14.0 11.5 ± 0.26	<b>3.66</b>
l <sub>A</sub>	57.0–63.5 60.3 ± 0.31	57.1–65.7 59.8 ± 0.38	1.02	56.0–63.2 60.4 ± 0.40	56.1–65.9 60.4 ± 0.30	0	55.3–62.2 59.8 ± 0.30	54.6–63.7 58.7 ± 0.32	<b>2.51</b>
l <sub>D</sub>	84.7–89.1 86.3 ± 0.22	74.3–93.1 83.9 ± 0.85	<b>2.73</b>	83.6–90.2 86.9 ± 0.29	82.9–93.6 85.7 ± 0.47	<b>2.17</b>	83.6–88.9 86.8 ± 0.24	79.1–93.1 85.2 ± 0.50	<b>2.88</b>
h <sub>A</sub>	2.8–4.3 3.1 ± 0.10	2.5–4.2 3.2 ± 0.07	0.82	2.0–3.7 3.0 ± 0.01	2.0–4.3 2.8 ± 0.12	1.66	2.8–4.4 3.2 ± 0.05	2.9–4.3 3.4 ± 0.10	1.79
h <sub>D</sub>	2.7–5.0 4.3 ± 0.07	2.5–6.9 5.8 ± 0.12	<b>10.8</b>	2.5–4.9 3.9 ± 0.06	3.1–7.4 5.1 ± 0.11	<b>9.58</b>	2.4–4.9 4.1 ± 0.07	2.8–7.4 5.3 ± 0.14	<b>7.67</b>
B % c									
cH	51.6–67.0 57.9 ± 0.75	57.1–75.0 66.0 ± 1.0	<b>6.48</b>	52.7–67.1 58.8 ± 0.70	61.5–84.6 76.0 ± 1.25	<b>12.01</b>	52.9–64.7 59.1 ± 0.60	73.3–85.5 78.9 ± 0.89	<b>18.45</b>
o	16.0–23.5 19.0 ± 0.40	14.3–20.0 16.7 ± 0.24	<b>4.93</b>	14.6–23.9 19.2 ± 0.43	12.5–21.4 15.5 ± 0.42	<b>6.16</b>	13.0–21.4 17.3 ± 0.40	12.8–21.4 16.4 ± 0.58	1.28
io	6.3–9.5 8.2 ± 0.20	7.7–18.2 13.9 ± 0.72	<b>7.63</b>	6.3–9.7 8.1 ± 0.14	13.3–21.4 15.5 ± 0.39	<b>17.86</b>	6.2–11.0 7.9 ± 0.24	11.1–18.8 14.8 ± 0.54	<b>11.68</b>

Таблица 1. Окончание

Признак	TL 70.1–90.0 мм		<i>t</i>	TL 90.1–110.0 мм		<i>t</i>	TL 110.1–130.0 мм		<i>t</i>
	Тауйская губа	Авачинская губа		Тауйская губа	Авачинская губа		Тауйская губа	Авачинская губа	
<i>ao</i>	15.4–26.0 $20.3 \pm 0.57$	18.2–31.4 $25.4 \pm 0.12$	<b>8.76</b>	15.3–27.3 $21.5 \pm 0.65$	20.0–30.7 $24.1 \pm 0.58$	<b>2.98</b>	15.4–27.5 $20.0 \pm 0.57$	18.7–31.2 $24.4 \pm 0.56$	<b>5.51</b>
<i>lmx</i>	27.5–36.6 $32.3 \pm 0.43$	30.7–45.4 $36.8 \pm 0.88$	<b>4.59</b>	26.4–38.3 $32.3 \pm 0.57$	33.3–46.1 $41.7 \pm 0.74$	<b>10.06</b>	26.9–39.2 $34.2 \pm 0.56$	33.3–44.4 $40.9 \pm 0.59$	<b>8.24</b>
<i>cr-D</i>	10.3–24.3 $18.6 \pm 0.67$	16.6–33.3 $28.3 \pm 0.79$	<b>9.36</b>	13.3–23.9 $18.5 \pm 0.59$	20.0–33.3 $26.7 \pm 0.93$	<b>7.45</b>	13.7–27.1 $20.5 \pm 0.71$	12.5–33.3 $25.6 \pm 1.03$	<b>4.08</b>
<i>hCo</i>	5.4–14.5 $8.4 \pm 0.44$	8.3–25.0 $14.6 \pm 0.84$	<b>6.54</b>	5.2–16.6 $9.1 \pm 0.46$	6.6–28.6 $16.2 \pm 0.89$	<b>7.09</b>	5.7–15.6 $9.6 \pm 0.42$	6.5–25.0 $16.2 \pm 0.93$	<b>6.47</b>
<i>lCo</i>	52.5–71.6 $63.9 \pm 0.89$	45.4–66.6 $57.4 \pm 1.20$	<b>4.35</b>	53.7–76.3 $63.0 \pm 1.13$	46.1–75.0 $59.1 \pm 1.21$	<b>2.36</b>	49.6–71.8 $59.6 \pm 0.91$	47.0–68.7 $57.4 \pm 0.60$	<b>2.02</b>

**Примечание.** TL – общая длина, SL – стандартная длина, c – длина головы, o – горизонтальный диаметр глаза, ao – длина рыла, lmx – длина верхней челюсти; IP, IC – длина грудного и хвостового плавников; aA, aD – антеанальное и антедорсальное расстояния; H – наибольшая высота тела, H<sub>A</sub> – высота тела у начала анального плавника; lA, lD – длина оснований анального и спинного плавников; hA, hD – наибольшая высота анального и спинного плавников, cH – высота головы через затылок, io – межглазничное расстояние, cr-D – расстояние между передним краем медиальной поры и началом D; hCo, lCo – высота и длина основания межглазничного гребня. Здесь и в табл. 2: над чертой – пределы варьирования признака, под чертой – среднее значение и его ошибка; *t* – критерий Стьюдента, полужирным шрифтом выделены достоверно различимые признаки ( $p < 0.05$ ).

Таблица 2. Меристические признаки бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Тауйской губы Охотского моря и Авачинской губы Берингова моря (по 25 экз.)

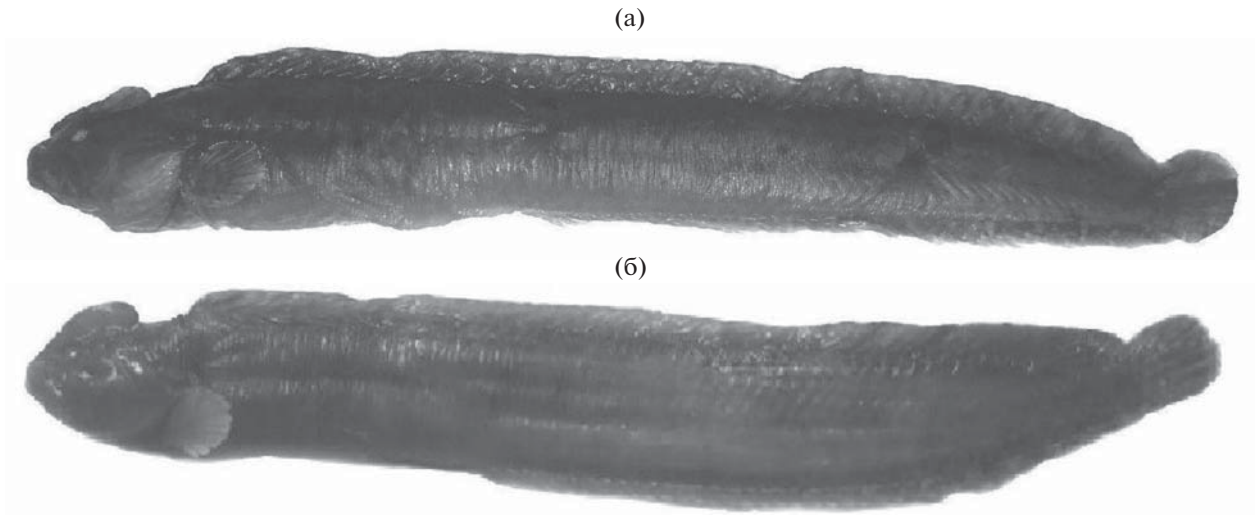
Признак	Тауйская губа	Авачинская губа	<i>t</i>
<i>D</i>	60–64 $61.5 \pm 0.30$	60–64 $61.8 \pm 0.23$	0.79
<i>A</i>	41–45 $43.4 \pm 0.19$	42–47 $43.7 \pm 0.30$	0.84
<i>P</i>	9–10/9–10 $9.8 \pm 0.01/9.7 \pm 0.08$	9–10/9–10 $9.8 \pm 0.06/9.9 \pm 0.06$	0/2.0
<i>vert.a.</i>	17–19 $18.6 \pm 0.17$	16–19 $17.3 \pm 0.13$	<b>6.07</b>
<i>vert.c.</i>	45–48 $46.7 \pm 0.18$	45–49 $47.3 \pm 0.20$	<b>2.23</b>
<i>vert.</i>	63–67 $64.8 \pm 0.22$	63–67 $64.6 \pm 0.30$	0.54

**Примечание.** A, D – число лучей в анальном и спинном плавниках; P – число лучей в правом/левом грудных плавниках, *vert.a* – число туловищных позвонков, *vert.c.* – число хвостовых позвонков, *vert.* – общее число позвонков.

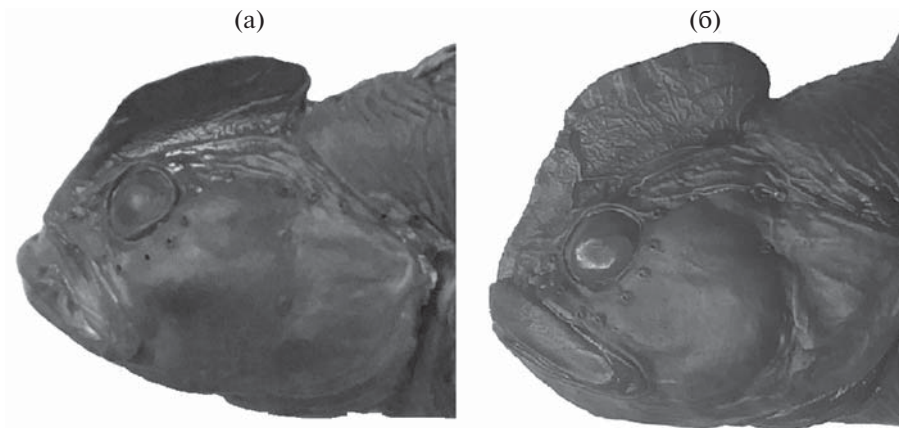
шим числом позвонков (*vert.* 63–67 (64.7) против 60–63 (61.9) и 61–65 (63.1)); от *A. gallinus* – меньшей длиной *C* (*IC* 1.6–2.4 (1.9) против 1.5–1.7 (1.6) раза в *c*) и меньшим числом тонких колючек в *D* (7–16 (10.9) против 15–17 (15.8)) (Шейко, 2012).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнивая полученные данные с опубликованными ранее (Линдберг, 1938; Колпаков, Мирошник, 2007; Поезжалова-Чегодаева, 2017; Земну-



**Рис. 2.** Бурый морской петушок *Alectrias alectrolophus*: а – самка *TL* 91.2 мм, Тауйская губа Охотского моря; б – самка *TL* 92.0 мм, Авачинская губа Берингова моря.



**Рис. 3.** Форма заглазничного гребня у бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus*: а – самец *TL* 109.2 мм, Тауйская губа; б – самец *TL* 102.7 мм, Авачинская губа.

хов, 2018), следует отметить расширение границ предельных значений исследуемых признаков: у петушков из Охотского моря – по минимальным значениям *lC*, *hD*, *hA*, *lmx*, *cH*, *io*, у петушков из Берингова моря – как по минимальным (*H*, *lD*, *hA*, *o*, *lCo*), так и по максимальным значениям (*ao*, *lmx*, *cH*, *lP*, *lC*, *aD*, *lD*, *H*, *hD*, *lA*). В целом степень варьирования значений признаков у камчатских петушков по большинству параметров выше, чем у тауйских.

Рыбы двух выборок хорошо различаются визуально по высоте и форме межглазничного гребня (рис. 2, 3): предельные и средние значения высоты гребня авачинских петушков (рис. 2б, 3б) в два раза больше, чем у тауйских (рис. 2а, 3а). У всех экземпляров из Тауйской губы по всей своей длине гребень приблизительно равной высоты, а его

задняя сторона имеет ровный край. Аналогичная форма гребня отмечена у *A. alectrolophus* из Японского моря (Колпаков, Мирошник, 2007). Петушки из Берингова моря имеют более развитый и длинный, но менее широкий гребень, высота которого сильно увеличивается в районе заглазничной зоны; край гребня имеет округлую форму. Рыбы визуально отличаются также формой заглазничного профиля головы: у тауйских экземпляров он более выпуклый, чем у авачинских.

По данным сравнительного морфологического анализа, выборки *A. alectrolophus* из удалённых районов достоверно различаются по большинству из исследованных признаков. Наибольшие расхождения выявлены по таким пластическим признакам, как *c*, *cH*, *ao*, *o*, *io*, *lmx*, *cr-D*, *hCo*, *lCo*, *lP*, *lC*, *lD*, *aD*, *H*, *H<sub>A</sub>*, *hD*; среди меристических – по

*vert.a* и *vert.c*. Визуально тауйские и авачинские особи хорошо различаются формой и размерами межглазничного гребня и размерами пор сейсмостенной системы.

В целом полученные данные показали наличие географической изменчивости *A. alectrolophus* из Охотского (и, судя по сходству гребня, возможно, Японского) и Берингова морей. Это можно объяснить несколькими причинами. Для бурого морского петушка (обитателя литорали), как и для большинства представителей семейства Stichaeidae, характерна низкая степень миграционной активности, которая обеспечивает достаточно высокий уровень изоляции популяций. Но наиболее важным фактором, способствующим возникновению морфологических различий, на наш взгляд, может быть адаптация рыб к разным условиям открытой литорали. Тауйская и Авачинская губы значительно различаются по гидрологическим условиям (температуре воды, солёности, наличию различных течений) (Шершенкова, Чернявский, 2006; Потапов, 2014), приспосабливаясь к которым, петушки эволюционируют в разных направлениях. Например, известно, что особенности формы тела и внешнего строения рыбы зависят от условий обитания (Амосов, 1962). Уменьшение размеров головы и смещение непарных плавников вперёд, которое в нашем исследовании выявлено у тауйских экземпляров, принято рассматривать как адаптацию к увеличению подвижности рыбы или к увеличению скорости течения (Алеев, 1963). В зависимости от температуры воды изменяется число позвонков, что обнаруживается у двух сравниваемых выборок. Подобные изменения связывают с ускорением или замедлением эмбрионального развития, которое также зависит от условий окружающей среды. Кроме того, есть данные о связи меристических признаков с солёностью воды, что отмечено, например, у живородящей бельдюги *Zoarces viviparus* (Schmidt, 1921).

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что изменчивость бурого морского петушка имеет двоякую природу и обусловлена как прерывистостью ареала, так и адаптацией к обитанию в разных биотопах.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Изд-во АН СССР, 247 с.
- Амосов В.А. 1962. Форма тела как показатель условий жизни: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л.: ЛГПИ, 12 с.
- Андряшев А.П. 1954. Рыбы Северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Балушкин А.В., Шейко Б.А., Природина В.П. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei. Семейства Bathymasteridae, Zoarcidae, Cryptacanthodidae, Ptilichthyidae, Zaproridae. Подотряд Icosteioidei. Семейство Icosteidae // Исследования фауны морей. Т. 71 (79). СПб.: ЗИН РАН, 196 с.
- Виноградов К.А. 1949. О сезонных изменениях состава икhtiофауны Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоол. журн. Т. 28. Вып. 6. С. 573–574.
- Земнухов В.В. 2018. Половой диморфизм бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814) (Pisces: Stichaeidae) // Биология моря. Т. 44. № 1. С. 66–67.
- Колтаков Е.В., Мирошник В.В. 2007. Бурый морской петушок *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) – новый представитель холоднолюбивой икhtiофауны в водах Северного Приморья // Вопр. икhtiологии. Т. 47. № 2. С. 262–265.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Линдберг Г.У. 1938. О родах и видах рыб сем. Blenniidae (Pisces), близких к роду *Anoplarchus* // Тр. Гидробиол. экспедиции ЗИН АН СССР 1934 г. на Японское море. Вып. 1. С. 499–514.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 463 с.
- Макушок В.М. 1958. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeidae, Bennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 25. С. 3–129.
- Мурашева М.Ю., Токранов А.М. 2017. Половой диморфизм и размерно-половая структура бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 44. С. 44–49. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2017.44.44-49>
- Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2017. Некоторые аспекты морфологии и биологии бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) о. Сфафарьева, север Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 83–90.
- Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2018. Доминирующие виды рыб литоральной зоны Тауйской губы Охотского моря // Матер. Междунар. науч. конф. “Биологические проблемы Севера”. Магадан. С. 460–462.
- Потапов В.В. 2014. Гидрологическая характеристика Авачинской губы // Фундамент. исследования. № 9. Ч. 10. С. 2227–2231.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2016. Размерный состав бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) Авачинской бухты (Восточная Камчатка) // Матер. XVII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 252–256.
- Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2018. Икhtiофауна литорали Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) // Вопр. икhtiологии. Т. 58. № 4. С. 422–427. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040161>
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 206 с.

- Чегодаева Е.А. 2005. Новые данные по морфологии и биологии морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) Тауйской губы Охотского моря // Матер. VI науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 256–258.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В. 2003. Новый для фауны России вид морского петушка — *Alectrias mitsuensis* (Stichaeidae) из Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 744–748.
- Шейко Б.А. 2012. *Alectrias markevichi* sp. nov. — новый вид петушков (Perciformes: Stichaeidae: Alectriinae) из сублиторали Японского моря и прилежащих вод // Там же. Т. 52. № 3. С. 295–308.
- Шершенкова С.А., Чернявский В.И. 2006. Гидрологический режим акватории // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 173–191.
- Якубовски М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc. 1037 p. + 40 pl.
- Schmidt Y. 1921. Racial investigations. 7. Annual fluctuations of racial characters in *Zoarces viviparus* L. // Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg. V. 14. № 15. P. 1–24.

УДК 597.5

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ ГЛУБОКОВОДНЫХ УДИЛЬЩИКОВ ИЗ СЕМЕЙСТВ LINOPHRYNIDAE И HIMANTOLOPHIDAE

© 2020 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

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

<sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 19.08.2019 г.

После доработки 06.09.2019 г.

Принята к публикации 18.09.2019 г.

Приведены новые сведения о морфологии и распространении двух недостаточно изученных видов цератиоидных удильщиков – *Linophryne pennibarbata* и *Himantolophus appeli*. Вид *L. pennibarbata* впервые встречен в Индийском океане. Новый экземпляр отличается от рыб типовой серии по деталям строения придатков эски и задней ветви гиоидного усика. Обсуждена онтогенетическая изменчивость в строении эски *L. pennibarbata*; показано, что длина дистального придатка эски и его боковых ответвлений, а также число отростков задней (непарной) ветви гиоидного усика у этого вида подвержены значительной индивидуальной изменчивости, не связанной с ростом. Выявлено, что отмечавшиеся ранее различия в размерах и пигментации дистальных придатков эски у *H. appeli* не могут быть связаны с онтогенетической изменчивостью, как это предполагалось, а свидетельствуют о сборной природе этого вида. Приводятся основания для закрепления названия *H. appeli* за формой с короткими, интенсивно пигментированными (кроме самых кончиков) дистальными придатками.

**Ключевые слова:** Ceratioidei, *Linophryne pennibarbata*, *Himantolophus appeli*, Индийский океан, диагностические признаки, онтогенетическая изменчивость.

DOI: 10.31857/S0042875220040207

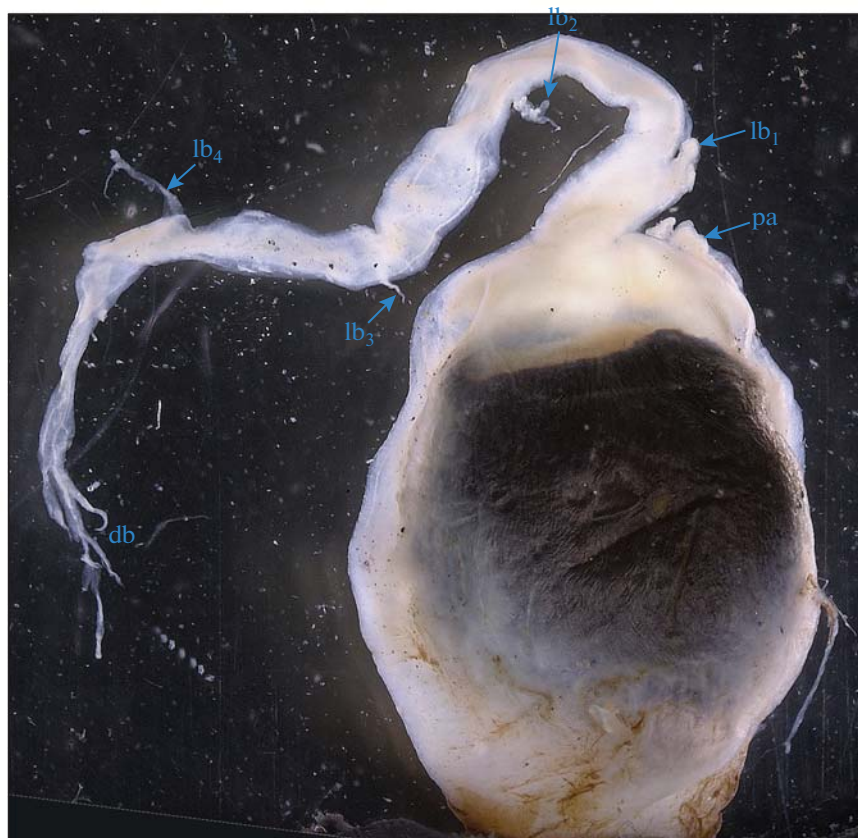
Цератиоидные удильщики (подотряд Ceratioidei) представляют наиболее разнообразную в таксономическом отношении группу батипелагических рыб, населяющих глубины свыше 1000 м. Этот подотряд включает 11 семейств, 35 родов и около 170 видов (Pietsch, 2009; Fricke et al., 2019), надежная видовая диагностика которых в большинстве случаев возможна только по самкам, прошедшим метаморфоз, и только по одной морфологической структуре – эске, представляющей собой тканевое дистальное утолщение иллиция (модифицированной первой спинной колючки), обычно заключающее внутри светящийся орган и несущее на своей поверхности разнообразные придатки. Иллиций отсутствует у монотипического семейства Neoceratiidae, а светящийся орган внутри эски – у представителей семейства Caulophrynidae и у рода *Rhynchactis* из Gigantactinidae. В некоторых семействах (Caulophrynidae, Melanocetidae) эска имеет довольно простое и однообразное строение, и в видовой диагностике используются другие морфологические структуры; наконец, у видов рода *Linophryne* имеется своеоб-

разный гиоидный усик, строение которого также видоспецифично (Pietsch, 2009). Во всех остальных родах Ceratioidei видовая диагностика основывается исключительно на особенностях строения придатков эски, специфичных для каждого вида и в то же время подверженных онтогенетической и индивидуальной изменчивости. Хотя с момента описания первого представителя этой группы (Reinhardt, 1837 – цит. по: Pietsch, 2009) накоплен обширный материал, ряд видов остаются известными только по голотипам или единичным экземплярам, что осложняет оценку вариабельности диагностически значимых структур. Как и другие бати- и абиссопелагические рыбы, преимущественно связанные с глубинами 1500–2000 м и более, цератиоидные удильщики характеризуются очень обширными видовыми ареалами и крайне слабой степенью эндемизма, однако многие виды известны по единичным находкам из двух или трёх океанов, из-за чего их ареалы продолжают оставаться окончательно не выясненными.

(a)



(б)



**Рис. 1.** *Linophryne pennibarbata* ЗММУ № 21690, *SL* 55 мм: а – общий вид; б – эска (масштаб – 3,5 мм): db – концевые ответвления дистального придатка, lb<sub>1-4</sub> – боковые ответвления дистального придатка, pa – задний придаток.

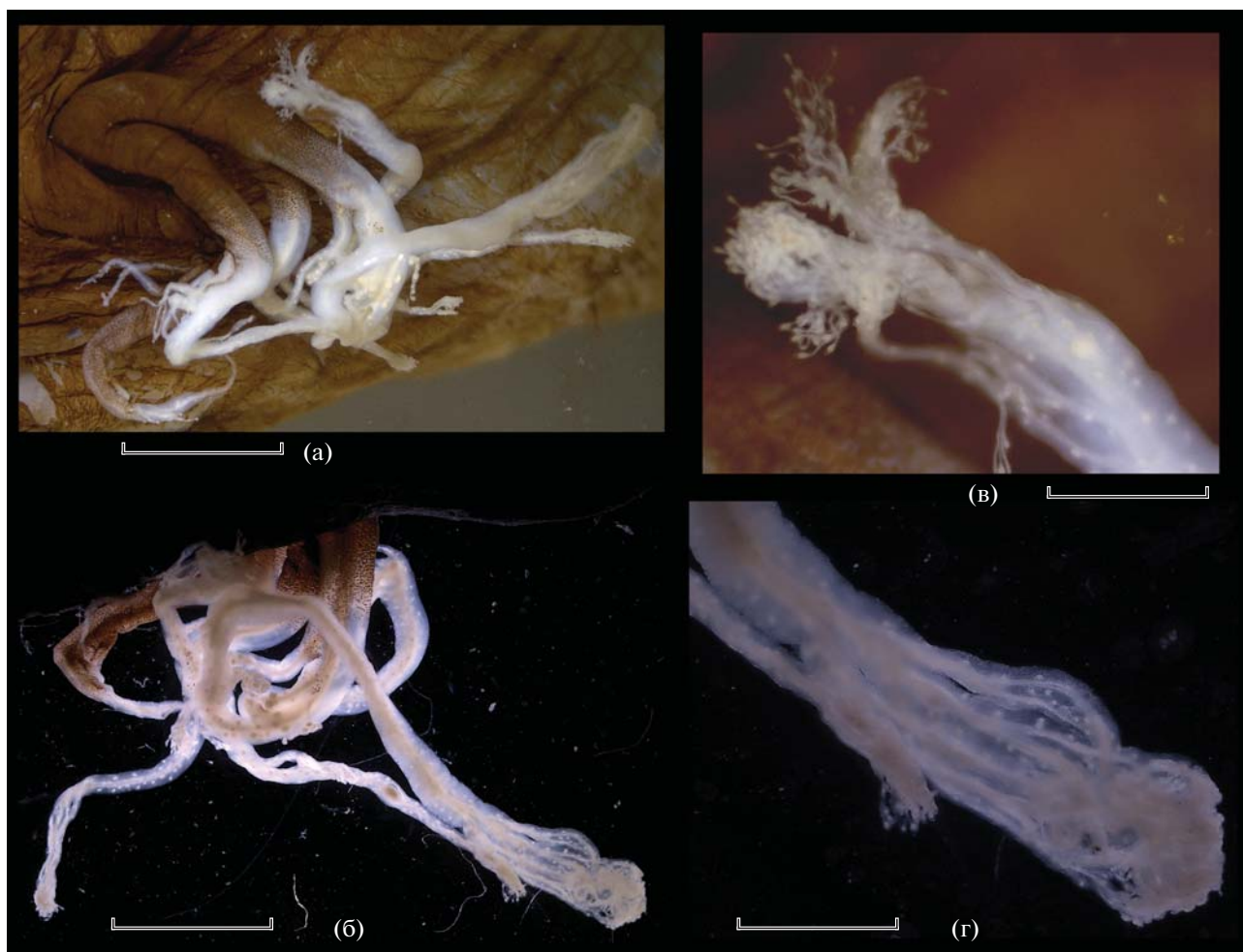


Рис. 2. *Linophryne pennibarbata* ЗММУ № 21690, *SL* 55 мм, гиоидный усик: а, б – общий вид (а – вид спереди и сверху, б – вид сзади); в – конечное разветвление передней ветви; г – то же задней ветви. Масштаб: а, б – 3, в, г – 1 мм.

В настоящей работе сообщается о новых экземплярах двух редких видов удильщиков из семейств *Linophrynidae* и *Himantolophidae*. Некоторые детали их морфологии позволяют существенно уточнить индивидуальную и онтогенетическую изменчивость диагностически значимых структур; кроме того, рассматриваемый вид линофрины впервые указывается для Индийского океана.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Этикеточные данные приведены при видовых описаниях. Изученный материал хранится в коллекциях Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ) и Института океанологии РАН, Москва (ИО РАН). Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Bertelsen, 1980; Bertelsen, Krefft, 1988; Pietsch, 2009). Показатели счётных значений одних и тех же признаков на разных сторонах тела одной рыбы разделены знаком “/”. В тексте ис-

пользованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные и хвостовой плавники, э/с – экспедиционное судно.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Linophryne pennibarbata* Bertelsen, 1980

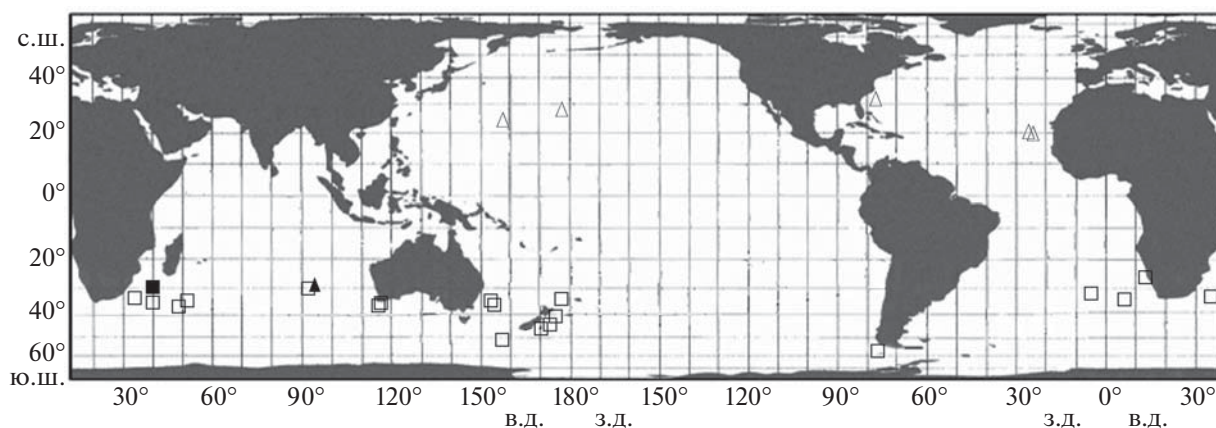
(рис. 1–3)

Материал. ЗММУ № 21690 (из ИО РАН), 1 экз. *SL* 55 мм (рис. 1а), э/с “Фиолент”, рейс 7(9), трал 38, 03.08.1977 г., 31°09′ ю.ш., 94°49′ в.д., глубина 1050 м.

Описание. *D* 3, *A* 3, *P* 15/16, *C* 4 + 4 (3 + 3 ветвистых). Зубов на *praemaxillare* 13/14, *dentale* 12/13, *vomere* 1 (центральный), *palatinum* 0, фарингобраниальных зубов 5/5. Зубы на *praemaxillare* расположены в один ряд, на *dentale* – в два.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина рыла 21.8, горизонтальный диаметр глаза 6.4, ширина головы на уровне *sphenotica* 27.3, длина сфе-





**Рис. 3.** Известные места ловов экземпляров *Linophryne pennibarbata* (▲, △) и *Himantolophus appellii* (■, □), описанных в статье (▲, ■) и по литературным данным (△, □). В некоторых случаях один значок может отображать более одной поимки.

нотикального шипа 7.3, длина верхней челюсти 40.0, длина наибольшего зуба praemaxillare и dentale соответственно 8.2 и 12.7, длина иллиция с птеригофором и эской 43.6, длина эски и её дистального придатка соответственно 10.0 и 18.2, длина *P* и *C* соответственно 27.3 и 41.8.

Эска с длинным дистальным придатком, несущим четыре пары очень коротких супротивных боковых ответвлений и пучок длинных филаментов на вершине, и очень коротким утолщённым задним придатком; на заднем крае эски имеется тонкий одиночный филамент (рис. 16). Гиоидный усик состоит из трёх ветвей, правая и левая передние ветви которых разделяются на две у самого основания, а задняя ветвь не подразделена (рис. 2а, 2б). От этих ветвей отходят немногие боковые веточки второго порядка, в их толще заключены многочисленные светящиеся тельца; дистальные концы ветвей мелко ветвятся и густо покрыты светящимися тельцами (рис. 2в, 2г). Ветви гиоидного усика пигментированы лишь в их основной части (немногим далее уровня разветвления передних ветвей, где сплошная пигментация распадается на разрозненный меланофорный крап).

**З а м е ч а н и я.** Изученный экземпляр отнесён к *L. pennibarbata* на основании наличия у него длинного дистального придатка эски, несущего боковые и дистальные филаменты, двух парных (передних) и единственной (задней) непарной ветви гиоидного усика (Bertelsen, 1980; Pietsch, 2009). До сих пор данный вид был известен только по 11 самкам *SL* 35–52 мм на разных стадиях метаморфоза из западной и восточной частей Северной Атлантики и из центральной части Северной Пацифики (Pietsch, 2009). В Индийском океане этот вид отмечается впервые (рис. 3). Он несколько крупнее ранее известных экземпляров.

Питч (Pietsch, 2009) указывает 1 экз. *SL* 52 мм, но особенности строения его эски остались неопи- санными. Согласно Бертельсену (Bertelsen, 1980), данный вид при завершённом метаморфозе (*SL* 40–47 мм) характеризуется очень длинным дистальным придатком эски (45–60% *SL*), несущим до пяти пар довольно длинных (около 3–6 раз в длине придатка, судя по рис. 6А из цитируемой работы) супротивных боковых ответвлений и на вершине неветвящимся, либо несущим пару филаментов; два боковых ответвления в основании придатка всегда длиннее и толще остальных (Bertelsen, 1980. Fig. 7). В онтогенезе дистальный придаток сначала имеет вид трёх бугорков (при *SL* 35–36.5 мм), затем становится трёхветвистым (два более коротких (около половины–третьи длины основного ствола), но толстых боковых ответвления) (*SL* 36.5–43 мм), его длина составляет 5–13% *SL* (Bertelsen, 1980. Figs. 6Е, 7). Таким образом, метаморфоз у *L. pennibarbata* довольно растянут и не совсем коррелирует с *SL*, поскольку один из паратипов при *SL* 40 мм имеет дефинитивное строение эски, а другой при *SL* 43 мм проявляет лишь начальные стадии дифференцировки дистального придатка эски (Bertelsen, 1980). Изученный экземпляр по строению дистального придатка имеет ряд бросающихся в глаза отличий: его боковые ответвления очень короткие (менее 10 раз в длине придатка), хотя первая пара, как и у рыб типовой серии, заметно толще последующих; на вершине он разделяется на несколько тонких филаментов, заметно более длинных, чем боковые ответвления, а длина самого придатка гораздо меньше таковой у ранее известных рыб с дефинитивным строением эски (18.2% *SL* против 45–60%). Хотя короткий дистальный придаток и слабое развитие боковых ответвлений можно было бы считать ювенильной особенностью, я полагаю, что данный экземпляр всё же завершил ме-



Рис. 4. Общий вид *Himantolophus appellii* SL 215 мм, ИО РАН № 3597.

таморфоз, так как первая пара боковых ответвлений у него сильно укорочена по сравнению с основным стволом. В таком случае приходится полагать, что длина боковых ответвлений и самого дистального придатка, а также степень ветвления его вершины у *L. pennibarbata* подвержена значительной индивидуальной изменчивости, не коррелирующей с ростом.

По строению гиоидного усика описываемый экземпляр хорошо соответствует первоописанию, за исключением гораздо более слабого развития ответвлений второго порядка на задней ветви усика (рис. 2б; Bertelsen, 1980. Figs. 6C, 6D), что, на мой взгляд, следует трактовать как индивидуальную вариацию.

### *Himantolophus appellii* (Clarke, 1878)

(рис. 3–5)

Материал. ИО РАН № 3597, 1 экз. SL 215 мм (рис. 4), э/с ?, 17.04.1971 г., 30°18' ю.ш., 40°34' в.д., сборщик Юхов.

О п и с а н и е. *D* 6, *A* 4, *P* 16/17, *C* 5 + 5 (3 + 3 ветвистых). Шипов на боках тела 75, на основании *P* 6/6. Зубов на *раемахилляре* 30/30, *dentale* 48/53, в присимфизных частях этих костей зубы расположены соответственно в три и четыре сильно неправильных ряда, далее назад переходящих в два и затем в один ряд. Папиллы на вершине нижней челюсти округлые, плоские, едва выступающие.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 58.1, предорсальное и преанальное расстояния соответственно 74.4 и 86.1, длина оснований *D* и *A* соответственно 18.6 и 7.9, длина *P* и *C* соответственно 26.1 и 14.0, диаметр основания наибольшего кожного шипа 9.3, горизонтальный диаметр глаза 1.9, длина рыла 14.0, ширина межглазничного промежутка 21.4, длина иллиция с эской 32.6, длина дистального, заднего и наибольшего заднебокового придатка эски соответственно 3.3, 27.9 и 16.3, продольный диаметр и высота (вместе с лопастями) эски соответственно 6.1 и 4.7.



**Рис. 5.** *Himantolophus appellii* SL 215 мм, ИО РАН № 3597, илиций и эска с придатками: а – вид сбоку, б – эска дорсолатерально; da, pa, pla – соответственно дистальные, задние и заднебоковые придатки эски; el – лопасти эски. Масштаб: а – 10, б – 5 мм.

Иллиций и эска с придатками изображены на рис. 5. Задний край задних придатков эски с 2/3 ответвлениями (расположенными на расстоянии соответственно 10/10, 22/22, 30/— мм от основания придатка при длине последнего в 60 мм), длина наименьшего и наибольшего ответвления составляет соответственно 15 и 22 мм (7.0 и 10.2% *SL*). Заднебоковых придатков две пары, они расположены по заднему краю эски сразу под её задними придатками; на иллиции кожных придатков нет. Вершины заднебоковых и задних придатков и их ответвлений ветвятся, светлые (рис. 5а). Дистальные придатки каждый с двумя короткими (около 4.7 раза в длину придатка) супротивными (передним и задним) отростками примерно на середине их длины; вершины этих придатков и их отростков простые, закруглённые. Дистальные придатки интенсивно-чёрные, но их кончики и кончики их отростков ярко-белые. Дорсальные лопасти эски длинные, плоские, округлые, их передние и задние отделы отделены очень слабо (рис. 5б). Вершина эски (лопасти и кожа вокруг поры фотофора) ярко-белые, без какого-либо пигмента.

**З а м е ч а н и я.** Вид распространен циркумглобально в Южном полушарии между 27° и 56° ю.ш. Изученный экземпляр полностью соответствует описанным в литературе признакам вида (Clarke, 1878; Bertelsen, Pietsch, 1983; Bertelsen, Krefft, 1988; Anderson, Leslie, 2001; Pietsch, 2009) и пойман в пределах известного для него ареала (рис. 3). Вместе с тем наблюдаемые у него особенности строения позволяют существенно уточнить характер онтогенетической изменчивости придатков эски. По имевшимся представлениям (Bertelsen, Krefft, 1988), дистальные придатки эски при *SL* 20–167 мм короткие и не проявляют тенденцию к увеличению с ростом, составляя 1.3–5.1% *SL*, тогда как у рыб *SL* 192–270 мм они гораздо длиннее и составляют около 10–20% *SL*. Однако изученный экземпляр не подтверждает тенденции к резкому увеличению длины дистальных придатков у очень крупных рыб: при *SL* 215 мм они составляют всего 3.3% *SL*. На мой взгляд, связывать изменчивость в строении дистальных придатков с ростом нельзя. По-видимому, правильным является предположение Питча (Pietsch, 2009) о возможном смещении под названием *H. appellii* двух видов, различающихся длиной и степенью аллометрии дистальных придатков эски. Необходимо отметить, что помимо гораздо большей длины и толщины дистальных придатков, сопоставимых с таковыми задних придатков эски, вторая форма отличается также полным отсутствием их пигментации (Bertelsen, Krefft, 1988. Fig. 16С) в отличие от интенсивно пигментированных

дистальных придатков (но с белыми вершинами всех отростков) у изученного экземпляра и у рыб *SL* 20–167 мм, исследованных Бертельсеном и Крефтом.

Голотип *H. appellii* (*SL* 287 мм) не сохранился (Pietsch, 2009; Fricke et al., 2019), а в первоописании (Clarke, 1878) дистальные придатки не были описаны и изображены. Однако вид был описан по выброшенному на берег экземпляру, вероятно, помятому и подсохшему (на что указывает, например, его изображение в профиль: Clarke, 1878. Pl. VI). В центре дорсальной поверхности эски Кларк изображает крупный чёрный диск — с большой долей вероятности можно предположить, что это остатки маленьких примятых и подсохших дистальных придатков, так как вершина самой эски у *H. appellii* совершенно не пигментирована. Без сомнения, для *H. appellii* требуется выделение неотипа (из-за отсутствия материала из новозеландских вод в настоящем сообщении я воздерживаюсь от этого), я считаю также, что это название должно быть закреплено за формой с короткими и пигментированными на всех стадиях онтогенеза дистальными придатками эски.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anderson M.E., Leslie R.W. 2001. Review of the deep-sea anglerfishes (Lophiiformes: Ceratioidei) of southern Africa // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. № 70. 32 p.
- Bertelsen E. 1980. Notes on Linophryinidae V: A revision of the deepsea anglerfishes of the *Linophryne arborifera*-group (Pisces, Ceratioidei) // Steenstrupia. V. 6. № 6. P. 29–70.
- Bertelsen E., Krefft G. 1988. The ceratioid family Himantolophidae (Pisces, Lophiiformes) // Ibid. V 14. № 2. P. 9–89.
- Bertelsen E., Pietsch T.W. 1983. The ceratioid anglerfishes of Australia // Rec. Aust. Mus. V. 35. P. 77–99.
- Clarke F.E. 1878. On two new fishes // Trans. Proc. N. Z. Inst. V. 10 (1877). P. 243–246.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (Eds.) 2019. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 08/2019)
- Pietsch T.W. 2009. Oceanic anglerfishes: extraordinary diversity in the deep-sea. Berkeley; Los Angeles: University of California Press, xii + 557 p., 310 figs.

УДК 597.08

## КРАНИОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ДВУХ ГЕНЕТИЧЕСКИ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ ЩИПОВОК: *COBITIS SANIAE* И *C. DERZHAVINI* (COBITIDAE)<sup>#</sup>

© 2020 г. Е. Д. Васильева<sup>1, \*</sup>, В. П. Васильев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический музей МГУ, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 04.02.2020 г.

После доработки 06.02.2020 г.

Принята к публикации 06.02.2020 г.

Краниологический анализ особей *Cobitis derzhavini* из системы Мингечаурского водохранилища и *C. saniae* из бассейна Малого Кызылагачского залива и из реки Альвады в Азербайджане не выявил каких-либо принципиальных различий в общей морфологии черепа и его костей между этими видами, а также от ранее изученных видов *C. taenia*, *C. melanoleuca* и *Cobitis taurica*. Однако *C. derzhavini* демонстрирует высокий уровень отличий от других изученных видов рода в пропорциях некоторых костей, в первую очередь, operculum. Результаты подтверждают видовой статус *C. derzhavini*. Этот вид характеризуется преобладанием в популяциях особей с operculum со слабо вырезанным задним краем, тогда как у других краниологически изученных видов родов *Cobitis* и *Sabanejewia* operculum с глубоко вырезанным задним краем.

**Ключевые слова:** краниология, *Cobitis saniae*, *Cobitis derzhavini*, дивергенция.

**DOI:** 10.31857/S0042875220040244

---

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

УДК 597.08

## МОРФОЛОГИЯ ОТОЛИТОВ И ЧЕШУИ ЭНДЕМИЧНОГО В БАССЕЙНЕ РЕК ТИГР И ЕВФРАТ ВИДА РЫБ *CYPRINION MACROSTOMUM*<sup>#</sup>

© 2020 г. С. Конташ<sup>1</sup>, С. Едиэ<sup>1</sup>, Д. Бостанджи<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Университет Орду, Алтынорду-Орду, Турция

\*E-mail: deryabostanci@gmail.com

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 09.01.2020 г.

Принята к публикации 10.01.2020 г.

Исследовали морфологию отолитов и чешуи *Cyprinion macrostomum* в бассейне Тигра–Евфрата. Проанализированы образцы от 50 особей, общая длина и масса тела которых варьировала в пределах 6.7–10.4 см и 2.7–10.9 г соответственно. Исследованы астерискус и лапиллус, а также чешуя из шести областей тела ювенильных и взрослых особей *C. macrostomum*. Параметры отолитов, такие как форма, размер, особенности проксимальной и дистальной поверхности, типы антирострума и рострума, а также морфологические признаки чешуи (тип, размер, форма, положение фокуса, расположение склеритов, особенности радиусов и форма ростральных и каудальных краёв) являются для исследованных образцов *C. macrostomum* отличительными признаками. Астерискус имеет дисквидную форму, а лапиллус – почковидную. При сравнении чешуи из шести различных областей тела *C. macrostomum* обнаружены различия её формы.

*Ключевые слова:* *Cyprinion macrostomum*, отолит, морфометрия, астерискус, лапиллус, морфология чешуи.

DOI: 10.31857/S0042875220040104

---

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

УДК 597.08

## АНАЛИЗ ФОРМЫ ОТОЛИТА И ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ РАЗМЕРАМИ ОТОЛИТОВ И ОБЩЕЙ ДЛИНОЙ ОСОБЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО ГОРЧАКА *RHODEUS AMARUS* (CYPRINIDAE) ИЗ ПРОВИНЦИИ САМСУН, ТУРЦИЯ<sup>#</sup>

© 2020 г. С. Сайгин<sup>1</sup>, \*, М. Ёзпичак<sup>1</sup>, С. Йилмаз<sup>1</sup>, Н. Полат<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Университет Ондокуз Майис, Атакум, Самсун, Турция

\*E-mail: semra.saygin@omu.edu.tr

Поступила в редакцию 11.11.2019 г.

После доработки 15.02.2020 г.

Принята к публикации 19.02.2020 г.

Цель исследования – изучение зависимостей между общей длиной тела рыб и размерами отоликов и определение значений индексов формы отоликов европейского горчка *Rhodeus amarus*, собранного в двух локальностях Турции (ручьё Терме и Терице). Всего исследовано 116 экземпляров *R. amarus*. Для определения зависимостей между размерами отоликов и длиной рыб применяли степенные модели. Индексы отоликов рассчитывали для пар отоликов (астерискус и лапиллус). Длина изученных особей *R. amarus* в обеих локальностях находилась в диапазоне от 4.5 до 8.9 см. Анализ соотношений между размерами рыб, длиной и шириной отоликов показал, что наиболее сильная связь выражена между общей длиной рыб и длиной отоликов для обеих локальностей как для астерискуса, так и лапиллуса ( $r^2 > 0.705$ ). Анализ измерений обоих отоликов отчётливо показал, что между образцами из ручьёв Терме и Терице существует разница в длинах отоликов. По индексам фактора формы, циркулярности и округлости астерискуса, а также прямоугольности отношения длины к ширине и эллиптичности лапиллуса популяции ручьёв Терме и Терице различаются ( $p < 0.001$ ).

**Ключевые слова:** европейский горчок *Rhodeus amarus*, форма отоликов, лапиллус, астерискус, провинция Самсун.

**DOI:** 10.31857/S0042875220040220

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

УДК 597.08.591.9

## ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИХТИОФАУНЫ ТЕРМАЛЬНОГО УРОЧИЩА ПЫМВАШОР (БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА, НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ)

© 2020 г. А. П. Новосёлов<sup>1, \*</sup>, О. В. Аксёнова<sup>1, 3</sup>, И. Н. Болотов<sup>1, 2</sup>,  
Н. Г. Скютте<sup>1</sup>, В. В. Ануфриев<sup>1</sup>, М. В. Сурсо<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН – ФИЦКИА РАН, Архангельск, Россия

<sup>2</sup>Северный (Арктический) федеральный университет – САФУ, Архангельск, Россия

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

\*E-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 14.06.2019 г.

После доработки 27.08.2019 г.

Принята к публикации 17.10.2019 г.

Ихтиофауна исследованных ручьёв термального урочища Пымвашор включает шесть видов из шести семейств, ядро ихтиоцены формируют три вида – европейский хариус *Thymallus thymallus*, обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* и усатый голец *Barbatula barbatula*. Распределение рыб имеет хорошо выраженные особенности как в пространственном, так и в сезонном аспектах. Обитающие в водоёмах термального урочища рыбы относятся к двум пресноводным фаунистическим комплексам с преобладанием видов бореального предгорного комплекса; по характеру питания распределяются на три группы: бентофаги, хищники и эврифаги. Преобладают виды, откладывающие икру на каменисто-галечный и песчаный субстрат поздней весной и в начале лета. По хозяйственному статусу три вида рыб являются непромысловыми; обыкновенный подкаменщик занесён в региональную Красную книгу Ненецкого автономного округа.

**Ключевые слова:** термальное урочище Пымвашор, видовое разнообразие, пространственное и сезонное распределение, фаунистические комплексы, характер питания и воспроизводства.

DOI: 10.31857/S0042875220040153

В условиях длительного ухудшения среды обитания проблема инвентаризации рыбного населения становится особо актуальной, а информация о составе ихтиофауны может быть использована при разработке общероссийских и региональных программ по изучению и сохранению биологического разнообразия (Решетников, Шатуновский, 1997; Соколов, Решетников, 1997). Кроме того, уточнённые данные региональных каталогов рыб могут служить основой при составлении полного списка рыб континентальных водоёмов России.

В литературе описано немало примеров обитания рыб при довольно высоких значениях температуры – до 32–40°C (Болотов и др., 2016). Среди пресноводных рыб наряду с видами, использующими сравнительно узкие температурные диапазоны, существуют и виды, показывающие широкие интервалы конечной избираемой температуры. Результаты комплексных исследований влияния термоградиента на поведение, питание и физиологические адаптации рыб в естествен-

ных и искусственных условиях представлены в целом ряде публикаций (Brown, Feldmeth, 1971; Поддубный и др., 1978; Голованов, Базаров, 1981; Голованов, Линник, 1981; Goolish, Adelman, 1984; Пономарев, 1991, 1995; Голованов, 1996, 2003, 2012; Малинин и др., 1996; Свирский, 1996; Голованов и др., 2005, 2012; Kishi et al., 2005; Bohlen et al., 2008; Darveau et al., 2012; Akbarzadeh, Leder, 2016; Goebel et al., 2017). В то же время анализ научной литературы показал ограниченность информации о видовом разнообразии и состоянии ихтиофауны в условиях разгружающихся гидротерм вблизи выходов термальных вод (Болотов и др., 2016).

Наиболее необычны и эффективны гидротермальные системы в условиях высоких широт, где теплообеспеченность ландшафтов крайне низка в силу зональных причин. Для таких водотоков характерно повышение минерализации (до 180 мг/дм<sup>3</sup>), которое особенно заметно в период зимней межени, что обусловлено участием грунтовых и подземных вод в питании



поверхностных вод (Власова, 1962). Информация об обитающей в них ихтиофауне в литературе практически отсутствует, за исключением опубликованных кратких сведений о рыбах (Аксёнова, 2013) и питания европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Болотов и др., 2012), обитающих в водотоках урочища Пымвашор.

Урочище Пымвашор является единственным на территории материковой Европы местом выхода минерально-термальных источников, расположенным за Полярным кругом (Функционирование ..., 2011). С 2000 г. урочище имеет статус памятника природы регионального значения, который включает в себя комплекс из восьми минерально-термальных источников со среднегодовой температурой воды от 16.0 до 28.5°C, и это при том, что температура пресных карстовых вод в этом районе обычно не превышает 2–3°C. На протяжении всей зимы даже при сильных морозах источники и зоны их впадения в ручей остаются свободными ото льда и снега. В этой связи данные по видовому составу, экологическому разнообразию и биологическим особенностям рыб, обитающих в гидротермальной системе ручья Пымвашор, представляют определённый научный интерес.

Цель исследования – изучить видовой состав и экологические особенности ихтиофауны термального урочища Пымвашор в термальном ручье Горячий и на двух участках руч. Пымвашор (ниже и выше впадения термальных источников).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Урочище Пымвашор расположено в юго-восточной части Ненецкого автономного округа на восточной окраине Большеземельской тундры в долине руч. Пымвашор недалеко от его впадения в р. Адзьва (правый приток р. Уса, бассейн р. Печора) (67°09' с.ш. 60°51' в.д.) (рисунок, а). Протяжённость руч. Пымвашор составляет 21 км, ширина на отдельных участках достигает 20–30 м; скорость течения – 0.3–0.5 м/с, глубина варьирует от 0.2 м на перекатах до нескольких метров в омутах на поворотных участках ручья, в районе урочища средняя глубина ручья 0.5 м; дно каменистое, местами песчаное, на перекатах галечниковое; среднегодовая температура воды 5°C (Ресурсы ..., 1972). В пределах урочища отмечено три участка с местами впадения в руч. Пымвашор термальных вод (Функционирование ..., 2011) (рисунок, б). Наиболее протяжённым из всех термальных водотоков, впадающих в руч. Пымвашор, является руч. Горячий. Его длина составляет 45.5 м, ширина – 0.3–1.7 м, глубина – 0.05–0.50 м, средняя скорость течения – 0.3 м/с; дно песчано-каменистое.

Материал для изучения ихтиофауны водотоков термального урочища Пымвашор собирали в

течение шести лет в разные сезоны: в июле (2009, 2013 и 2014), августе–сентябре (2010 и 2012), ноябре 2009 г. и декабре 2011 г. Рыб отлавливали крючковой снастью, ставными сетями с размером ячеи 24–40 мм и сачком на трёх участках (рисунок, б). В термальном руч. Горячий (участок № 1) температура воды в период наших исследований варьировала от 15.6–19.5° зимой до 20.0–25.8°C летом. В руч. Пымвашор в 500–1000 м ниже впадения всех термальных источников (участок № 2) среднегодовая температура воды вследствие влияния термальных вод на несколько градусов выше зональной, зимний ледостав отсутствует; на участке № 3, расположенном на 100–500 м выше места впадения термальных ручьёв – типичные зональные условия, среднегодовая температура воды ~5°C, длительный зимний ледостав. В период исследований температура воды в руч. Пымвашор на участке ниже впадения термальных ручьёв зимой в среднем составляла 5.5°C, летом – 22.0°C, на участке выше термальных зон – соответственно 1.0 и 18.2°C. Всего за период исследований выловлено 202 экз. разных видов рыб.

Таксономический статус рыб, а также тип питания и размножения рыб (нерестовый субстрат и сроки откладки икры) приводятся в соответствии с “Атласом пресноводных рыб” (2002) и справочным пособием “Рыбы России в системе мировой фауны” (Романов, 2010); принадлежность к фаунистическим комплексам – по Никольскому (1980).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования установлено, что рыбное население руч. Пымвашор представлено шестью видами рыб из шести семейств (табл. 1). Все они являются туводными реофильными видами, не совершающими протяжённых миграций и привязанными к определённым речным биотопам.

Ядро ихтиофауны (95.5% общего числа выловленных рыб) составляют три вида – европейский хариус, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* и усатый голец *Barbatula barbatula*; остальные виды рыб (ёрш *Gymnocephalus cernua*, подкаменщик *Cottus gobio* и щука *Esox lucius*) в контрольных уловах встречались единично (табл. 2). В руч. Горячий было выловлено лишь три вида рыб, среди них доминировал голяк (74.0%), доля гольца составила 23.3%, а хариуса – лишь 2.7%. В руч. Пымвашор ниже впадения в него термального источника отмечены все шесть видов рыб, среди которых по численности преобладал хариус (82.4%); на участке, расположенном выше впадения термального источника, доля хариуса в выборке возросла до 92.2%, а голяк, ёрш и подкаменщик были представлены по 1 экз.

Пространственное распределение всех видов рыб различается (табл. 2). Хариус встречался пре-

**Таблица 1.** Состав ихтиофауны в водоёмах термального урочища Пымвашор

Таксон	Ручей, номер участка		
	Горячий	Пымвашор	
	1	2	3
Thymallidae – хариусовые			
<i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758) – европейский хариус	+	+	+
Cyprinidae – карповые			
<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный голянь	+	+	+
Valitoridae – балиториевые			
<i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) – усатый голец	+	+	–
Percidae – окунёвые			
<i>Gymnocephalus cernua</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ёрш	–	+	+
Cottidae – рогатковые			
<i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенный подкаменщик	–	+	+
Esocidae – щуковые			
<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758) – щука	–	+	–

**Таблица 2.** Пространственное распределение рыб в водотоках термального урочища Пымвашор

Вид	Ручей, номер участка						Всего	
	Горячий		Пымвашор					
	1		2		3		экз.	%
	экз.	%	экз.	%	экз.	%		
Европейский хариус	2	2.7	75	82.4	35	92.2	112	55.4
Обыкновенный голянь	54	74.0	7	7.7	1	2.6	62	30.7
Усатый голец	17	23.3	2	2.2	–	–	19	9.4
Обыкновенный ёрш	–	–	5	5.5	1	2.6	6	3.0
Обыкновенный подкаменщик	–	–	1	1.1	1	2.6	2	1.0
Щука	–	–	1	1.1	–	–	1	0.5
Число рыб	73		91		38		202	

имущественно в руч. Пымвашор, причём в два раза чаще на участке, расположенном ниже впадения руч. Горячий, чем на участке, находящемся выше термальных зон (66.9 против 31.3%); в руч. Горячий выловлены лишь 2 экз. (1.8%). По голянью наблюдалась обратная картина: 54 из 62 особей (87.0%) были выловлены в руч. Горячий, значительно меньше на участке руч. Пымвашор ниже его впадения (11.3%) и лишь 1 экз. (1.7%) на участке выше его впадения. Та же тенденция характерна и для усатого гольца – соответственно 89.5 и 10.5% (на участке выше термальных зон он отмечен не был). Ёрш чаще

встречался ниже впадения термальных источников, чем выше места их впадения (83.3 против 16.7%). По 1 экз. подкаменщика выловлено в руч. Пымвашор выше и ниже впадения в него термального источника. Единственная особь щуки отмечена в улове на участке ниже впадения руч. Горячий.

Особенности распределения рыб отражают характер среды их обитания, обуславливая успешность их выживания, питания и воспроизводства. При этом одно и то же место обследуемого водотока в разные сезоны может представлять собой крайне отличающиеся друг от друга биотопы

Таблица 3. Сезонное распределение рыб в водотоках термального урочища Пымвашор

Вид	Ручей, номер участка						Всего	
	Горячий		Пымвашор					
	1		2		3		экз.	%
	экз.	%	экз.	%	экз.	%		
Летне-осенний период (июль–сентябрь)								
Европейский хариус	2	2.7	35	72.8	30	91.0	67	43.5
Обыкновенный голяян	54	74.0	7	14.6	1	3.0	62	40.2
Усатый голец	17	23.3	2	4.2	–	–	19	12.3
Обыкновенный ёрш	–	–	2	4.2	1	3.0	3	2.0
Обыкновенный подкаменщик	–	–	1	2.1	1	3.0	2	1.3
Щука	–	–	1	2.1	–	–	1	0.7
Число рыб	73		48		33		154	
Температура, °С	20.0–25.8		13.3–22.0		8.2–18.2			
Зимний период (ноябрь–декабрь)								
Европейский хариус	–	–	40	93.0	5	100	45	93.8
Обыкновенный ёрш	–	–	3	7.0	–	–	3	6.2
Число рыб	–		43		5		48	
Температура, °С	15.6–19.5		5.5–5.9		1.0–1.1			

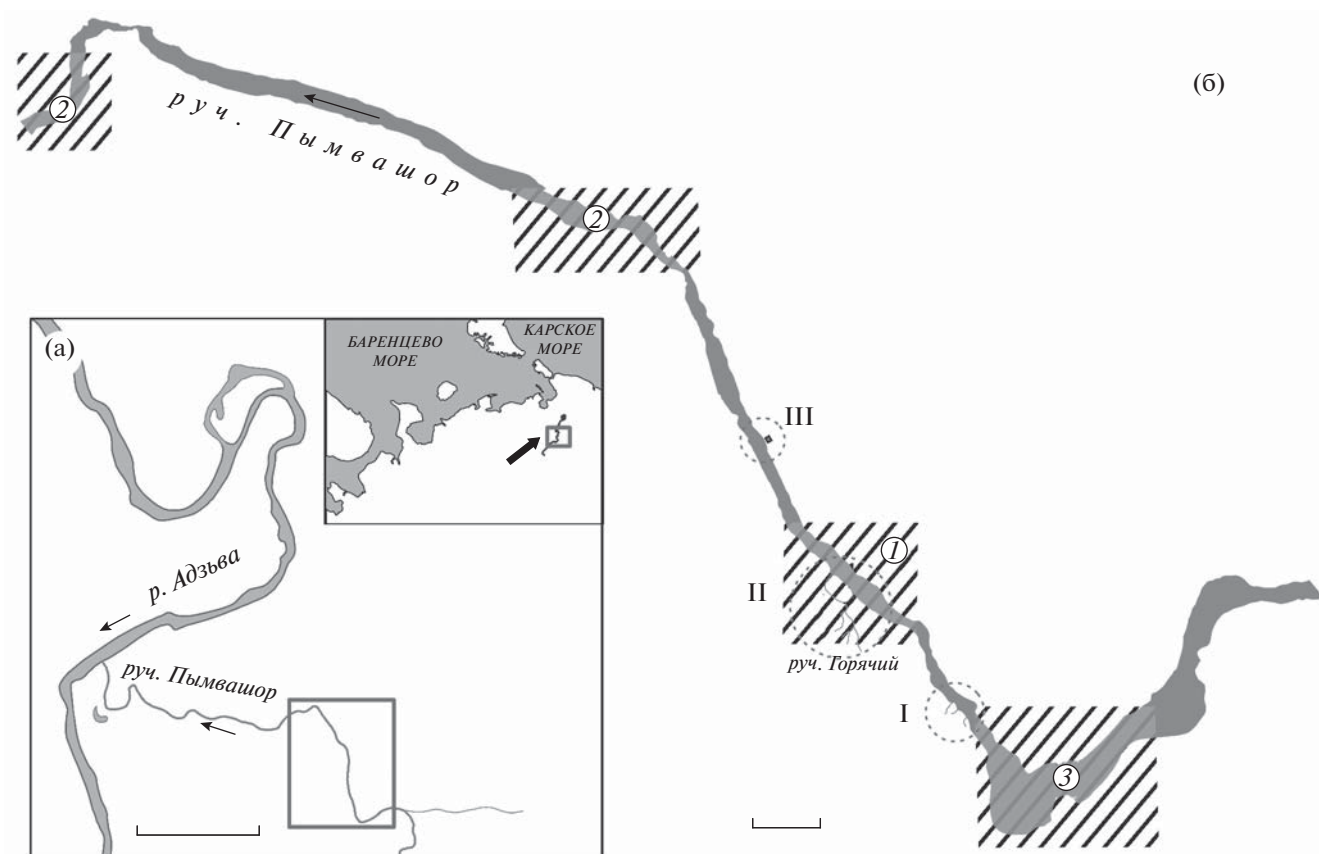
(Павлов, Мочек, 2009). В сезонном аспекте (вегетационный период открытой воды и подлёдный зимний период) распределение рыб в водотоках термального урочища Пымвашор существенно различалось. Если в период открытой воды рыбы встречались на всех трёх обследованных участках и в уловах отмечены все шесть видов, то в зимний период в руч. Горячий рыбы не были обнаружены, а в руч. Пымвашор отмечены только хариус и ёрш (табл. 3). Причём ёрш присутствовал только в уловах на участке ниже впадения термального источника (3 экз., или 7%). В летне-осенний период в водоёмах термального урочища Пымвашор в составе уловов в равной степени преобладали хариус (43.5% числа всех выловленных рыб) и голяян (40.2%), третью позицию занимал усатый голец (12.3%). Пространственное распределение рыб и соотношение особей разных видов на обследованных участках практически аналогичны описанным выше (табл. 2), за исключением некоторого снижения степени доминирования хариуса и соответствующего повышения долей голяяна и гольца (табл. 3)

По классификации Никольского (1980) все обитающие в водах термального урочища Пымвашор рыбы относятся к двум фаунистическим комплексам – бореальному равнинному и бореальному предгорному. Хариус, голяян, усатый го-

лец и подкаменщик (4 вида, или 67%) относятся к бореальному предгорному комплексу; щука и ёрш (33%) – к бореальному равнинному комплексу.

По преимущественному характеру питания обитающие в водоёмах термального урочища Пымвашор виды рыб распределяются на три группы: узкоспециализированное питание зообентосом (ёрш), хищничество (щука) и эврифагия (хариус, голяян, усатый голец и подкаменщик). Эврифаги, как правило, имеют широкий пищевой спектр с преимущественным потреблением того или иного вида корма. Деление ихтиофауны на вышеуказанные группы достаточно условно и характеризует лишь общие пищевые предпочтения. Фактически пищевые спектры практически всех видов рыб выходят за рамки доминирующих групп кормовых объектов. Кроме того, мелкие формы зоопланктона потребляет молодь практически всех видов рыб на ранних этапах онтогенеза.

Хариус и щука нерестятся весной; голяян, ёрш, усатый голец и подкаменщик – поздней весной и в начале лета. По типу нерестового субстрата все выявленные виды рыб используют для откладки икры определённый субстрат (лито-, псаммо- и фитофилы). Хариус, голяян, ёрш и подкаменщик (4 вида, или 67%) откладывают икру на каменистые и каменисто-песчаные участки дна; щука и усатый голец



Расположение района исследований (а) и схема урочища Пымвашор (б) с обозначением участков отбора проб (▨) в ручьях Горячий (1) и Пымвашор ниже впадения термальных ручьёв (2) и выше термальных зон (3); I–III – термальные зоны, (←) – направление течения. Масштаб: а – 1 км, б – 100 м.

(33%), предпочитают откладывать икру на растительный субстрат (залитая водная растительность, корневища или отмершие растения).

По хозяйственному статусу лишь щука и ёрш (33%) относятся к промысловым видам рыб; хариус (17%) является востребованным объектом спортивного и любительского рыболовства; голянь, усатый голец и подкаменщик (50%) не представляют интереса для промысла.

Особо следует отметить обыкновенного подкаменщика, занесённого в Красные книги Республики Коми (2009) и Ямало-Ненецкого автономного округа (2010) со статусом “категория 2”. Согласно существующей нормативно-методической базе, все виды растений и животных, включённые в Красную книгу Российской Федерации, также должны быть включены и в Красную книгу субъекта Федерации, на территории которого они встречаются. По данному формальному признаку в Красную книгу Ненецкого автономного округа (2006) и был занесён подкаменщик с дополнительной категорией 7 – как вид, которому на территории НАО исчезновение не угрожает (Новоселов, 2015). Кроме того, в семужье-нерестовых

реках северного региона численность подкаменщика, как правило, высока, и он является трофическим конкурентом молоди атлантического лосося *Salmo salar* в его речной период жизни (Студенов, Новоселов, 2000). Принимая во внимание его высокую численность и высокую устойчивость к загрязнению среды обитания, занесение обыкновенного подкаменщика в число редких и нуждающихся в особой охране видов представляется необоснованным (Королев, 2003).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю благодарность за помощь в сборе материала и организации экспедиционных выездов О.Н. Беспалому, К.Г. Боголицыну, Б.Ю. Филиппову, А.В. Калашникову, администрации НАО и Архангельской области, коллективу “Коми-авиатранс” (г. Инта, г. Воркута и г. Усинск).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания № АААА-А19-119011690119-9

и проекта № FSRU-2020-005, программы Президиума РАН № 0409-2018-0152 (№ АААА-А18-118012390198-5), УрО РАН № 18-4-4-8 (№ АААА-А17-117122890059-1), а также при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00066.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксёнова О.В.* 2013. Структура населения гидробионтов и элементы пищевой сети в условиях гидротермальной экосистемы (на примере урочища Пымвашор в Полярном Предуралье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 18 с.
- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. 2002 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 382 + 254 с.
- Болотов И.Н., Новосёлов А.П., Беспалая Ю.В., Усачёва О.В.* 2012. Питание европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Salmoniformes: Thymallidae) в раннезимний период в ручье Пымвашор (субарктическая гидротермальная система) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 256–260.
- Болотов И.Н., Аксёнова О.В., Беспалая Ю.В., Спицын В.М.* 2016. Эндемизм фауны пресноводных рыб в геотермальных регионах: обзор молекулярно-биогеографических исследований // Вестн. САФУ. Сер. Естественн. науки. № 1. С. 29–50.  
<https://doi.org/10.17238/issn2227-6572.2016.1.29>
- Власова Т.А.* 1962. Химизм поверхностных вод бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 16–38.
- Голованов В.К.* 1996. Эколого-физиологические аспекты терморегуляционного поведения пресноводных рыб // Докл. II Всерос. совещания “Поведение рыб”. Борок. С. 16–40.
- Голованов В.К.* 2003. Методологические аспекты лечения и профилактики болезней рыб с использованием температурного фактора // Тез. докл. Всерос. науч.-практ. конф. “Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов”. Москва. С. 25–27.
- Голованов В.К.* 2012. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 48 с.
- Голованов В.К., Базаров М.И.* 1981. Влияние голодания на избираемые температуры у молоди леща, плотвы и окуня // Биология внутр. вод. № 50. С. 42–45.
- Голованов В.К., Линник В.Д.* 1981. Избегаемые температуры у молоди рыб // Там же. № 50. С. 45–47.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М.* 2005. Воздействие термального загрязнения водохранилищ Верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Дом печати. С. 59–81.
- Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С.* 2012. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры молоди некоторых видов пресноводных рыб // Тр. КарНЦ РАН. № 2. С. 70–75.
- Королев В.В.* 2003. Экология обыкновенного подкаменщика *Cottus gobio* L. (Scorpaeniformes: Cottidae) бассейнов Печоры и Оки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калуга: КГПУ, 22 с.
- Красная книга Ненецкого автономного округа. 2006 / Под ред. Матвеевой Н.В. Нарьян-Мар: Изд-во Ненец. информ.-аналит. центра, 449 с.
- Красная книга Республики Коми. 2009 / Под ред. Таскаева А.И. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 791 с.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. 2010 / Под ред. Эктовой С.Н., Замятина Д.О. Екатеринбург: Баско, 308 с.
- Малинин Л.К., Базаров М.И., Голованов В.К., Линник В.Д.* 1996. Влияние температуры воды на диапазон суточных вертикальных миграций рыб // Докл. II Всерос. совещания “Поведение рыб”. Борок. С. 103–118.
- Никольский Г.В.* 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 182 с.
- Новоселов А.П.* 2015. О редких видах рыб в пресноводных водоемах Ненецкого автономного округа // Матер. конф. “Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в регионах Российской Федерации. Красная книга как объект государственной экологической экспертизы”. Пермь. С. 142–145.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д.* 2009. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 6. С. 528–537.
- Поддубный А.Г., Голованов В.К., Лапкин В.В.* 1978. Сезонная динамика избираемых температур // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 32 (35). С. 151–167.
- Пономарев В.И.* 1991. Влияние температуры на общую амилолитическую активность слизи кишечника у некоторых видов рыб бассейна р. Печора // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 2. С. 292–299.
- Пономарев В.И.* 1995. Влияние температуры на активность протеолитических ферментов желудочно-кишечного тракта у рыб Севера // Экология. № 1. С. 86–89.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1972. Т. 3. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 612 с.
- Решетников Ю.С., Шатуновский М.И.* 1997. Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во ИПЭЭ РАН. С. 26–32.
- Романов В.И.* 2010. Рыбы России в системе мировой фауны. Томск: Дельтаплан, 275 с.
- Свирский А.М.* 1996. Поведение рыб в гетеротермальных условиях // Докл. II Всерос. совещания “Поведение рыб”. Борок. С. 140–152.
- Соколов В.Е., Решетников Ю.С.* 1997. Мониторинг биоразнообразия в России // Мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во ИПЭЭ РАН. С. 8–14.
- Студенов И.И., Новоселов А.П.* 2000. О роли бычка-подкаменщика (*Cottus gobio* Linnaeus, 758) в экосистемах лососево-нерестовых рек Архангельской области // Тез. докл. Междунар. конф. “Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии”. Петрозаводск. С. 90–91.
- Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период. 2011 / Под ред. Боголицына К.Г., Болотова И.Н. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 252 с.

- Akbarzadeh A., Leder E.H.* 2016. Acclimation of killifish to thermal extremes of hot spring: transcription of gonadal and liver heat shock genes // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 191A. P. 89–97.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.10.008>
- Bohlen J., Freyhof J., Nolte A.* 2008. Sex ratio and body size in *Cobitis elongatoides* and *Sabanejewia balcanica* (Cypriniformes, Cobitidae) from a thermal spring // *Folia Zool.* № 57. P. 191–197.
- Brown J.H., Feldmeth C.R.* 1971. Evolution in constant and fluctuating environments: thermal tolerances of deserts pupfish (*Cyprinodon*) // *Evolution.* V. 25. № 2. P. 390–398.
- Darveau C.-A., Taylor E.B., Schulte P.M.* 2012. Thermal Physiology of warm-spring colonists: variation among Lake Chub (Cyprinidae: *Couesius plumbeus*) populations // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 85. № 6. P. 607–617.  
<https://doi.org/10.1086/665539>
- Goebel S.E., Baer J., Geist J.* 2017. Effects of temperature and rearing density on growth of juvenile European whitefish (*Coregonus macrophthalmus*) in aquaculture // *Fundam. Appl. Limnol.* V. 189. № 3. P. 257–266.  
<https://doi.org/10.1127/fal/2016/0803>
- Goolish E.M., Adelman I.R.* 1984. Effects of ration size and temperature on the growth of juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.) // *Aquaculture.* V. 36. № 1–2. P. 27–35.  
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90051-6](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90051-6)
- Kishi D., Murakami M., Nakano S., Maekawa K.* 2005. Water temperature determines strength of top down control in a stream food web // *Freshwat. Biol.* V. 50. № 8. P. 1315–1322.

УДК 597.35.591.9

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНО-ПОЛОВОЙ СОСТАВ СКАТА ТАРАНЦА *BATHYRAJA TARANETZI* В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И У БЕРЕГОВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2020 г. В. В. Панченко<sup>1, \*</sup>, А. А. Баланов<sup>1</sup>, А. Б. Савин<sup>2</sup>

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

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

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

Поступила в редакцию 19.06.2019 г.

После доработки 11.07.2019 г.

Принята к публикации 19.09.2019 г.

Скат Таранца *Bathyrāja taranetzi* в летний период в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки обитает на глубинах от ~100 до 757 м; концентрируется у северных Курильских о-вов в диапазоне 250–360 м. В уловах отмечены особи длиной (*TL*) 11.3–67.5 см. На глубине <200 м обитают только крупные рыбы, стабильно присутствующие в уловах до 450-метровой изобаты. На начальных этапах развития скат Таранца в основном концентрируется в диапазоне 301–450 м. До 300 м прослеживается тенденция уменьшения средней длины рыб, далее размерный состав близок, глубже 450 м, по данным единичных поимок, длина рыб увеличивается. Взрослые особи летом обитают на внешнем шельфе и верхнем склоне при температуре 1.8–3.9°C, рыбы *TL* < 37 см предпочитают температуру 3.7°C и выше. Среди неполовозрелых особей соотношение полов равное. В размерной группе *TL* 52–58 см преобладают самцы, что обусловлено их более ранним по сравнению с самками половым созреванием. Среди рыб *TL* > 60 см начинают доминировать самки, что связано с достижением ими больших, чем самцы, размеров. В целом соотношение полов в популяции ската Таранца близко 1 : 1.

**Ключевые слова:** скат Таранца *Bathyrāja taranetzi*, распределение, размеры, соотношение полов, глубина, температура, Северные Курилы, Юго-Восточная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875220040177

Скаты подотряда *Rajoidei* широко распространены в северной части Тихого океана и играют заметную роль в донных сообществах. Эти хищные рыбы могут являться как пищевыми конкурентами промысловых видов, так и их потребителями (Mito, 1974; Brodeur, Livingston, 1988; Livingston, deReynier, 1996; Orlov, 1998, 2003; Чучукало, Напазаков, 2002; Антоненко и др., 2007; Панченко и др., 2017). Во многих зарубежных странах скаты успешно осваиваются рыбопромысловым флотом (Orlov, 2005; Naas et al., 2016). Постепенно развивается и их отечественный промысел. По данным официальной статистики, за последние 5 лет (2014–2018 гг.) российский среднегодовой вылов скатов в Дальневосточном бассейне составил 4.86 тыс. т, тогда как в предыдущие годы этот показатель был гораздо меньше: в 2009–2013 гг. – 3.51 тыс. т, а в 2004–2008 гг. – лишь 1.65 тыс. т.

Скат Таранца *Bathyrāja taranetzi* – высокобореальный тихоокеанский вид (Долганов, 1999; Долганов, Тупоногов, 1999; Шейко, Федоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Парин и др., 2014). На внешнем крае шельфа и в верхней части тихоокеанского склона северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки в настоящее время он является субдоминантным видом скатов, уступая по биомассе и численности лишь фиолетовому скату *Bathyrāja violacea* (Savin et al., 2019). Однако распределение этого вида и его биология изучены слабо; имеющиеся в литературе сведения отрывочны и фрагментарны. Целенаправленные исследования экологии ската Таранца предпринимались лишь в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Orlov, Tokranov, 2010).

В настоящей работе на основе новых данных подробно рассматривается горизонтальное и вер-

тикальное распределение, а также размерный и половой состав ската Таранца в летний период в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены данные траловой съёмки внешнего шельфа и верхнего отдела склона, прилегающих к океанской стороне северной части Курильской гряды и юга Камчатки (рис. 1), в которой авторы принимали непосредственное участие. Исследования проводили на научно-исследовательском судне ТИНРО-центра “Профессор Леванидов” 23.08–10.09.2018 г. и включали 86 тралений донным тралом ДТ/ТМ-27.1/24.4 м на глубинах 120–952 м. Методика работ и расчётов подробно изложена в нашей предыдущей публикации (Savin et al., 2019). При вычислениях биомассы и численности ската Таранца коэффициент уловистости принят равным 0.5. Карты распределения построены с помощью программы Surfer.

Измерили полную длину (*TL*) 587 экз. ската Таранца, из них у 273 экз. определили массу, у 584 экз. — пол. При анализе горизонтального распределения разбивку по батиметрическим диапазонам проводили через каждые 100 м, помимо глубин >600 м, которые объединены. На глубинах до 200 м проведено пять тралений, 201–300 м — 9, 301–400 м — 12, 401–500 м — 14, 501–600 м — 11, >600 м — 35 тралений. Анализ размерного состава представлен более дробно — через 50 м. На глубинах до 150 м промерено 3 экз. ската Таранца, 151–200 м — 3 экз., 201–250 м — 108 экз., 251–300 м — 103 экз., 301–350 м — 167 экз., 351–400 м — 139 экз., 401–450 м — 57 экз., 451–500 м — 2 экз., 501–550 м — 1 экз., 551–600 м — 3 экз., >600 м — 1 экз.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали наши исследования, распределение ската Таранца на акватории северных Курильских о-вов и в прилегающих водах Камчатки отличается неоднородностью (рис. 1). На самом северном разрезе он отсутствовал в уловах. Далее, с продвижением на юг, поимки начали отмечаться, однако вдоль всего обследованного восточного побережья Камчатки скоплений этот вид не образовывал. Концентрировался скат Таранца у Северных Курил, за исключением юга исследованного района, где значительных концентраций отмечено не было. Здесь хотелось бы отметить, что скат Таранца относится к мезобентальным видам, предпочитающим диапазон глубин 200–500 м (Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Орлов и др., 2006). Между тем по ряду причин (сложный для проведения тралений рельеф дна, напряжённый график работ) в 2018 г. на юго-западе (южнее  $48^{\circ}55'$  с.ш. и западнее  $155^{\circ}$  в.д.) в диапазоне

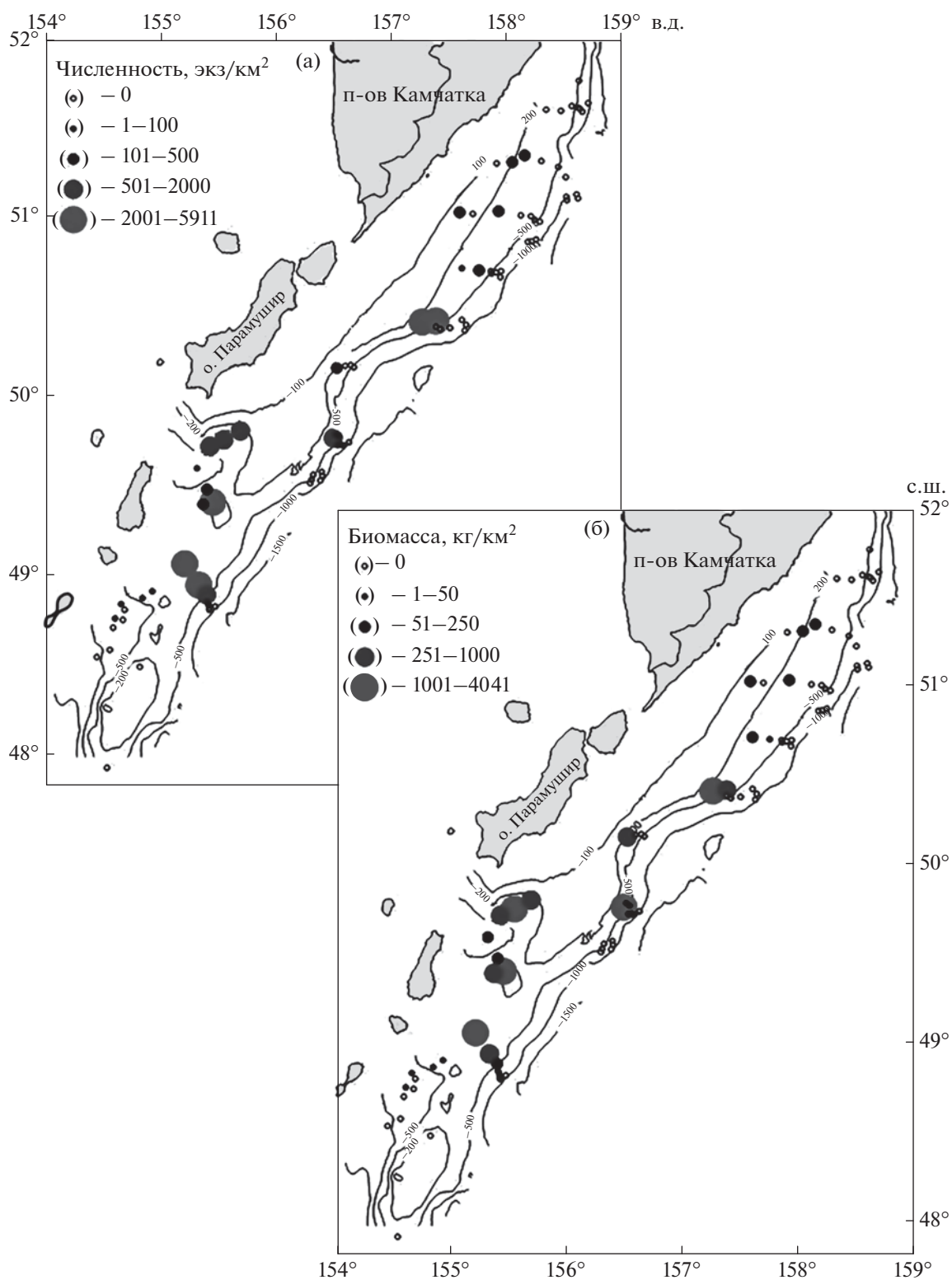
200–500 м выполнено лишь три траления. Возможно, именно с этим связано отсутствие здесь в зоне облова его скоплений. Орлов с соавторами (Orlov et al., 2006; Орлов, 2010; Orlov, Tokranov, 2010) при описании горизонтального распределения ската Таранца также указывают на предпочтение им центральной области рассматриваемого района, однако и на юге отмечают периодически его значительные уловы.

Известная минимальная длина при вылуплении дальневосточных скатов составляет 12.3 см (Долганов, 1998а). В пределах ареала наиболее крупный экземпляр ската Таранца (*TL* 77 см) зарегистрирован в восточной части Берингова моря (Ebert, 2005). В западной части Берингова моря этот показатель ниже — 72 см (Orlov, Tokranov, 2010), а в районе наших исследований — в тихоокеанских северокурильских и прилегающих прикамчатских водах — ещё меньше — лишь 70 см (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006). В наших уловах скат Таранца был представлен широким размерным составом, начиная от недавно вылупившихся рыб *TL* 11.3 см, часть из которых ещё имела остатки желточного мешка, до 67.5 см.

В целом районы концентраций ската Таранца в численном и весовом выражении были идентичны, однако степень доминирования каждого из уловов по биомассе и численности порой существенно различалась, что обусловлено изменением с ростом у этого вида батиметрических предпочтений. Наибольшая плотность численности (5911 экз/км<sup>2</sup>) и биомассы (4041 кг/км<sup>2</sup>) зарегистрирована на траверзе о-ва Парамушир (рис. 1), однако в первом случае глубина составила 350 м, а во втором — 251 м. Высокая удельная биомасса здесь ската Таранца на глубине 251 м была обусловлена значительным уловом особей среднего и крупного размера. Тогда как в этом районе мористее, на глубине 350 м, улов был представлен исключительно молодью *TL* 14–31 см с преобладанием рыб *TL* 15–16 см. Ни в одном из остальных тралений не было отмечено столь массового присутствия ската Таранца размером, близким к минимальному. Концентрации его отмечались и южнее на сходных глубинах в относительно равномерно охваченной тралениями зоне.

По данным разных авторов, скат Таранца в Северной Пацифике встречается на глубинах 130–1000 м (Долганов, 1999; Федоров, 2000), 105–1000 м (Долганов, Тупоногов, 1999), 81–1000 м (Шейко, Федоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Парин и др., 2014), 58–1054 м (Ormseth et al., 2008). В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских о-ов ранее этот вид отмечен в батиметрическом интервале 100–700 м (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006), летом — 104–690 м (Orlov, Tokranov, 2010). Минимальная глубина обнаружения нами ската Таранца в 2018 г., на которой он





**Рис. 1.** Пространственное распределение ската Таранца *Bathyraja taranetzi* в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и у Юго-Восточной Камчатки в летний период: а – численность, б – биомасса; (—) – изобаты.

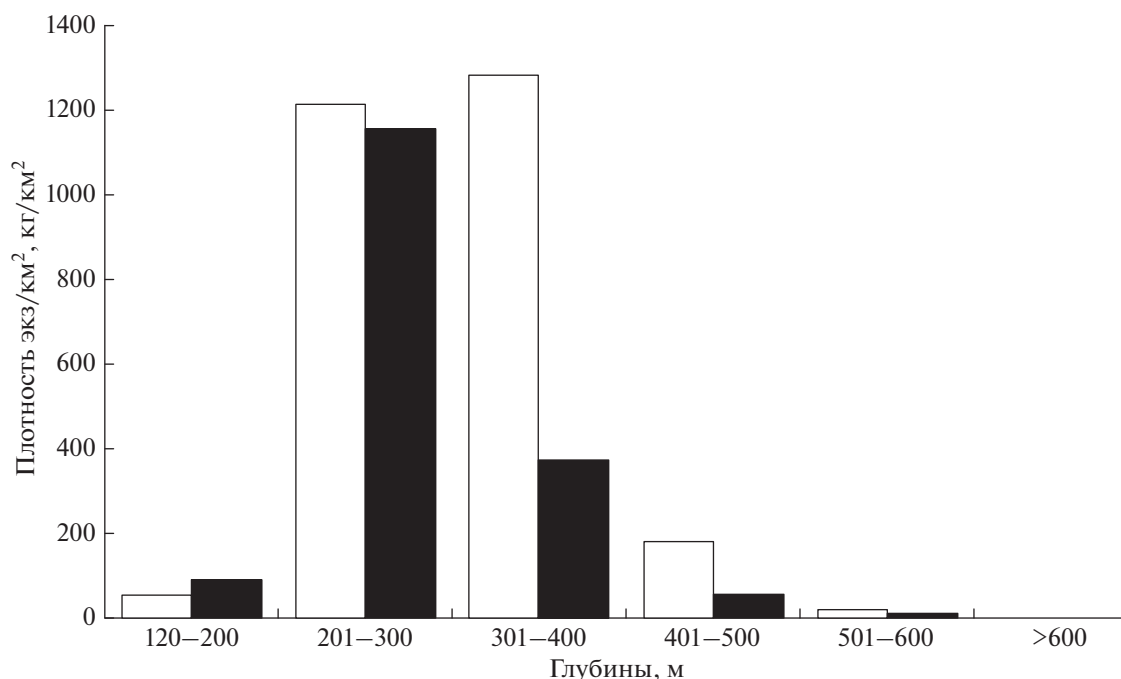


Рис. 2. Средняя удельная плотность численности (□) и биомассы (■) ската Таранца *Bathyraja taranetzi* в разных диапазонах глубин в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и у Юго-Восточной Камчатки в летний период.

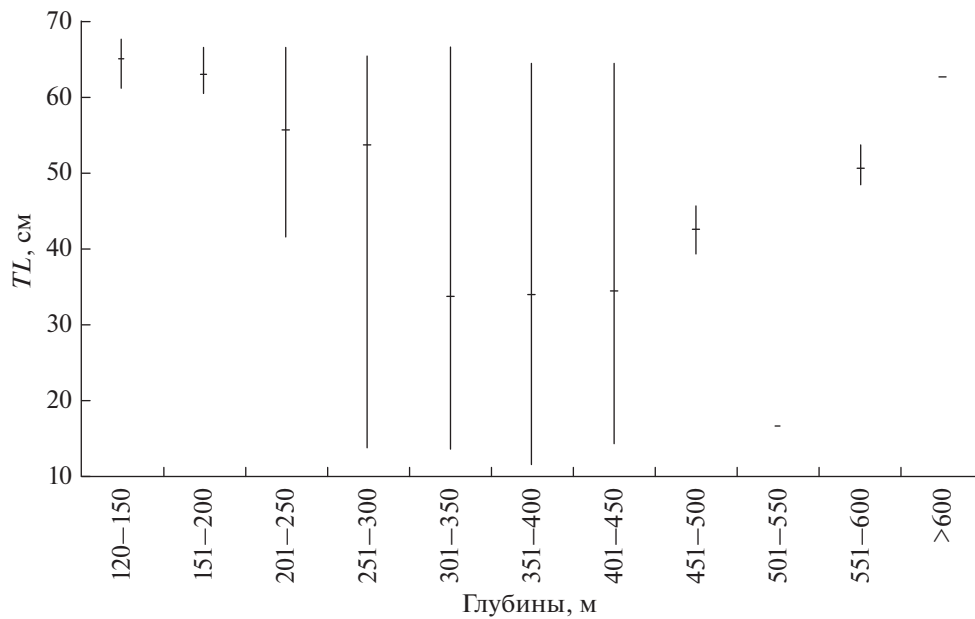
был представлен лишь единичными экземплярами, составила 125 м. Так как на меньших глубинах было проведено лишь одно траление у сходной изобаты (120 м), уточнить верхнюю границу его обитания в летний период мы не можем. Однако, судя по мизерным уловам ската Таранца на близких к минимальным обследованным глубинам, верхняя граница его обитания близка 100-метровой изобате. Нижняя же зафиксированная нами граница обитания рассматриваемого вида составила 757 м, т.е. несколько ниже отмеченной ранее для данного района. На указанной глубине был пойман самец *TL* 62.2 см.

Ранее Орлов и Токранов (Orlov, Tokranov, 2010) указывали, что в рассматриваемом районе в летний период скат Таранца предпочитает глубины 340–390 м. В период наших исследований концентрации рыб наблюдались несколько мельче: наибольшая плотность численности была отмечена на глубинах от 250 до 360 м; при небольшом преобладании показателя в диапазоне 301–400 м по сравнению с 201–300 м (рис. 2). Максимальная удельная биомасса зарегистрирована в диапазоне 201–300 м, за которым с большим отрывом следовали глубины 301–400 м. Таким образом, наибольшие концентрации по биомассе располагались на несколько меньших, чем по численности, глубинах, что уже отмечалось выше при рассмотрении горизонтального распределения и связы-

валось с проходящими в процессе роста изменениями батиметрических предпочтений.

В наших сборах на относительно небольших глубинах (<200 м) в единичных поимках присутствовали только крупные особи *TL* 61.0–67.5 см (рис. 3). Все они оказались самками с развивающимися яйцами (диаметром > 10–20 мм) в яичниках, из чего можно заключить, что на минимальных глубинах распространения вида летом обитают только взрослые особи. Половая зрелость самцов ската Таранца наступает при *TL* 53.1–63.2 см, самок – 61.4–66.3 см (Долганов, 1998б; Ebert, 2005; Орлов, 2006). По нашим данным, созревание некоторых особей в прикурильских водах происходит и при меньшей длине. Отдельные самцы с полностью кальцинированными птеригоподиями имели *TL* 51.0 см, а наименьшая длина самки с развивающимися половыми продуктами составила 59.1 см.

Крупные особи стабильно присутствовали в уловах до глубин ~ 450 м (рис. 3). В диапазоне 201–250 м помимо взрослых рыб стали отмечаться и неполовозрелые *TL* ≥ 42 см. Единичные поимки мелкой молоди появились в диапазоне 251–300 м, в массе – 301–450 м. Следовательно, в летний период на этих глубинах обитает молоддь начальных этапов развития и, вероятно, проходит нерест ската Таранца. Далее, на глубинах 451–550 м, рассматриваемый вид был представлен лишь тремя особями *TL* 16.1–45.1 см; ниже – двумя непо-



**Рис. 3.** Размерный состав ( $TL$ ) ската Таранца *Bathyraja taranetzi* в уловах донного трала в разных диапазонах глубин в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и у Юго-Восточной Камчатки в летний период: (-) — среднее значение, (I) — пределы варьирования показателя.

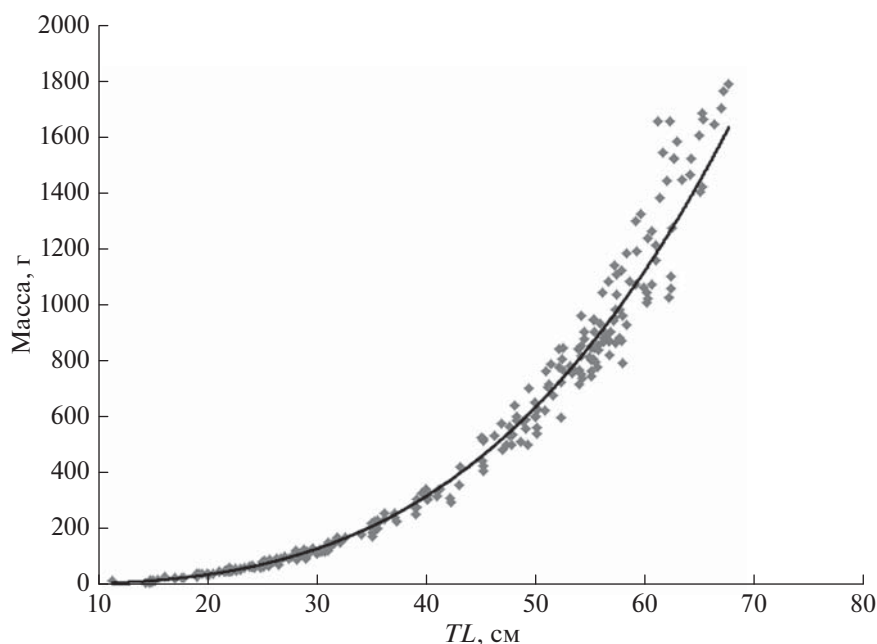
ловозрелыми рыбами ( $TL$  48.7 и 49.2 см) и двумя половозрелыми самцами ( $TL$  54.0 и 62.2 см). Таким образом, до 300-метровой изобаты прослеживается тенденция уменьшения среднего размера рыб, а глубже 450 м (по данным единичных поимок) общая направленность меняется на увеличение размеров.

Ранее уже отмечалась тенденция уменьшения среднего размера ската Таранца с глубиной вследствие предпочтения крупными особями по сравнению с молодью меньших глубин как в целом в течение года (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006), так и в отдельные сезоны, включая летний (Orlov, Tokranov, 2010). Однако представленные этими авторами данные по глубоководным диапазонам (>550 м) не соответствуют выявленной нами закономерности.

По данным литературы (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Orlov, Tokranov, 2010), для ската Таранца, пойманного в исследуемом районе в апреле–декабре, аллометрическая зависимость массы ( $W$ , г) от длины ( $TL$ , см) имеет вид:  $W = 0.0029 \times TL^{3.1614}$  ( $R^2 = 0.9777$ ). Выведенная нами аналогичная формула оказалась близка:  $W = 0.0031 \times TL^{3.1262}$  ( $R^2 = 0.9901$ ) (рис. 4), однако масса ската Таранца оказалась несколько меньшей. Возможно, различия параметров размерно-весовой зависимости обусловлены разными размерами утённых рыб. В наших уловах отмечены особи  $TL$  11.3–67.5 см, а в выборке Орлова с соавторами (2006) минимальный размер ската Таранца был выше на 5 см (17 см), а максимальный — на 2 см

(70 см). Отличалось и соотношение размерных групп. В нашей выборке существенную долю составляет молодь  $TL$  15–31 см и рыбы  $TL$  50–63 см, среди которых доминируют размерные группы 56 и 58 см (рис. 5). Средняя длина рыб в наших измерениях составила 41.8 см. В сравниваемой работе при небольшой доле молоди и рыб среднего размера относительно высокая численность приходилась на рыб  $TL$  52–66 см (т.е. близких к созреванию и взрослых особей) с доминированием размерных групп 56–59 и 64 см. Соответственно, средний размер оказался на 10 см выше — 51.7 см (Орлов и др., 2006).

По данным Долганова (19986), соотношение полов у эмбрионов дальневосточных скатов близко 1 : 1 и сохраняется далее. Лишь в старших размерно-возрастных группах начинают преобладать самки. Это же для большинства исследованных им видов скатов, в том числе для ската Таранца, позднее констатировал в восточноберинговоморских водах Иберт (Ebert, 2005). Равное соотношение полов характерно для ската Таранца и в западной части Берингова моря (Orlov, Tokranov, 2010). Однако в прикурильских водах для этого вида отмечено существенное преобладание самок над самцами (в 1.8 раза), причём доминирование самок проявляется не только среди крупных рыб  $TL$  61–70 см, но и среди особей средней размерной группы 41–50 см (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006). Между тем результаты наших измерений оказались близки классической схеме: лишь среди рыб  $TL > 60$  см прослеживается увеличение доли са-



**Рис. 4.** Зависимость между длиной ( $TL$ ) и массой ската Таранца *Bathyraja taranetzi* в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и у Юго-Восточной Камчатки в летний период.

мок, тогда как у особей мелкого и среднего размера существенные различия в соотношении полов не наблюдаются, а среди рыб  $TL$  52–58 см (т.е. при размерах полового созревания самцов) в каждом из сантиметровых классов самцы существенно преобладают над самками (рис. 5). В целом же соотношение полов оказалось близко 1 : 1 с несущественным преобладанием самцов, доля которых составила 51.7%.

Средняя длина самцов несколько больше самок (41.9 против 41.6 см), что может объясняться неполным охватом нашей выборкой особей максимального размера. По данным Орлова с соавторами (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006), самки ската Таранца в прикурильских водах достигают  $TL$  70 см, самцы – 66 см. В нашей выборке максимальные размеры рыб обоих полов были ниже – соответственно 67.5 и 62.2 см.

Долганов (1998в) указывает, что скат Таранца в течение года встречается при температуре  $-0.2...+3.4^{\circ}\text{C}$ . Позднее было выявлено, что в летний период в прикурильских водах его температурный диапазон сдвинут в сторону более высоких значений:  $-0.1...+5.5^{\circ}\text{C}$ , а предпочитаемый термический фон в течение года варьирует в узких пределах  $2.5-3.5^{\circ}\text{C}$  (Orlov, Tokranov, 2010). В период проведения летней съёмки в 2018 г. на глубинах 120–952 м температура составляла  $1.8-3.9^{\circ}\text{C}$  (таблица), при этом скат Таранца встречался в пределах всего этого температурного градиента. При анализе его распределения относительно придонной температуры использованы данные с диапазо-

на глубин 120–600 м, так как, хотя на расположенных ниже изобатах температура воды ( $2.7-3.7^{\circ}\text{C}$ ) находилась в пределах диапазона обитания вида, скат Таранца был представлен единственной выбывающей из общего ряда поимкой. Несомненно, что избегание им глубин  $>600$  м обусловлено не термическим фоном, а какими-то иными факторами.

В период проведения исследований температура воды ниже  $2^{\circ}\text{C}$  отмечалась лишь в части тралений на глубинах  $<170$  м. При этом термическом фоне в одном из трёх проведённых ловов было поймано лишь 3 экз. ската Таранца. Его плотность и частота встречаемости оказались здесь по сравнению с остальными температурными диапазонами минимальными (таблица). При фоновых значениях в пределах  $2-3^{\circ}\text{C}$  все проанализированные траления были для вида результативными. Высокой здесь (в особенности в пределах  $2.51-3.00^{\circ}\text{C}$ ) оказалась и средняя численность ската Таранца на единицу площади. При возрастании температуры до  $3.01-3.50^{\circ}\text{C}$  этот показатель резко понизился, а частота встречаемости упала до 50%. Однако при температуре  $>3.5^{\circ}\text{C}$  плотность ската Таранца по сравнению со смежным диапазоном возросла на порядок, хотя встречаемость вида продолжила падать, достигнув 35.5%. Повышение здесь плотности рыб обусловлено предпочтением молодью условий с относительно высокими значениями температуры. Мелкие особи  $TL < 37$  см в массе отмечались лишь при температуре  $3.7^{\circ}\text{C}$  и более, в результате чего средний размер ската Таранца в верхнем диапазоне температуры ( $3.51-3.90^{\circ}\text{C}$ )

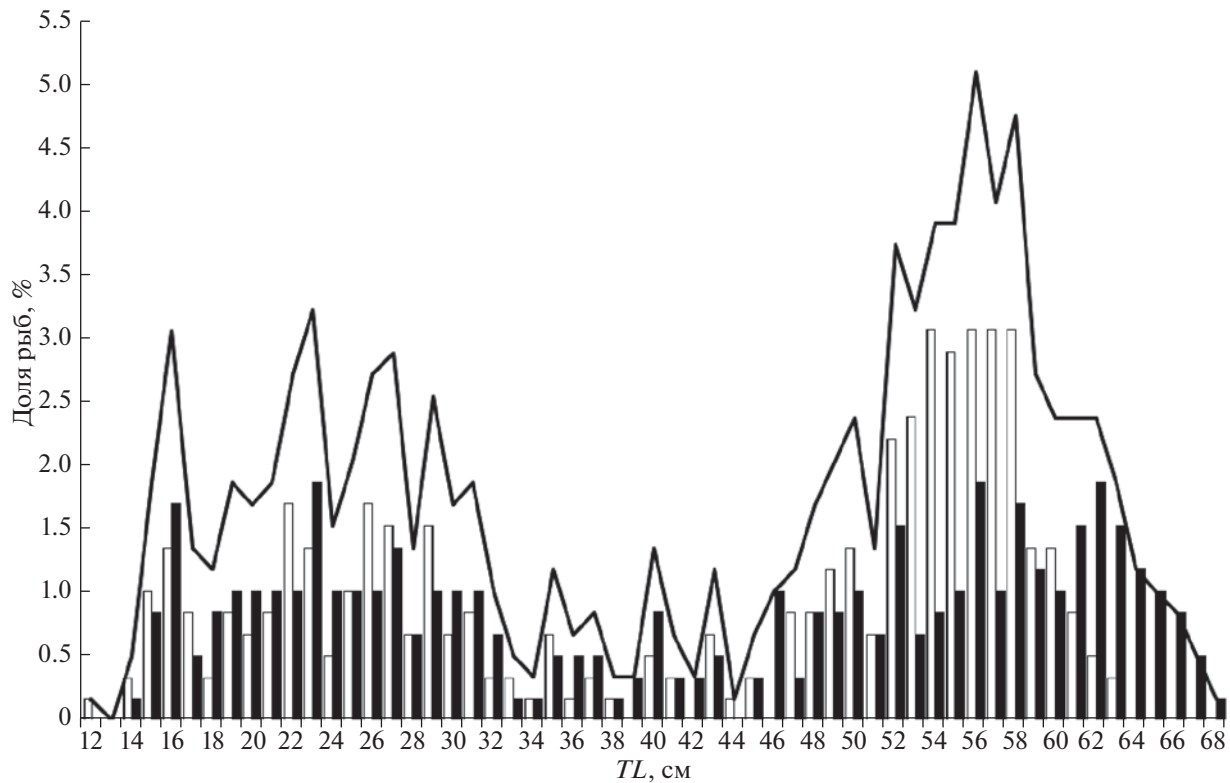


Рис. 5. Размерный состав (TL) ската Таранца *Bathyraja taranetzi* в уловах донного трала (%) в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и у Юго-Восточной Камчатки в летний период: (□) – самцы, (■) – самки, (—) – оба пола.

оказался наименьшим – 34.4 см. В отличие от молоди крупные особи встречались во всём характерном для вида температурном диапазоне. Следует лишь отметить, что самый крупный экземпляр был пойман при минимальной в период работ температуре (1.8°C), причём высоки здесь были и размеры остальных особей ската Таранца, чем и объясняется наибольшая его средняя длина при температурном фоне ниже 2°C.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показали результаты донной траловой съёмки, проведенной у океанской стороны северной части Курильской гряды и юга Камчатки на глубинах 120–952 м, скат Таранца в летний период предпочитает экваторию северных Курильских о-вов на глубинах 250–360 м. Наименьшая глубина его обитания в это время близка 100-метровой изобате, наибольшая соответствует 757 м.

Средняя плотность, частота встречаемости и длина ската Таранца *Bathyraja taranetzi* при разных значениях придонной температуры

Показатель	Температура, °C				
	1.80–2.00	2.01–2.50	2.51–3.00	3.01–3.50	3.51–3.90
Плотность, экз/км <sup>2</sup>	44.3	964.3	1163.2	63.3	622.3
Частота встречаемости, %	33.3	100.0	100.0	50.0	35.5
Длина (TL), см	64.8	52.9	55.1	56.5	34.4
Число рыб, экз.	3	133	89	9	352
Число тралений	3	6	3	8	31

Минимальный размер вылупившихся особей составляет 11,3 см. Районы концентраций мелких и крупных рыб совпадают, однако батиметрическое распределение различается. На относительно небольших глубинах (<200 м) обитают только крупные особи, стабильно присутствующие в уловах до 450-метровой изобаты. С возрастанием глубины минимальные размеры ската Таранца снижаются. На начальных этапах развития он обитает в основном в диапазоне 301–450 м; здесь же, вероятно, располагаются и нерестилища. В связи с возрастанием доли молоди до 300-метровой изобаты прослеживается тенденция уменьшения средней длины ската Таранца. На глубинах 301–450 м размеры рыб близки, глубже (по данным единичных поимок) размеры рыб повышаются.

Наиболее эвритермными являются взрослые особи ската Таранца, обитающие летом на внешнем шельфе и верхнем склоне при температуре 1,8–3,9°C. Мелкие рыбы ( $TL < 37$  см), являясь более теплолюбивыми, предпочитают температуру 3,7°C и выше.

Среди неполовозрелых особей соотношение полов равное. В размерной группе  $TL$  52–58 см преобладают самцы, что обусловлено их более ранним по сравнению с самками половым созреванием. Среди рыб  $TL > 60$  см начинают доминировать самки, что связано с достижением ими больших, чем самцы, размеров. В целом соотношение полов в популяции ската Таранца близко 1 : 1.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В., Пуцина О.И., Соломатов С.Ф. 2007. Распределение и некоторые черты биологии щитоносного ската *Bathyraja parmifera* (Rajidae, Rajiformes) в северо-западной части Японского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 3. С. 311–319.
- Долганов В.Н. 1998а. Питание скатов семейства Rajidae и их роль в экосистемах дальневосточных морей // *Изв. ТИНРО*. Т. 124. С. 417–424.
- Долганов В.Н. 1998б. Размножение скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // *Там же*. Т. 124. С. 425–428.
- Долганов В.Н. 1998в. Абиотические условия среды обитания скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // *Там же*. Т. 124. С. 429–432.
- Долганов В.Н. 1999. Географическое и батиметрическое распространение скатов семейства Rajidae в дальневосточных морях России и сопредельных водах // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 3. С. 428–430.
- Долганов В.Н., Тупоногов В.Н. 1999. Определительные таблицы скатов родов *Bathyraja* и *Rhinoraja* (сем. Rajidae) дальневосточных морей России // *Изв. ТИНРО*. Т. 126. С. 657–664.
- Орлов А.М. 2006. К обоснованию промысловой меры дальневосточных скатов (сем. Rajidae) на примере массовых западноберинговоморских видов // *Тр. ВНИРО*. Т. 146. С. 252–264.
- Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 336 с.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Фатыхов Р.Н. 2006. Условия обитания, относительная численность и некоторые особенности биологии массовых видов скатов прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. Вып. 8. С. 38–53.
- Панченко В.В., Пуцина О.И., Бойко М.И., Калчугин П.В. 2017. Распределение и некоторые черты биологии ската Берга *Bathyraja bergi* в северо-западной части Японского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 57. № 4. С. 415–423. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040117>
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // *Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.* М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Глава 1. Рыбообразные и рыбы. Класс Cephalaspidomorpha – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // *Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий*. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Чучукало В.И., Напезаков В.В. 2002. Питание и трофологический статус массовых видов скатов (Rajidae) западной части Берингова моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 130. С. 422–428.
- Brodeur R.D., Livingston P.A. 1988. Food habits and diet overlap of various Eastern Bering Sea fishes // *US Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS F/NWC-127*. 76 p.
- Ebert D.A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope // *J. Fish Biol.* V. 66. P. 618–649. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2005.00628.x>
- Haas D.L., Ebert D.A., Cailliet G.M. 2016. Comparative age and growth of the Aleutian skate, *Bathyraja aleutica*, from the eastern Bering Sea and Gulf of Alaska // *Environ. Biol. Fish.* V. 99. № 11. P. 813–828. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0518-5>
- Livingston P.A., deReynier Y. 1996. Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the Eastern Bering Sea from 1990 to 1992 // *AFSC Proc. Rept.* 96–04. 214 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. *Fishes of Alaska*. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Mito K. 1974. Food relationships among benthic fish populations in the Bering Sea on the *Theragra chalcogramma* fishing grounds in October and November of 1972. M.S. Thesis. Hakodate: Hokkaido Univ. Grad. School, 135 p.

- Orlov A.M.* 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Alaska Fish. Res. Bull. V. 5. № 1. P. 1–17.
- Orlov A.M.* 2003. Diets, feeding habits, and trophic relations of six deep-benthic skates (Rajidae) in the western Bering Sea // Aqua. J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 7. № 2. P. 45–60.
- Orlov A.M.* 2005. Groundfish resources of the northern North Pacific continental slope: from science to sustainable fishery // Proc. 7-th North Pacific Rim Fish. Conf. Anchorage: Alaska Pacif. Univ. P. 139–150.
- Orlov A.M., Tokranov A.M.* 2010. Reanalysis of long-term surveys on the ecology and biology of mud skate (*Rhinoraja taranetzi* Dolganov, 1985) in the northwestern Pacific (1993–2002) // J. Appl. Ichthyol. V. 26. № 6. P. 861–871. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01512.x>
- Orlov A.M., Tokranov A.M., Fatykhov R.N.* 2006. Common deep-benthic skates (Rajidae) of the northwestern Pacific: basic ecological and biological features // Cybium. V. 30. № 4. Suppl. P. 49–65.
- Ormseth O., Matta B., Hoff J.* 2008. Bering Sea and Aleutian Island skates [online]. <http://www.afsc.noaa.gov/REFM/docs/2008/BSAIskate.pdf>. Version 09/2008.
- Savin A.B., Balanov A.A., Panchenko V.V.* 2019. The current structure of the ichthyofauna on the continental shelf's outer edge and upper slope of the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka // J. Ichthyol. V. 59. № 4. P. 499–515. <https://doi.org/10.1134/S0032945219040143>

УДК 597.554.3.574.34

## ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* ПСКОВСКО-ЧУДСКОГО ОЗЕРА

© 2020 г. М. Б. Данилов<sup>1, \*</sup>, Е. А. Криксунов<sup>1</sup>, А. Е. Бобырев<sup>2, 3</sup>, А. Д. Шереметьев<sup>3</sup>,  
М. М. Мельник<sup>4</sup>, С. О. Северин<sup>4</sup>, П. В. Васильев<sup>1</sup>, С. В. Чистов<sup>1</sup>

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

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

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

<sup>4</sup>Псковский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства  
и океанографии – ПсковНИРО, Псков, Россия

\*E-mail: danilov84@rambler.ru

Поступила в редакцию 25.07.2019 г.

После доработки 06.08.2019 г.

Принята к публикации 07.08.2019 г.

С помощью когортных моделей проанализирована динамика популяции леща *Abramis brama* в Псковском и Чудском озёрах в 1980–2009 гг. Стабильное возрастание запаса леща в Псковском озере наблюдалось до 1999 г., в Чудском – до 2004 г., затем наметилась тенденция к его снижению. В 2000-х гг. зарегистрировано снижение среднего возраста в популяции, обусловленное как ростом интенсивности промысла, так и высоким пополнением в конце 1990-х гг. Высокочисленные генерации леща появляются в обоих озёрах синхронно. Во второй половине 2000-х гг. в обоих озёрах отмечены низкие значения пополнения. Зависимость в системе запас–пополнение наилучшим образом отображает кривая Рикера. Выявлена связь величины пополнения леща с прозрачностью и температурой воды, числом дней в году с температурой воздуха выше 20°C и среднегодовым уровнем воды. Существующий уровень промысловой нагрузки на запас леща близок к оптимальному. Дальнейшее увеличение интенсивности промысла в обоих озёрах нецелесообразно. Текущий уровень равновесного улова может быть достигнут при гораздо меньшей интенсивности промысла.

**Ключевые слова:** лещ *Abramis brama*, запас, пополнение, Псковско-Чудское озеро.

**DOI:** 10.31857/S0042875220040050

Вопросы организации и регулирования промысла рыб в Псковско-Чудском озере, в том числе леща *Abramis brama* как одного из основных объектов добычи, привлекают большое внимание специалистов (Kangur, 1996; Pihu, 1996; Pihu, Kangur, 2001; Мельник, Концевая, 2005; Kangur et al., 2007; Концевая, 2009; Saat et al., 2010; Бобырев и др., 2013). В рамках исследования динамики популяций основных промысловых видов рыб Псковско-Чудского озера в одной из наших недавних работ (Данилов и др., 2018) сделана попытка проанализировать состояние запасов, промысла и воспроизводства судака *Sander lucioperca* в 1980–2009 гг. на основе методов ретроспективного анализа, а также некоторых традиционных моделей взаимодействия в системе запас–пополнение. Используя данный методический подход, мы продолжили начатые исследования и в настоящей работе уделили внимание популяции леща, доля которого в общем улове рыб Псковско-Чудского озера может достигать в отдельные годы

30%, в среднем составляя около 9 и 15% годового улова для Чудского и Псковского озер соответственно.

Хотя сами процессы популяционных изменений всё ещё остаются слишком сложными для их надёжной предсказуемости, ретроспективный анализ статистики промысла позволяет провести обобщение накопленных данных, увязать изменения основных популяционных показателей с результатами промысловой деятельности на водоёме за период, охватывающий события новейшей истории. Проведению такого анализа посвящена настоящая работа, рассматривающая ход популяционных процессов в период с 1980 по 2009 гг.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование базируется на результатах наблюдений в 1980–2009 гг., представленных в публикациях и фондовых материалах Псковского отделения ГосНИОРХ (с 2018 г. – Псковский филиал



ВНИРО), включающих выполненные для разных сезонов каждого года оценки соотношения возрастных групп в уловах различных орудий (ставные сети, механизированные мутники, заколы), данные по линейному и весовому росту, плодовитости, темпу полового созревания, общему годовому улову, температурному, уровенному режимам водоёма и т.д. В анализ вовлечены лишь данные официальной статистики; объёмы нелегального вылова не учитывали. Статистическая обработка данных выполнена с помощью пакета прикладных программ Statistica 6.0.

Предварительно для каждого календарного года выполнен расчёт возрастного состава улова леща, в качестве которого рассматривалась средне-взвешенная по сезонам и орудиям лова оценка соотношения разных возрастных групп в суммарном годовом объёме добычи. Возрастной ряд ограничен возрастом 17+, поскольку поимки рыб более старшего возраста единичны и не образуют представительную выборку для анализа. Непрерывные ряды уловов, подразделённых на возрастные категории, использованы как входные переменные для когортного анализа, параметры которого заданы оценками возрастной динамики относительной улавливаемости рыб, их естественной смертности, темпа полового созревания, терминальных значений промысловой смертности. Ввиду относительной обособленности Псковского и Чудского озёр и независимой деятельности рыбодобывающих предприятий, ведущих промысел в отдельных частях водоёма, когортный анализ выполнен отдельно для двух субъединиц запаса леща, локализованных в Чудском и Псковском озёрах. Для Чудского озера используются объединённые данные для эстонской и российской частей водоёма.

В качестве основного средства ретроспективного анализа состояния запасов и промысла леща использована аналитическая когортная модель ADAPT-VPA (версия 2.8) (Gavaris, 1988, 1993; Mohn, Cook, 1993; Patterson, Kirkwood, 1995), реализованная в пакете прикладных программ Fisheries Toolbox (National Oceanic and Atmospheric Administration – NOAA) / National Marine Fisheries Services – NMFS, США). В качестве настроечных индексов использовали различные показатели улова на единицу промыслового усилия: тонны промыслового улова на одного рыбака, численность улова сеголеток за 1 ч траления, численность и биомасса уловов молоди (длиной < 30 см) и взрослых рыб (длиной > 30 см) за 1 ч траления экспериментальным тралом.

Описание линейного и весового роста выполнено с использованием функции Бергаланфи. Оценки возрастных значений мгновенных коэффициентов естественной смертности получены методом Чена–Ватанабе (Chen, Watanabe, 1989),

связывающим темп убыли с параметрами созревания и линейного роста рыб; оценки коэффициентов относительной улавливаемости – методом Южаковой–Снеткова (Южакова, Снетков, 1983; Криксунов, Концевая, 1987).

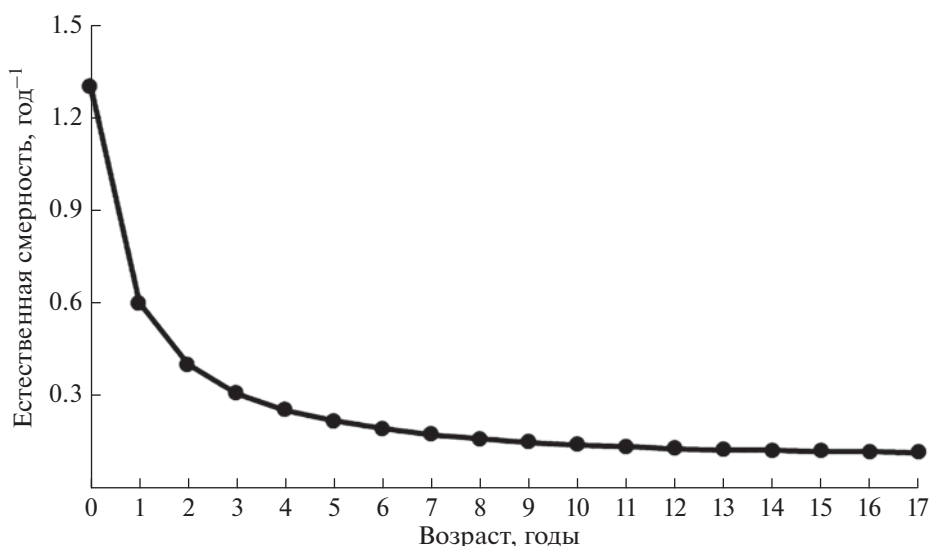
Для оценки современного состояния промысла леща использована модель динамического запаса (Бивертон, Холт, 1969), реализованная с помощью прикладной программы YPR (Yield per Recruit Model) версия 3.1 (NOAA/NMFS, США). Проанализированы изменения численности рекрутов (2+) и относительной биомассы нерестового стада леща  $SSB/R$  (Gabriel et al., 1989). Методика анализа описана ранее (Данилов и др., 2018). В ходе проведённого анализа получены также описания связей между величиной родительского стада леща и численностью продуцируемого потомства моделями пополнения Бивертон–Холта, Рикера и Шепарда. Последняя модель (Shepherd, 1982) представляет собой формальное обобщение двух первых и обеспечивает (за счёт введения дополнительного параметра формы) большую гибкость в возможности описания эмпирических данных по сравнению с классическими функциями.

Изучение факторов, влияющих на изменчивость пополнения леща в Чудском озере, проведено на основе использования обобщённых линейных моделей (Generalized Linear Models – GLM), преимуществом которых перед традиционным регрессионным анализом является отсутствие ограничений на тип распределения данных. В качестве зависимой переменной рассматривалась численность пополнения, в качестве независимых – биомасса нерестового стада, среднегодовой уровень, температура и прозрачность воды, число дней в году с температурой воздуха выше 20°C. Независимые переменные использованы в анализе по отдельности и в различных сочетаниях. При выборе наилучшего статистического описания основными показателями служили величина остаточной дисперсии и информационный критерий Акаике (Akaike Information Criterion – AIC), оценивающий качество аппроксимации с учетом числа параметров (степеней свободы) модели. Анализ осуществлен в программной среде R (версия 3.0).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Рост и смертность.* Различия между значениями параметров уравнения линейного роста леща Псковского и Чудского озера очень малы, значительно меньше величин стандартных ошибок. Поэтому для описания линейного роста используется обобщённое уравнение вида:  $L_t = 72 \times (1 - e^{0.09(t - 0.8)})$ , где  $L_t$  – средняя длина тела рыб в возрасте  $t$ , см.

Столь же большое сходство демонстрируют значения возрастных коэффициентов есте-



**Рис. 1.** Динамика изменения мгновенного коэффициента естественной смертности леща *Abramis brama* в зависимости от возраста, усреднённые данные для Псковского и Чудского озёр.

ственной смертности. Они варьируют в пределах 1.30–0.12 год<sup>-1</sup>, монотонно снижаясь с увеличением возраста (рис. 1). Средневзвешенные оценки мгновенных коэффициентов естественной смертности составили 0.18 год<sup>-1</sup> для Чудского озера и 0.19 год<sup>-1</sup> — для Псковского.

*Динамика обилия и возрастной состав популяций.* За исследуемый период уловы леща в Чудском озере выросли почти в пять раз: минимальный улов (190.3 т) зарегистрирован в 1980 г., максимальный (1027.0 т) — в 2007 г., средний вылов составил 504.9 т. (рис. 2а). В Псковском озере уловы леща также значительно возросли (примерно в 6 раз) и варьировали от 52.8 (1980 г.) до 322.0 т (2002–2003 гг.), в среднем составив 163.2 т (рис. 2а). Коэффициент вариации уловов (*CV*) был достаточно высоким и имел сходные значения в обоих озёрах — соответственно 50 и 43%. Наиболее существенный рост добычи пришёлся на вторую половину 1990-х гг. В Чудском озере возрастание уловов продолжалось вплоть до конца 2000-х гг., в Псковском озере уловы стали снижаться с середины 2000-х гг. Статистическая связь уловов в обоих озёрах довольно велика — коэффициент корреляции (*r*) равен 0.75 ( $p < 0.001$ ).

Сходно с уловами изменялась общая биомасса запаса леща. В Чудском озере её оценки варьировали от 1510 (1980 г.) до 4445 (2004 г.) т, составляя в среднем 2713 т; в Псковском — от 345 (2009 г.) до 1408 т (1999 г.), в среднем 859 т (рис. 2б). Осреднённая оценка общей численности популяции (возрастные группы 1+–17+) составила в Чудском озере 10.1 млн экз., в Псковском — 3.3 млн экз.

В изменениях запаса леща в Псковском и Чудском озёрах прослеживается определённая сопряжённость, о чём свидетельствует достаточно высокий уровень связи между изменениями его биомассы в этих озёрах ( $r = 0.77$ ,  $p < 0.001$ ) и численности ( $r = 0.76$ ,  $p < 0.001$ ). И в том, и в другом озере до начала 2000-х гг. прослеживалась общая тенденция к возрастанию запасов, которая затем сменялась на противоположную, обусловив тем самым возврат популяции к уровню, характерному для начала рассматриваемого периода (начало 1980-х гг.).

И в Псковском, и в Чудском озёрах основу биомассы популяции составляют рыбы возраста 4–7 лет (53–56%), эти же группы формируют большую часть улова (рис. 3а, 3б). Рассматривая изменения возрастного состава леща по десятилетиям, можно отметить некоторое увеличение среднего возраста рыб в 1990-х гг., происходящее на фоне общего роста запаса. В 2000-х гг. средний возраст рыб снизился, возможно, из-за роста интенсивности промысла или вступления в промысел высокочисленных генераций конца 1990-х гг. (рис. 3в, 3г).

Оценка возрастных коэффициентов относительной улавливаемости показала, что уже в 2-летнем возрасте часть молодых особей леща становятся доступными для используемых орудий лова. С возрастом доля рекрутов плавно возрастает, достигая 100% к 10-у году жизни (рис. 4). Темп вступления в состав промыслового запаса особей разного возраста в наибольшей степени связан с переходом к образу жизни взрослых рыб, поэтому представленную на рис. 4 обобщённую кривую можно рассматривать как огиву созревания.

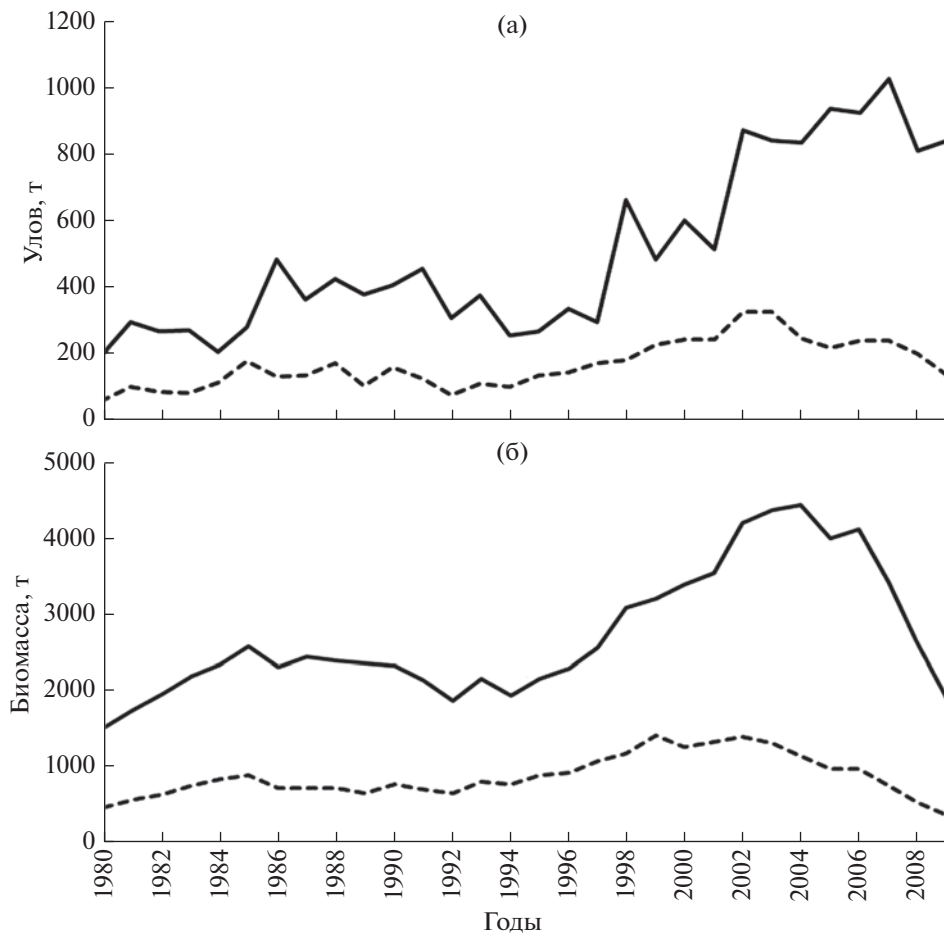


Рис. 2. Динамика уловов (а) и биомассы (б) леща *Abramis brama* в Чудском (—) и Псковском (---) озёрах.

**Интенсивность эксплуатации.** В Чудском озере динамика коэффициентов промысловой смертности, взвешенных по численности и биомассе запаса, демонстрирует слабый отрицательный тренд, обусловленный увеличением запаса и улова (рис. 5а). В Псковском озере взвешенные коэффициенты промысловой смертности имели высокие значения в начале 1980-х и в конце 2000-х гг. (рис. 5б), что связано с низкими значениями запаса и уловов в эти периоды. В Чудском озере в динамике промысловой смертности леща отчётливо проявляется цикличность с периодом ~ 10 лет.

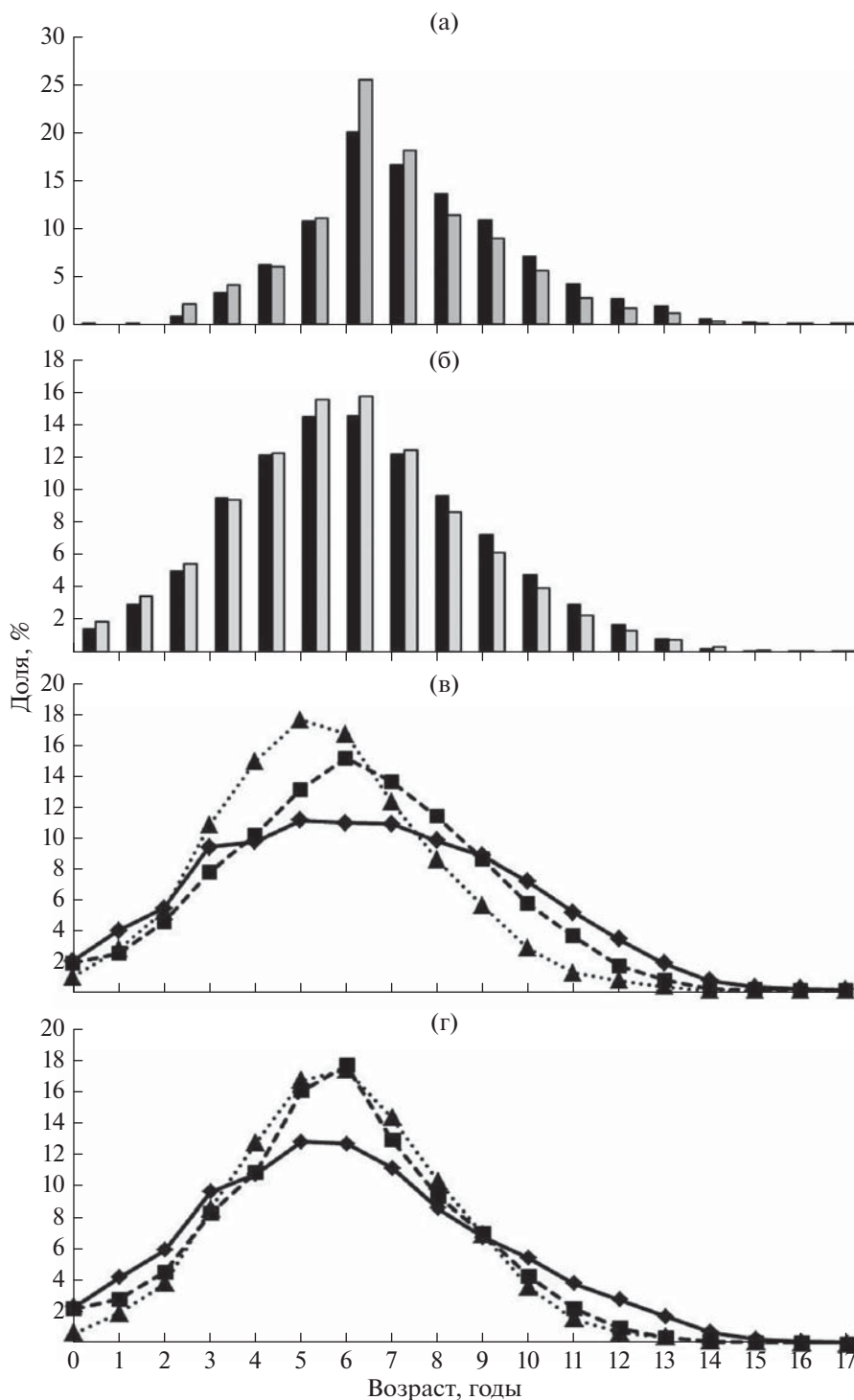
Максимальные значения промысловой смертности леща приходятся на старшие возрастные группы – 10–15 лет (рис. 5в, 5г). Начиная с 2000-х гг. просматривается тенденция к повышению эксплуатации рыб средних возрастных групп.

Коэффициенты эксплуатации (отношение массы улова к общей биомассе запаса) в Чудском и Псковском озёрах изменялись в пределах соответственно 0.11–0.38 (0.19) и 0.09–0.44 (0.18) (рис. 5д).

В обоих озёрах они имеют сходную динамику, возрастая в конце 2000-х гг.

В пользу возрастающей промысловой нагрузки говорит увеличение числа промысловых рыбаков в Чудском озере с начала 1990-х гг. почти в три раза; в Псковском озере число рыбаков оставалось относительно стабильным, с локальным повышением в начале 2000-х гг. Однако в динамике количества орудий лова в целом по водоёму прослеживается обратная тенденция: число крупнейшей ставных сетей и заолов снизилось к середине 1990-х гг. соответственно на 60 и 47%. Разнонаправленность трендов в динамике факторов, обуславливающих изменения интенсивности промысловой эксплуатации, может быть вызвана недоучётом продолжительности использования указанных орудий лова.

**Урожайность молоди.** Численность пополнения (0+) леща варьировала в широком диапазоне ( $CV = 59\%$ ): в Чудском озере – 5.0–29.1 (13.2) млн экз., в Псковском – 0.9–10.1 (4.2) млн экз. В обоих озёрах появление высокочисленных возрастных



**Рис. 3.** Возрастной состав улова (а) и запаса (б) леща *Abramis brama* в Чудском (■) и Псковском (□) озёрах (усреднённые данные за 1980–2009 гг.), а также возрастной состав запаса в Чудском (в) и Псковском (г) озёрах в 1980-х (-■-), 1990-х (-◆-) и 2000-х (···▲···) гг.

классов приходится на одни и те же годы – 1995–2003 (рис. 6).

На рис. 7 представлены результаты аппроксимации связи в системе родители–потомки, получен-

ные с помощью различных моделей пополнения. Заметим, что лишь одна из них, а именно модель Рикера, даёт статистически значимое описание данных, относящихся к Чудскому озеру. В качестве

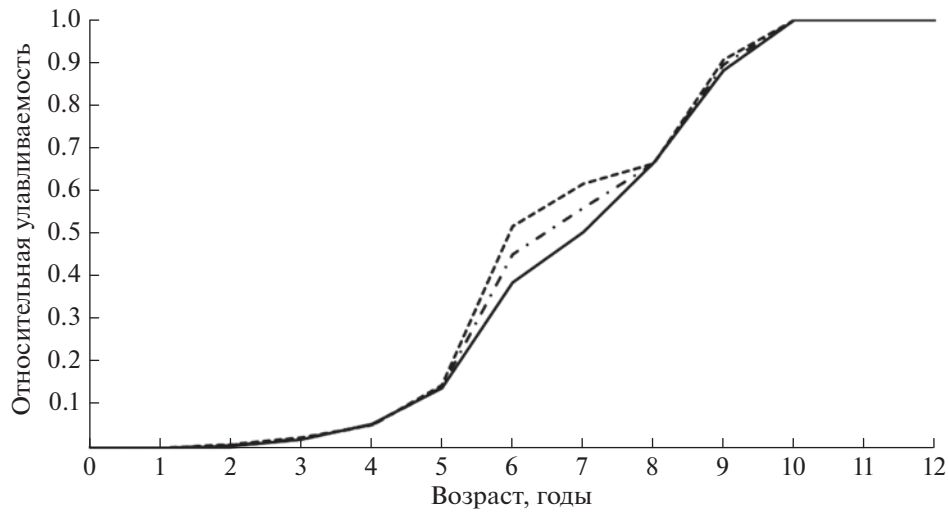


Рис. 4. Коэффициенты относительной улавливаемости леща *Abramis brama* разного возраста в Чудском и Псковском озёрах; (—•—) — обобщённая кривая, обозначения озёр см. на рис. 2.

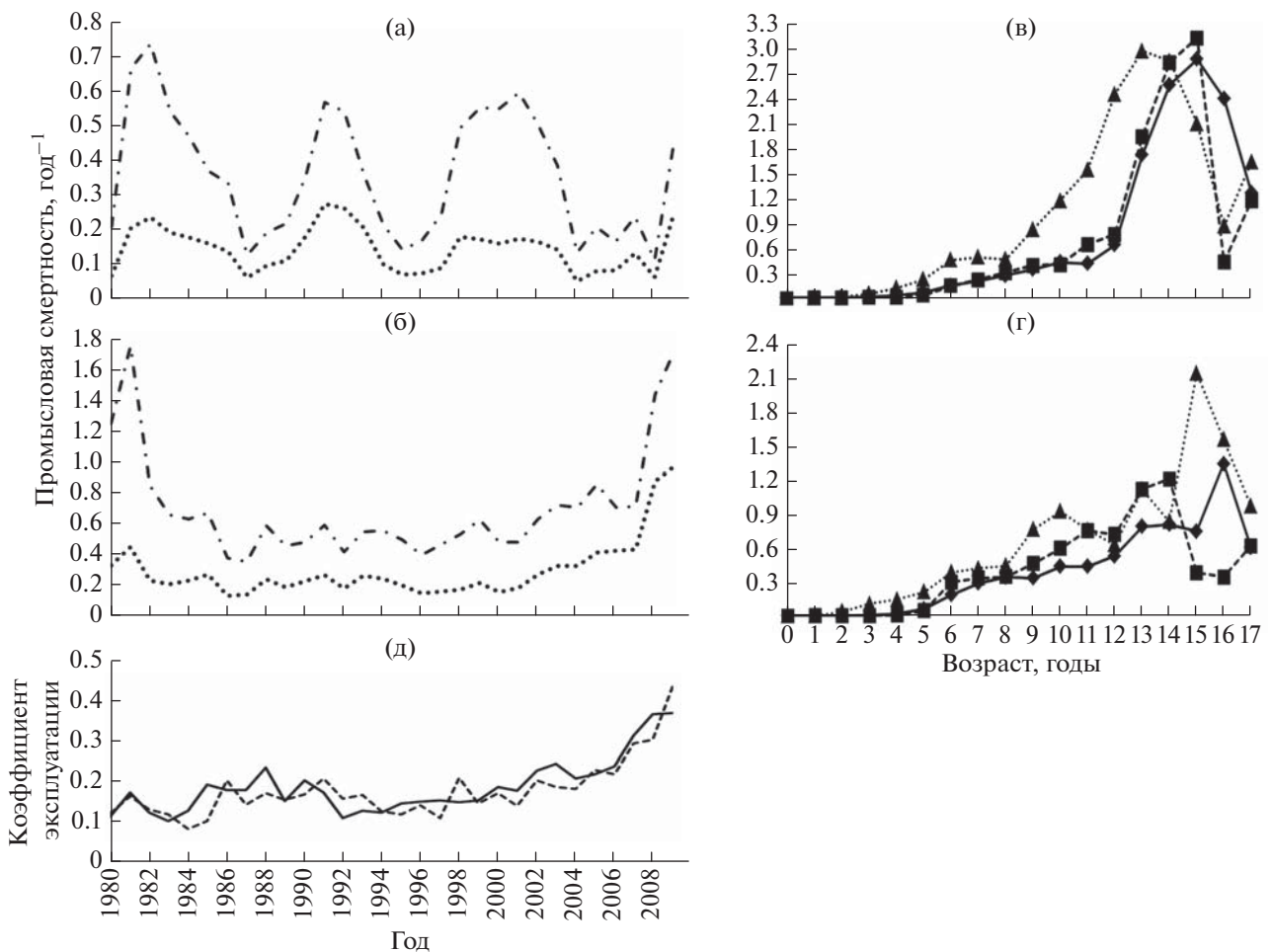
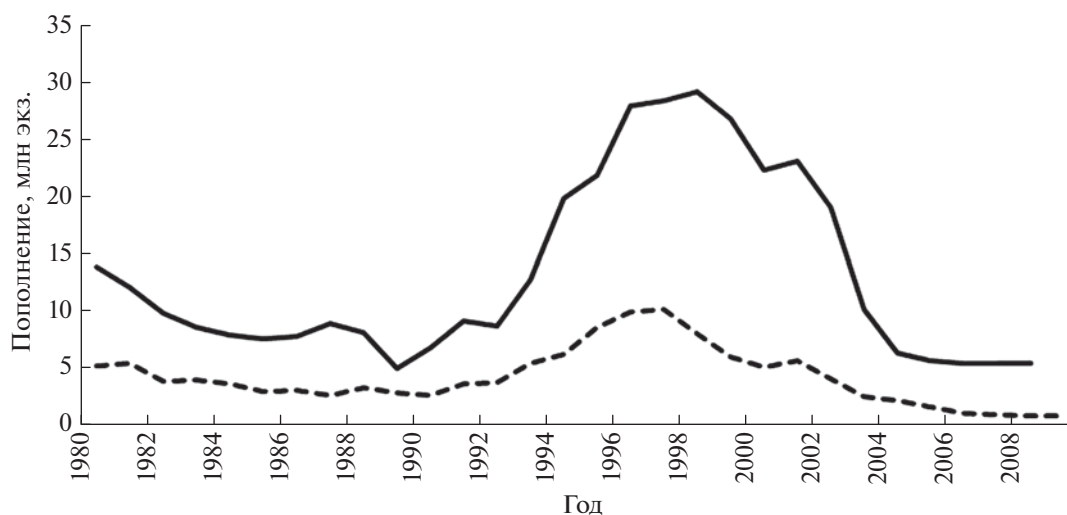


Рис. 5. Интенсивность эксплуатации леща *Abramis brama* в Чудском и Псковском озёрах в 1980–2009 гг.: а — взвешенные по численности ( $\times 10^6$ ) и по биомассе ( $\times 10^3$ ) коэффициенты промысловой смертности в Чудском озере, б — то же в Псковском озере; в — средний коэффициент промысловой смертности разных возрастных групп в 1980-х, 1990-х и 2000-х гг. в Чудском озере; г — то же в Псковском озере; д — коэффициент эксплуатации в Чудском и Псковском озёрах; взвешенные коэффициенты: (---) — по численности, (—•—) — по биомассе; ост. обозначения см. на рис. 2 и 3.



**Рис. 6.** Динамика численности пополнения (0+) леща *Abramis brama* в Чудском и Псковском озёрах; обозначения озёр см. на рис. 2.

основного средства оценки надёжности аппроксимации использованы  $t$ -критерий Стьюдента и величина стандартной ошибки для параметров аппроксимирующих функций (Фёрстер, Рёнц, 1981). Представленные данные указывают на то, что определённая роль в формировании пополнения леща принадлежит внутренним механизмам популяционной регуляции, сдерживающим эффективность воспроизводства при высокой численности родительского запаса. Это отчётливо видно на рис. 7а, интерпретирующем данные воспроизводства леща в Чудском озере. После определённых значений дальнейшее увеличение родительского запаса приводит к снижению численности потомства. Отсюда относительно хорошее соответствие эмпирических данных теоретической модели Рикера для Чудского озера. В то же время из приведённых графиков следует, что значительное влияние на урожайность молоди леща оказывают не учитываемые моделью факторы, порождающие наблюдаемые отклонения оценок обилия от модельного предсказания. Поскольку такие факторы предположительно связаны с межгодовыми вариациями гидроклиматического режима водоёма, представляет интерес выявление возможных связей между динамикой урожайности молоди в разные годы анализируемого периода и условиями среды. Результаты статистического анализа сопряжённости динамики пополнения (0+) леща с условиями внешней среды и величиной родительского запаса, выполненного с использованием моделей GLM, представлены в табл. 1. Поскольку распределение оценок пополнения леща близко к логнормальному, зависимая переменная преобразована к виду  $x \leftarrow \ln(x)$ .

Данные табл. 1 указывают на наличие отрицательной связи величины пополнения леща с био-

массой нерестового стада и среднегодовым уровнем воды (уравнения 1–2) и положительной связи с прозрачностью, температурой воды, числом дней в году с температурой воздуха выше 20°C (уравнения 3–5). Принимая во внимание экологические особенности воспроизводства леща, отрицательная связь с уровнем воды представляется сомнительной. Действительно, из результатов анализа входных временных рядов следует, что отрицательная связь с уровнем режимом и биомассой нерестового стада определяется наличием разнонаправленных трендов: положительным для величины пополнения и отрицательным для среднегодового уровня воды, особенно с середины 1990-х до середины 2000-х гг., а также положительным для биомассы нерестового стада и отрицательным для пополнения, особенно в начале 1980-х гг. При удалении трендов знак зависимости меняется с отрицательного на положительный. Таким образом, можно утверждать, что, несмотря на общую тенденцию к понижению уровня воды в Псковско-Чудском водоёме, его отклонения от основного тренда в положительную сторону способствуют появлению более мощных возрастных классов леща. Так, в 1999 г. фиксировался уровень воды, близкий к абсолютному максимуму, а в 2003 и 2006–2007 гг. – близкий к абсолютному минимуму (Mäemets et al., 2018). Одновременно в указанные годы наблюдались соответствующие максимумы и минимумы в динамике пополнения леща.

С формальной точки зрения наилучшим вариантом описания динамики пополнения леща является уравнение 26 (табл. 1), связывающее величину пополнения с биомассой нерестового стада, прозрачностью, температурой и среднегодовым уровнем воды. В то же время отдельные факторы, привлекаемые к анализу, обладают примерно равной

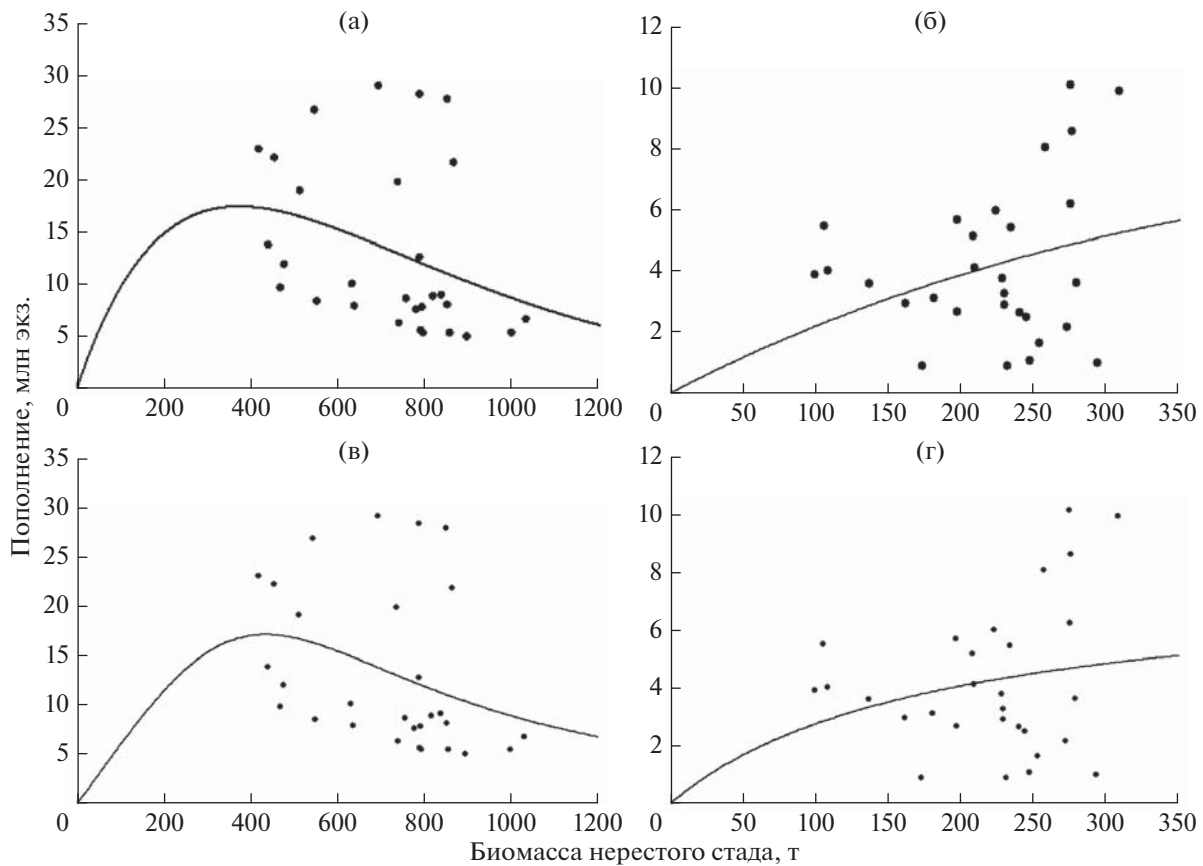


Рис. 7. Аппроксимация связи биомасса–пополнение леща *Abramis brama* Чудского (а, в) и Псковского (б, г) озёр функциями Рикера (а, б), Шепарда (в) и Бивертон–Холта (г).

предсказательной способностью. Возможно, это связано со сложной организацией процессов формирования урожайности поколений, при которой помимо биомассы нерестового стада важен одновременный вклад нескольких абиотических факторов – уровня, прозрачности и температуры воды.

**Оценка равновесного вылова.** Анализ модели динамического запаса показывает, что в Чудском озере при интенсивности промысла на уровне второй половины 2000-х гг. ( $F_{2005-2009} = 0.68 \text{ год}^{-1}$ ) обеспечивается равновесный улов леща, составляющий 127.7 г в пересчёте на одного рекрута (двугодовика) (рис. 8а). Данная оценка на 5% ниже максимально возможной – 133.9 г/рекрута, которая может быть достигнута при значительно меньшей промысловой смертности  $F_{\max} = 0.36 \text{ год}^{-1}$ . Полученной оценке величины относительного вылова соответствует равновесная биомасса нерестового запаса 164.8 г/рекрута. Это около 10% максимальной биомассы нерестового запаса на единицу пополнения (1578 г/рекрута), которая могла бы быть достигнута при отсутствии промысла (рис. 8б). Для леща Псковского озера данные пара-

метры имели сходные значения:  $F_{\max} = 0.35 \text{ год}^{-1}$ ,  $Y/R(F_{\max}) = 131.6 \text{ г/рекрута}$ ;  $F_{2005-2009} = 0.66 \text{ год}^{-1}$ ,  $Y/R(F_{2005-2009}) = 125.6 \text{ г/рекрута}$ .

При увеличении возраста вступления в промысел с 2 до 8 лет максимальный равновесный улов незначительно возрастает с 133.9 до 140.1 г/рекрута, а при увеличении возраста до 10 лет снижается до 137.1 г/рекрута (табл. 2). При этом значения коэффициента промысловой смертности возрастают с 0.36 до 0.42  $\text{год}^{-1}$ , а равновесная биомасса нерестового стада – с 356.4 до 450.4 г/рекрута.

**Замещающий уровень пополнения.** В Чудском озере отношение биомассы нерестового стада ( $SSB$ ) к численности рекрутов ( $R$ ) (возрастная группа 2+) определено для разных десятилетий. Для 1980-х гг. наклон прямой, выраженный в процентах максимального уровня, составил 31%, в 1990-е – 17%, в 2000-е – 21%, в среднем за весь период – 22% (рис. 9а). Несколько иное соотношение характерно для Псковского озера – соответственно 21, 16 и 40%, в среднем за период также 22% (рис. 9б). В 1990-е гг. условия среды были благоприятны для формирования высокочисленных годовых классов. Точки, относящиеся к

Таблица 1. Регрессионные модели, тестированные методом обобщённых линейных моделей (GLM)

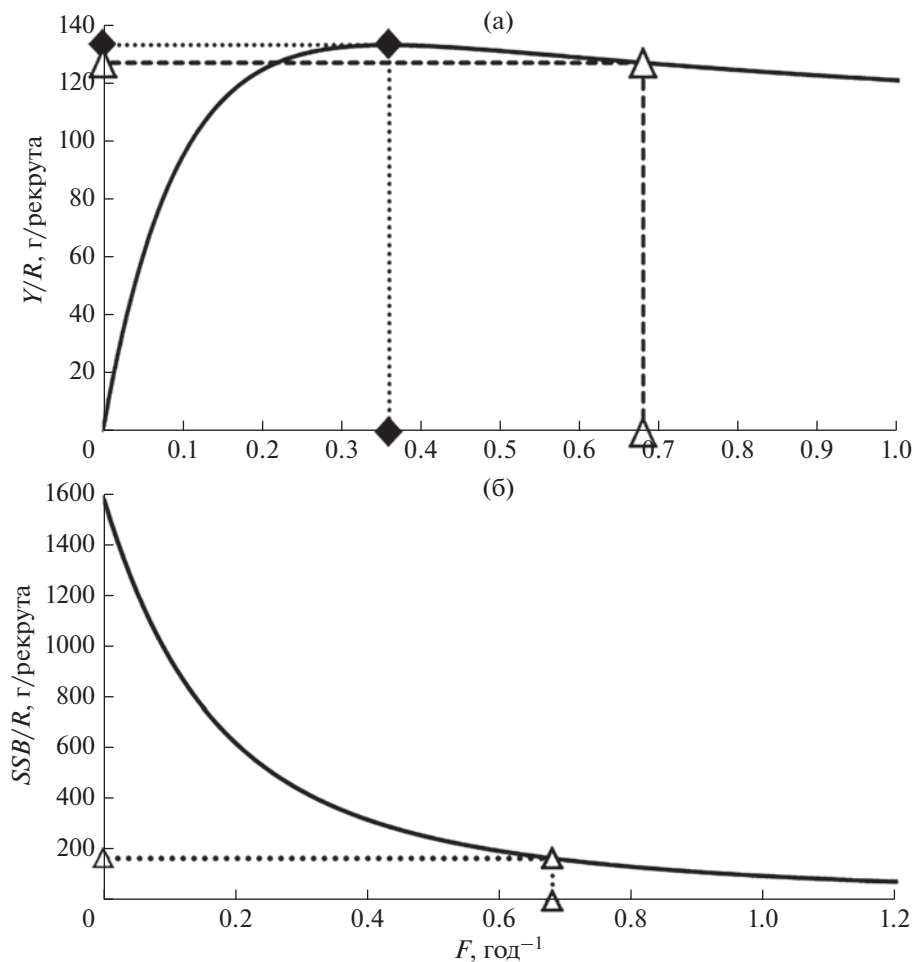
№	Модель	Остаточная дисперсия	AIC
1	$\ln R \sim 17.291000 - 0.001485 SSB$	7.707	49.87
2	$\ln R \sim 16.227552 - 0.004663 H$	8.993	54.34
3	$\ln R \sim 16.2276 + 0.2223 T$	8.589	53.01
4	$\ln R \sim 16.091225 + 0.001359 D$	9.353	55.48
5	$\ln R \sim 10.50 + 3.26 Sd$	7.873	50.49
6	$\ln R \sim 17.214130 - 0.001378 SSB - 0.002881 H$	7.522	51.16
7	$\ln R \sim 17.173811 - 0.001321 SSB + 0.164486 T$	7.228	50.01
8	$\ln R \sim 17.157580 - 0.001478 SSB + 0.001282 D$	7.573	51.36
9	$\ln R \sim 10.317979 - 0.001843 SSB + 4.111582 Sd$	5.218	40.56
10	$\ln R \sim 16.227552 - 0.004691 H + 0.223103 T$	8.072	53.21
11	$\ln R \sim 16.095669 - 0.004619 H + 0.001314 D$	8.852	55.89
12	$\ln R \sim 9.506010 - 0.006747 H + 3.822803 Sd$	6.853	48.46
13	$\ln R \sim 16.209890 + 0.218139 T + 0.000176 D$	8.586	55.00
14	$\ln R \sim 10.7262 + 0.2058 T + 3.1288 Sd$	7.092	49.46
15	$\ln R \sim 0.1057 + (4.617 \times 10^{-4}) D + 3.191 Sd$	7.856	52.42
16	$\ln R \sim 17.086008 - 0.001199 SSB - 0.003134 H + 0.170359 T$	7.010	51.12
17	$\ln R \sim 17.083922 - 0.001372 SSB - 0.002846 H + 0.001260 D$	7.392	52.66
18	$\ln R \sim 9.613544 - 0.001690 SSB - 0.004904 H + 4.449793 Sd$	4.698	39.51
19	$\ln R \sim 17.13407 - 0.00133 SSB + 0.15309 T + 0.00046 D$	7.214	51.95
20	$\ln R \sim 10.473432 - 0.001704 SSB + 0.126756 T + 3.966671 Sd$	4.937	40.95
21	$\ln R \sim 10.336558 - 0.001841 SSB + 0.000113 D + 4.093697 Sd$	5.217	42.55
22	$\ln R \sim 16.2155423 - 0.0046867 H + 0.2202399 T + 0.0001197 D$	8.071	55.21
23	$\ln R \sim 9.7415 - 0.0067 H + 0.2039 T + 3.6889 Sd$	6.086	47.02
24	$\ln R \sim 10.6221846 + 0.2234750 T - 0.0007612 D + 3.2314299 Sd$	7.052	51.29
25	$\ln R \sim 17.0524814 - 0.0012075 SSB - 0.0031084 H + 0.1604913 T + 0.0003964 D$	6.999	53.07
26	$\ln R \sim 9.757577 - 0.001540 SSB - 0.005037 H + 0.132957 T + 4.306927 Sd$	4.389	39.54
27	$\ln R \sim 9.609 - (1.690 \times 10^{-3}) SSB - (4.907 \times 10^{-3}) H - (2.768 \times 10^{-5}) D + 4.454 Sd$	4.698	41.51
28	$\ln R \sim 10.3871987 - 0.0016999 SSB + 0.1417114 T - 0.0006358 D + 4.0502434 Sd$	4.909	42.79
29	$\ln R \sim 9.585165 - 0.006817 H + 0.227529 T - 0.001018 D + 3.835904 Sd$	6.016	48.68
30	$\ln R \sim 9.6281436 - 0.0015308 SSB - 0.0051436 H + 0.1529036 T - 0.0008424 D + 4.4248672 Sd$	4.341	41.22

**Примечание.** AIC – информационный критерий Акайке,  $R$  – величина пополнения, экз.;  $SSB$  – биомасса нерестового стада, т;  $H$  – среднегодовой уровень воды, по данным станции наблюдения Раскопель, см;  $T$  – среднегодовая температура воды, по данным станции наблюдения Раскопель, °C;  $D$  – число дней в году с температурой воздуха выше 20°C, дни;  $Sd$  – прозрачность по диску Секки, м (по: Kangur et al., 2013).

отдельным годам, располагаются на диаграмме рассеивания выше линии замещения, что говорит о достаточности пополнения для поддержания запаса на стабильном уровне при сложившейся интенсивности промысла (Чудское озеро –  $F = 0.84 \text{ год}^{-1}$ , Псковское озеро –  $F = 0.43 \text{ год}^{-1}$ ).

Во второй половине 2000-х гг. урожайность пополнения снизилась, в отдельные годы его уровень оказался недостаточным для стабильного поддержания запаса при текущем режиме промысла (Чудское озеро –  $F = 1.14 \text{ год}^{-1}$ , Псковское озеро –  $F = 0.71 \text{ год}^{-1}$ ).





**Рис. 8.** Зависимость равновесного улова ( $Y/R$ ) (а) и биомассы нерестового стада ( $SSB/R$ ) (б) от промысловой смертности ( $F$ ) леща *Abramis brama* в Чудском озере: (◆) –  $F_{\max}$ , (△) –  $F_{2005-2009}$  гг.

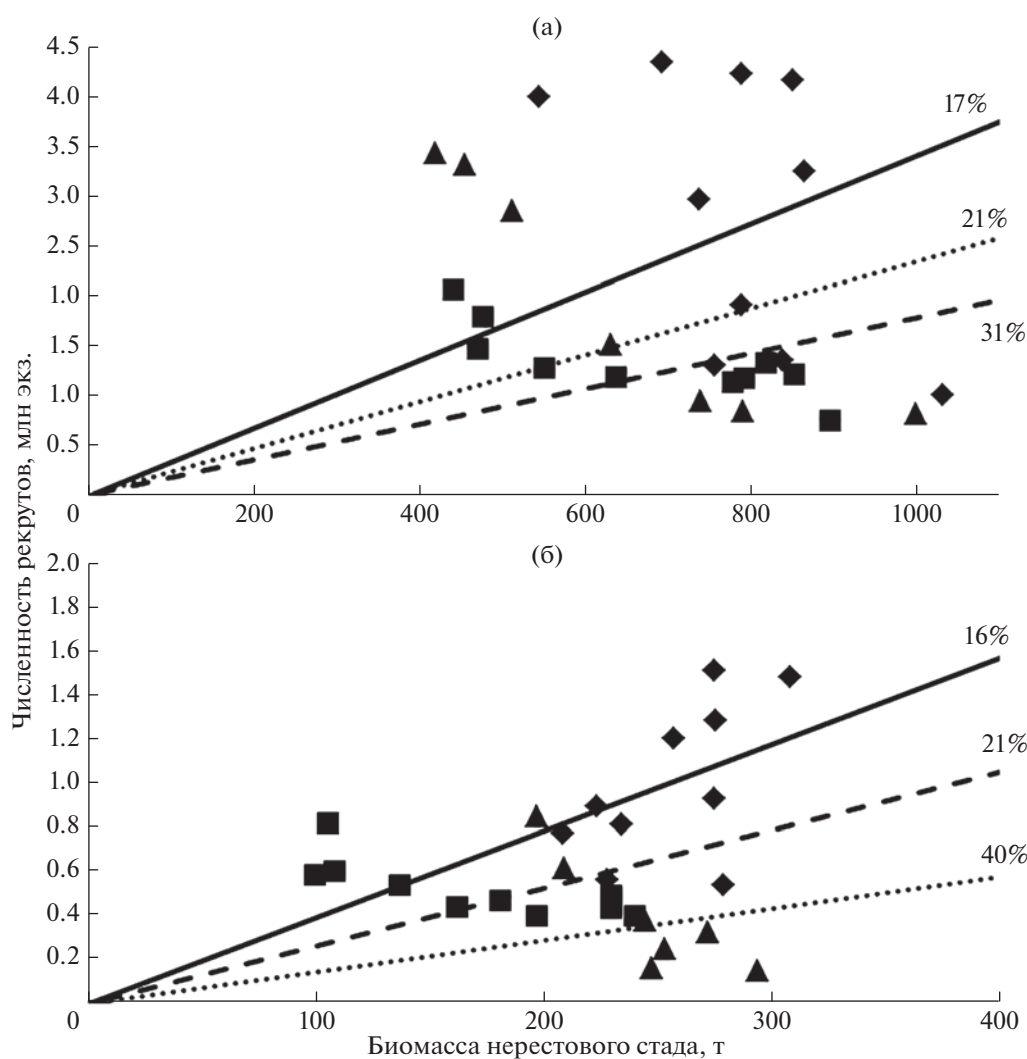
### ОБСУЖДЕНИЕ

Количественные оценки, характеризующие состояние запасов и промысла леща, охватывают относительно непродолжительный период. С на-

чала 1980-х до конца 1990-х гг. запасы леща в Псковском Чудском озёрах увеличивались. Особенно благоприятные условия для воспроизводства запаса сложились во второй половине 1990-х гг., когда популяция пополнилась рядом высокоуро-

**Таблица 2.** Зависимость максимального равновесного улова ( $Y/R$ ) и биомассы нерестового стада ( $SSB/R$ ) от промысловой смертности ( $F_{\max}$ ) при разном возрасте вступления рекрутов леща *Abramis brama* в промысел в Чудском озере

Возраст, годы	$F_{\max}$ , год <sup>-1</sup>	$Y/R_{F_{\max}}$ , г/рекрута	$SSB/R_{F_{\max}}$ , г/рекрута
2	0.36	133.9	356.4
3	0.36	134.0	356.9
4	0.36	134.6	359.5
5	0.37	135.6	355.6
6	0.39	136.9	352.0
7	0.41	139.2	380.6
8	0.43	140.1	413.8
9	0.42	138.7	441.1
10	0.42	137.1	450.4



**Рис. 9.** Соотношение между биомассой нерестового стада и численностью рекрутов (2+) леща *Abramis brama* в Чудском (а) и Псковском (б) озёрах в 1980-х, 1990-х и 2000-х гг.; обозначения см. на рис. 3.

жайных генераций, что обеспечило общий рост запасов леща, происходивший синхронно в обоих озёрах. К концу 2000-х гг. запасы начали снижаться. Общая картина динамики запасов леща в Псковском и Чудском озёрах характеризуется высоким сходством, несмотря на значительные различия между этими частями единой водной системы и использование их биоресурсов добывающими предприятиями разных стран (России и Эстонии), хотя и координирующими промысловую деятельность, но различающимися в подходах к управлению биоресурсами (Vetema et al., 2008). Такое сходство, видимо, отражает общность популяции Псковско-Чудского озера, год от года разделяющейся между его различными частями в более или менее фиксированных долях.

При анализе динамики промысловых видов рыб в качестве основных факторов обычно рассматривается промысловая деятельность (Saat et al., 2010),

изменение экологического режима водоёма (например, его эвтрофирование или загрязнение (Pihu, Kangur, 2001)) или общие гидроклиматические изменения в бассейне (Kangur et al., 2007). Первостепенная роль обычно отводится промыслу как постоянно действующему фактору, оказывающему не только прямое, но и опосредованное (через изменения состава сообщества и трофических отношений между видами) воздействие на запасы рыб. Среди недавних публикаций можно отметить работу Кангур с соавторами (Kangur et al., 2007), в которой на основе использования самообучающейся модели нейронной сети анализируется динамика состава уловов рыб в Чудском озере за 70-летний период (1931–2002) и делается вывод о том, что рыболовство является наиболее важным фактором данного процесса. Сходные утверждения имеются во многих других публикациях, посвящённых анализу динамики промысла рыб Псковско-

Чудского озера, в том числе в работе Концевой (2009), анализирующей изменения уловов леща в послевоенный и современный периоды. По мнению Кангура (Kangur, 1996), для увеличения популяции леща необходимы защитные меры в период его нереста.

В 2000-е гг. некоторые участки нерестилищ в дельте р. Великая в Псковском озере утратили своё значение в результате заиливания, засорения и зарастания водной растительностью. Например, в 2000 г. нерест леща был неактивным и растянутым, заполняемость береговых нерестилищ была низкой, значительная часть производителей отнерестились на глубине (Лебедева, 2006). Мечение леща показало существование его обширных нерестилищ в р. Эмайыги (Emajõgi) в 95 км выше Чудского озера и его миграцию на нагул и зимовку в Чудское озеро. Уловы леща в этой реке в 1990-е гг. увеличились в десять раз по сравнению с предыдущим десятилетием. На фоне сокращения площади нерестилищ в Чудском озере в 2000-е гг. стал расти вклад запаса речного леща в его общий улов в озере (Tambets et al., 2002).

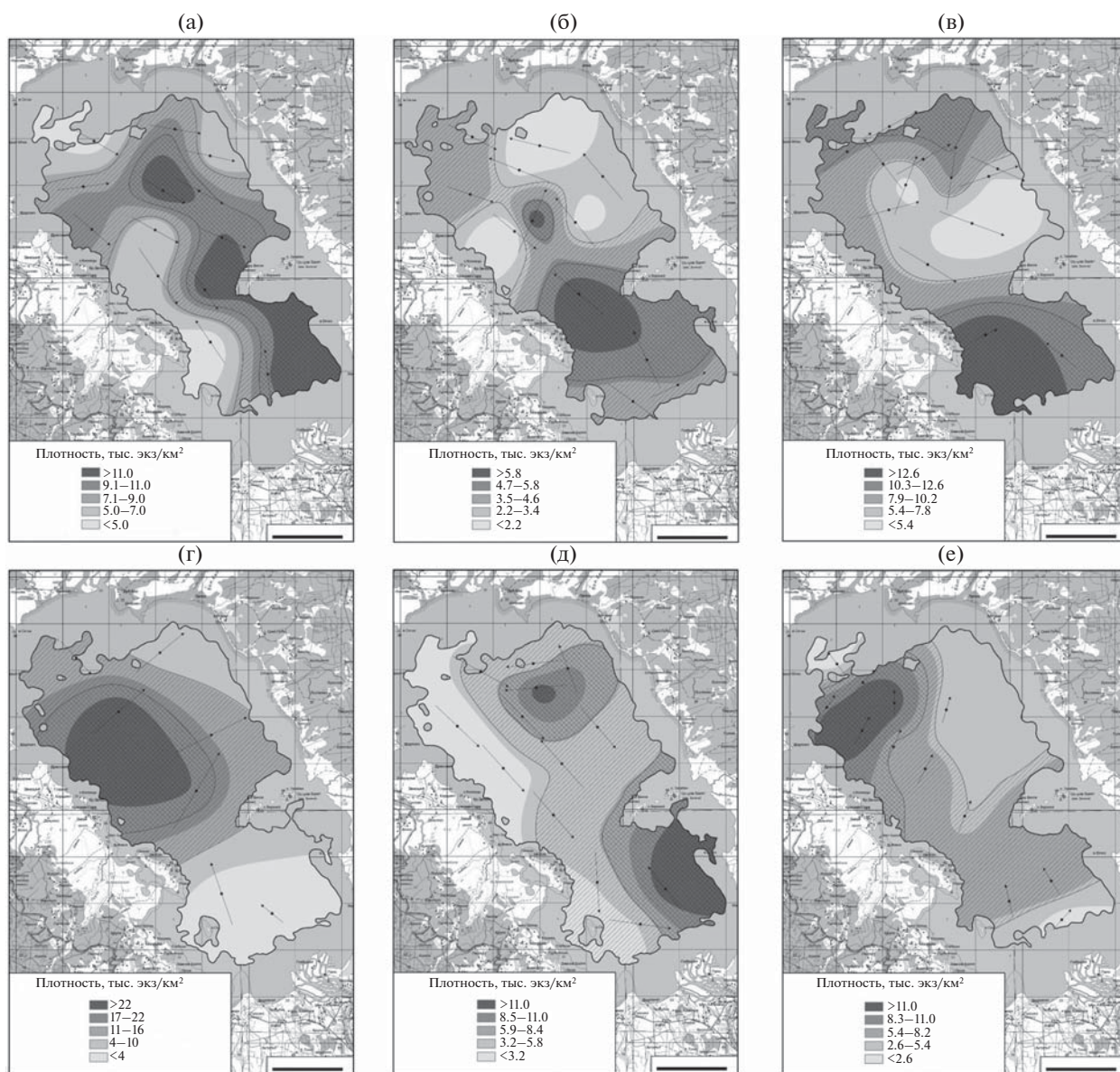
Численность леща может быть выше, поскольку продукция его основного пищевого ресурса — зообентоса — недоиспользуется в трофической сети водоёма (Kangur, 1996). Данное утверждение подтверждается и результатами исследования балансовой трофической модели водоёма (Бобырев и др., 2013). В годы с аномально высоким обилием кормовых ресурсов наблюдается появление высокочисленных генераций леща. Так, особенно высокие биомассы бентоса в обоих озёрах зарегистрированы в 1999 и 2003 гг., что было связано с благоприятными гидрометеорологическими условиями (высокая теплообеспеченность и низкая ветровая активность) в открытый период в эти годы (Мельник, Концевая, 2005). Именно в этот период отмечена высокая численность пополнения леща в обоих озёрах. Возможно, это связано с разными спектрами питания молоди и взрослых особей.

Важная роль, приписываемая промыслу, во многом объясняется тем, что рыболовство является не только одним из немногих хорошо измеряемых видов воздействия, но и практически единственным доступным способом управления запасами. Практика такого управления не всегда приводит к ожидаемым результатам, но некоторые эффекты промысла удаётся обнаружить при анализе изменений численности рыб на интервалах, охватывающих значительные исторические периоды. Результаты проведённого анализа не дают оснований для тревожных ожиданий и свидетельствуют не столько об угрозе запасам со стороны промысла, сколько о способности последнего достигать оптимального баланса между производственными характеристиками запаса и величиной уси-

лия, отвечающей сложившимся приёмам и способам лова. Отчасти эта способность обеспечивается современной системой управления рыболовством, но в большей мере — стихийными процессами, присущими промысловой деятельности, ориентированной на добычу водных биоресурсов. Можно заключить, что дальнейшее увеличение интенсивности промысла (промысловой смертности) в обоих озёрах нецелесообразно, поскольку не приведёт в рост улова, а текущий уровень равновесного улова может быть достигнут при гораздо меньшей интенсивности промысла.

Из анализа модели улова на единицу пополнения следует, что современный уровень промысловой смертности леща обеспечивает добычу, близкую к максимальной. Сама по себе динамика промысловой смертности и коэффициента эксплуатации леща (рис. 5а), не повторяя в точности ход колебаний биомассы запаса, демонстрирует общую тенденцию к возрастанию. Её уровень, достигнутый к концу 2000 гг., тем не менее нельзя считать чрезвычайно высоким, несмотря на некоторое снижение среднегодовой численности популяции (в том числе её репродуктивной части) и сокращение доли старших возрастных групп (Концевая, 2009). Подобные изменения состояния промысловой популяции обратимы и являются обычной реакцией на усиление эксплуатации, в том числе вызванное появлением обильных генераций. Их нельзя считать признаком перелова. Примечательно, что, несмотря на довольно сильные флуктуации численности пополнения, его величина в большинстве случаев превышает так называемый замещающий уровень (рис. 9). Иными словами, популяция леща обладает достаточным резервом воспроизводства, позволяющим компенсировать его «провалы» в отдельные годы.

Простое сопоставление динамики общего запаса леща (рис. 2б) и межгодовых изменений величины пополнения (рис. 6) совершенно очевидно указывает на то, что факторы, определяющие урожайность пополнения, играют решающую роль в популяционной динамике этого вида. Аналогичная связь показана для леща Вислинского залива Балтийского моря (Шибаяев и др., 2012). Природа этих факторов различна; они включают в себя не только внешние воздействия, но и внутренние механизмы популяционной регуляции, способные оказывать значительное влияние на темп формирования пополнения. Наличие таких механизмов подтверждается выраженной связью между величиной родительского стада леща и численностью потомства (рис. 7, 9). Рассматривая промысел через призму отношений в системе родители—потомки, нетрудно заключить, что любое усиление эксплуатации должно приводить к снижению величины родительского запаса (и, как следствие, величины нарождающихся генераций) и подавлению компенсаторных реакций,



**Рис. 10.** Распределение леща *Abramis brama* в Псковском озере в весенне-летний (а, б, в) и летне-осенний (г, д, е) периоды в 2003 (а, г), 2006 (б, д) и 2008 (в, е) гг. Зона плотности: (▣) – высокая, (▤) – средняя, без штриховки – низкая; (→) – траектория траления, (●) – средняя точка траектории траления (исходная точка для интерполяции), (—) – граница области интерполяции. Масштаб: 6 км.

проявляющихся в форме плотностного контроля выживания и роста рыб, действующего в период формирования урожайности отдельных возрастных классов. Таким образом, давление промысла должно приводить к более отчётливому проявлению эффектов внешних воздействий. Чем сильнее это давление, тем заметнее роль внешних факторов в динамике популяции рыб.

Синхронность в появлении урожайных генераций в обоих озёрах, вероятно, обусловлена нерестовой миграцией части производителей из Чудского озера в Псковское. По всей видимости, мигрирующий чудской лещ вносит основной вклад в

количество отложенной икры в Псковском озере и определяет общую динамику пополнения. Для леща характерны нерестовые миграции в пределах водоёма – нагул и зимовка в открытой части Чудского озера, а нерест в южной части Чудского озера и в Псковском (Pihu, 1996). В Псковском озере одно из основных нерестилищ леща располагается в дельте р. Великая (Лебедева, 2006). Обычно нерестовая миграция из Чудского озера в Псковское начинается в I декаде мая. Осенний ход леща из Псковского озера через Тёплое озеро в Чудское начинается в конце июля и длится до середины сентября. Однако эти сроки чаще всего определя-

**Таблица 3.** Сопоставление оценок обилия леща *Abramis brama* (млн экз.) Псковского озера, полученных на основе картографического метода и виртуально-популяционного анализа (ВПА)

Год	Дата, сезон (месяц)	Метод оценки	
		ВПА	картографический
2003	1 января	6.5	
	Весна (май)		5.1
	Осень (октябрь)		9.0
2006	1 января	3.1	
	Весна (май)		2.4
	Лето (август)		3.2
2008	1 января	1.9	
	Лето (июнь)		4.7
	Осень (октябрь)		4.4

ются погодными условиями. Набор показателей, включённых нами в статистический анализ динамики пополнения леща, не даёт возможности прийти к однозначным выводам относительно главных из них. Показано наличие связи величины пополнения леща с прозрачностью, температурой воды, числом дней в году с температурой воздуха выше 20°C и среднегодовым уровнем воды. Последний фактор, по всей видимости, играет ведущую роль. Можно лишь в самых общих чертах утверждать, что положительные отклонения уровня воды в озере от основного тренда способствуют появлению более мощных возрастных классов леща. Совокупность таких факторов, как прозрачность, температура воды и число дней в году с температурой воздуха выше 20°C, в комплексе также благоприятно влияют на величину пополнения. Полученные результаты хорошо соотносятся с данными для других популяций леща, например, из Волго-Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов (Куцын, 2016; Белоголова, Солохина, 2017; Васильченко, Пономарев, 2017). Для более детального анализа необходимы продолжительные статистические ряды и данные синхронизированных наблюдений за ходом биологических процессов, которые определяют величину пополнения, и за влияющими на эти процессы показателями озёрной среды.

По понятным причинам мы не можем рассчитывать на безусловную точность полученных оценок состояния промысла леща. Результаты анализа равновесной модели и полученные на её основе оценки следует рассматривать как ориентировоч-

ные, дающие общие представления о режиме промыслового использования.

Ретроспективная модель виртуального популяционного анализа (ВПА) базируется исключительно на данных официальной статистики. Она не учитывает других видов промысла (любительского, браконьерского), масштабы которых могут быть достаточно велики. Поэтому большой интерес представляет сопоставление полученных ВПА-оценок с таковыми, основанными на иных принципах и подходах. Для такого сопоставления можно воспользоваться результатами выполненного нами ранее картографического анализа, основанного на данных траловых учётов с конца прошлого столетия, проводимых несколько раз в сезон в акватории Псковского и Чудского озёр (Васильев и др., 2018). Эти результаты интересны тем, что позволяют восстановить общую картину внутрисезонного распределения рыб в акватории водоёма.

На рис. 10 представлены карты пространственного распределения леща в Псковском озере в весенне-летние (май–июнь) и летне-осенние (август–октябрь) сезоны 2003, 2006 и 2008 гг.<sup>1</sup> Особенно характерны различия в пространственном распределении леща в весенний (май) и осенний (октябрь) периоды. В начале сезона его основные скопления регистрируются в южной и центральной части озера, осенью – на севере, ближе к проливу, соединяющему Псковское и Теплое озёра. Такая картина в целом соответствует представлениям о сроках и характере нерестовой миграции леща. Надо заметить, что картографическое отображение даёт относительную картину пространственного распределения рыб. Каждая из представленных на рис. 10 карт отображает распределение именно той численности, которая зарегистрирована на момент тралового учёта. Иными словами, штриховая кодировка участков акватории не является совместимой – для каждой даты она своя.

Математико-картографическое моделирование позволяет провести общее суммирование показателей плотности рыб по акватории для каждой траловой съёмки и тем самым получить независимую оценку общей численности леща. Как видно из табл. 3, картографические оценки весенней и осенней численности леща могут существенно различаться. Эти различия особенно заметны при сравнении оценок, относящихся к маю и октябрю (материалы 2003 и 2006 гг.), что, всей видимости, связано с появлением в составе уловов, полученных в ходе октябрьских съёмок, возрастной группы 0+. В отличие от ВПА картографические оценки на основе траловых съёмок могут не учитывать распределение рыб на мелководных участках, что также влияет на конечные

<sup>1</sup> Детальное описание этого анализа представлено в статье Васильева с соавторами (2018).

оценки численности. Можно полагать, что разница в оценках численности между траловыми съёмками и расчётами ВПА обусловлена несколькими причинами, поскольку оценки могут относиться к разным сезонам года (необходимо учитывать появление и смертность сеголеток в течение года), охватывают разные районы водоёма (могут не учитывать мелководные участки) и базируются на разных источниках информации (данные официальной статистики и учётные съёмки).

Имеющиеся расхождения в оценках тем не менее никак не влияют на общий вывод, касающийся состояния промысла леща, поскольку настройка процедуры ADAPT–VPA проводится на основе различных индексов, некоторые из которых определяются независимо от данных промысловой статистики.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 17–04–00892.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоголова Л.А., Солохина Т.А. 2017. Численность сеголеток воблы, леща и судака в западной части Северного Каспия в 2012–2016 гг. // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 9–16.  
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2017-3-9-16>
- Бивертон Р., Холт С. 1969. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 248 с.
- Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Мурзов Н.Н. и др. 2013. Состояние запасов и современные тенденции в динамике популяций промысловых рыб Псковско-Чудского водоёма // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 44–56.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875213010037>
- Васильев П.В., Чистов С.В., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. 2018. Картографическое моделирование пространственно-временной динамики рыб Псковского озера // Матер. Междунар. конф. “ИнтерКарто/ИнтерГИС”. Т. 24. Ч. 2. С. 292–305.  
<https://doi.org/10.24057/2414-9179-2018-2-24-292-305>
- Васильченко О.М., Пономарев С.В. 2017. Об особенностях естественного воспроизводства леща (*Abramis brama orientalis*. 1758) на нерестилищах низовий реки Волги в многоводном 2013 и маловодном 2015 годах // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 17–28.  
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2017-3-17-24>
- Данилов М.Б., Бобырев А.Е., Криксунов Е.А. и др. 2018. Динамика популяции судака *Sander lucioperca* Псковско-Чудского озера // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 450–463.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875218040021>
- Концевая Н.Я. 2009. Состояние запасов и промысла леща в Чудском озере // Вестн. ПГУ. Сер. Естеств. и физ.-мат. науки. № 8. С. 34–38.
- Криксунов Е.А., Концевая Н.Я. 1987. Анализ состояния запаса и промысла чудского сига // Вестн. МГУ. Сер. Биология. № 4. С. 43–49.
- Куцын Д.Н. 2016. Структура популяций и рост леща *Abramis brama* (L. 1758) и плотвы *Rutilus rutilus* (L. 1758) Азовского моря в условиях антропогенного преобразования гидрологического режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 26 с.
- Лебедева О.А. 2006. Экосистема дельты реки Великой и ее влияние на Псковско-Чудское озеро // Псков. регион. журн. № 1. С. 107–121.
- Мельник М.М., Концевая Н.Я. 2005. Состояние кормовой базы и рост леща в Псковско-Чудском озере // Матер. IV (XXVII) Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера” Ч. 2. Вологда: Изд-во ВГПИ. С. 5–7.
- Фёрстер Э., Рёнц Б. 1981. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 302 с.
- Шибяев С.В., Голубкова Т.А., Рябчун В.А. 2012. Когортный анализ динамики численности леща (*Abramis brama* L.) Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря // Изв. КГТУ. № 24. С. 95–102.
- Южакова Г.Г., Снетков М.А. 1983. Анализ промысла сига в озере Севан методами теории динамического запаса // Вопр. ихтиологии Т. 23. Вып. 5. С. 858–859.
- Chen S., Watanabe S. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. P. 205–208.
- Gabriel W.L., Sissenwine M.P., Overholtz W.J. 1989. Analysis of spawning stock biomass per recruit: an example for Georges bank haddock // N. Amer. J. Fish. Management. V. 9. P. 383–391.
- Gavaris S. 1988. An adaptive framework for the estimation of population size // CAFSAC Res. Doc. № 88/29. 12 p.
- Gavaris S. 1993. Analytical estimates of reliability for the projected yield from commercial fisheries // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 120. P. 185–191.
- Kangur K., Park Y.-S., Kangur A. et al. 2007. Patterning long-term changes of fish community in large shallow Lake Peipsi // Ecol. Modell. V. 203. P. 34–44.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.039>
- Kangur K., Kangur A., Kangur P. et al. 2013. Long-term effects of extreme weather events and eutrophication on the fish community of Lake Peipsi (Estonia/Russia) // J. Limnol. V. 72. P. 376–387.  
<https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.e30>
- Kangur P. 1996. On the biology of bream *Abramis brama* (L.) in Lake Peipsi in 1994 // Hydrobiologia. V. 338. P. 173–177.
- Mäemets H., Laugaste R., Palmik K., Haldna M. 2018. Response of primary producers to water level fluctuations of Lake Peipsi // Proc. Eston. Acad. Sci. V. 67. № 3. P. 231–245.  
<https://doi.org/10.3176/proc.2018.3.06>
- Mohn R.K., Cook R. 1993. Introduction to sequential population analysis // NAFO Sci. Council Stud. № 17. 110 p.

- Patterson K.R., Kirkwood G.P.* 1995. Comparative performance of ADAPT and Laurec–Shepherd methods for estimating fish population parameters and in stock management // ICES J. Mar. Sci. V. 52. P. 183–196.
- Pihu E.* 1996. Fishes, their biology and fisheries management in Lake Peipsi // Hydrobiologia. V. 338. P. 163–172.
- Pihu E., Kangur A.* 2001. Fishes and fisheries management // Lake Peipsi. Flora and fauna / Eds. Pihu E., Haberman J. Tartu: Sulemees Publ. P. 100–111.
- Saat T., Vaino V., Afanasiev E., Koncevaya N.* 2010. Effects of fisheries management on fish community of Lake Peipsi-Pihkva // Peipsi Vesikonna. Kalad Ja Kalandus / Ed. Saat T. Tartu: Keskkonnainvesteeringute Keskus. P. 58–69.
- Shepherd J.G.* 1982. A versatile new stock–recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves // ICES J. Mar. Sci. V. 40. P. 67–75.
- Tambets M., Jarvalt A., Tamberts J.* 2002. Migration of bream *Abramis brama* L. in Lake Peipsi basin: new management approach need // EIFAC Symposium of Inland Fisheries and the Aquatic Environment. V. 22. P. 23.
- Vetemaa M., Vaino V., Saat T., Kuldin S.* 2008. Co-operative fisheries management of the cross border Lake Peipsi-Pihkva // Fish. Managmt. Ecol. V. 8. № 4–5. P. 283–462. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2001.00259.x>

УДК 597.587.9.591.465

## ФОРМИРОВАНИЕ И РЕАЛИЗАЦИЯ ПЛОДОВИТОСТИ У ЧЕРНОМОРСКОГО КАЛКАНА *SCOPHTHALMUS MAEOTICUS* (SCOPHTHALMIDAE) НА ЮГО-ЗАПАДНОМ ШЕЛЬФЕ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2020 г. В. Е. Гиригосов\*

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

\*E-mail: vitaly.giragosov@gmail.com

Поступила в редакцию 23.07.2019 г.

После доработки 26.08.2019 г.

Принята к публикации 08.10.2019 г.

Приведены результаты исследования репродуктивных характеристик самок черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* по материалам, собранным в 2007–2018 гг. в районе юго-западного шельфа Крымского п-ова. Нерест калкана в данном районе длится в среднем 2 мес. – со II декады апреля до конца I декады июня; наиболее интенсивно – в первые две декады мая. При средней массе тела самки (без внутренностей) 2.96 кг среднее число ооцитов периода вителлогенеза, формирующих накануне нереста потенциальную плодовитость, составляет 4368 тыс. шт. В течение нерестового сезона реализуется в среднем 73% потенциальной плодовитости (3189 тыс. ооцитов). Оставшиеся в яичниках желтковые ооциты подвергаются резорбции в течение 2–3 мес. после нереста. Порционная плодовитость составляет в среднем 412 тыс. ооцитов (12.9% реализованной плодовитости); по расчётным данным, каждая самка вымётывает в среднем семь–восемь порций икры в течение нерестового сезона.

**Ключевые слова:** черноморский калкан *Scophthalmus maeoticus*, плодовитость, оогенез, шельф Крымского п-ова, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875220040062

Черноморский калкан *Scophthalmus maeoticus* – ценный промысловый вид рыб и перспективный объект марикультуры. Самки калкана достигают половой зрелости на 6–8-м году жизни (Попова, 1967), единичные особи раньше – в возрасте 3 (Овен, 2004) или 4 (Попова, 1954; Гиригосов и др., 2008) года. По более поздним данным (Надолинский и др., 2018), массовое созревание самок (58%) происходит в возрасте 4 года. Расхождения в оценках этой характеристики могут быть связаны со сложностью определения возраста у калкана – субъективностью интерпретации зон роста его отолигов. Стандартная длина (*SL*), при которой 50% самок достигают половой зрелости (по результатам пробит-анализа), составляет 39.8 (37.5–41.2) см (Пятинский, 2017). Калкан нерестится вдоль всех берегов Чёрного моря; сроки нереста зависят от района и гидрологических условий конкретного года. В целом калкан нерестится с конца марта по вторую половину июня, иногда до конца июля, наиболее интенсивно – в мае (Попова, 1954).

Калкану свойствен прерывистый оогенез, порционное икрометание и детерминированная пло-

довитость (Овен, 2004). Потенциальная плодовитость калкана очень высока – от 3 до 13–14 млн икринок в зависимости от размера самки (Кротов, 1941; Попова, 1972; Таликина, Воробьева, 1975). Однако выживаемость пелагической икры в море низкая – от 2–3 до 10–20% (Попова, 1972; Попова, Кокос, 1973; Игнатъев и др., 2017). Наиболее высокая численность молоди отмечается при таком сочетании течений и преобладающих ветров, которое способствует концентрации икры и личинок в шельфовой зоне, где условия для их развития и выживания, особенно в период перехода молоди к донному образу жизни, более благоприятны, чем в открытых районах моря (Попова, Кокос, 1973).

Порционная плодовитость у калкана зависит не только от размера тела самки, но и от температуры воды и фазы нерестового периода и варьирует от 50 до 700 тыс. (Воробьева, Таликина, 1976), по другим данным, – от 217 до 473 тыс. икринок (Овен, 2004). В экспериментальных условиях низкие значения температуры воды, близкие к таковым в природной среде (8–9°C), стимулируют



ют у калкана повышение порционной плодовитости (Воробьева, Таликина, 1976).

Расчётное число порций икры, вымётываемых самкой в течение нерестового сезона, варьирует от трёх (Смирнов, 1951; Попова, 1975) и пяти–шести (Калинина, 1960) до не менее десяти (Таликина, Воробьева, 1975) порций. Число порций и скорость их созревания у калкана в искусственных условиях содержания зависят от ряда факторов, таких как температура воды, фотопериод, стадия зрелости половых продуктов в день изъятия производителей из природной среды, способ получения икры – при естественном её созревании или с применением гормональной стимуляции. В искусственных условиях самки продуцируют от двух–трёх до девяти порций икры с интервалом 31–67 ч (Воробьева и др., 1975), одну–семь порций с интервалом 4–52 ч (Туркулова, Новосёлова, 2012), семь–шестнадцать порций при ежедневном сцеживании икры (Aydin, Şahin, 2011), до десяти порций (периодичность созревания не установлена) (Maslova, 2002). При низкой температуре воды (8–9°C) самки калкана продуцируют больше порций, чем при более высокой температуре (Воробьева, Таликина, 1976).

Данные о репродуктивных характеристиках калкана необходимы для оценки эффективности его размножения в природных условиях, прогноза состояния промыслового запаса и разработки биотехнологии культивирования. Сведения по формированию и реализации плодовитости у калкана, полученные в 1940–1970-х гг., не полны и нуждаются в ревизии. В последних публикациях по данной теме (Овен и др., 2001; Овен, 2004) представлены результаты анализа некоторых репродуктивных характеристик лишь шести особей, собранных у берегов Крыма в 1964–1988 гг. Данные же по получению половых продуктов калкана в искусственных условиях могут недостаточно точно отражать особенности репродуктивной биологии этого вида в естественной среде обитания.

Цель работы – выявить особенности формирования и реализации плодовитости у черноморского калкана в современных условиях на юго-западном шельфе Крымского п-ова.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2007–2018 гг. на юго-западном шельфе Крымского п-ова (у берегов Севастополя, в акватории с координатами 44°36′–44°41′ с.ш., 33°19′–33°31′ в.д.) из уловов камбальных сетей (ячея 200 мм) на глубинах 50–95 м и донных ловушек на глубинах до 10 м, а также получен от подводных охотников.

Биологический анализ 266 самок проведён по типовым методикам (Правдин, 1966). У рыб измеряли полную (*TL*) и стандартную (*SL*) длину,

массу тела (полную (*W*) и без внутренностей (*w*)), гонад и печени; возраст определяли по отолитам. Рассчитывали гонадосоматический (ГСИ) и гепатосоматический (ГПСИ) индексы. Коэффициенты упитанности по Фултону ( $K_F$ ) и по Кларку ( $K_K$ ) рассчитаны относительно стандартной длины (*SL*). Особенности оогенеза, формирования и реализации плодовитости исследовали по пробам яичников 105 половозрелых самок, собранных в нерестовый период (апрель–июнь), и 12 самок, в том числе шести ювенильных, собранных в летний, осенний и зимний периоды. Состояние гонад оценивали по 6-балльной шкале зрелости (Сакун, Буцкая, 1968).

Зрелую икру сцеживали у живых особей, измеряли её объём и массу (вместе с овариальной жидкостью); в пробе объёмом 2 мл подсчитывали число ооцитов и измеряли диаметр 50 икринок и жировых капель. Затем в процессе биологического анализа рыб отбирали пробы ткани яичника. Размерный состав ооцитов в разных частях яичника калкана сравнительно однороден (Таликина, Воробьева, 1975), однако для исключения влияния случайных вариаций общую пробу массой ~5 г формировали из проб, отобранных в передней, верхней, средней и задней частях обеих (правой и левой) долей яичника (рис. 1). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Для освобождения ооцитов от стромы яичника пробы пропускали через полиамидную сетку с внутренним размером ячеек 1 мм. Количественный состав ооцитов в пробе определяли объёмным методом в модификации Овен (1976). С помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 проводили тотальный подсчёт ооцитов трёх основных групп: безжелтковых (период превителлогенеза), желтковых (период вителлогенеза) и зрелых (период созревания). Основные цитологические признаки этих трёх групп яйцеклеток достаточно хорошо различимы в проходящем свете при увеличении микроскопа  $8 \times 4-7$ . Кроме того, соответствие размера ооцитов определённым периодам и фазам оогенеза проверяли по гистологическим препаратам яичников калкана, имеющимся в коллекции ИнБЮМ, и по данным Таликиной (1974). Затем в случайной выборке из каждой пробы измеряли 300–400 ооцитов диаметром  $\geq 0.05$  мм. Результаты анализа проб пересчитывали на общую массу яичника.

Порционную плодовитость (ПП) определяли как совокупность числа сцеженных икринок и выделенных из ткани яичника зрелых, но ещё не овулировавших ооцитов. Относительное количество превителлогенных и вителлогенных ооцитов и относительная порционная плодовитость (ОПП) рассчитаны на 1 кг массы тела без внутренностей; коэффициент порционности (КП) – доля зрелых ооцитов в общем числе ооцитов периодов вителлогенеза и созревания, %.



**Рис. 1.** Схема отбора проб из яичника черноморского калкана *Scophthalmus maoticus*; часть яичника: 1 — передняя, 2 — верхняя, 3 — средняя, 4 — задняя.

Статистический анализ проводили с использованием программного обеспечения Excel и Statistica 10. Данные представлены как среднее значение и стандартное отклонение ( $M \pm \sigma$ ). Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В апреле—июне в течение всего периода исследований (2007—2018 гг.) уловы камбальных сетей были представлены исключительно половозрелыми особями калкана, среди которых доля самок составила в среднем 19.4% общего числа особей. Тенденция количественного преобладания самцов над самками прослеживается на юго-западном шельфе Крымского п-ова с 1999 г. (Giragosov, Khanauchenko, 2012) и является одним из неблагоприятных показателей репродуктивного потенциала нерестового стада калкана в данном районе.

Полная длина самок, отловленных в течение нерестового сезона, варьировала в пределах 44.4—79.7 (в среднем 57.7) см,  $SL$  — 35.7—64.0 (46.9) см,  $W$  — 1.63—10.75 (4.00) кг,  $w$  — 1.21—6.34 (2.96) кг, масса яичника — 77—3728 (762) г, возраст — 4—12 (6.9) лет, ГСИ — 2.96—58.80 (25.46)%, ГПСИ — 1.73—4.48 (2.97)%,  $K_{\Phi}$  — 2.69—5.94 (3.76),  $K_K$  — 1.03—4.19 (2.80). У всех характеристик, кроме ГСИ, просле-

живается достоверная тенденция ( $p < 0.05$ ) снижения средних значений в течение нерестового сезона — от апреля к июню (табл. 1).

Снижение средних значений длины и массы тела производителей калкана в уловах от начала к концу нерестового периода отмечено также в северо-западной части Чёрного моря в 1997—2000 и 2008 гг. (Туркулова, Новоселова, 2012). Вероятно, более крупные и старшие особи начинают нерест раньше, чем мелкие и молодые. Не исключено также, что это обусловлено неодновременным подходом производителей разных размерно-возрастных групп на глубины, на которых традиционно добывают калкана камбальными сетями. Проверить эти гипотезы можно лишь на основании анализа материала, собранного в локальном районе методом одновременных траловых съёмов на разных глубинах поэтапно — в начале, середине и конце нерестового периода, что в настоящее время проблематично по природоохранным, финансовым и организационным причинам.

Продолжительность и сроки нереста калкана у берегов Севастополя в разные годы сравнительно стабильны — с апреля (обычно со II декады) до середины июня (чаще до конца I декады), а наиболее интенсивный нерест — в первые две декады мая. Динамику нереста отражает соотношение особей с гонадами разных стадий зрелости (рис. 2). Необходи-

**Таблица 1.** Биологическая характеристика самок черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* в период нереста

Показатель	Апрель		Май		Июнь	
	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$
Длина, см:						
– полная ( <i>TL</i> )	118	$\frac{58.9 \pm 6.4}{44.4-79.7}$	117	$\frac{57.1 \pm 6.0}{44.6-74.5}$	31	$\frac{55.8 \pm 4.4}{46.5-65.2}$
– стандартная ( <i>SL</i> )	118	$\frac{47.9 \pm 5.2}{35.7-64.0}$	117	$\frac{46.4 \pm 5.1}{36.4-60.3}$	31	$\frac{45.2 \pm 3.7}{37.4-53.2}$
Масса, кг:						
– полная ( <i>W</i> )	104	$\frac{4.38 \pm 1.61}{1.67-10.75}$	117	$\frac{3.89 \pm 1.24}{1.75-7.58}$	30	$\frac{3.07 \pm 0.72}{1.63-4.80}$
– без внутренностей ( <i>w</i> )	75	$\frac{3.28 \pm 1.14}{1.21-6.34}$	83	$\frac{2.81 \pm 0.91}{1.43-5.87}$	24	$\frac{2.45 \pm 0.57}{1.30-4.00}$
Масса гонад, г	75	$\frac{843 \pm 610}{141-3728}$	83	$\frac{806 \pm 394}{158-1660}$	24	$\frac{360 \pm 203}{77-883}$
Возраст, годы	74	$\frac{7.3 \pm 1.5}{4-12}$	81	$\frac{6.6 \pm 1.3}{4-11}$	24	$\frac{6.4 \pm 1.3}{4-12}$
Индекс:						
– гонадосоматический (ГСИ), %	75	$\frac{24.9 \pm 12.4}{6.1-58.8}$	83	$\frac{29.1 \pm 11.7}{3.2-52.1}$	24	$\frac{14.6 \pm 7.3}{3.0-29.8}$
– гепатосоматический (ГПСИ), %	74	$\frac{3.10 \pm 0.52}{2.14-4.48}$	83	$\frac{3.02 \pm 0.53}{1.98-4.33}$	24	$\frac{2.42 \pm 0.34}{1.73-3.17}$
Коэффициент упитанности:						
– по Фултону ( <i>K<sub>F</sub></i> )	104	$\frac{3.84 \pm 0.56}{2.88-5.94}$	117	$\frac{3.82 \pm 0.49}{2.81-5.19}$	30	$\frac{3.29 \pm 0.34}{2.69-5.94}$
– по Кларк ( <i>K<sub>K</sub></i> )	75	$\frac{2.86 \pm 0.34}{2.03-4.20}$	83	$\frac{2.80 \pm 0.31}{2.21-3.52}$	24	$\frac{2.61 \pm 0.28}{2.17-3.09}$

**Примечание.** Здесь и в табл. 2: *n* – число исследованных рыб,  $M \pm \sigma$  – среднее значение и стандартное отклонение, min–max – пределы варьирования показателя.

димому учитывать, что в июне среди самок с гонадами VI–V стадии зрелости преобладали особи с незначительным количеством зрелых деформированных остаточных ооцитов в полости яичника, т.е. фактически завершившие нерест. Такие же сроки нереста калкана в данном районе указаны и по результатам ихтиопланктонных съёмов (Гордина, Морочковский, 1994). Таким образом, общая продолжительность нереста калкана на юго-западном шельфе Крымского п-ова составляет в среднем 2 мес.

В нашем материале, собранном с помощью пассивных орудий лова, в период нереста не было ни одной особи с гонадами в состоянии покоя (II стадия зрелости). Однако имеются сведения, что в траловых уловах встречаются особи калкана, которые не участвуют в нересте текущего года

(доля таких рыб не указана) (Марти, 1939; Попова, 1954). Очевидно, половозрелые особи, пропускающие нерестовый сезон, ведут пассивный образ жизни с малым радиусом индивидуальной активности в отличие от сравнительно подвижных нерестовых особей, которые и облавливаются камбальными сетями. По данным подводных наблюдений, в апреле–начале мая в прибрежных водах на глубине 10–20 м периодически встречаются группы нерестовых особей (самка в сопровождении двух–трёх самцов), которые не зарываются в грунт и довольно активно перемещаются, особенно в вечернее время. Наиболее интенсивный нерест калкана проходит в тёмное время суток, с 18 до 23 ч (Попова, 1972).

Калкан интенсивно питается в зимние месяцы (Попова, 1958), поэтому в начале нереста (в апре-

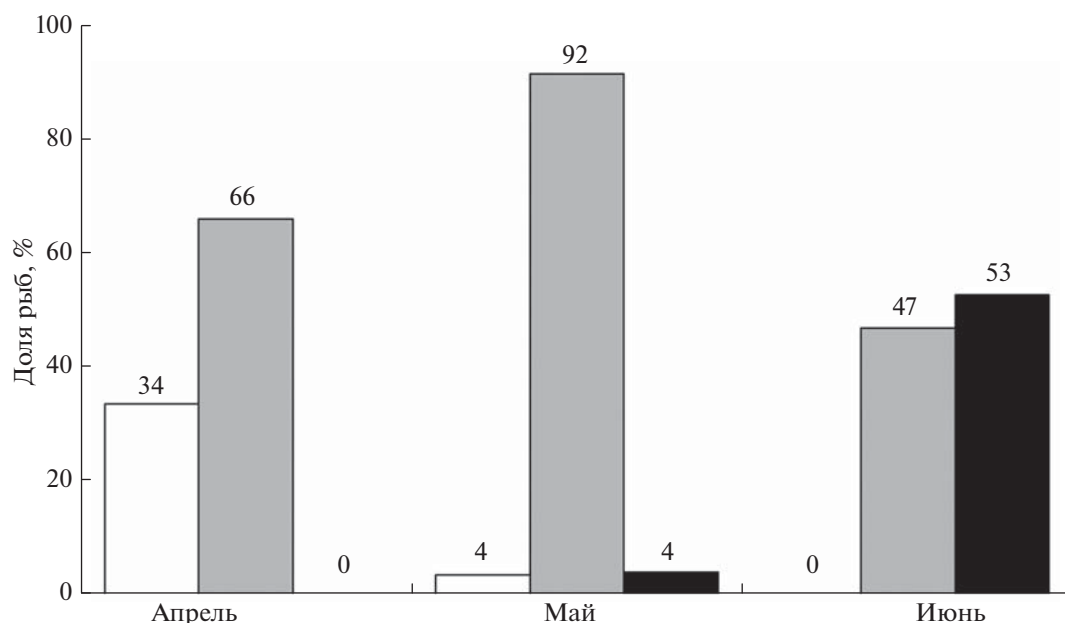


Рис. 2. Соотношение самок черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* с гонадами IV (□), VI-V, V (▩) и VI-II (■) стадий зрелости в течение нерестового периода.

ле) ему свойственны высокие значения коэффициентов упитанности (табл. 1). Последующее снижение значений  $K_F$  и  $K_K$  связано с продуцированием самками большого количества икры и низкой интенсивностью питания в период нереста. Лишь у 16% самок в пищеварительном тракте были обнаружены пищевые объекты — обычно одна, редко две значительно переваренные рыбы (мерланг *Merlangus merlangus euxinus*, шпрот *Sprattus sprattus phalericus*, реже барабуля *Mullus barbatus*, бычки (Gobiidae) и хамса *Engraulis encrasicolus*). Однако самки питались всё же интенсивнее, чем самцы, у которых лишь 3% особей имели остатки пищевых объектов в пищеварительном тракте.

Значения ГПСИ особенно значительно снижались в июне (табл. 1). По данным Басовой (2000), печень у калкана в репродуктивный период — функционально активный орган, обеспечивающий гонады пластическим и энергетическим материалом. Для печени самок в период нереста характерен отрицательный белковый баланс, однако абсолютное содержание нуклеиновых кислот растёт и, по-видимому, продолжается белковый синтез, что свидетельствует о высокой метаболической активности печени. После завершения нереста значения ГПСИ у калкана продолжают снижаться, одновременно в печени снижается абсолютное содержание белков, липидов, гликогена и нуклеиновых кислот практически до значений, характерных для зимовального периода.

Значения ГСИ повышались от апреля к маю (табл. 1) за счёт увеличения доли самок со зрелой икрой (процесс гидратации ооцитов сопровожда-

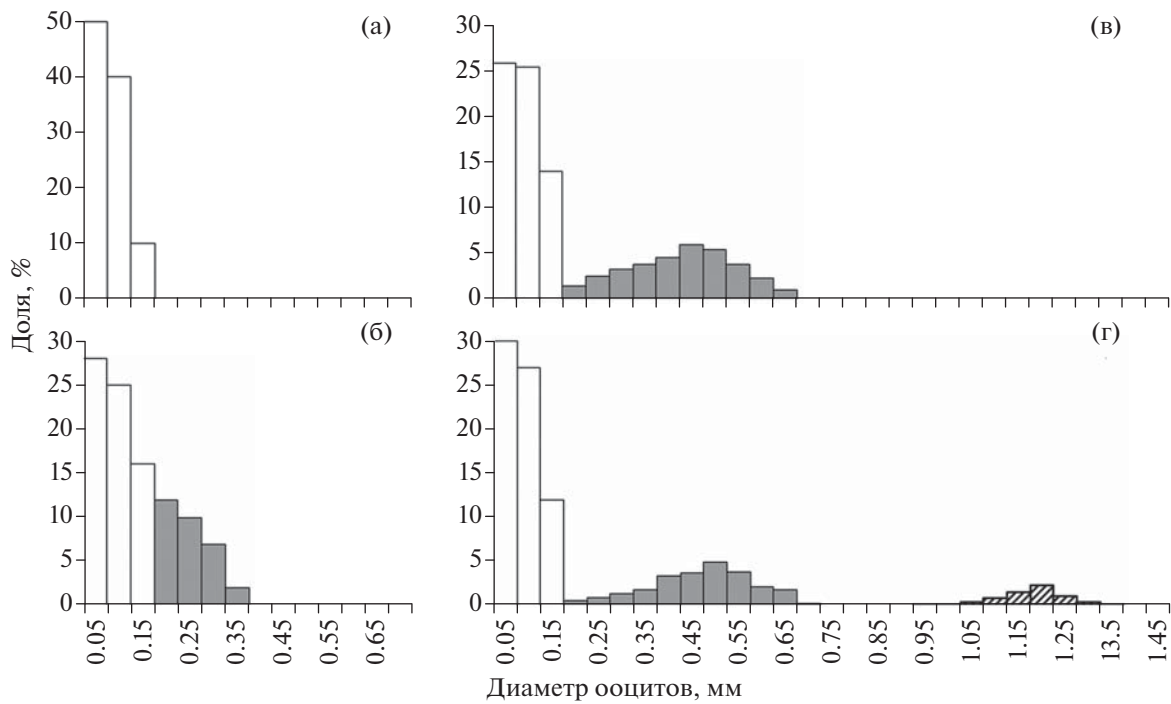
ется значительным увеличением массы яичников) и снижались от мая к июню, когда большая часть запаса желтковых ооцитов уже выметана, а доля самок с текущей икрой сократилась.

Оогенез калкана довольно подробно исследован (Калинина, 1960; Таликина, 1974). Наши данные позволяют дополнить эти сведения описанием некоторых особенностей оогенеза и количественными характеристиками, полученными в современный период.

Неполовозрелые самки и половозрелые в межнерестовый период имеют гонады II стадии зрелости: яичники содержат ооциты разных фаз периода превителлогенеза, их максимальный диаметр составляет 0.14–0.16 мм (рис. 3а).

В ноябре–январе у части ооцитов происходит асинхронный рост и начинается накопление трофических веществ, состояние ооцитов периода трофоплазматического роста соответствует фазам вакуолизации и первоначального накопления желтка. У большинства ооцитов, достигших диаметра 0.25–0.30 мм, цитоплазма уже довольно плотно заполнена вакуолями и желтком, ядро визуально почти неразлично. Диаметр ооцитов старшей генерации увеличивается до 0.35 мм, состояние яичника соответствует III стадии зрелости (рис. 3б).

Далее, в феврале–начале апреля, в течение фазы интенсивного накопления желтка происходит формирование расходного фонда ооцитов (основного запаса по терминологии Калининой (1960)), предназначенного для реализации в ходе нерестового сезона текущего года. Группа вителлогенных



**Рис. 3.** Состав ооцитов в яичниках разных стадий зрелости у черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus*; стадия зрелости: а – II, б – III, в – IV, г – V; ооциты периода: (□) – превителлогенеза, (■) – вителлогенеза, (▨) – созревания.

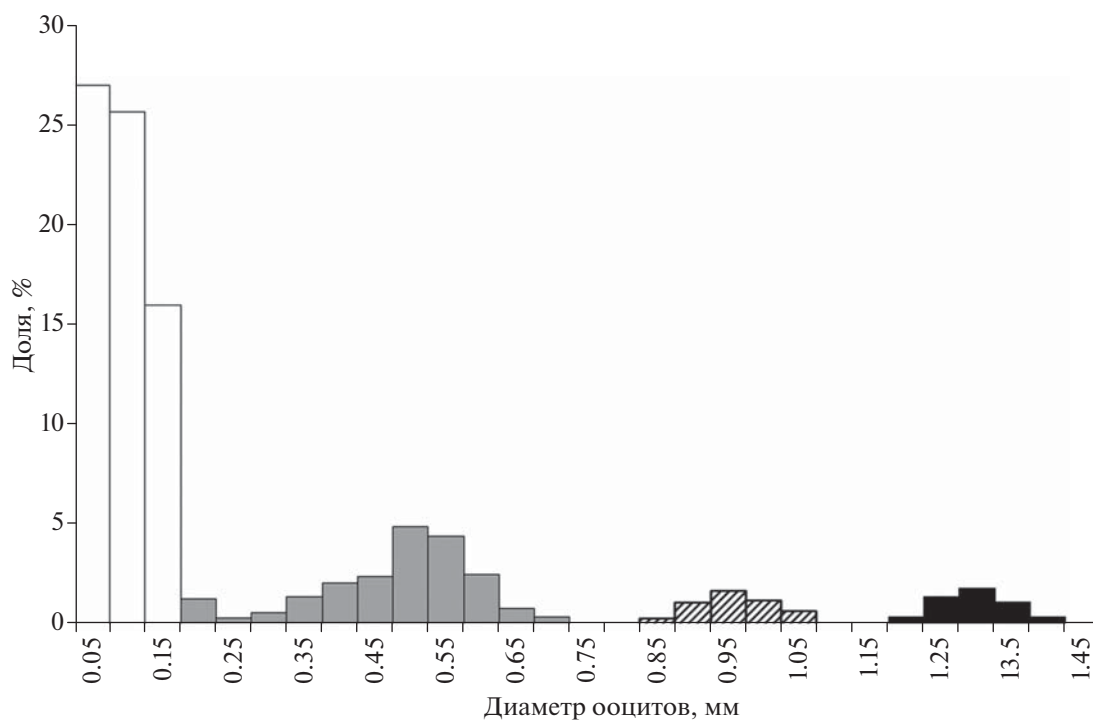
ооцитов разной степени развития – от фазы начала вакуолизации цитоплазмы (диаметр клеток 0.20–0.25 мм) до фазы заполненного желтком ооцита (0.60–0.65 мм) – отделяется от превителлогенных ооцитов, составляющих резервный фонд, предназначенный для последующих нерестовых сезонов (рис. 3в). У 93% самок в размерном ряду ооцитов нет разрыва между резервным и расходным фондами, однако относительно малая доля самых мелких желтковых ооцитов диаметром 0.20 мм (рис. 3в) позволяет с уверенностью предположить, что после достижения яичниками завершённой IV стадии зрелости развитие безжелтковых ооцитов прекращается или же пополнение ими расходного фонда ничтожно мало. Таким образом, в данном состоянии яичников накануне нерестового сезона число желтковых ооцитов соответствует потенциальной плодовитости калкана.

Ооциты диаметром 0.70–0.95 мм имеют признаки переходного состояния между стадиями зрелости IV и V: начинается гидратация, желток приобретает рыхлую структуру. Диаметр овулировавших икринок варьирует в пределах 0.85–1.59 ( $1.23 \pm 0.06$ ) мм, диаметр жировой капли – 0.147–0.288 ( $0.211 \pm 0.012$ ) мм. В размерном ряду группа овулировавших икринок заметно обособлена от следующей генерации ооцитов, максимальный диаметр которых составляет 0.65 мм (рис. 3г). В течение нерестового сезона диаметр зрелых икринок и жировых капель уменьшался,

составив в апреле соответственно  $1.25 \pm 0.05$  и  $0.215 \pm 0.009$  мм, в мае –  $1.22 \pm 0.07$  и  $0.212 \pm 0.011$ , в июне –  $1.20 \pm 0.05$  и  $0.196 \pm 0.010$  мм.

В связи с тем что экспозиция камбальных сетей в море составляет одну–две недели, у самок, находящихся в сетях в течение нескольких суток, могут проявляться сбои в ритме созревания и вымета икры. Икринки в полости яичника перезревают, деформируются, в морской воде имеют отрицательную плавучесть и утрачивают способность к оплодотворению. Возможно даже созревание, овуляция и смешивание двух последовательных порций икры (рис. 4), что затрудняет корректное определение порционной плодовитости. Очевидно, такое состояние яичников не проявляется у самок калкана в природной среде обитания или же оно возможно при исключительных обстоятельствах, нарушающих этологические условия нереста, например, при отсутствии самцов (что крайне маловероятно с учётом значительного преобладания самцов в нерестовом стаде).

В конце мая и в июне проявляются признаки завершения нереста: яичники уменьшаются в размерах, они дряблые, багрово-фиолетового цвета, содержат помимо ооцитов резервного фонда резорбирующиеся желтковые ооциты, а в овариальной жидкости полости яичника – остаточные деформированные зрелые икринки. В конце июня ГСИ составляет в среднем 2.9. Такое состояние яични-



**Рис. 4.** Состав ооцитов в яичнике самки калкана *Scophthalmus maeoticus* при нарушении ритма икрометания; (■) – перезревшие ооциты, ост. обозначения см. на рис. 3.

ков соответствует VI–II стадии зрелости, оно длится до августа–сентября (Таликина, 1974; наши данные). По завершении процессов резорбции яичники переходят во II стадию зрелости.

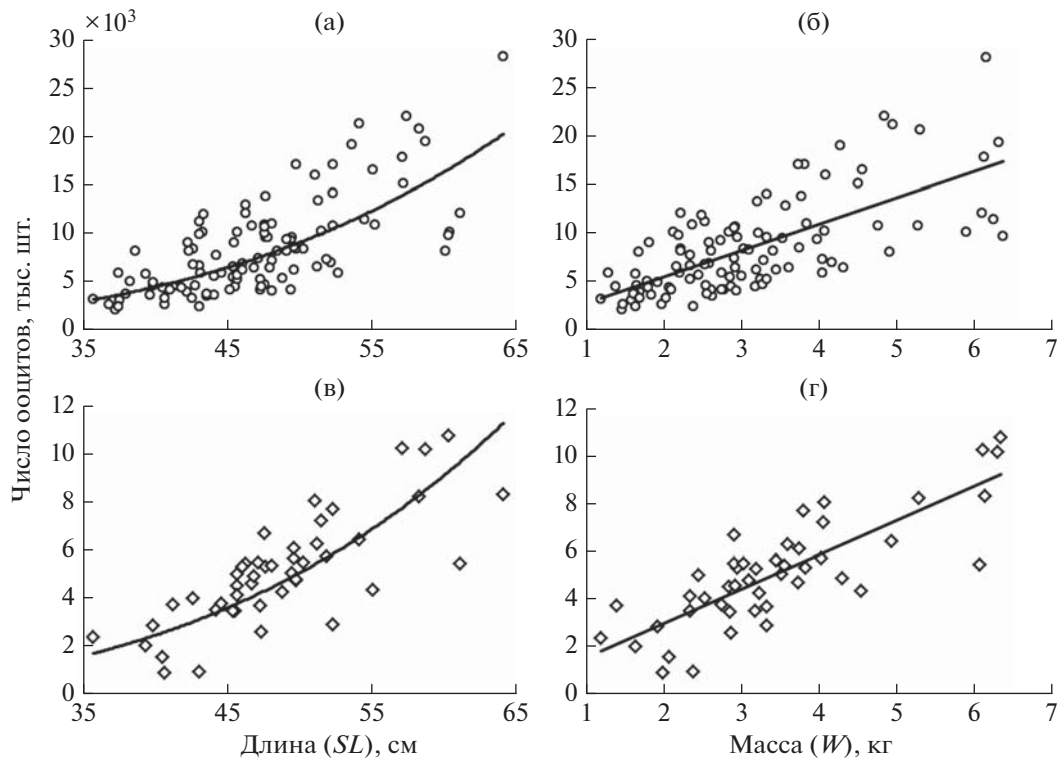
Процесс продуцирования превителогенных ооцитов у калкана продолжается и после наступления половой зрелости. Их число у 105 самок, отловленных в апреле–июне, составило 1943–28194 ( $8358 \pm 4960$ ) тыс. шт. Зависимости числа превителогенных ооцитов ( $N_{po}$ ) от стандартной длины и массы тела без внутренностей описываются уравнениями:  $N_{po} = 0.0247SL^{3.272}$ ,  $R^2 = 0.52$  (рис. 5а) и  $N_{po} = 2750w - 144$ ,  $R^2 = 0.48$  (рис. 5б). Относительное число превителогенных ооцитов составило 979–5381 ( $2724 \pm 1087$ ) тыс. шт./кг массы тела без внутренностей. В течение нерестового сезона значения этого показателя были стабильны (табл. 2) и достоверно не различались, что является доказательством того, что калкану свойствен прерывистый тип оогенеза и в процессе нереста расходный фонд не пополняется ооцитами из резервного фонда.

Желтковые ооциты в течение нерестового периода порционно вымётываются, поэтому оценка потенциальной плодовитости калкана возможна только по материалу, собранному накануне нереста (яичники на завершённой IV стадии зрелости) или в самом его начале – в апреле. У 46 самок, собранных в апреле, гонады содержали

894–10804 ( $5088 \pm 2273$ ) тыс. желтковых ооцитов. Зависимости числа вителлогенных ооцитов ( $N_{vo}$ ) от длины и массы тела описываются уравнениями:  $N_{vo} = 0.0160SL^{3.239}$ ,  $R^2 = 0.55$  и  $N_{vo} = 1448w + 81.6$ ,  $R^2 = 0.67$  (рис. 5в, 5г). Относительное число желтковых ооцитов в среднем за весь нерестовый период варьировало в пределах 19–3013 ( $1204 \pm 577$ ) тыс. шт./кг массы тела без внутренностей. Средние значения этого показателя снижались (табл. 2): от апреля к маю – на 26%, от мая к июню – на 64%, а общее снижение (от апреля к июню) составило 73%. Таким образом, у калкана, как и у большинства других видов рыб, потенциальная плодовитость полностью не реализуется, а оставшиеся в яичниках желтковые ооциты по окончании нереста подвергаются резорбции.

Средняя масса (без внутренностей) самок в нерестовые сезоны 2007–2018 гг. составила 2.96 кг. Этому значению (согласно установленной связи  $N_{vo} - w$ ) соответствует 4368 тыс. желтковых ооцитов. Данное значение является средней потенциальной плодовитостью калкана на юго-западном шельфе Крымского п-ова в 2007–2018 гг. Учитывая, что 73% этого количества ооцитов расходовалось в течение нерестового сезона, значение реализованной (фактической) плодовитости составило 3189 тыс. ооцитов.

Вопрос о числе икрометаний, в ходе которых реализуется плодовитость калкана, довольно сло-



**Рис. 5.** Зависимость числа ооцитов периода превителлогенеза (105 самок, апрель–июнь (а, б)) и вителлогенеза (46 самок, апрель–июнь (в, г)) от стандартной длины (а, в) и массы тела без внутренностей (б, г) черноморского калкана *Scophthalmus taеoticus*.

жен в связи с тем, что ПП – наименее стабильный репродуктивный показатель, зависящий не только от размерно-возрастных характеристик самки, но и от ряда других факторов, в том числе от температуры воды (Воробьева, Таликина, 1976) и фазы нерестового периода. Значения ПП в течение

нерестового сезона варьировали в широких пределах – 32–1367 ( $412 \pm 288$ ) тыс. шт.; значения ОПП повышались от апреля к маю и значительно снижались от мая к июню (табл. 2), что свидетельствует о постепенном повышении интенсивности икротетания в первой половине нересто-

**Таблица 2.** Относительное число ооцитов и коэффициент порционности у черноморского калкана *Scophthalmus taеoticus* в период нереста

Показатель	Апрель		Май		Июнь	
	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$	<i>n</i> , экз.	$\frac{M \pm \sigma}{\text{min-max}}$
Число ооцитов, тыс. шт/кг массы тела без внутренностей:						
– превителлогенных	47	$\frac{2704 \pm 983}{979-4599}$	41	$\frac{2785 \pm 1213}{1298-5381}$	17	$\frac{2628 \pm 1081}{1457-4719}$
– вителлогенных	46	$\frac{1515 \pm 495}{395-3013}$	36	$\frac{1117 \pm 372}{121-1652}$	14	$\frac{407 \pm 469}{19-1081}$
Порционная плодовитость, тыс. шт/кг массы тела без внутренностей	28	$\frac{117 \pm 68}{19-239}$	32	$\frac{168 \pm 79}{63-328}$	10	$\frac{84 \pm 39}{13-132}$
Коэффициент порционности	28	$\frac{8.8 \pm 6.1}{1.05-30.6}$	32	$\frac{15.4 \pm 5.6}{5.6-37.1}$	10	$\frac{25.3 \pm 20.0}{9.0-68.7}$

вого сезона и снижении – во второй. КП повышался по мере расходования запаса желтковых ооцитов в течение всего нерестового периода.

Среднее значение ПП (412 тыс. ооцитов) составило 12.9% среднего значения реализованной плодовитости (3189 тыс. ооцитов), следовательно, кратность икротетания равна 7.7, т.е. каждая самка вымётывает семь–восемь порций икры в течение нерестового сезона.

## ВЫВОДЫ

1. Продолжительность нереста черноморского калкана на юго-западном шельфе Крымского п-ова составляет в среднем 2 мес. – с апреля (обычно со II декады) до середины июня (чаще до конца I декады), а наиболее интенсивный нерест – в первые две декады мая.

2. При средней массе тела самки без внутренних органов 2.96 кг среднее число желтковых ооцитов, формирующих накануне нереста потенциальную плодовитость, составляет 4368 тыс. шт.

3. В течение нерестового сезона реализуется в среднем 73% потенциальной плодовитости (3189 тыс. ооцитов). Оставшиеся в яичниках желтковые ооциты подвергаются резорбции в течение 2–3 мес. после нереста.

4. ПП калкана составляет в среднем 412 тыс. ооцитов (12.9% реализованной плодовитости); по расчётным данным, каждая самка вымётывает в среднем семь–восемь порций икры в течение нерестового сезона.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность Ю.С. Баяндиной (ИнБЮМ) за помощь в подготовке статьи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИнБЮМ № АААА-А18-118021350003-6 “Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басова М.М. 2000. Роль печени в генеративном процессе у камбаловых рыб (на примере черноморского калкана *Psetta maeutica*) // Экология моря. Вып. 52. С. 64–67.

Воробьева Н.К., Таликина М.Г. 1976. Результаты анализа созревания самок черноморской камбалы-калкана // Тр. ВНИРО. Т. 115. С. 51–56.

Воробьева Н.К., Таликина М.Г., Золотницкий А.Н. 1975. Исследование созревания самок черноморской камба-

лы калкан *Scophthalmus maeoticus* Pallas в экспериментальных условиях // Биол. основы мор. аквакультуры. Вып. 1. С. 42–51.

Гирагосов В.Е., Ханайченко А.Н., Ельников Д.В. 2008. Характер и причины изменчивости основных показателей состояния нерестовой популяции камбалы-калкан на юго-западном шельфе Крыма // Матер. III Междунар. науч.-практ. конф. “Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона”. Керчь: Изд-во ЮгНИРО. С. 3–9.

Гордина А.Д., Морочковский В.А. 1994. Численность и распределение икринок камбалы калкана *Psetta maeutica* (Scophthalmidae, Pisces) в районе Севастополя // Гидробиол. журн. Т. 30. № 1. С. 99–108.

Игнатъев С.М., Мельников В.В., Климова Т.Н. и др. 2017. Макро- и ихтиопланктон прибрежных районов Крыма летом 2016 г. // Системы контроля окруж. среды. Вып. 28. С. 93–100.

Калинина Э.М. 1960. Особенности порционного икротетания черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* Pallas // Вопр. ихтиологии. Вып. 16. С. 137–144.

Кротов А.В. 1941. Плодовитость некоторых промысловых рыб северо-западной части Чёрного моря // Докл. АН СССР. Т. 33. № 2. С. 162–163.

Марти Ю.Ю. 1939. Материалы к биологии черноморской камбалы-калкана (*Rhombus maeoticus* Pallas) // Сборник, посвященный научной деятельности Н.М. Книповича (1885–1939). М.: Изд-во АН СССР. С. 232–253.

Надолинский В.П., Шляхов В.А., Александрова У.Н. 2018. Камбалы Азово-Черноморского бассейна (Bothidae, Scophthalmidae, Pleuronectidae, Soleidae) // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 4. С. 424–444.

Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 131 с.

Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 188 с.

Овен Л.С., Шевченко Н.Ф., Битюкова Ю.Е. и др. 2001. Размерно-возрастной состав и репродуктивная биология черноморского калкана *Psetta maxima maeutica* // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 631–636.

Попова В.П. 1954. Распределение камбалы в Чёрном море // Тр. ВНИРО. Т. 28. С. 151–159.

Попова В.П. 1958. Питание камбалы-калкан в Чёрном море // Тр. АзЧерНИРО. Вып. 17. С. 141–151.

Попова В.П. 1967. Методы оценки состояния запаса и прогнозирования улова камбалы-калкана Чёрного моря // Тр. ВНИРО. Т. 62. С. 197–204.

Попова В.П. 1972. Особенности биологии размножения черноморской камбалы-калкана *Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pallas) (наблюдения в море) // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 6. С. 1057–1063.

Попова В.П. 1975. Исследование биологии камбалы калкана в связи с вопросами её искусственного воспроизводства // Биол. основы мор. аквакультуры. Вып. 1. С. 5–12.

Попова В.П., Козок Л.М. 1973. О динамике стада черноморской камбалы калкана и его рациональной эксплуатации // Тр. ВНИРО. Т. 91. С. 151–160.



- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пятинский М.М. 2017. Определение длины, при которой наступает половая зрелость у черноморского калкана (*Scophthalmus maeotica maeotica*) // Тр. ЮгНИРО. Т. 54. № 1. С. 71–76.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во Главрыбвод, 47 с.
- Смирнов А.И. 1951. Порционность икротетания пелагофильных рыб Чёрного моря // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. № 5. С. 54–57.
- Таликина М. Г. 1974. Овогенез и половой цикл черноморской камбалы *Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 3 (86). С. 436–444.
- Таликина М.Г., Воробьева Н.К. 1975. Особенности созревания и характер икротетания черноморской камбалы-калкана (*Scophthalmus maeoticus* Pall.) в связи с проблемой её искусственного воспроизводства // Тр. ВНИРО. Т. 96. Вып. 4. С. 7–17.
- Туркулова В.Н., Новоселова Н.В. 2012. Эколого-физиологические особенности стимуляции созревания производителей черноморского калкана (*Psetta maeotica maeotica* Pallas) в условиях искусственного воспроизводства // Матер. VII Междунар. конф. “Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона”. Т. 2. Керчь: Изд-во ЮгНИРО. С. 22–29.
- Aydin I., Şahin T. 2011. Reproductive performance of turbot (*Psetta maxima*) in the southeastern Black Sea // Turk. J. Zool. V. 35. P. 109–113. <https://doi.org/10.3906/zoo-0905-26>
- Giragosov V.E., Khanaychenko A.N. 2012. The state-of-art of the Black Sea turbot spawning population off Crimea (1998–2010) // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 12. P. 377–383. [https://doi.org/10.4194/1303-2712-v12\\_2\\_25](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v12_2_25)
- Maslova O.N. 2002. Problems and achievements in seed production of the Black Sea turbot in Russia // Ibid. V. 2. № 1. P. 23–27.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ДВУХ ВИДОВ ГОЛЬЦОВ (*SALVELINUS*, SALMONIDAE) ОЗЕРА ЭЛЬГЫГЫТГЫН: ДАННЫЕ ПО *ATPase6–NADH4L*-УЧАСТКУ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

© 2020 г. А. Г. Осинов<sup>1</sup>, \*, А. А. Волков<sup>2</sup>

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

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

\*E-mail: a-osinov@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.07.2019 г.

После доработки 06.11.2019 г.

Принята к публикации 08.11.2019 г.

Для проверки надёжности данных анализа полиморфизма длин рестрикционных фрагментов *ATPase6–NADH4L*-участка митохондриальной ДНК (2162 п.н.), которые однозначно свидетельствуют в пользу аллопатрического происхождения малоротой *Salvelinus elgyticus* и “боганидской” *S. “boganidae”* палий оз. Эльгыгытгын, проведено секвенирование этого участка у некоторых представителей *S. alpinus–S. malma* complex. Показано, что данные по числу сайтов рестрикции и размеру рестриктов для фрагмента 2162 п.н., полученные с помощью рестрикционного анализа, для большинства форм и видов гольцов плохо соответствуют данным по нуклеотидным последовательностям. С учётом выявленных ошибок данные по сайтам рестрикции *MvaI* для *ATPase6–NADH4L*-участка митохондриальной ДНК не могут рассматриваться в качестве однозначного свидетельства в пользу аллопатрического происхождения двух видов гольцов оз. Эльгыгытгын. Тем не менее, нуклеотидные данные по этому фрагменту с большой вероятностью позволяют предположить, что малоротая и “боганидская” палии оз. Эльгыгытгын имеют аллопатрическое происхождение.

**Ключевые слова:** малоротая палия *Salvelinus elgyticus*, “боганидская” палия *S. “boganidae”*, голец Таранца *S. alpinus taranetzi*, митохондриальная ДНК, видообразование, оз. Эльгыгытгын, Чукотка

DOI: 10.31857/S0042875220040165

Гольцы *Salvelinus alpinus–S. malma* complex являются одними из наиболее фенотипически и экологически изменчивых видов лососёвых рыб (Salmonidae) (Берг, 1948; Behnke, 1980; Саввайтсва, 1989). Во многих озёрах на их циркумполярном ареале обитают от двух до пяти–семи (например: Esin et al., 2018) форм гольцов, в разной степени репродуктивно изолированных между собой. Происхождение таких форм является предметом длительной дискуссии, особо острой в контексте моделей симпатрического и аллопатрического видообразования. Классическая модель симпатрического видообразования предполагает возникновение сестринских видов из исходно панмиктической популяции при отсутствии географической изоляции. Исходя из этого определения, другие модели внутриозёрного видообразования, в том числе гибридного, когда образование новых видов происходит из гибридного роя (например: Seehausen, 2004), можно лишь условно рассматривать как симпатрические. Отметим, что различить симпатрическое, аллопатрическое и гибридное видообразование у гольцов крайне сложно, осо-

бенно когда во вторичный контакт вступили слабо генетически дивергировавшие формы (Осинов, 2001). Некоторые авторы категорически отвергают саму возможность симпатрического видообразования, в том числе у гольцов (Викторовский, 1978). Другие авторы приводят большое число моделей симпатрического видообразования и полагают, что у гольцов есть один убедительный и несколько возможных примеров такого видообразования (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). В список возможных примеров симпатрического видообразования у гольцов (Bolnick, Fitzpatrick, 2007) включены и озёрные гольцы из Забайкалья (Alekseyev et al., 2002). Необходимо осторожно подходить к доказательствам симпатрического видообразования (Coyne, Orr, 2004), в том числе и для перечисленных ранее примеров у гольцов (Bolnick, Fitzpatrick, 2007), так как в последледниковое время в разных частях ареала рода *Salvelinus* происходили вторичные контакты между основными филогенетическими линиями, а также между молодыми ледниковыми изолятами (Osinov et al., 2015). Например, анализ происхождения разных экологи-

ческих форм гольца в оз. Даватчан и в других озёрах Забайкалья с использованием морфологических и трофических признаков (Aleksyev et al., 2002), аллозимов (Осинов, 2002) и микросателлитной ДНК (Гордеева и др., 2010) указывал на модель симпатрического видообразования как наиболее вероятную. Согласно результатам анализа геномных данных, наиболее вероятно, что в большинстве озёр Забайкалья имел место вторичный контакт популяций из разных ледниковых рефугиумов (Jacobs et al., 2019).

Ранее на основании анализа изменчивости по микросателлитам и последовательностям контрольного района (550 пар нуклеотидов (п.н.)) и гена цитохрома *b* (*cyt b*, 1053 п.н.) митохондриальной (мт) ДНК была подтверждена строгая репродуктивная изоляция трёх видов гольцов оз. Эльгыгытгын и высказано предположение о симпатрическом происхождении малоротой *S. elgyticus* и “боганидской” палий (Осинов et al., 2015). Однако этому предположению явно противоречили данные анализа полиморфизма длин рестриционных фрагментов (ПДРФ) *ATPase6–NADH4L*-участка мтДНК длиной 2162 п.н. (Радченко, 2003), который включает фрагменты генов *ATPase6*, *COIII*, *NADH3*, *NADH4L* (Oohara et al., 1997). Согласно этим данным малоротая и “боганидская” палии оз. Эльгыгытгын относятся к двум разным митохондриальным группам гольцов из числа пяти, выделенных Радченко (2003), что прямо указывает на их аллопатрическое происхождение. Таким образом, данные по нуклеотидным последовательностям фрагмента контрольного района и гена *cyt b* находятся в явном противоречии с ПДРФ данными по *ATPase6–NADH4L*-участку мтДНК. Так как эти данные имеют принципиальное значение для решения вопроса о способах видообразования у двух видов гольцов оз. Эльгыгытгын, мы секвенировали фрагмент мтДНК 2162 п.н. у некоторых представителей *Salvelinus alpinus–S. malma* complex.

Цель работы – проверить, в какой мере данные ПДРФ-анализа *ATPase6–NADH4L*-участка мтДНК соответствуют нуклеотидным данным и действительно ли они однозначно свидетельствуют в пользу аллопатрического происхождения двух видов гольцов оз. Эльгыгытгын.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Эльгыгытгын, происхождение чаши которого большинство геологов связывают с ударом метеорита около 3.6 млн лет назад (Gurov et al., 2007), располагается на Чукотке (67°30′ с.ш. 172°05′ в.д.) на высоте 490 м над уровнем моря. Оно имеет округлую форму и диаметр 12–15 км. В озере обитают три вида гольца рода *Salvelinus*. В работе использован материал по гольцам оз. Эльгыгытгын и из других локальностей, собранный нами или лю-

безно предоставленный нашими коллегами (таблица).

Суммарную ДНК выделяли с применением набора для выделения геномной ДНК (Wizard SV Genomic DNA Purification System, “Promega”, США). Для амплификации *ATPase6–NADH4L*-участка мтДНК длиной 2162 п.н. использовали пары праймеров P01–P42 (Oohara et al., 1997). Стандартная полимеразная цепная реакция (ПЦР) была составлена в конечном объёме 25 мкл и содержала: 50–100 нг матричной ДНК, 2.5 мкл 10× ПЦР буфера (670 ммоль *Tris*-HCl pH 8.8, 166 ммоль (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 0.1% Tween-20, 2 ммоль MgCl<sub>2</sub>, 0.45 ммоль каждого дезоксирибонуклеозидтрифосфата, по 10 мкмоль каждого праймера и 5 ед. SmarTaq™ ДНК-полимеразы (“Диалат”, Россия). ПЦР проводили по следующей схеме: 2 мин при 96°C; далее 35 циклов: 10 с при 96°C, 30 с при 58°C, 60 с при 72°C; с последующей достройкой 5 мин при 72°C. После окончания ПЦР продукты амплификации визуализировали на 2%-ном агарозном геле и обрабатывали 10 ед. экзонуклеазы I (“Thermo Scientific”, США) при 37°C в течение 15 мин с последующей инактивацией в течение 10 мин при 80°C. Секвенирование ПЦР-продукта осуществляли в прямом и обратном направлениях с использованием набора BigDye ver. 3.1 (Cycle Sequencing Kit, “Applied Biosystems, Inc.”, США). Разделение продуктов реакции секвенирования проводили на генетическом анализаторе AB3500 (“Applied Biosystems”, США). Для секвенирования в прямом направлении использовали праймеры P01, P11, P21, P31, P41; для секвенирования в обратном направлении – P02, P12, P22, P32, P42 (Oohara et al., 1997). Для получения результирующего \*.fasta-файла все хроматограммы, относящиеся к одному и тому же образцу, были выровнены относительно референтной последовательности (*S. alpinus* NC\_000861) с помощью программы Geneious 6.0.4.

Для построения филогенетических деревьев использованы методы присоединения соседей (NJ), максимального правдоподобия (ML) и невзвешенной максимальной экономии (MP). Все расчёты проведены с помощью программы RAUP ver. 4.0b10 (Swofford, 2002). Оптимальную модель нуклеотидных замен искали с помощью программы Modeltest ver. 3.8 (Posada, Crandall, 1998) и AIC-критерия. Для ML дерева использована оптимальная модель замен (GTR + I, pinvar = 0.8394). Стабильность узлов на филогенетических деревьях проверяли с помощью непараметрического бутстрэп-анализа (1000 псевдореплик). Для построения сети гаплотипов гаплогруппы Arctic использовали метод медианного присоединения (median-joining, MJ) (Bandelt et al., 1999), реализованный в программе PopArt (Leigh, Bryant, 2015). Параметр эpsilon принят равным нулю. Для построения филогенетических деревьев и нетворка

помимо собственных данных также использованы некоторые последовательности, взятые из генбанка (таблица). В качестве внешней группы использованы последовательности из генбанка южной формы мальмы *S. m. krascheninnikovi* из Азии (депонирована как *S. curilus* (KJ746619)) и кунджи *S. leucomaenis* (KF974452).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Сравнение данных ПДРФ-анализа и секвенирования 2162 п.н. мтДНК фрагмента (таблица)

У “боганидской” и малоротой палии из оз. Эльгыгытгын выявлены разные наборы фрагментов рестрикции, хотя их размер и число по результатам двух анализов различаются. Так, согласно данным ПДРФ-анализа, у обоих видов по два фрагмента (один сайт рестрикции), а по нуклеотидным данным их три (два сайта рестрикции). Согласно обоим анализам, малоротая палия и голец из оз. Джульетта из бассейна Колымы имеют один набор рестрикторов. По ПДРФ-данным, “боганидская” палия имеет тот же набор рестрикторов, что и голец из некоторых озёр (бассейн р. Выкынайваам) Чукотки, а по нуклеотидным данным (голец из оз. Найвак), у них разные наборы фрагментов. По ПДРФ-данным, малоротая палия имеет тот же набор рестрикторов, что и северная мальма. По нуклеотидным данным, наборы рестрикторов у малоротой палии, с одной стороны, и у северной формы мальмы, а также у гольцов из большей части озёрных популяций из бассейна Колымы, у которых в результате интрогрессивной гибридизации произошёл захват мтДНК северной мальмы (Osinov et al., 2017; Осинов и др., 2018), с другой стороны, различаются. В целом нуклеотидные данные указывают на то, что опубликованные ПДРФ-данные (Радченко, 2003, 2005) содержат существенные неточности, что ставит под сомнение сделанные на их основании выводы.

### Анализ филогенетических деревьев и сети гаплотипов для мтДНК-фрагмента 2162 п.н.

Все филогенетические деревья (NJ, MP, ML) имеют сходную топологию и близкие значения бутстрэп-оценок для большинства выявленных клад. Основное различие между топологией ML-дерева (рис. 1), с одной стороны, и топологией MP- и NJ-деревьев, с другой стороны, связано с тем, что на последних все таксоны, за исключением кунджи и южной формы мальмы, образуют кладу с высокой бутстрэп-поддержкой (соответственно 92 и 100%). На всех филогенетических деревьях присутствует хорошо поддерживаемая клад гаплотипов группы Arctic (гаплогруппа гольца Таранца), а внутри неё – клад, объединяющая гаплотипы “боганидской” палии и гольца Таранца *S. alpinus taranetzi* из северной части

Аляски, северо-западных территорий Канады и Западной Гренландии. Последняя клад чётко выделяется на сети гаплотипов (гаплотипы ARC2, ARC9, ARC6) (рис. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Среди гольцов рода *Salvelinus* наиболее проблематичны филогенетические взаимоотношения и таксономия внутри группы, которая включает арктического гольца *S. alpinus*, мальму *S. malma* и близкие им формы и виды гольцов (Behnke, 1980, 1984; Савваитова, 1989; Осинов, 2001). Эти две группы гольцов часто рассматривают в рамках двух видовых комплексов (*S. alpinus* complex и *S. malma* complex) (Behnke, 1984) или одного суперкомплекса *S. alpinus*–*S. malma* complex (Осинов, 2001). Предполагается, что *S. alpinus* complex и *S. malma* complex монофилитичны (Behnke, 1984), однако до сих пор не решён вопрос о филогенетическом положении южной формы мальмы из Северной Америки (Osinov et al., 2015, 2019). Внутри *S. alpinus* complex выделяются две основные филогенетические группы: группа арктического гольца Евразии, в которую также входят некоторые популяции с атлантического побережья Северной Америки, и группа гольца Таранца (Осинов, 2001). Согласно данным по контрольному району мтДНК, первая представлена тремя гаплогруппами (Atlantic, Siberia, Acadia), а вторая – гаплогруппой Arctic, гаплотипы которой выявлены в популяциях гольца Чукотки и арктического побережья Северной Америки, а также у малоротой и “боганидской” палий из оз. Эльгыгытгын (Brunner et al., 2001). Что касается происхождения разных экологических форм арктического гольца, которые выявлены в большом числе озёр на всём ареале *S. alpinus* complex, то многие авторы допускают как симпатрическое, так и аллопатрическое происхождение некоторых из них (Behnke, 1980; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Осинов, 2001, 2002; Wilson et al., 2004; Alekseyev et al., 2002, 2009).

В оз. Эльгыгытгын обитают три вида гольцов рода *Salvelinus*, два из которых считаются эндемиками этого водоёма. Это длиннопёрая палия *S. svetovidovi* (Chereshnev et Scopetz, 1990), которая первоначально была описана в ранге отдельного рода *Salvethymus*, причём предполагалось, что её возраст сопоставим с возрастом самого озера (Черешнев, Скопец, 1990). Молекулярные данные подтвердили значительный возраст этого вида (1.7–3.5 млн лет), однако указали на необоснованность выделения этого вида в отдельный род (Осинов, Лебедев, 2004; Osinov et al., 2015, 2019; Lecaudey et al., 2018). Вторым эндемиком этого озера является малоротая палия *S. elgyticus*. Предполагалось, что третий вид гольца, обитающий в этом озере – боганидская палия *S. boganidae*, идентичен одноимённой

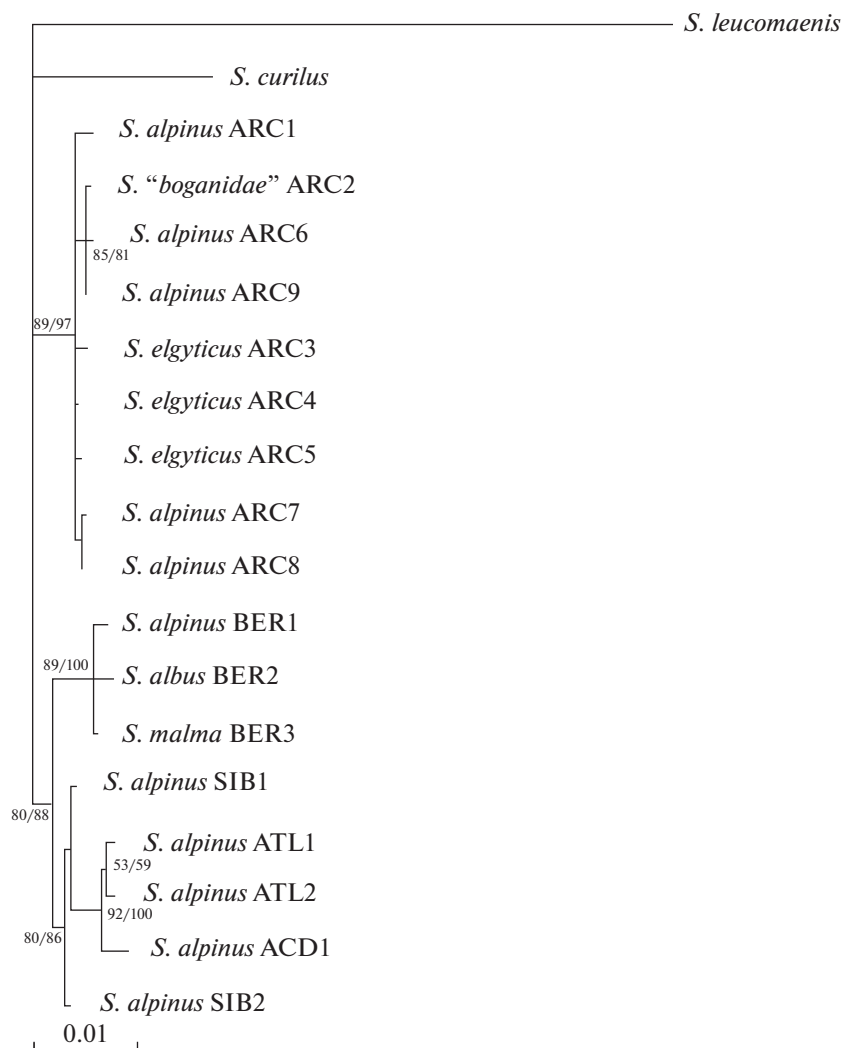
Размеры рестрикетов *MvaI* фрагмента мтДНК (2162 п.н.) по данным анализа полиморфизма длин рестриционных фрагментов (ПДРФ) и секвенирования и мтДНК-гаплогруппы у гольцов *Salvelinus alpinus*—*S. malma* complex

Таксон	Локальность	Размер рестрикетов, п.н. (число рыб, экз.)		мтДНК-гаплогруппа	Гаплотип	Номер в генбанке
		ПДРФ	Секвенирование			
<i>S. "boganidae"</i>	Эльгыгытгын, Чукотка	1600, 520 (22)	861, 786, 514 (5)	Arctic	ARC2	MN635497— MN635501
<i>S. elgyticus</i>	То же	1700, 370 (13)	1648, 322, 192 (3)		ARC3, ARC4, ARC5	MN635502— MN635504
<i>S. alpinus</i>	Джульетта, Колыма	1700, 370 (25)	1648, 322, 192 (3)		ARC1	MN635494— MN635496
	Выквынайваам, Чукотка	1600, 520 (21)	н.д.		н.д.	н.д.
	Найвак, Чукотка	н.д.	1648, 514 (3)		ARC7, ARC8	MN635508— MN635510
	3 сайта, Западная Гренландия	н.д.	1648, 514 (9)		ARC6	MN635505— MN635507
	Норт-Слоуп, Аляска, США	н.д.	1648, 514 (1)		ARC6	MF621740
	То же	н.д.	1648, 514 (1)		ARC9	MF621741
	Наууук, СЗТ, Канада	н.д.	1648, 514 (2)		ARC6	MN635511
	P & N lakes, СЗТ, Канада	н.д.	1648, 514 (1)		ARC6	MN635521
	Кенгре, Индигирка	н.д.	1648, 416, 98 (3)	Siberia	SIB1	MN635515— MN635517
	Лама, Таймыр	1700, 500 (2)	н.д.	Siberia, Atlantic	н.д.	н.д.
	Аян, Таймыр	н.д.	1648, 393, 23, 98 (1)	Siberia	SIB2	MN635518
	<i>S. albus</i>	Фьеллфростватнет, Норвегия	н.д.	1648, 416, 98 (1)	Atlantic	ATL1
Шпицберген		н.д.	1648, 416, 98 (1)		ATL2	MN635520
Овод, Колыма		н.д.	1746, 322, 94 (3)	Bering	BER1	MN635512— MN635514
Азабачье, Камчатка		н.д.	1746, 322, 94 (1)		BER2	KT266870
Быстрая, Камчатка		н.д.	1746, 322, 94 (1)		BER3	KJ746618
<i>S. malma</i>	Утаатап, Чукотка	1700, 370 (12)	н.д.		н.д.	н.д.
<i>S. alpinus</i>	Мак-Мак, Ола, Охотоморье	1700, 370 (32)	н.д.		н.д.	н.д.

**Примечание.** Данные по ПДРФ-рестрикторам взяты из: Радченко, 2003, 2005; названия мтДНК-гаплогрупп даны по: Brunner et al., 2001; СЗТ — северо-западные территории; н.д. — нет данных.

форме с Таймыра (Викторовский и др., 1981). Хотя данных сравнения боганидских палий с Таймыра и Чукотки по ядерным генам до сих пор нет, тем не менее данные по мтДНК указывают на их полифилетическое происхождение (Brunner et al.,

2001; Осинов, 2002; Радченко, 2005). Это означает, что боганидские палии с Таймыра и Чукотки не могут быть объединены в рамках одного вида (Osinov et al., 2015), в связи с чем видовое название последней мы берём в кавычки. Предполагает-

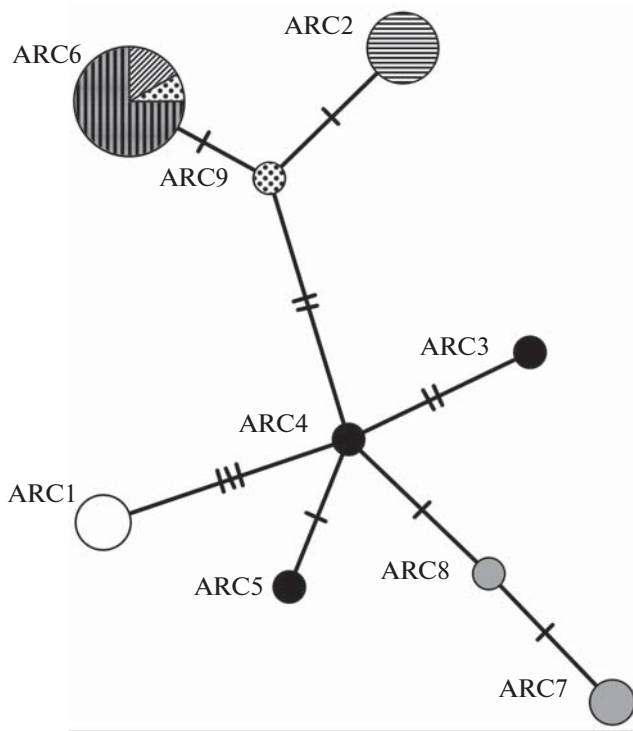


**Рис. 1.** ML-дерево гаплотипов *ATPase6*–*NADH4L*-участка мтДНК гольцов *S. alpinus*–*S. malma* complex, построенное с использованием модели GTR + I. Значения бутстрэп-поддержки (в % 1000 реплик) для ML/MP-деревьев указаны около узлов; обозначение таксонов и гаплотипов мтДНК см. в таблице, за исключением *S. alpinus* ACD1 (AF154851).

ся, что происхождение “боганидской” и малоротой палий в Эльгыгытгине связано с аллопатрическим видообразованием. Некоторые авторы считают, что первым вселенцем в озеро была “боганидская” палия (Викторовский и др., 1981; Черешнев, Скопец, 1993), а другие — что это был предок малоротой палии (Глубоковский и др., 1993).

Анализ нуклеотидных последовательностей контрольного района и гена *cyt b* мтДНК указывает на то, что “боганидская” и малоротая палии из Эльгыгытгына являются молодыми видами, чье происхождение, скорее всего, связано с событиями последнего ледникового периода (Osinov et al., 2015). Оба вида имеют гаплотипы мтДНК группы Arctic (гаплогруппа гольца Таранца), являются сестринскими видами, которые, возможно, сформировались в самом озере в послеледниковое время. Этому предположению, однако, противоречат

данные ПДРФ-анализа *ATPase6*–*NADH4L*-участка мтДНК длиной 2162 п.н. (Радченко, 2003, 2005). Из 12 использованных этим автором эндонуклеаз шесть оказались информативными, причём только одна (*MvaI*) имеет важное значение для анализа происхождения двух молодых видов гольцов из оз. Эльгыгытгын. Согласно этим данным малоротая палия и гольцы из озёр Макси и Джульетта (бассейн Колымы) имеют митотип *MvaI-A* (два фрагмента рестрикции размером 1700 и 370 п.н.), а “боганидская” палия из оз. Эльгыгытгын и гольцы из озёр бассейна р. Выквынайваам (Чукотка) имеют митотип *MvaI-B* (два фрагмента рестрикции размером 1600 и 520 п.н.). Учитывая, что для ПДРФ-анализа были использованы репрезентативные по объёму выборки (Радченко, 2003, 2005), эти данные с высокой вероятностью



**Рис. 2.** MJ-сеть гаплотипов фрагмента мтДНК 2162 п.н. гаплогруппы Arctic, выявленных у “боганидской” *Salvelinus boganidae* и малоротой *S. elgyticus* палий оз. Эльгыгытгын, и в популяциях гольца Таранца *S. alpinus taranetzi* из разных локальностей: (⊙) – Аляска, (⊕) – Гренландия, (⊖) – “боганидская” палия оз. Эльгыгытгын, (●) – малоротая палия оз. Эльгыгытгын, (○) – Колыма, (⊗) – северо-западные территории Канады, (⊙) – оз. Найвак, Чукотка. Число нуклеотидных замен между гаплотипами соответствует числу поперечных линий на ветвях; обозначение локальностей и гаплотипов мтДНК см. в таблице.

указывают на аллопатрическое происхождение двух видов гольцов из оз. Эльгыгытгын.

Секвенирование *ATPase6–NADH4L*-участка мтДНК (2162 п.н.) выявило существенные неточности в данных ПДРФ-анализа этого фрагмента, что резко ослабило доказательную силу последних в отношении способа видообразования двух молодых видов гольцов в оз. Эльгыгытгын. Единственное, что осталось подтверждённым, это сходство малоротой палии и гольца из оз. Джульетта (и, вероятно, оз. Макси) из бассейна Колымы по сайтам рестрикции *MvaI* и их отличие от “боганидской” палии, которая имеет один уникальный сайт рестрикции. Анализ нуклеотидных последовательностей по этому фрагменту мтДНК указывает на близкое родство “боганидской” палии из оз. Эльгыгытгын с гольцом Таранца из Северной Америки и Западной Гренландии, тогда как малоротая палия объединяется с другими популяциями гольца Таранца с Чукотки и Колымы (Джульетта). Напомним, что в

большинстве популяций арктического гольца из бассейна Колымы присутствует только мтДНК северной мальмы. Это делает невозможным использование мтДНК для определения их принадлежности к филогенетической группе арктического гольца Евразии или гольца Таранца (Osinov et al., 2017; Осинов и др., 2018), а также не позволяет оценить уровень нуклеотидного и гаплотипического разнообразия мтДНК, который имели эти популяции (или их общий предок) до момента захвата мтДНК северной мальмы.

Результаты филогенетического анализа нуклеотидных данных по *ATPase6–NADH4L*-участку мтДНК свидетельствуют в пользу аллопатрического происхождения малоротой и “боганидской” палий оз. Эльгыгытгын. Это противоречит результатам анализа фрагментов *CR* и гена *cyt b*, согласно которым более вероятно их симпатрическое происхождение (Osinov et al., 2015). Несмотря на противоречивость имеющихся мтДНК-данных, наши данные по *ATPase6–NADH4L*-участку и (косвенно) данные по участкам *COI*, *cyt b* и *CR* (Олейник и др., 2017) указывают на заселение современного ареала гольца Таранца, включая оз. Эльгыгытгын, предположительно из двух ледниковых рефугиумов или из одного рефугиума, но двумя разделёнными по времени волнами мигрантов. Анализ попарных различий нуклеотидных последовательностей (мисматч-анализ) контрольного района мтДНК не исключает того, что большая часть современного ареала гольца Таранца была заселена мигрантами из одного рефугиума в результате быстрой экспансии (Осинов и др., 2018). Новые данные по контрольному району мтДНК (Moore et al., 2015; Osinov et al., 2015; Олейник и др., 2017, 2019; наша работа) указывают на то, что в Северной Америке и Гренландии уровень нуклеотидного и гаплотипического разнообразия в популяциях гольца Таранца значительно ниже, чем это предполагалось ранее (Brunner et al., 2001), и несколько ниже, чем в некоторых азиатских популяциях. Это может означать, что предполагаемый рефугиум в Северной Америке (Brunner et al., 2001) был небольшим (Moore et al., 2015), или то, что огромные территории в Северной Америке и Гренландии были заселены в послеледниковое время от генетически обеднённой группы вселенцев из Азии. После образования Берингова пролива гольец из Северной Америки смог расселяться на юг, в том числе войти в Анадырь и далее в оз. Эльгыгытгын, а также проникнуть в некоторые водоёмы Камчатки и Чукотки и в некоторые реки и озёра бассейна Охотского моря.

Недавно на основании анализа собственных и литературных данных мтДНК Олейник с соавторами (2019) выделили в филогенетической группе гольца Таранца (они называют её арктической) две подгруппы, одна из которых объединяет популяции из бассейна Колымы и с Чукотки, а вто-

рая — популяции гольца из Канады и с Камчатки. Если под популяциями гольца из бассейна Колымы понимать только те, которые имеют мтДНК гаплогруппы Arctic, то это не противоречит полученным нами результатам. Различия между двумя исследованиями связаны с тем, что малоротую и “боганидскую” палий из Эльгыгытгына авторы включили в первую подгруппу (Олейник и др., 2019), тогда как, по данным по *ATPase $\beta$ -NADH4L*-участку мтДНК, эти два вида попадают в разные подгруппы.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны И.А. Черешневу, К.А. Савваитовой, С.С. Алексееву (ИБР РАН), О.А. Радченко (ИБПС ДВО РАН), Л. Берначе (Louis Bernatchez, Université Laval, Canada), К. Рачану (Clemens Ratschan, ezb-TV Zauner GmbH, Austria) за помощь в сборе материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 17-04-00063.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С.* 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 467 с.
- Викторовский Р.М.* 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 112 с.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н., Скопец М.Б.* 1981. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ РАН СССР. С. 67–78.
- Глубоковский М.К., Фролов С.В., Ефремов В.В. и др.* 1993. Филогенетические связи и систематика гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 149–177.
- Гордеева Н.В., Осинов А.Г., Алексеев С.С. и др.* 2010. Генетическая дифференциация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья, выявленная по микросателлитным маркерам // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 293–304.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Бондарь Е.И.* 2017. Генетическое родство чукотского гольца *Salvelinus andriashevi* с гольцом Таранца *Salvelinus taranetzi* // Генетика. Т. 53. № 10. С. 1208–1217. <https://doi.org/10.7868/S0016675817100071>
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Бондарь Е.И.* 2019. Генетическая дифференциация гольцов Арктической группы Северо-Восточной Азии и Северной Америки // Там же. Т. 55. № 3. С. 325–336. <https://doi.org/10.1134/S0016675819030123>
- Осинов А.Г.* 2001. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus*–*Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 167–183.
- Осинов А.Г.* 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Там же. Т. 42. № 2. С. 149–160.
- Осинов А.Г., Лебедев В.С.* 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Там же. Т. 44. № 6. С. 738–765.
- Осинов А.Г., Павлов Д.А., Волков А.А.* 2018. К вопросу о происхождении озёрных гольцов *Salvelinus alpinus* complex из бассейнов Колымы и Охотского моря // Там же. Т. 58. № 3. С. 313–330. <https://doi.org/10.7868/S0042875218030086>
- Радченко О.А.* 2003. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озёрных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // Там же. Т. 43. № 4. С. 553–561.
- Радченко О.А.* 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: Изд-во ИБПС РАН, 154 с.
- Савваитова К.А.* 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Черешнев И.А., Скопец М.В.* 1990. *Salvelinus svetovidovi* gen. et sp. nova — новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 201–213.
- Черешнев И.А., Скопец М.В.* 1993. Биология гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 105–127.
- Alekseyev S.S., Samusenok V.P., Matveev A.N., Pichugin M.Y.* 2002. Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia // Environ. Biol. Fish. V. 64. № 1–3. P. 97–114. <https://doi.org/10.1023/A:1016050018875>
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al.* 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. № 2. P. 368–392. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>
- Bandelt H.-J., Forster P., Rohlf A.* 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. P. 37–48.
- Behnke R.J.* 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 441–481.
- Behnke R.J.* 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr complex // Biology of the Arctic charr / Eds. Johnson L., Burns B.L. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 3–21.
- Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M.* 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 38. P. 459–487.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al.* 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in-



- ferred from mitochondrial DNA sequences // *Evolution*. V. 55. P. 573–586.
- Coyne J.A., Orr H.A. 2004. *Speciation*. Sunderland, MA: Sinauer Assoc., 480 p.
- Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu. 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats // *J. Evol. Biol.* V. 31. № 7. P. 1018–1034. <https://doi.org/10.1111/jeb.13283>
- Gurov E.P., Koeberl C., Yamnichenko A. 2007. El'gygytgyn impact crater, Russia: Structure, tectonics, and morphology // *Meteor. Planet. Sci.* V. 42. P. 307–319.
- Jacobs A., Carruthers M., Yurchenko M.A. et al. 2019. Convergence in form and function overcomes non-parallel evolutionary histories in a Holarctic fish // *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/265272>
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* V. 58. P. 605–638.
- Lecaudey L.A., Schlieven U.K., Osinov A.G. et al. 2018. Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing // *Mol. Phyl. Evol.* V. 124. P. 82–99. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.022>
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction // *Meth. Ecol. Evol.* V. 6. P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Moore J.-S., Bajino R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // *J. Biogeogr.* V. 42. P. 2089–2100. <https://doi.org/10.1111/jbi.12600>
- Oohara I., Sawano I., Okazaki T. 1997. Mitochondrial DNA sequence analysis of the masu salmon – phylogeny in the genus *Oncorhynchus* // *Mol. Phyl. Evol.* V. 7. P. 71–78.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charrs from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 116. P. 63–85. <https://doi.org/10.1111/bij.12559>
- Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S. et al. 2017. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // *Polar Biol.* V. 40. P. 777–786. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2000-4>
- Osinov A.G., Volkov A.A., Mugue N.S. 2019. Charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae): hybridization, phylogeny and evolution // *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/817775>
- Posada D., Crandall K.A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution // *Bioinformatics*. V. 14. P. 817–818.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. P. 198–207.
- Swofford D.L. 2002. PAUP.\* Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4.0b10. Sunderland, MA: Sinauer Assoc.
- Wilson A.J., Gislason D., Skulason S. et al. 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and spatial scales // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 1129–1142.

УДК 597.553.1.575.17

## ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЗОНЕ ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА АТЛАНТИЧЕСКОЙ *CLUPEA HARENGUS* И ТИХООКЕАНСКОЙ *C. PALLASII* СЕЛЬДЕЙ (CLUPEIDAE): ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ, ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ

© 2020 г. А. В. Семенова\*

Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: [anna.semenova@mail.bio.msu.ru](mailto:anna.semenova@mail.bio.msu.ru)

Поступила в редакцию 06.05.2019 г.

После доработки 03.07.2019 г.

Принята к публикации 07.08.2019 г.

На основании многолетнего мониторинга генетической изменчивости у тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* из Белого, Баренцева и Карского морей с использованием многомерных статистических процедур анализа в программах Structure и NewHybrids исследована географическая структура и динамика интрогрессивной гибридизации с атлантической сельдью *C. harengus*. Показан неравный уровень интрогрессии генов атлантической сельди в популяции беломорской летнерестующей и весеннерестующей, а также чёшско-печорской сельди. Рассмотрены факторы, вовлечённые в поддержку гибридизации видов сельди в зоне их вторичного контакта. Выявлена преобладающая роль гибридизации и интрогрессии генов в формировании внутривидового генетического разнообразия тихоокеанской сельди.

**Ключевые слова:** *Clupea harengus*, *Clupea pallasii*, интрогрессивная гибридизация, генетическое разнообразие, формообразование.

**DOI:** 10.31857/S0042875220030212

Гибридизация и интрогрессия ядерных генов являются важным фактором увеличения генотипической и фенотипической изменчивости таксонов и потенциальным источником адаптивной эволюции (Seehausen, 2004; Abbott et al., 2013). С развитием молекулярных методов исследования анализ проблем межвидовой гибридизации рыб приобретает всё большее значение в связи с выявлением множества случаев гибридизации и интрогрессии, в том числе и у морских рыб (Roques et al., 2001; Burford et al., 2011). Естественная гибридизация у рыб довольно часто выявляется, когда некогда аллопатричные популяции вступают во вторичный контакт (Machado-Schiaffino et al., 2010; Stemshorn et al., 2011). Повторные оледенения плейстоценовой эпохи и связанные с этим изменения климата оказали значительное влияние на филогеографию и генетическую дифференциацию видов Северного полушария (Bernatchez, Dodson, 1991; Bernatchez, Wilson, 1998). Изучение процессов интрогрессивной гибридизации в зоне вторичного контакта видов может способствовать пониманию масштабов и эволюционных последствий гибридных зон и позволяет по-

новому взглянуть на причины формообразования в популяциях рыб.

Тихоокеанская *Clupea pallasii* и атлантическая *C. harengus* сельди – сестринские виды, существующие изолированно в течение как минимум 3 млн лет. Они характеризуются значительными различиями в экологии и репродуктивном поведении, некоторых морфологических признаках и отличаются по ядерным и митохондриальным маркерам на соответствующем таксономическом уровне (Световидов, 1952; Grant, 1986; Jørstad et al., 1994; Laakkonen et al., 2013). Атлантическая сельдь встречается повсеместно в Северной Атлантике, тихоокеанская – в Северной Пацифике. Кроме того, группировки сельди тихоокеанского происхождения обитают в Белом, юго-восточной части Баренцева (Чёшско-Печорском районе), Карском море, море Лаптевых, а также в некоторых фьордах Северной Норвегии (Световидов, 1952; Jørstad et al., 1994). Предполагается, что колонизация этих местообитаний сельдью из Тихого океана произошла во время климатического максимума, пришедшего на смену последнему оледенению ~ 5–8 тыс. лет назад (Дерюгин, 1928,

1929; Андрияшев, 1939; Jørstad et al., 1994; Laakkonen et al., 2013).

В настоящее время Белое и Баренцево моря являются зоной вторичного контакта *S. harengus* и *S. pallasii*, поскольку в эти воды заходит на нагул молодь атлантической (атлантико-скандинавской, или норвежской весенненерестующей) сельди. В тёплые годы ареал сельди урожайных поколений широкий: кроме западных и центральных районов Баренцева моря молодь распространяется в северо-западных, восточных и юго-восточных областях, вплоть до захода в Белое море. Предполагалось, что атлантическая сельдь половой зрелости в баренцевоморских водах не достигает и размножается только на основных нерестилищах в районе Лофотенских о-вов (Марти, 1956; Тамбовцев, 1966; Dragesund et al., 1980; Toresen, Østvedt, 2000; Sætre et al., 2002). Исследования с использованием молекулярно-генетических методов показали наличие митохондриальной ДНК атлантической сельди у особей из Белого моря, что свидетельствует о гибридизации видов в историческом прошлом. По аллозимным и микросателлитным локусам ядерной ДНК также выявлена интрогрессивная гибридизация в направлении тихоокеанской сельди, которая происходит и в настоящее время (Laakkonen et al., 2015; Semenova, Stroganov, 2018). Обнаруженная гибридизация вызывает вопросы о масштабах этого явления и даёт новую информацию для обсуждения процессов формообразования у сельди Белого моря и юго-восточной части Баренцева и Карского морей.

Тихоокеанские вселенцы в морях Европейского Севера сформировали разнообразное сообщество, состоящее из многих локальных стад, различающихся размерно-возрастной структурой, темпом роста, плодовитостью, морфобиологическими особенностями, которые приурочены к отдельным заливам и нерестилищам (Биология ..., 1975; Lajus, 2002). Выделяют два подвида: беломорскую сельдь *S. pallasii marisalbi*, обитающую во внутренних районах Белого моря, и чёшско-печорскую сельдь *S. pallasii suworowi* из внешних районов Белого, юго-восточной части Баренцева и Карского морей (Парин и др., 2014). Среди группировок Европейского Севера *S. pallasii marisalbi* характеризуется более высоким уровнем генетической изменчивости и значительной генетической дифференциацией по сравнению с *S. pallasii suworowi* (Семенова и др., 2009, 2013).

В Белом море наиболее контрастные различия показаны между двумя экологическими формами, или сезонными расами, сельди — крупной летненерестующей и мелкой весенненерестующей. Локальные стада весенненерестующей сельди отмечены во всех заливах Белого моря; размножаются они в период гидрологической весны с апреля до середины июня. Летненерестующая

раса нерестится с середины июня до начала июля; её основным ареалом является Кандалакшский залив, центральная часть Белого моря, район Соловецких о-вов (Lajus, 2002). Основные различия между расами проявляются в темпе роста: весенненерестующая сельдь значительно меньше по размеру, чем летненерестующая в том же возрасте (Дмитриев, 1946; Алтухов и др., 1958). Между ними показаны стабильные во времени генетические различия по аллозимным и микросателлитным маркерам (Семенова и др., 2009, 2013; Semenova et al., 2015). Полной генетической изоляции между расами, очевидно, не существует, поскольку среди весенненерестующей медленно растущей сельди Кандалакшского залива обнаружены и быстро растущие особи (Лайус, 1990; Lajus, 2002). В пределах весенненерестующей формы возможно наличие локальных стад в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах (Семенова и др., 2013, Semenova et al., 2015).

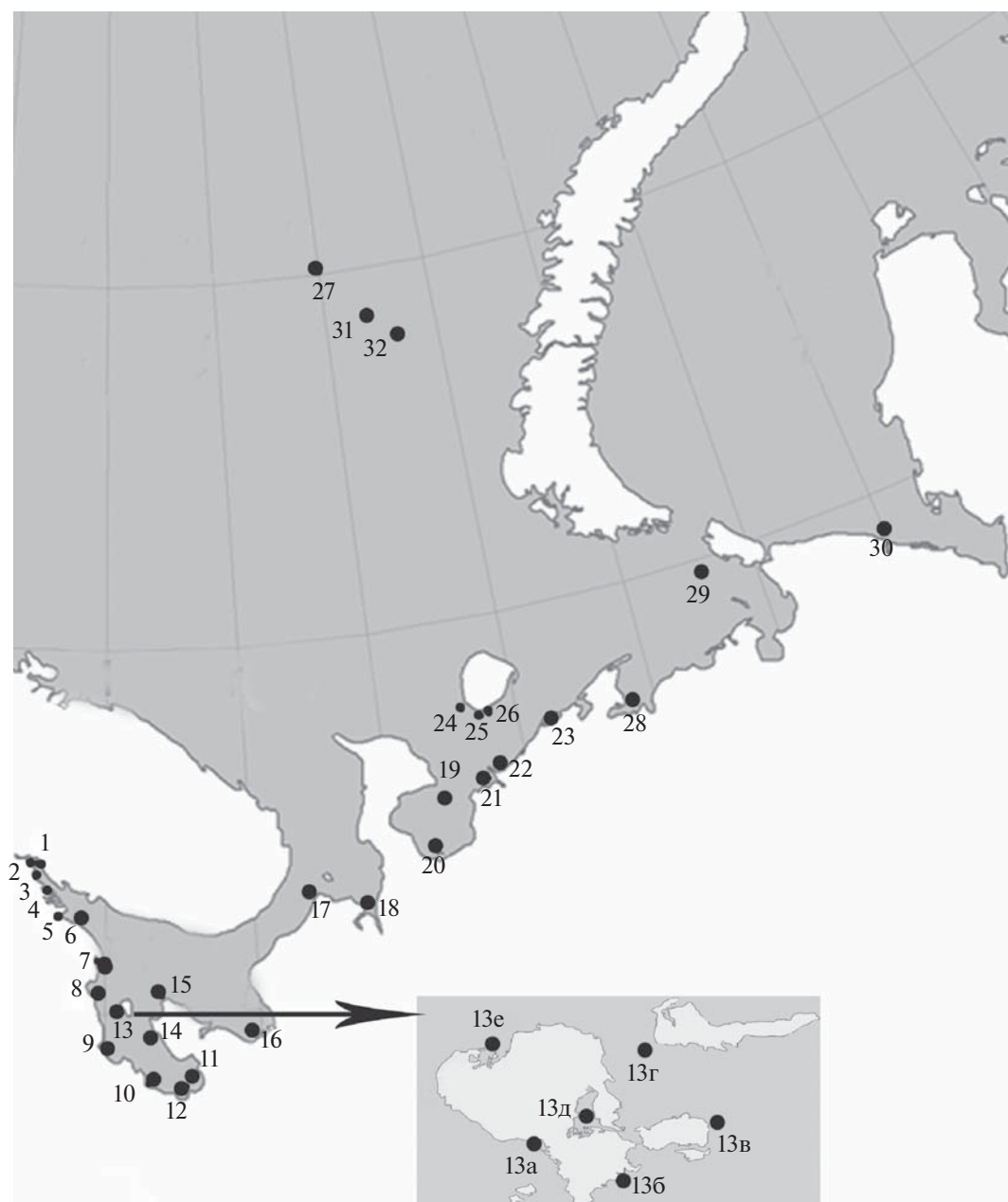
Цель работы — на основании многолетних данных об аллозимной изменчивости тихоокеанской сельди в Белом, юго-восточной части Баренцева и Карском морях оценить пространственную и временную динамику гибридизации атлантической и тихоокеанской сельдей; рассмотреть факторы, влияющие на существование этой гибридной зоны; оценить уровень интрогрессии в зависимости от сезонной расы и этапа жизненного цикла сельди.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выборки сельди тихоокеанского происхождения собраны в 1994–2008 гг. во время нереста и нагула в Белом (*S. pallasii marisalbi*), юго-восточной части Баренцева (Чёшско-Печорский район) и в Карском море (*S. pallasii suworowi*). Сборы сельди во время нереста проводили жаберными сетями (ячея 22 мм), реже — удебными снастями. Нагульные скопления собраны с помощью удебных снастей, жаберных сетей и пелагического траля. Всего изучено 85 выборок из 38 локальностей, включающих 7589 экз. сельди (таблица, рис. 1).

У рыб из части выборок проведён общий биологический анализ: определена длина по Смитту (*FL*), масса, пол, стадия зрелости гонад, определён возраст по чешуе.

В качестве референсных использовали две выборки молоди норвежской весенненерестующей сельди *S. harengus* из Баренцева моря, данные о которых приведены в работе Йорстада (Jørstad, 2004). Эти выборки характеризуются типичными частотами аллелей аллозимных локусов для атлантико-скандинавской сельди, молодь которой заходит на нагул в Белое море (Jørstad et al., 1991, 1994).



**Рис. 1.** Места сбора выборок тихоокеанской *Clupea pallasii* (1–30) и атлантической *C. harengus* (31–32) сельди: 1 – губа Колвица (Kol), 2 – губа Палкина (Pal), 3 – губа Жемчужная (Zhe), 4 – прол. Великая Салма (GSsp, GSsu, GSfd), 5 – губа Чула (Chu), 6 – о. Соностров (Son), 7 – губа Калгалакша (Kal), 8 – губа Поньгома (Pon), 9 – губа Сорокская (Sor), 10 – губа Нюхча (Nuh), 11 – о. Кий (Kiy), 12 – Онежская губа (Ong), 13 – Соловецкие о-ва (Slv, Sli, Sla), 13а – б. Благополучия (SBl), 13б – м. Березовый (SBe, SBes, SBef), 13в – Муксалма (SMu), 13г – о. Анзер (SAn), 13д – губа Долгая (SDl), 13е – губа Сосновая (SSn), 14 – м. Чесменский (Chs), 15 – м. Лопатка (Lop), 16 – губа Яндовая (Ynd), 17 – Горло (Grl), 18 – Мезенский залив (Mez), 19 – Чёшская губа (Che, Chf, Chs), 20 – р. Волонга (ChV), 21 – Индигская губа (Ind), 22 – Горносталя губа (Gor), 23 – о. Сенгейский (Sen), 24 – о. Колгуев (Klg, KIS), 25 – деревня Бугрино (KIB), 26 – губа Ременка (KIR), 27 – Гусиная банка (Gus), 28 – Печорская губа (Pec), 29 – Вайгачский район (Vay), 30 – Карская губа (Kar); 31–32 – Новая Земля (BNG93, NGB93 – по: Jorstad, 2004).

Анализ результатов проведён с учётом географической локализации выборок, а также стадии жизненного цикла особей в момент вылова: во время нагула или нереста. Для нерестовых сборов из внутренних районов Белого моря выборки

классифицировали в зависимости от того, к какой экологической форме принадлежит сельдь: к крупной быстрорастущей летненерестующей или к мелкой медленно растущей весеннерестующей. В сборах Соловецких о-вов только пять из 20

Характеристики исследованного материала и оценки уровня интродукции

Район сбора	Обозначение выборки	Координаты		Число рыб, экз.	Срок сбора (месяц, год)	Эколого- физиологический статус	Число особей, экз. (%)		
		с.ш.	в.д.				гибридов	атланти- ческих	гибридов в локальности
<i>Clupea pallasii pallasii</i>									
БЕЛОЕ МОРЕ Кандалакшский залив: — губа Колвица — губа Палкина  — губа Жемчужная — пролив Великая Салма	Kol02	67°04'	33°05'	22	05.2002	Нерест	0	0	0
	Pal96	67°03'	32°18'	157	05.1996	»	0	0	0
	Pal97	»	»	100	05.1997	»	0	0	0
	Zhe02	66°53'	32°28'	110	04.2002	»	1 (0.9)	0	1 (0.9)
	GSp95	66°33'	33°06'	35	04.1995	»	0	0	0
	GSsu95	»	»	100	06.1995	»	0	0	62 (3.9)
	GSsu96	»	»	200	06.1996	Нерест + молодь	3 (1.5)	0	0
	GSsu97	»	»	214	06.1997	Нерест	18 (8.4)	0	0
	GSsu98	»	»	290	06.1998	»	1 (0.3)	0	0
	GSfd98	»	»	41	09.1998	Нагул	0	2 (4.9)	0
— губа Чула	GSsu99	»	»	300	06.1999	Нерест	9 (3.0)	0	0
	GSsu00	»	»	172	06.2000	»	16 (9.3)	1 (0.6)	0
	GSsu01	»	»	151	06.2001	»	11 (7.3)	0	0
	GSsu02	»	»	98	06.2002	После нереста	4 (4.1)	0	0
	Chu96	66°19'	33°34'	99	05.1996	Нерест	2 (2.0)	0	8 (1.3)
	Chu01	»	»	117	04.2001	»	1 (0.8)	0	0
	Chu02	»	»	120	04.2002	»	1 (0.8)	1 (0.8)	0
	Chu03	»	»	76	04.2003	»	4 (5.2)	0	0
	Chu06	»	»	100	04.2006	»	0	0	0
	Chu08	»	»	100	04.2008	»	0	0	0
— о. Соностров Онежский залив: — губа Кандалакша — губа Поньгома — Сорокская губа  — губа Нюхча — о. Кий	Son96	66°10'	34°13'	96	1996	н. д.	4 (4.2)	0	4 (4.2)
	Kal99	65°42'	34°46'	25	10.1999	Нагул	0	1 (4.0)	0
	Pon03	65°21'	34°24'	70	05.2003	Нерест + молодь	1 (1.4)	1 (1.4)	1 (1.4)
	Sor98	64°31'	34°46'	185	05.1998	Нерест	0	0	0
	Sor00	»	»	160	05.2000	Нерест + молодь	0	1 (0.6)	0
	Sor01	»	»	147	05.2001	»	0	1 (0.7)	0
	Nuh01	63°58'	36°17'	153	05.2001	Нерест	1 (0.6)	0	1 (0.6)
	Kiy96	63°59'	37°52'	97	05.1996	»	0	0	2 (0.9)
	Kiy02	»	»	122	06.2002	Нагул	2 (1.6)	0	0

Продолжение таблицы

Район сбора	Обозначение выборки	Координаты		Число рыб, экз.	Срок сбора (месяц, год)	Эколого- физиологический статус	Число особей, экз. (%)		
		с.ш.	в.д.				гибридов	атланти- ческих	гибридов в локальности
— Онежская губа — Соловецкие о-ва:	Ong95	63°58'	37°54'	47	1995	н.д.	0	0	0
	Slv97	н.д.	н.д.	90	1997	»	0	0	53 (3.4)
— бухта Благополучия	SlI99*	»	»	106	07.1999	Нагул	2 (1.9)	0	0
	SlA99*	»	»	50	08.1999	»	0	0	0
	SBi00	65°07'	35°24'	49	07.2000	»	0	1 (2)	0
	SBi01	»	»	100	07.2001	»	11 (11.0)	5 (5.0)	0
	SBi02	»	»	107	08.2002	»	18 (16.8)	0	0
	SBi04	»	»	104	06.2004	Нерест	3 (2.9)	0	0
	SBi05	»	»	155	08.2005	Нагул	2 (1.3)	4 (2.6)	0
	SBi06*	»	»	52	04.2006	»	0	0	0
	SBi07*	»	»	39	06.2007	»	0	0	0
	SBe01*	64°59'	35°51'	99	07.2001	»	8 (8.0)	1 (1.0)	0
— мыс Берёзовый	SBe02*	»	»	104	07.2002	»	4 (3.8)	2 (1.9)	0
	SBes03	»	»	46	06.2003	Нерест	0	0	0
	SBe03*	»	»	98	07.2003	Нагул	0	1 (1.0)	0
	SBe04*	»	»	100	06.2004	»	1 (1.0)	0	0
	SMu00	65°03'	35°56'	102	08.2000	»	4 (4.0)	0	0
	SAn03	65°10'	35°55'	28	09.2003	»	0	0	0
	SDi05	65°04'	35°46'	59	06.2005	Нерест	0	0	0
	SDi06*	»	»	54	04.2006	Нагул	0	0	0
	SSn07*	65°08'	35°36'	30	05.2007	»	0	0	0
	Chs99	64°43'	36°32'	115	10.1999	»	2 (1.7)	7 (6.0)	2 (1.7)
— мыс Чесменский — мыс Лопатка Двинской залив: — губа Яндовая	Lop99	65°09'	36°50'	46	10.1999	»	0	5 (10.8)	0
	Ynd94	64°37'	39°48'	21	1994	н.д.	0	0	4 (0.5)
	Ynd95	»	»	51	1995	»	0	0	0
	Ynd96	»	»	100	1996	»	1 (1.0)	1 (1.0)	0
	Ynd97	»	»	55	1997	»	0	1 (1.8)	0
	Ynd99	»	»	300	02.1999	Нагул	1 (0.3)	2 (0.6)	0
	Ynd1'02	»	»	100	06.2002	Нерест	0	0	0
	Ynd2'02	»	»	110	05.2002	»	0	0	0
	Ynd3'02	»	»	98	06.2002	»	0	0	0
	Ynd4'02	»	»	16	05.2002	»	0	0	0

Окончание таблицы

Район сбора	Обозначение выборки	Координаты		Число рыб, экз.	Срок сбора (месяц, год)	Эколого-физиологический статус	Число особей, экз. (%)		гибридов в локальности
		с.ш.	в.д.				гибридов	атланти-ческих	
Внешние районы: — Горло — Мезенский залив БАРЕНЦЕВО МОРЕ Чёшская губа:  — р. Волонга Индигская губа Горносталя губа о. Сенгейский о. Колгуев:  — м. Сувойский — губа Ременка — деревня Бугрино  Гусиная Банка Печорская губа  Вайгачский район КАРСКОЕ МОРЕ Карская губа	Grl96	66°21'	42°12'	96	06.1996	»	0	0	0
	Mez96	66°15'	44°25'	96	06.1996	»	4 (4.1)	0	4 (4.1)
	Che95	67°34'	46°46'	15	06.1995	»	0	0	11 (2.4)
	Che96	67°01'	47°21'	96	06.1996	»	3 (3.1)	0	
	Che97	»	»	70	07.1997	»	4 (5.7)	0	
	Che'97	н.д.	н.д.	42	07.1997	н.д.	0	0	
	Chf02	67°44'	47°11'	42	06.2002	Нагул	1 (2.4)	4 (9.5)	
	Chs02	»	»	101	07.2002	»	2 (2.0)	2 (2.0)	
	ChV02	66°49'	46°01'	90	07.2002	Нерест	1 (1.1)	0	
	Ind96	67°43'	48°40'	42	06.1996	»	0	0	0
	Gor02	67°51'	48°56'	22	07.2002	Нерест + молодь	0	2 (9.0)	0
	Sen96	69°18'	55°34'	96	06.1996	Нерест	0	0	0
	Klg95	68°45'	48°06'	40	06.1995	Нагул	1 (2.5)	0	12 (3.8)
	Klg97	68°40'	48°35'	80	06.1997	н.д.	6 (7.5)	0	
	KlS97	н.д.	н.д.	69	06.1997	»	0	2 (2.9)	
	KlR02	68°42'	48°57'	10	07.2002	»	0	0	
KlB96	68°22'	48°34'	96	06.1996	Нерест	5 (5.2)	0		
KlB03	68°23'	48°34'	19	07.2003	»	0	0		
Gus98	74°53'	41°54'	100	1998	Нагул	0	0	0	
Pec95	68°21'	54°24'	50	06.1995	»	2 (4.0)	0	3 (3.6)	
Pec97	68°34'	55°23'	13	06.1997	н.д.	1 (7.7)	0		
Pec02	»	»	20	07.2002	Нерест	0	0	0	
Vay08	69°18'	55°34'	32	10.2008	Нагул	0	0	0	
Kar08	69°12'	64°50'	11	09.2008	»	0	0	0	
БАРЕНЦЕВО МОРЕ Новая Земля	BNG93	73°07'	45°04'	100	02.1993	»	0	0	0
	NGB93	72°28'	48°58'	100	02.1993	»	0	0	0

*C. pallasi suiworowi*

*C. harengus*

**Примечание.** \* По размерно-возрастному составу рассматриваются как летнерестующие быстрорастущие сельди, н.д. — нет данных. Для расчёта гибридов по локальностям все выборки из разных акваторий вокруг Соловецких о-вов учтены как принадлежащие одной локальности "Соловецкие острова", вокруг о-ва Колгуев — к одной локальности "о. Колгуев".

выборки взяты во время нереста сельди, по размерно-возрастным показателям входящей в категорию крупной быстрорастущей; остальные выборки собраны во время нагула. Поскольку район Соловецких о-вов является основным местом обитания летненерестующей расы, ещё десять выборок соловецкой сельди отнесены к летненерестующей крупной форме по размерно-возрастным показателям. Остальные пять выборок, представленные молодью и особями как крупной, так и мелкой формы, которые также обитают в этом районе (Алтухов, 1975а), при анализе дифференциации между сезонными расами не учитывали.

Анализ проводили по четырём аллозимным локусам: *LDH-1\**, *LDH-2\**, *MDH-4\**, *GPI-1\**. Локус *LDH-1\** является диагностическим, он мономорфен у сельди в Тихом океане с фиксацией аллеля \*200. У атлантической сельди высока частота встречаемости аллеля \*100 и отмечен аллель \*160. Локус *LDH-2\** содержит видоспецифичный для тихоокеанской сельди аллель \*120, не встречающийся у рыб атлантического происхождения. В локусе *GPI-1\** аллель \*200 видоспецифичен для тихоокеанской, а \*30 – для атлантической сельди. Остальные аллели в локусах общие для обоих видов (Grant, 1986; Jørstad et al., 1991, 1994; Jørstad, 2004). Детальное описание методов исследования и аллозимной изменчивости приведено в предыдущих работах (Семенова и др., 2004, 2009).

Оценку вероятности гибридной природы образцов на основании многолокусных генотипов проводили с использованием метода Байеса в программах Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) и NewHybrids 1.1 (Anderson, Thompson, 2002). В процессе анализа в программе Structure показано наличие двух отдельных генетических кластеров ( $K = 2$ ), соответствующих двум видам сельди, на основании модальной оценки  $\Delta K$  (Evanno et al., 2005). Поэтому для каждого индивидуума оценивали принадлежность к двум кластерам – атлантическому и тихоокеанскому. При расчётах использовали модель, допускающую генетическое смешение и независимость аллельных частот среди кластеров. Тестирование выполнено с  $10^6$  повторов марковских цепей Монте-Карло (МСМС), предварительный выбор стартовой точки (burn-in) проведён в течение  $10^5$  итераций. В результате для каждой выборки были получены средние оценки вероятности принадлежности к кластерам, соответствующим двум видам сельди ( $Q_{har}$  и  $Q_{pal}$ ). Определение каждого образца в тот или другой кластер проводили на основании индивидуальных оценок вероятности ( $q_{har}$  и  $q_{pal}$ ), а также 90%-ных доверительных интервалов (CI) для этих оценок. Выбор порогового значения оценки  $q$ , позволяющего наиболее эффективно и точно идентифицировать особей, проводили в соответствии с реко-

мендациями (Pritchard et al., 2000; Vähä, Primmer, 2006). Так, образцы со значениями оценок  $q_{har} < 0.9$  и  $q_{pal} < 0.9$  были классифицированы как имеющие генетически смешанное (гибридное) происхождение. Кроме того, все предположительно гибридные экземпляры имели доверительные интервалы (90% CI) оценок вероятности  $q$  от 0 до 1, в то время как для большинства исследованных чистых образцов значения 90% CI изменяются в пределах 0.8–1.0. Расширенные доверительные интервалы также могут свидетельствовать о смешанном происхождении генотипов исследуемых особей (Pritchard et al., 2000). Чтобы избежать ошибок, связанных с некорректной классификацией рыб, определение на основании 90% CI проводили только для образцов с полными многолокусными данными (из-за недостатка информации были исключены 42 экз.).

В программе NewHybrids была вычислена апостериорная вероятность принадлежности каждого индивидуума к одному из шести генотипических классов: двум классам чистых видов (*C. harengus* и *C. pallasii*), гибридам первого (F1) и второго поколения (F2), а также возвратным гибридам с каждым из родительских видов. Тестирование выполнено с  $10^6$  повторов марковских цепей Монте-Карло (МСМС), предварительный выбор стартовой точки (burn-in) проведён в течение  $10^5$  итераций. Образец был отнесён к тому или иному классу при значении оценки вероятности  $> 0.9$ .

Статистическую значимость различий частоты встречаемости гибридов между группами оценивали с помощью модификации  $t$ -критерия Стьюдента – углового коэффициента трансформации Фишера (Лакин, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Идентификация сельди с помощью методов Байесовской статистики

По данным анализа в программе Structure, вероятность принадлежности выборок атлантической сельди к кластеру *C. harengus* ( $Q_{har}$ ) составила в среднем 0.998, тихоокеанской сельди Белого и юго-восточной части Баренцева морей к кластеру *C. pallasii* ( $Q_{pal}$ ) – 0.985. У большинства выборок *C. pallasii* оценки  $Q_{pal}$  варьировали в пределах 0.950–0.999. Исключение составили пять выборок, собранные в основном во время нагула сельди: SB101 ( $Q_{pal} = 0.935$ ), Chs99 (0.938), Lop99 (0.889), Chf02 (0.904), Gor02 (0.913).

Значения индивидуальной принадлежности атлантической сельди к кластеру *C. harengus* ( $q_{har}$ )  $> 0.98$  у всех референсных образцов. Особи тихоокеанской сельди в большинстве случаев принадлежат к кластеру *C. pallasii* с индивидуальными оценками  $q_{pal} > 0.9$ . В то же время у 148 из 7589 экз.



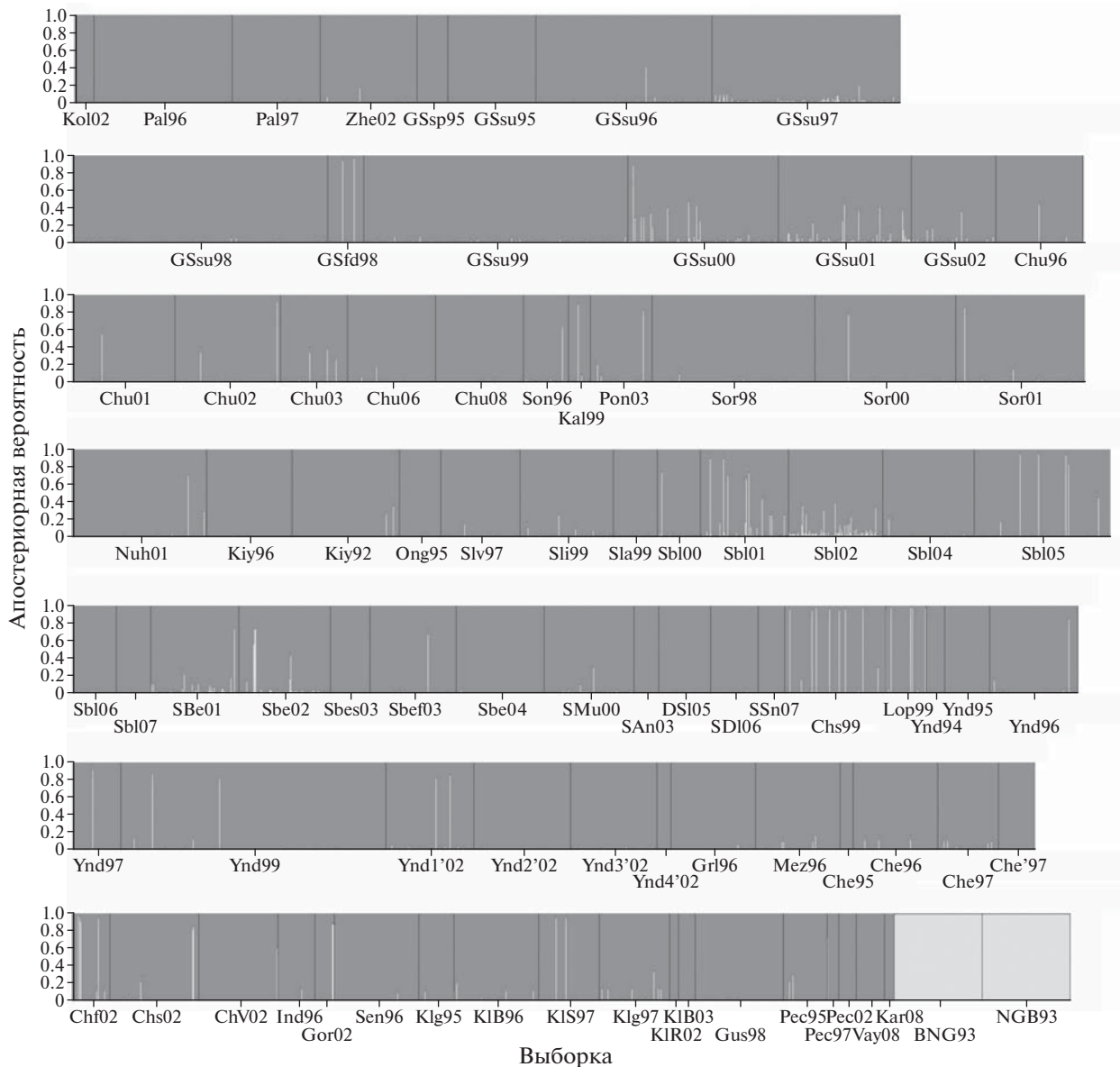


Рис. 2. Графики апостериорной вероятности принадлежности сельди к кластерам *Clupea pallasii* (■) и *C. harengus* (□), полученные в программе Structure; обозначения выборок см. на рис. 1.

сельди Белого и Баренцева морей  $q_{pal} < 0.9$  (рис. 2), что даёт возможность предположить их гибридное происхождение либо принадлежность к *C. harengus*. Кроме того, ещё 71 экз. сельди можно отнести в группу вероятно гибридных на основании значений 90% CI индивидуальных оценок  $q$  от 0.547 до 1, в то время как для большинства особей значения 90% CI изменяются в пределах 0.8–1.0.

Анализ в программе NewHybrids выявил высокие апостериорные значения вероятности принадлежности к чистым видам для большинства исследованных особей тихоокеанской сельди и для всех атлантических образцов ( $p > 0.98$ ). Результаты идентификации чистых представителей

видов, полученные в данной программе, практически полностью совпадают с анализом Structure. Так, все экземпляры сельди, классифицированные в Structure как чистые тихоокеанские, и все референсные атлантические образцы принадлежат к соответствующим видам и по результатам программы NewHybrids. Однако NewHybrids определяет меньшее число представителей *C. pallasii*, имеющих смешанные или атлантические генотипы: только 116 экз. из выборок Белого и Баренцева морей имели значения вероятности принадлежности к чистому классу *C. pallasii* меньше порогового значения 0.9.

### Атлантическая сельдь в выборках *C. pallasii*

По данным анализа Structure, 30 экз. сельди из выборок Белого и Баренцева морей имели индивидуальные оценки вероятности принадлежности к атлантическому кластеру ( $q_{har} > 0.9$ ), что позволяет их считать атлантической сельдью, попавшей в выборки. Эти экземпляры классифицированы и программой NewHybrids ( $q_{har} > 0.95$ ) как принадлежащие к генотипическому классу *C. harengus*. Кроме того, ещё 21 образец принадлежит к чистому классу *C. harengus* по данным NewHybrids. В Structure эти сельди имеют оценки  $q_{har}$  от 0.696 до 0.899, что может свидетельствовать об их гибридном происхождении. Можно отметить, что все эти 21 особи гомозиготны по аллелю *LDHI\*100*, видоспецифичному для атлантической сельди, а в остальных локусах несут общие для видов аллели. Такие генотипы могут быть свойственны или атлантической сельди, или возвратным гибридам — потомкам от скрещивания гибридов F1 с атлантической сельдью. Вероятность образования таких возвратных гибридов в Белом море представляется незначительной, поэтому можно предположить, что все образцы, которые в NewHybrids классифицированы как атлантические, т.е. 51 экз. в выборках из Белого и Баренцева морей, являются атлантической сельдью (таблица).

### Сельдь гибридного происхождения в выборках *C. pallasii*

По данным Structure, у 97 экз. сельди можно предполагать гибридное происхождение на основании значений вероятности как  $q_{har} < 0.9$ , так и  $q_{pal} < 0.9$  и вместе с тем расширенных границ 90% CI. Кроме того, 71 экз. сельди имели границы 90% CI шире обычных, которых также можно считать несущими в своих генотипах следы гибридизации с атлантической сельдью в более отдалённом прошлом (таблица).

Не все особи, классифицированные как гибридные в Structure, имеют гибридный статус и по результатам NewHybrids. Лишь для 66 экз. показано смешанное генетическое происхождение и оценки  $q_{pal} < 0.9$  и  $q_{har} < 0.9$ . Остальные предположительно гибридные особи классифицированы NewHybrids как чистая тихоокеанская сельдь, однако в большинстве случаев значения вероятности принадлежности к этому генотипическому классу были ниже таковых, показанных для большинства особей. Так, значения вероятности принадлежности к тихоокеанскому классу подавляющего большинства сельди были  $> 0.99$ , в то время как для возможных гибридов, выявляемых только по данным Structure, но не NewHybrids, значения этих показателей находятся в диапазоне 0.91—0.94. Наиболее вероятно, что эти рыбы являются возвратными гибридами с тихоокеанской сель-

дью или потомками гибридов, возникших несколько поколений назад.

Большинство особей смешанного происхождения, определённых в NewHybrids (59 из 66), не удалось отнести к какому-либо генотипическому классу, поскольку значения апостериорных вероятностей у этих рыб распределены между всеми классами и не превышают порогового значения 0.9; 7 экз. могут быть гибридами второго поколения, поскольку имеют вероятность принадлежности к генотипическому классу F2  $> 0.9$ .

Очевидно, что статистической силы используемых аллозимных локусов недостаточно для корректной классификации сельди в NewHybrids. Так, например, к классу гибридов F1 не отнесён ни один из представителей гибридной группы. Однако все семь особей, определённые в класс F2, являются гетерозиготами *LDHI\*200/100* и в остальных локусах гетеро- или гомозиготны по общим для двух видов аллелям. Анализ Structure даёт оценку вероятности принадлежности к двум кластерам для этих индивидуумов в приблизительно равных соотношениях (50 : 50). Такие генотипы могут быть свойственны также и гибридам F1, что, принимая во внимание особенности биологии сельди, размер популяции и небольшой показатель гибридизации, является более вероятным событием, чем вероятность возникновения и обнаружения гибрида F2. Некоторая часть гибридных особей, не определённых к какому-либо классу в NewHybrids, имеет соотношения вероятности принадлежности к кластерам 50 : 50 по данным Structure, что также можно интерпретировать как принадлежность к гибридам F1. Основываясь на индивидуальных генотипах и данных анализа Structure для 17 экз. сельди можно предположить принадлежность к классу гибридов F1.

Все остальные вероятные гибриды, выявляемые в Structure, определены NewHybrids либо как чистая тихоокеанская сельдь, либо не классифицированы. Можно предполагать, что многие из образцов, отнесённые в Structure к гибридной группе на основании оценок  $q_{pal} < 0.9$ , являются возвратными гибридами, т.е. возникли при скрещивании гибридов F1 с особями родительского тихоокеанского вида. Для многих из них (31 экз.) показаны соотношения вероятности принадлежности к кластерам около 75 : 25, что близко к теоретическим отношениям генотипов для возвратных гибридов. Однако точная дифференциация возвратных гибридов и представителей чистых видов очень сложна и требует значительно большего числа локусов ( $> 12$ ), даже когда дивергенция между родительскими видами значительна (Vähä, Primmer, 2006). Идентификация потомков от межвидовой гибридизации, произошедшей несколько поколений назад, с использованием данной программы затруднительна.

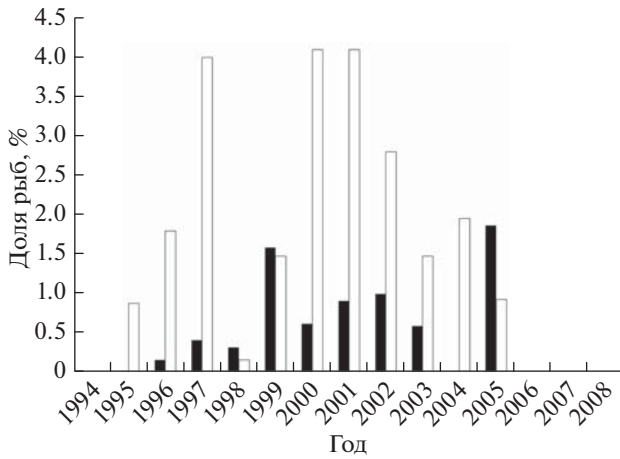


Рис. 3. Доля гибридов (□) и особей атлантической сельди *Clupea harengus* (■) в выборках тихоокеанской сельди *C. pallasii* в разные годы.

Таким образом, на основании анализа многолокусных индивидуальных генотипов в программах Structure и NewHybrids мы можем предполагать возможность гибридного происхождения для 168 экз. сельди в выборках Белого и юго-восточной части Баренцева морей, что составляет 2.2% общей выборки. Можно предположить, что 17 из них являются гибридами первого или, возможно, второго поколения, а остальные, вероятно, потомки от скрещивания гибридов с родительским тихоокеанским видом или имеют следы гибридизации в геноме.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Атлантическая сельдь в выборках *C. pallasii*

В 24 выборках сельди из Белого и юго-восточной части Баренцева морей 51 экз. был идентифицирован как атлантическая сельдь. Все эти рыбы (за исключением 2 экз.) — неполовозрелая молодь в возрасте 0+–2+ — отмечены в выборках в основном из нагульных скоплений либо пойманы вместе с нерестующей сельдью, но не имели зрелых половых продуктов. Для 4 экз. атлантической сельди из района о-ва Колгуев (KIS97) и губы Яндювая (Ynd96, Ynd97) данные биологического анализа отсутствуют. Встречаются атлантические особи во всех заливах Белого моря, в районе Баренцева моря отмечены в Чёшской губе и у о-ва Колгуев, на восток вдоль побережья попадают вплоть до Горностальей губы. По данным литературы, молодь атлантической сельди может распространяться на восток Баренцева моря вплоть до архипелага Новая Земля (Марти, 1956; Пашкова, Селиверстова, 1988).

По 1 экз. атлантической сельди обнаружено в период нереста (V стадия зрелости гонад) в вы-

борке из Великой Салмы (2000 г.) и губы Чупа (2002 г.). Это подтверждает предположения о возможном половом созревании атлантической сельди в Белом море и размножении вместе с беломорской сельдью. В выборке летненерестующей сельди из Великой Салмы атлантическая самка была FL 250 мм, а средний размер особей в данной выборке составил 228 (175–265) мм; данных по возрастному составу этой выборки нет. Среди весненнерестующей сельди в губе Чупа атлантическая особь была также самкой в возрасте 4+ и значительно превышала по размеру особей на этом нерестилище (FL 270 против 145 (118–192) мм). Средний размер норвежской весненнерестующей сельди в возрасте 4+ составляет  $28.7 \pm 1.8$  см, а половое созревание особей той части стада, которая заходит на нагул в Баренцевом море, наступает в 4–8-летнем возрасте (Holst, Slotte, 1998; Engelhard, Heino, 2004).

Наибольшее число атлантических экземпляров обнаружено в Чёшской губе (1.3% объёма выборки), в Онежском (1.1%) и в Двинском заливах (0.7%); в открытых районах Баренцева моря (о. Колгуев и Гусиная банка) — 0.48%. Наименьшее число атлантических образцов отмечено в Кандалакшском заливе (0.19%), что, скорее всего, является следствием того, что > 96% выборок в этом заливе представлены нерестовыми сборами, вероятность попадания в которые для атлантической молоди значительно меньше, чем в нагульные.

Норвежская весненнерестующая сельдь продолжительное время испытывала депрессию численности, из-за которой её ареал в Баренцевом море значительно сократился; только к концу 1980-х гг. стали появляться урожайные поколения и наметилась тенденция восстановления запаса. В наших пробах наиболее многочисленна атлантическая сельдь в сборах 1999 и 2005 гг. (рис. 3). Это коррелирует с данными промысловых наблюдений о максимальной численности атлантической сельди в возрасте 1+ и 2+ в Баренцевом море в 1999–2000 и 2004–2006 гг. Кроме того, урожайные поколения возникают регулярно, и численность молоди в Баренцевом море не подвержена значительным колебаниям (Stiansen, Filin, 2007), что, вероятно, способствует и увеличению численности атлантических представителей в Белом море и, как следствие, благоприятствует межвидовой гибридизации.

### Географическая изменчивость в распределении гибридных особей

Доля гибридных особей, обнаруженных у беломорской *C. p. marisalbi* и чёшко-печорской *C. p. suworowi* сельдей, одинаковая — по 2.2% объёма выборок каждого подвида. Анализ распределения гибридов на географической шкале показывает присутствие их во всех заливах Белого моря —

Кандалакшском (2.8%), Онежском (2.2%) и Двинском (0.5%). На ареале *C. p. suworowi* гибриды отмечены во внешних районах Белого моря – в Горле и Мезенском заливе (2.1%), вдоль побережья от Чёшской губы до Индигской (1.8%), в открытых районах Баренцева моря (2.9%) и в Печорской губе (3.6%). Далее на восток, в районе о-ва Вайгач и в Карском море, гибридные особи не отмечены (таблица). У беломорской сельди наибольшая доля гибридов обнаружена в выборках о-ва Соностров, прол. Великая Салма и Соловецких о-вов; у чёшко-печорской сельди – в Мезенском заливе, в районе о-ва Колгуев и в Печорской губе. Следует отметить, что, по данным анализа мтДНК, следы гибридизации у чёшко-печорской группировки не выявлены (Laakkonen et al., 2015). Возможно, это связано с небольшим объёмом исследованных выборок.

Во всех локальностях, за исключением Печорской губы и м. Чесменский, гибридные особи встречаются в выборках, собранных не только во время нагула, но и во время нереста рыб. Это может свидетельствовать о том, что на многих нерестилищах возможен эпизодический нерест атлантической сельди и впоследствии большинство гибридов приходят размножаться в места своего рождения. Особенности популяционной структуры беломорской сельди, такие как стабильные во времени морфобиологические показатели рыб локальных нерестовых стад и временная стабильность их генетических характеристик (Lajus, 2002; Семенова и др., 2009, 2013, 2016), позволяют предполагать высокий уровень хоминга сельди. Результаты мечения и сравнительного анализа биологических показателей стад свидетельствуют о том, что развитие сельди от личинки до молоди-сеголетки, а также значительная часть жизненного цикла взрослых особей (за исключением летнего нагула) проходят в пределах родного залива (Биология ..., 1975; Алтухов, 1990).

Подобная сопряжённость фенотипической и генетической структуры популяции экологических группировок сельди в Северном море также интерпретируется как свидетельство natalного хоминга (Ruzzante et al., 2006). По результатам мечения у тихоокеанской сельди уровень возврата на родные нерестилища может достигать 75–95% (Hourston, 1959; Stobo, 1982); высокий уровень хоминга показан и у норвежской весенненерестующей сельди (Dragesund et al., 1980; Wheeler, Winters, 1984; Hamre, 1990). Специфические гидрологические особенности водного тела Белого моря, препятствующие распространению личинок от нерестилищ (Pantulin, 2003; Евсеенко и др., 2006; Евсеенко, Мишин, 2011), могут способствовать процессу импринтинга условий родных местообитаний, являющемуся одним из основных механизмов хоминга (Dittman, Quinn, 1996; Atema et al., 2002; Mitamura et al., 2005). Тем

не менее нельзя исключать некоторый миграционный обмен между локальными группировками, так как прямые доказательства нереста атлантической сельди получены только на нерестилищах в губе Чупа и в прол. Великая Салма.

### Временная динамика гибридизации

Наибольшее число гибридов выявлено в выборках 1997, 2000 и 2001 гг. (рис. 3). После 2000 г. наблюдается снижение доли гибридных особей, а начиная с 2006 г. они не обнаружены. Возможно, частично это связано с меньшим объёмом проанализированного материала после 2003 г.

Доля гибридов в стадах из отдельных локальностей непостоянна в разные годы. Так, например, у летненерестующей сельди прол. Великая Салма частота встречаемости гибридных особей варьирует от 0 до 9.3% (большинство попарных сравнений между выборками разных лет достоверны,  $p < 0.05$ ), у весенненерестующей сельди из губы Чупа – от 0 до 5.3% (достоверны различия между выборками 2003, 2006 и 2008 гг. и всеми остальными выборками,  $p < 0.05$ ) (таблица). Возможно, что при небольшой вероятности гибридных событий и значительной численности беломорской и чёшко-печорской популяций сельди обнаружение гибридов в выборках обусловлено во многом случайными причинами. Разрешающая способность аллозимных маркеров с большой долей вероятности позволяет обнаружить лишь потомков от недавней гибридизации. Кроме того, высокие уровни внутривидового генного потока могут эффективно нейтрализовать интродюцированные гены, тем самым не позволяя им достигнуть высокой частоты (Petit, Excoffier, 2009). Интродюция также может противостоять отбору против чужеродных аллелей в геноме или естественный и половой отбор, действующий на эти введённые гены (Barton, Hewitt, 1985; Payseur et al., 2004). Поскольку возможность гибридизации зависит от наличия атлантической сельди в зоне вторичного контакта, т.е. от многих факторов, обуславливающих возникновение урожайных поколений атлантико-скандинавской сельди, а также от факторов среды, благоприятствующих созреванию и нересту атлантической сельди в Белом море, следует предполагать, что уровень гибридизации может сильно варьировать год от года (Semenova, Stroganov, 2018).

В связи с недостаточной статистической силой используемых маркеров точное определение времени наибольшей интенсивности гибридизационных событий в исследуемый период затруднительно. Однако если допустить, что особи с вероятностью принадлежности к двум кластерам в соотношении 50 : 50, по данным анализа Structure, являются гибридами F1, а в соотношении 75 : 25 – возвратными гибридами, можно примерно опре-

делить год их рождения на основе данных по возрастному составу. Таким образом, были получены следующие результаты: наибольшее число гибридов возникло в 1995 и 1999 гг. (по данным F1) и в 1995–1996 гг. (по данным возвратных гибридов). Полученные данные соответствуют динамике численности норвежской весеннерестующей сельди. Так, в 1995–1996 гг. отмечено начало вступления в нерестовое стадо рекрутов урожайного поколения 1991 г. и высокоурожайного 1992 г. – поколений, которые доминировали в атлантико-скандинавской популяции долгое время (Крысов, 2000; ICES, 2004; Орлова и др., 2006). Кроме того, начиная с конца 1980-х гг. отмечено потепление климата и связанное с этим повышение температуры баренцевоморских вод, продолжавшееся до 2008–2010 гг., когда наметилась обратная тенденция к похолоданию (Матишов и др., 2011). Наиболее выраженное потепление в начале 1990-х гг. отмечено также и для вод Белого моря (Дроздов, Усов, 2014). Повышение температуры Атлантического океана увеличивает вероятность возникновения урожайных поколений атлантико-скандинавской сельди и широкого её распространения по ареалу вплоть до Белого моря (Dragesund et al., 1980; Toresen, Østvedt, 2000; Sætre et al., 2002; Sissener, Bjørndal, 2005).

Помимо положительного влияния повышения температуры на численность атлантико-скандинавской популяции (Ottersen, Loeng, 2000) некоторое потепление беломорских вод во время нереста может способствовать выживанию и нормальному развитию гибридных икринок и личинок сельди. Исследования гибридных зон показали, что в стабильных условиях окружающей среды большинство гибридных генотипов имеют более низкую приспособленность по сравнению с родительскими генотипами, но в новых экстремальных условиях, связанных с изменением климата, гибриды могут получить преимущество (Barton, Hewitt, 1985; Arnold, Hodges, 1995; Burke, Arnold, 2001). В связи с современными климатическими изменениями, приводящими к потеплению морских вод и пространственным сдвигам в распределении видов, возможно ожидать, что гибридационные события могут стать более распространёнными (Chunco, 2014; Muhlfeld et al., 2014). В том числе это касается и процессов гибридазации сельди в Белом и Баренцевом морях.

#### **Зависимость от этапа жизненного цикла и экологической формы (сезонной расы) сельди**

Различия в числе гибридов в выборках в зависимости от этапа жизненного цикла сельди, т.е. нагула или нереста, достоверны ( $p < 0.001$ ). В нагульных сборах выявлено 2.7% гибридной сельди, в нерестовых – 1.9%. Возможно, эти различия свидетельствуют о постзиготических барьерах,

связанных с более низкой приспособленностью гибридных особей по сравнению с негибридными, так как многие нагульные выборки представлены в основном молодью. К моменту наступления половой зрелости значительная часть гибридов может элиминироваться отбором, поскольку новые генетические комбинации с большой вероятностью формируют неадаптивные фенотипы, которые никогда не были под действием естественного отбора (Barton, Hewitt, 1985; Burke, Arnold, 2001; Rogers, Bernatchez, 2006; Wiley et al., 2009).

Различия между экологическими формами сельди Белого моря весьма значительны ( $p < 0.001$ ): среди летнерестующей сельди выявлено 3.24% гибридов (объём объединённой выборки 2465 экз.), среди весеннерестующей – 0.62% (2327 экз.). Эти различия касаются как гибридов недавнего происхождения, так и особей, у которых обнаружены следы гибридазации. Так, из 17 гибридов F1 семь выявлены в выборках из Великой Салмы, пять – у Соловецких о-вов, три – в губе Чупа, по одному гибриду обнаружено в районе о-ва Кий (2002 г.) и в Печорской губе (1995 г.). Среди 71 экз. с отдалёнными следами интрогрессии большинство оказалось из прол. Великая Салма (37 экз.) и Соловецких о-вов (23 экз.); остальные гибриды обнаружены в выборах у о-вов Соностров (3), Колгуев (2) и из губ Чупа (1), Яндовая (2) и Чёшская (3). Поскольку большинство сборов в прол. Великая Салма и в районе Соловецких о-вов представляют быстрорастущую летнерестующую расу сельди, очевидно, что атлантическая сельдь постоянно “предпочитает” для совместного нереста представителей летнерестующей экологической формы.

Сходная тенденция показана и в работе Лаакконен с соавторами (Laakkonen et al., 2015): по данным анализа мтДНК, уровень интрогрессии у летнерестующей сельди составляет 11%, а у весеннерестующей – 4%; по аллозимам у летнерестующей сельди выявлено 4.5% гибридов, у весеннерестующей – 2.6–3.2%. Следует отметить, что эта работа основана на одной выборке летнерестующей сельди и двух – весеннерестующей, поэтому возможно сравнение лишь общей тенденции, а не абсолютных показателей гибридазации. По микросателлитным маркерам (Semenova, Stroganov, 2018) выявлено 2.7% гибридов у летнерестующей и 3.8% у весеннерестующей сельди. Однако в этой работе использован небольшой объём материала, особенно по летнерестующей сельди, и, по-видимому, отражена ситуация, происходившая в конкретный момент. Очевидно, что только многолетние мониторинговые исследования на выборках значительной численности могут характеризовать реальную распространённость и динамику межвидовой гибридазации.

Предпочтение атлантической сельдью нереста с представителями быстрорастущей летненерестующей расы, а не с медленно растущей весенненерестующей кажется биологически обоснованным. Так, крупная беломорская сельдь значительно ближе к атлантической по размеру. Формирование в период размножения нескольких нерестовых волн рыбами сходных размеров свойственно как *C. harengus*, так и *C. pallasii* (Blaxter, Holliday 1963; Hay, 1985; Lambert, Messieh, 1989; Ware, Tanasichuk, 1989).

Основные различия между видами связаны с экологией размножения. Атлантическая сельдь нерестится у дна на глубинах от 10 до 200 м, в отдалении от берегов, при температуре 4–20°C (Световидов, 1949; Haegele, Schweigert, 1985). Тихоокеанская сельдь более приурочена к опреснённым зонам, откладывает икру у берегов, на глубинах от 0.5 до 10–15 м, обычно 3–4 м, на растительный субстрат или на камни, при более низкой температуре воды, чем атлантическая. В разных частях ареала нерест начинается при температуре 0–12°C. Ранние стадии развития икры у некоторых популяций, например у весенненерестующей сельди Кандалакшского залива Белого моря или у сельди из зал. Петра Великого Японского моря, проходят иногда даже при отрицательной температуре, икра может сохранять жизнеспособность даже после заморозания и оттаивания (Световидов, 1952; Алтухов, 19756; Hay, 1985). Температура воды во время нереста и эмбрионального развития у летненерестующей беломорской сельди выше, чем у весенненерестующей – 5–12°C против 0–9°C (Кузнецов, 1960; Алтухов, 19756), и больше соответствует таковой, при которой нерестится атлантическая сельдь. Отрицательных значений температуры во время раннего развития летненерестующей сельди не бывает, что, вероятно, способствует выживанию гибридной икры и личинок. Кроме того, основные места размножения летненерестующей сельди находятся в Кандалакшском заливе и на границе Онежского залива и Бассейна Белого моря – в районе Соловецких о-вов. Эти зоны характеризуются более высокой солёностью по сравнению с опреснёнными кутковыми участками заливов, где массово размножается весенненерестующая сельдь (Кузнецов, 1960; Бабков, 1998). Возможно, гидрологический режим на нерестилищах является существенным фактором, определяющим успех гибридизации.

Значительные различия в численности видов могут способствовать их гибридизации (Hubbs, 1955; Rao, Lakshmi, 1999; DiBattista et al., 2015). Многие виды рыб способны воспринимать информацию и учиться на основании поведения других особей в стае (Avisé, Saunders, 1984; Corten, 2002; Brown, Laland, 2003; Yaakub et al., 2006). Известно, что впервые созревающие атлантические

сельди усваивают миграционное и нерестовое поведение на примере такового особой старшего возраста (McQuinn, 1997; Fernö et al., 1998; Corten, 1999; Huse et al., 2002). Вероятно, некоторые представители атлантической сельди, находясь среди беломорской группировки, которая значительно превосходит их по численности, могут подвергнуться воздействию нерестовых стимулов, обучиться нерестовому поведению и принять участие в нересте.

Среди весенненерестующей сельди наибольшая доля гибридов обнаружена в Кандалакшском заливе (0.87 против 0.60 и 0.24% в Двинском и Онежском); различия между Кандалакшским и Онежским заливом достоверны ( $p < 0.05$ ). Более высокие показатели гибридизации у сельди в Кандалакшском заливе могут быть обусловлены многими факторами, в том числе некоторым потоком генов, происходящем при обмене мигрантами между группировками сельди в Кандалакшском заливе, включая и сезонные расы (Лайус, 1990). Несомненно, что процесс гибридизации в Белом море обусловлен комплексом биологических и климатических факторов, изучение которых требует проведения масштабных исследований.

#### Гибридизация и генетическая дифференциация сельди в Белом море

Полученные данные свидетельствуют о широкой интрогрессии атлантических аллелей на ареале тихоокеанской сельди в Белом и Баренцевом морях. Наибольшие значения гибридизации показаны для летненерестующий быстрорастущей расы сельди в Кандалакшском заливе и в районе Соловецких о-вов. Помимо общего числа гибридных особей подавляющее большинство гибридов первого поколения, а также экземпляров, для которых отмечены следы гибридизации в отдалённом прошлом, сконцентрированы именно в выборках из прол. Великая Салма и Соловецких о-вов.

Очевидно, что генетические различия по аллелим локусам, позволившие ранее дифференцировать летненерестующую, весенненерестующую и чёшко-печорскую сельдь (Семенова и др., 2004, 2009), обусловлены в большой мере неравной интрогрессией атлантических генов в связи со значительным преобладанием гибридизационных событий у летненерестующей сельди. Так, к атлантической сельди наиболее близки по генетическим показателям представители летненерестующей беломорской расы, а наибольшие различия обнаружены с чёшко-печорской сельдью: средние попарные оценки генетической дифференциации  $F_{ST}$  между атлантической сельдью и летненерестующей, весенненерестующей и чёшко-печорской группировками составляют соответственно 0.68, 0.75 и 0.79. Тем не менее суще-

ствование в Белом море локальных стад сельди, адаптированных к специфическим условиям обитания и нереста, кажется обоснованным. Накопленный к настоящему времени обширный материал свидетельствует о приуроченности личинок и сеголеток к локальным местообитаниям в своих заливах (Алтухов, 1990; Евсеенко и др., 2006; Евсеенко, Мишин, 2011), незначительности миграций взрослых особей между заливами и возврате их на родные нерестилища (Марти, 1966; Гошева, 1967; Мухомедияров, 1975а, 1975б), различиях в размерно-возрастном составе, темпе роста, упитанности и других параметрах локальных стад сельди на отдельных нерестилищах (Биология ..., 1975; Lajus, 2002). Несмотря на поток генов от атлантической сельди, беломорская и чёско-печорская популяции сохраняют свою генетическую самостоятельность и обособленность.

Возможно, именно интрогрессивная гибридизация явилась основным источником адаптивных возможностей для тихоокеанской сельди Белого и Баренцева морей, позволившим сформировать в новых условиях сложную иерархическую популяционную структуру, представленную локальными группировками и сезонными расами. Гибридизация и интрогрессия генов являются источником генетической изменчивости, которая может приводить к формированию новых адаптаций и способствовать дифференциации и усилению репродуктивной изоляции локальных стад (Mallet, 2005; Abbott et al., 2013). Особенно важную роль в формообразовании играет интрогрессивная гибридизация для периферийных популяций. В связи с отдалённым положением в таких популяциях часто снижена генетическая изменчивость вследствие эффекта основателя и отсутствия миграций генов из основного видового ареала, что приводит к снижению их адаптивного потенциала (Kirkpatrick, Barton, 1997; Bridle, Vines, 2007; Sexton et al., 2009; Pfennig et al., 2016).

Вопрос происхождения и поддержания обособленности симпатричных популяций, различающихся сроками нереста (сезонных рас) как у атлантической, так и у тихоокеанской сельди Белого моря, до сих пор является предметом дискуссий. Неизвестно, являются ли сезонные расы результатом симпатрического видообразования, либо группировки с разным временем нереста формировались аллопатрически в периоды изоляции вследствие климатических изменений (Blaxter, 1958; Svårdson, 1961; Раннак, 1970; Батальянц, 1972; Brophy et al., 2006; Семенова и др., 2009; Berg et al., 2017).

Результаты анализа генетической изменчивости сельди из Белого, юго-восточной части Баренцева и Карского морей показали, что 2.2% особей имеют следы интрогрессии генов атлантической сельди. Наибольшее влияние гибридизации показано для летненерестующей сельди Бе-

лого моря, число гибридных потомков у которых более чем в пять раз превышает таковое у весенненерестующей сельди. Уровень гибридизации может сильно варьировать год от года в зависимости от динамики численности норвежской весенненерестующей сельди и климатических факторов. Показана преобладающая роль интрогрессивной гибридизации в формировании степени генетического разнообразия, внутривидовых различий и структурированности популяций сельди европейского севера.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 19-04-00244-а.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов К.А. 1975а. Сельдь Соловецких островов // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 53–91.
- Алтухов К.А. 1975б. Биология ранних стадий развития кандалакшской сельди // Там же. С. 185–221.
- Алтухов К.А. 1990. К биологии ранних стадий развития сельди *Clupea pallasii marisalbi* (Berg) Двинского и Онежского заливов Белого моря // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 227. С. 84–91.
- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедияров Ф.Б. и др. 1958. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Госиздат КарелАССР, 162 с.
- Андряшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 187 с.
- Бабков А.И. 1998. Гидрология Белого моря. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 94 с.
- Батальянц К.Я. 1972. Историческое прошлое сезонных рас сельди *Clupea harengus* в свете современных представлений // Зоол. журн. № 2. С. 237–241.
- Биология беломорской сельди. 1975 // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Л.: Наука, 298 с.
- Гошева Т.Д. 1967. О миграциях сельди в заливах Белого моря // Рыб. хоз-во. № 9. С. 10–14.
- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 511 с.
- Дерюгин К.М. 1929. Фауна Белого моря и условия ее происхождения // Природа. № 9. С. 17–28.
- Дмитриев Н.А. 1946. Биология и промысел сельди в Белом море. М.: Пищепромиздат, 88 с.
- Дроздов В.В., Усов Н.В. 2014. Крупномасштабная изменчивость атмосферной циркуляции и динамика поверхностной температуры воды Белого моря // Уч. зап. РГГМУ. № 37. С. 155–169.
- Евсеенко С.А., Мишин А.В. 2011. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сель-

- ди *Clupea pallasii marisalbi* // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 809–821
- Евсеев С.А., Андрианов Д.П., Мишин А.В., Наумов А.П. 2006. Видовой состав и распределение ихтиопланктона Белого моря в июле 2003 г. // Там же. Т. 46. № 5. С. 672–685.
- Крысов А.И. 2000. Динамика численности атлантическо-скандинавской (норвежской весенне-нерестующей) сельди (*Clupea harengus harengus* L.) в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Наука, 322 с.
- Лайус Д.Л. 1990. Популяционная структура беломорской сельди: данные кариологического анализа // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 227. С. 4–15.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Марти Ю.Ю. 1956. Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей // Тр. ПИНРО. № 9. С. 5–61.
- Марти Ю.Ю. 1966. Взгляды на формирование морфо-биологических особенностей морских сельдей Атлантического и Тихого океанов // Там же. № 17. С. 303–315.
- Матишов Г.Г., Дженюк С.Л., Жичкин А.П., Мусеев Д.В. 2011. Климат морей западной Арктики в начале XXI века // Изв. РАН. Сер. географ. № 3. С. 17–32.
- Мухомедиаров Ф.Б. 1975а. О динамике и структуре локальных популяций сельдей в заливах Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 38–52.
- Мухомедиаров Ф.Б. 1975б. Миграционные пути мелких беломорских сельдей на основе их мечения // Там же. С. 109–125.
- Орлова Э.Л., Селиверстова Е.И., Долгов А.В. и др. 2006. Особенности распределения, питания атлантической сельди и уровень ее потребления треской в Баренцевом море в 1984–2002 гг. // Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 130–154.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пашкова Т.Е., Селиверстова Е.И. 1988. Исследования атлантическо-скандинавской сельди в Баренцевом море в 1984–1986 гг. // Биология рыб Европейского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 112–124.
- Раннак Л.А. 1970. Плодовитость салаки Финского залива // Тр. БалтНИРО. Т. 4. С. 228–255.
- Световидов А.Н. 1949. О некоторых биологических особенностях тихоокеанской сельди и о причинах, их обусловивших // Изв. ТИНРО. Т. 31. С. 59–64.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые (*Clupeidae*). Т. 2. Вып. 1. М.; Л.: Наука, 331 с.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К. и др. 2004. Генетическая изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 2. С. 207–217.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Новиков Г.Г. 2009. Анализ аллозимной изменчивости у сельдей *Clupea pallasii* Белого и Баренцева морей // Там же. Т. 49. № 3. С. 354–371.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К. и др. 2013. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у сельдей (*Clupea pallasii marisalbi*) Белого моря // Генетика. Т. 49. № 6. С. 751–766.  
<https://doi.org/10.7868/S0016675813060106>
- Семенова А.В., Карпов А.К., Андреева А.П. и др. 2016. Темпоральная стабильность популяционно-генетической структуры беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // Там же. Т. 52. № 12. С. 1428–1436.  
<https://doi.org/10.7868/S0016675816120122>
- Тамбовцев Б.М. 1966. О заходах атлантической сельди (*Clupea harengus harengus*) в Белое море // Тр. ПИНРО. № 17. С. 223–236.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. P. 229–246.  
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Anderson E.C., Thompson E.A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // Genetics. V. 160. № 3. P. 1217–1229.
- Arnold M.L., Hodges S.A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? // Trends Ecol. Evol. V. 10. № 2. P. 67–71.  
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88979-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88979-X)
- Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 241. P. 151–160.  
<https://doi.org/10.3354/meps241151>
- Avise J.C., Saunders N.C. 1984. Hybridization and introgression among species of sunfish (*Lepomis*): analysis by mitochondrial DNA and allozyme markers // Genetics. V. 108. № 1. P. 237–255.
- Barton N.H., Hewitt G.M. 1985. Analysis of hybrid zones // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 16. № 1. P. 113–148.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.000553>
- Berg F., Husebø A., Godiksen J.A. et al. 2017. Spawning time of Atlantic herring (*Clupea harengus*) populations within a restricted area reflects their otolith growth at the larval stage // Fish. Res. V. 194. P. 68–75.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.05.009>
- Bernatchez L., Dodson J.J. 1991. Phylogeographic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and its relation to Pleistocene glaciations // Evolution. V. 45. № 4. P. 1016–1035.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb04367.x>
- Bernatchez L., Wilson C.C. 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Mol. Ecol. V. 7. № 4. P. 431–452.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00319.x>
- Blaxter J.H.S. 1958. The racial problem in herring from the viewpoint of recent physiological, evolutionary and genetical theory // Rapp. Cons. Explor. Mer. V. 143. № 2. P. 10–19.
- Blaxter J.H.S., Holliday F.G.T. 1963. The behaviour and physiology of herring and other clupeids // Adv. Mar. Biol.



- V. 1. P. 261–394.  
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60261-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60261-8)
- Bridle J.R., Vines T.H.* 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? // *Trends Ecol. Evol.* V. 22. P. 140–147.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.002>
- Brophy D., Danilowicz B.S., King P.A.* 2006. Spawning season fidelity in sympatric populations of Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 63. № 3. P. 607–616.  
<https://doi.org/10.1139/f05-235>
- Brown C., Laland K.N.* 2003. Social learning in fishes: a review // *Fish Fish.* V. 4. P. 280–288.  
<https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x>
- Burford M.O., Bernardi G., Carr M.H.* 2011. Analysis of individual year-classes of a marine fish reveals little evidence of first-generation hybrids between cryptic species in sympatric regions // *Mar. Biol.* V. 158. № 8. P. 1815–1827.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-011-1694-7>
- Burke J.M., Arnold M.L.* 2001. Genetics and the fitness of hybrids // *Ann. Rev. Genet.* V. 35. № 1. P. 31–52.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.085719>
- Chunco A.J.* 2014. Hybridization in a warmer world // *Ecol. Evol.* V. 4. P. 2019–2031.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.1052>
- Corten A.* 1999. A proposed mechanism for the Bohuslän herring periods // *ICES J. Mar. Sci.* V. 56. № 2. P. 207–220.  
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1998.0429>
- Corten A.* 2002. The role of “conservatism” in herring migrations // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 11. № 4. P. 339–361.  
<https://doi.org/10.1023/A:1021347630813>
- DiBattista J.D., Rocha L.A., Hobbs J. et al.* 2015. When biogeographical provinces collide: hybridization of reef fishes at the crossroads of marine biogeographical provinces in the Arabian Sea // *J. Biogeography.* V. 42. № 9. P. 1601–1614.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12526>
- Dittman A., Quinn T.* 1996. Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis // *J. Exp. Biol.* V. 199. № 1. P. 83–91.
- Dragesund O., Hamre J., Ulltang O.* 1980. Biology and population dynamics of the Norwegian spring-spawning herring // *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* V. 177. P. 43–71.
- Engelhard G.H., Heino M.* 2004. Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: compensatory or evolutionary responses? // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 272. P. 245–256.  
<https://doi.org/10.3354/meps272245>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J.* 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* V. 14. P. 2611–2620.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Fernö A., Pitcher T.J., Melle W. et al.* 1998. The challenge of the herring in the Norwegian Sea: making optimal collective spatial decisions // *Sarsia.* V. 83. № 2. P. 149–167.  
<https://doi.org/10.1080/00364827.1998.10413679>
- Grant W.S.* 1986. Biochemical genetic divergence between Atlantic, *Clupea harengus*, and Pacific, *C. pallasii*, herring // *Copeia.* № 3. P. 714–719.  
<https://doi.org/10.2307/1444954>
- Haeghe C.W., Schweigert J.F.* 1985. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. Suppl. 1. P. s39–s55.  
<https://doi.org/10.1139/f85-261>
- Hamre J.* 1990. Life history and exploitation of Norwegian spring-spawning herring // *Proc 4<sup>th</sup> Soviet-Norwegian Symp. Bergen, Norway: Inst. Mar. Res.* P. 5–39
- Hay D.E.* 1985. Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. Suppl. 1. P. s111–s126.  
<https://doi.org/10.1139/f85-267>
- Holst J.C., Slotte A.* 1998. Effects of juvenile nursery on geographic spawning distribution in Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) // *ICES J. Mar. Sci.* V. 55. № 6. P. 987–996.  
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1998.0371>
- Hourston A.S.* 1959. The relationship of the juvenile herring stocks in Barkley sound to the major adult herring populations in British Columbia // *J. Fish. Board Can.* V. 16. P. 309–320.  
<https://doi.org/10.1139/f59-024>
- Hubbs C.L.* 1955. Hybridization between fish species in nature // *Syst. Zool.* V. 4. № 1. P. 1–20.  
<https://doi.org/10.2307/sysbio/4.1.1>
- Huse G., Railsback S., Feronö A.* 2002. Modelling changes in migration pattern of herring: collective behaviour and numerical domination // *J. Fish Biol.* V. 60. № 3. P. 571–582.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01685.x>
- ICES. 2004. Report of the northern pelagic and blue whiting fisheries working group // *ICES CM/ACFM: 24.* 294 p.
- Jørstad K.E.* 2004. Evidence for two highly differentiated herring groups at Goose Bank in the Barents Sea and the genetic relationship to Pacific herring, *Clupea pallasii* // *Environ. Biol. Fish.* V. 69. P. 211–221.  
<https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000022878.90511.88>
- Jørstad K.E., King D.P.F., Nævdal G.* 1991. Population structure of Atlantic herring, *Clupea harengus* L. // *J. Fish Biol.* V. 39. P. 43–52.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05066.x>
- Jørstad K.E., Dahle G., Paulsen O.I.* 1994. Genetic comparison between Pacific herring (*Clupea pallasii*) and a Norwegian fjord stock of Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 51. Suppl. 1. P. 233–239.  
<https://doi.org/10.1139/f94-309>
- Kirkpatrick M., Barton N.H.* 1997. Evolution of a species' range // *Amer. Naturalist.* V. 150. № 1. P. 1–23.  
<https://doi.org/10.1086/286054>
- Laakkonen H.M., Lajus D.L., Strelkov P., Väinölä R.* 2013. Phylogeography of amphiboreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // *BMC Evol. Biol.* V. 13. № 1. P. 67.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-67>

- Laakkonen H.M., Strelkov P., Lajus D.L., Väinölä R.* 2015. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C. pallasii*) in the north of Europe // *Mar. Biol.* V. 162. № 1. P. 39–54. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2564-x>
- Lajus D.L.* 2002. Long-term discussion on the stocks of the White Sea herring: historical perspective and present state // *ICES Mar. Sci. Symp.* V. 215. P. 315–322.
- Lambert T.C., Messieh S.N.* 1989. Spawning dynamics of gulf of St. Lawrence herring (*Clupea harengus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. № 12. P. 2085–2094. <https://doi.org/10.1139/f89-258>
- Machado-Schiaffino G., Juanes F., Garcia-Vazquez E.* 2010. Introgressive hybridization in North American hakes after secondary contact // *Mol. Phyl. Evol.* V. 55. № 2. P. 552–558. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.034>
- Mallet J.* 2005. Hybridization as an invasion of the genome // *Trends Ecol. Evol.* V. 20. № 5. P. 229–237. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.010>
- McQuinn I.H.* 1997. Metapopulations and the Atlantic herring // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 7. № 3. P. 297–329. <https://doi.org/10.1023/A:1018491828875>
- Mitamura H., Arai N., Sakamoto W. et al.* 2005. Role of olfaction and vision in homing behaviour of black rockfish *Sebastes inermis* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 322. № 2. P. 123–134. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.02.010>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Jones L.A.* 2014. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change // *Nature Climate Change.* V. 4. № 7. P. 620–624. <https://doi.org/10.1038/nclimate2252>
- Ottersen G., Loeng H.* 2000. Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link // *ICES J. Mar. Sci.* V. 57. № 2. P. 339–348. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0529>
- Pantyulin A.N.* 2003. Hydrological system of the White Sea // *Oceanology.* V. 43. Suppl. 1. P. S1–S14.
- Payseur B.A., Krenz J.G., Nachman M.W.* 2004. Differential patterns of introgression across the X chromosome in a hybrid zone between two species of house mice // *Evolution.* V. 58. P. 2064–2078. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00490.x>
- Petit R.J., Excoffier L.* 2009. Gene flow and species delimitation // *Trends Ecol. Evol.* V. 24. № 7. P. 386–393. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.011>
- Pfennig K.S., Kelly A.L., Pierce A.A.* 2016. Hybridization as a facilitator of species range expansion // *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci.* V. 283B. № 1839. Article 20161329. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1329>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics.* V. 155. № 2. P. 945–959.
- Rao K., Lakshmi K.* 1999. Cryptic hybridization in marine fishes: significance of narrow hybrid zones in identifying stable hybrid populations // *J. Nat. Hist.* V. 33. P. 1237–1259. <https://doi.org/10.1080/002229399300001>
- Rogers S.M., Bernatchez L.* 2006. The genetic basis of intrinsic and extrinsic post-zygotic reproductive isolation jointly promoting speciation in the lake whitefish species complex (*Coregonus clupeaformis*) // *J. Evol. Biol.* V. 19. № 6. P. 1979–1994. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01150.x>
- Roques S., Sevigny J.M., Bernatchez L.* 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example // *Mol. Ecol.* V. 10. № 1. P. 149–165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01195.x>
- Ruzzante D.E., Mariani S., Bekkevold D. et al.* 2006. Bio-complexity in a highly migratory pelagic marine fish, Atlantic herring // *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci.* V. 273B. P. 1459–1464. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3463>
- Sætre R., Toresen R., Anker-Nilssen T.* 2002. Factors affecting the recruitment variability of the Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) // *ICES J. Mar. Sci.* V. 59. № 4. P. 725–736. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1180>
- Seehausen O.* 2004. Hybridization and adaptive radiation // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. P. 198–207. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003>
- Semenova A.V., Stroganov A.N.* 2018. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herring (*Clupea harengus* and *Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas evidenced by microsatellites // *Conserv. Genet.* V. 19. № 1. P. 143–153. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1036-5>
- Semenova A.V., Stroganov A.N., Afanasiev K.I., Rubtsova G.A.* 2015. Population structure and variability of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas revealed by microsatellite DNA analyses // *Polar Biol.* V. 38. № 7. P. 951–965. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1653-8>
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J.* 2009. Evolution and ecology of species range limits // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 40. P. 415–436. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Sissener E.H., Bjørndal T.* 2005. Climate change and the migratory pattern for Norwegian spring-spawning herring: implications for management // *Mar. Policy.* V. 29. № 4. P. 299–309. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2004.04.002>
- Stemshorn K.C., Reed F.A., Nolte A.W., Tautz D.* 2011. Rapid formation of distinct hybrid lineages after secondary contact of two fish species (*Cottus* sp.) // *Mol. Ecol.* V. 20. № 7. P. 1475–1491. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04997.x>
- Stiansen J.E., Filin A.A.* 2007. Joint PINRO/IMR report on the state of the Barents Sea ecosystem 2006, with expected situation and considerations for management // *IMR/PINRO Joint Rept. Ser.* № 2/2007. 209 p.
- Stobo W.T.* 1982. Tagging studies on Scotian shelf herring // *NAFO SCR Doc.* 82/IX/108, 16 p.

- Svärdson G.* 1961. Young sibling fish species in northwestern Europe // *Vertebrate speciation* / Ed. Blair W. Austin: Univ. Texas Press. P. 498–513.
- Toresen R., Østvedt O.J.* 2000. Variation in abundance of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*, Clupeidae) throughout the 20-th century and the influence of climatic fluctuations // *Fish Fish*. V. 1. № 3. P. 231–256. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2000.00022.x>
- Vähä J.P., Primmer C.R.* 2006. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci // *Mol. Ecol.* V.15. № 1. P. 63–72. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02773.x>
- Ware D.M., Tanasichuk R.W.* 1989. Biological basis of maturation and spawning waves in Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. № 10. P. 1776–1784. <https://doi.org/10.1139/f89-225>
- Wheeler J.P., Winters G.H.* 1984. Homing of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) in Newfoundland waters as indicated by tagging data // *Ibid.* V. 41. № 1. P. 108–117. <https://doi.org/10.1139/f84-010>
- Wiley C., Qvarnström A., Andersson G. et al.* 2009. Postzygotic isolation over multiple generations of hybrid descendants in a natural hybrid zone: how well do single-generation estimates reflect reproductive isolation? // *Evolution*. V. 63. № 7. P. 1731–1739. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00674.x>
- Yaakub S.M., Bellwood D.R., van Herwerden L., Walsh F.M.* 2006. Hybridization in coral reef fishes: introgression and bi-directional gene exchange in *Thalassoma* (family Labridae) // *Mol. Phyl. Evol.* V. 40. № 1. P. 84–100. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.02.012>

УДК 597.554.3.591.5

## СРАВНЕНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ МЕТОДОВ ОЦЕНКИ МОТИВАЦИОННОЙ КОМПОНЕНТЫ РЕОРЕАКЦИИ РЫБ (СООТНОШЕНИЯ ТИПОВ РЕОРЕАКЦИИ)

© 2020 г. Д. С. Павлов<sup>1</sup>, В. Ю. Паршина<sup>1</sup>, В. В. Костин<sup>1</sup>, \*, Д. А. Прозоров<sup>1</sup>

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

\*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.01.2020 г.

После доработки 03.02.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2020 г.

На примере *Danio rerio* апробирована новая гидродинамическая установка “кольцевой лоток с лимнозой” для определения одного из показателей мотивационной компоненты реореакции рыб – соотношения типов реореакции. В отличие от ранее использовавшихся в данной установке рыбам предоставлена возможность проявлять реореакцию четырёх, а не трёх типов. Проведён сравнительный анализ методов оценки реореакции с использованием трёх установок: “рыбоход”, “кольцевой лоток” и “кольцевой лоток с лимнозой”. Показано, что предоставление возможности проявлять реореакцию факультативного типа не только количественно, но и качественно изменяет соотношение типов реореакции данио. Определена область применения рассмотренных методов.

**Ключевые слова:** данио *Danio rerio*, мотивационная компонента реореакции, соотношение типов реореакции, методы, гидродинамические установки.

DOI: 10.31857/S0042875220040189

Миграции рыб являются неотъемлемым звеном их жизненного цикла. Среди разнообразных механизмов миграций поведенческие играют особую роль. Именно они реализуют миграционное состояние рыб. Основным поведенческим механизмом начала, приостановки и завершения миграций является изменение мотивационной компоненты реореакции рыб (Павлов и др., 2010б; Pavlov et al., 2010; Звездин, 2016).

Реореакция (ранее реотаксис), или отношение рыб к течению, – это врождённая реакция, связанная с жизнью рыб в текущей воде. Она проявляется в выборе рыбами участка водоёма с оптимальными (для актуального поведения) скоростями течения и вектора собственного движения в нём. Проявление реореакции определяют три компоненты: ориентационная, связанная с восприятием стимула; мотивационная – выбор типа реореакции и локомоторная – реализация реореакции выбранного типа (Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010). К известным показателям мотивационной компоненты относятся: избираемые скорости течения (зоны скоростей течения) в реоградиенте (Павлов, 1979), реопреферендум рыб – выбор из двух каналов с течением и без него (Павлов и др., 2007), соотношение типов реореакции – соотношение всех экспериментальных оценок частот проявления реореакции разных типов (Pavlov et al., 2010).

Исследования избираемых скоростей в гидродинамическом лотке показали, что в реоградиенте наблюдаются две основные формы отношения рыб к течению (Павлов, 1979; Павлов, Скоробогатов, 2014). При первой форме рыбы избирают зону скоростей течения в диапазоне 0.30–0.95 критической скорости течения ( $V_k$ )<sup>1</sup>. Эти скорости существенно превышают пороговые для реореакции, поэтому её проявление носит обязательный характер. При второй форме отношения рыб к течению они избирают зону слабых течений в диапазоне 0–0.3  $V_k$ . Эти скорости ниже пороговых для реореакции или близки к ним, поэтому реореакция носит факультативный характер: течения не заставляют особь постоянно проявлять реореакцию для компенсации сноса, её перемещения не обусловлены течением.

При первой форме отношения к течению у рыб может наблюдаться реореакция трёх типов: положительный тип реореакции (ПТР) – движение против течения (реотаксис), отрицательный (ОТР) – движение по течению, компенсаторный (КТР) – сохранение своего положения относительно неподвижных ориентиров (Павлов и др., 2010б; Pavlov et al., 2010; Johnston et al., 2017; По-

<sup>1</sup> Критическая скорость течения для рыб – это минимальная скорость, вызывающая снос рыб течением (Павлов, 1979).

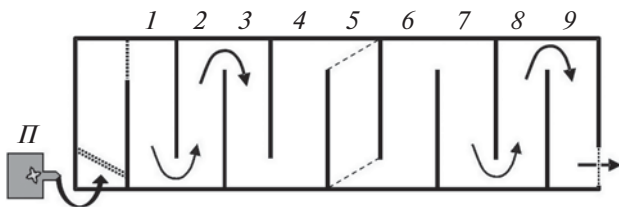


Рис. 1. Схема гидродинамического лотка "рыбоход": 1–9 – отсеки (5 – стартовый отсек), (---) – съемные заградительные сетки, (—) – постоянные заградительные сетки, П – помпа, (→) – направление течения.

номарева и др., 2017). Вторая форма отношения рыб к течению в данной работе рассматривается как 4-й тип реореакции – факультативный (ФТР). При данном типе реореакции вектор собственного движения особь выбирает независимо от направления течения. Таким образом, соотношение типов реореакции будет представлять собой совокупность четырех величин – частот проявления ПТР, ОТР, КТР и ФТР.

Реореакцию этих типов мы наблюдаем (Павлов и др., 2010б; Pavlov et al., 2010; Звездин, 2016) и в естественных условиях, например, в реках: ПТР – при контранатантной миграции; ОТР – при денатантной (покатной) миграции; КТР – при сохранении места обитания (компенсации сноса) в речном потоке; ФТР – при нахождении рыб в зоне с пониженной скоростью течения или его отсутствия (в лимноусловиях: прибрежье; зона гидравлической тени за островами, косами, камнями, зарослями; зона слабых круговых течений; заливы и старицы).

Ранее показатель мотивационной компоненты реореакции оценивали по проявлению реореакции только трёх типов – ПТР, ОТР и КТР. Для получения этих оценок использовали две гидродинамические установки: "рыбоход" и "кольцевой лоток" (Pavlov et al., 2010; Пономарева и др., 2017). Поскольку в этих установках рыбы не могли проявлять ФТР, возникла необходимость модифицировать установку "кольцевой лоток", создав в ней зону, моделирующую лимноусловия и позволяющую рыбам проявить ФТР. Эта установка названа нами "кольцевой лоток с лимнозоной".

Цель работы – провести сравнительный анализ способов оценки соотношения типов реореакции рыб с использованием трёх экспериментальных гидродинамических установок и определить область их применения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в августе 2017 г. на традиционном модельном виде рыб для экспериментальных работ – данио *Danio rerio* стандартной длиной (SL) 20–36 мм. Рыб содержали в аэрируемых

аквариумах при плотности посадки 1 экз/5 л воды. Температуру поддерживали с помощью терморегулятора на уровне 22°C. Освещённость с 10 до 19 ч составляла 450–500 лк; в остальное время суток искусственное освещение в аквариальном помещении выключали. Кормили рыб один раз в сутки после окончания опытов кормом для аквариумных рыб Tropical Fish Flakes ("Prodac", Италия).

В экспериментах использовали две гидродинамические установки – "рыбоход" и "кольцевой лоток с лимнозоной". Для сравнительного анализа методик привлечены результаты, полученные на данио в установке "кольцевой лоток" ранее (Пономарева и др., 2017).

### Гидродинамические установки

Установка "рыбоход" представляет собой проточный лоток 110 × 20 см, разделённый поперечными перегородками на девять отсеков (рис. 1). Глубина воды в лотке составляла 10 см; ширина проходов между отсеками – 4 см; скорость течения в этих проходах – 22–24 см/с, или 0.53 от критической скорости течения для опытных рыб, которая составляла 43.6 см/с.

Каждую группу (8 экз.) или особь помещали в стартовый отсек (№ 5), расположенный в центре установки и закрытый с обеих сторон съёмными решётками. Время акклимации рыб к скорости потока и условиям установки составляло 20 мин, после чего открывали решётки и в течение 30 мин записывали поведение рыб видеочамерой JVC GC-XA1EU ("JVC", Япония), установленной над "рыбоходом". При просмотре видеозаписей фиксировали направление и время пересечения каждой особью (индивидуально даже в опытах с группой рыб) каждой границы отсека, а также распределение особей по отсекам "рыбохода" в конце опыта.

От установки "кольцевой лоток" (рис. 2а) (Пономарева и др., 2017) "кольцевой лоток с лимнозоной" (рис. 2б) отличается только наличием лимнозоны, все остальные параметры такие же. Установка изготовлена из оргстекла и представляет собой замкнутый канал шириной 9–10 см и внешним диаметром 80 см; высота стенок 15 см, внутренняя стенка на 8 см состоит из оргстекла, выше – из капронового сита, через которое стекает вода из рабочего канала к помпе. По визуальным оценкам, рыбы чаще всего двигались по центру канала, поэтому при расчётах принимали, что путь особи за один круг составляет 213 см. Лимнозона (рис. 2б) с шириной входа 30 см располагается с внутренней стороны канала. На стенки канала нанесены визуальные ориентиры в виде чёрных вертикальных полос шириной 1 см с промежутками в 8 см. Поток в рабочем коридоре создаётся с помощью помпы Atman AT-107 (Chuangxing Electrical

Appliances Co., Ltd, Китай). Точка подачи воды располагается у внешней стенки канала в толще потока. Глубина воды составляла 10 см, общий объём циркулирующей воды в установке — 50 л, из них 24 л — в рабочем канале.

В рабочем коридоре установки наблюдается поперечный градиент скоростей течения (с максимальной скоростью у внешней стенки), зависящий от соотношения длин внешней и внутренней стенок рабочего коридора. Скорость течения у внешней стенки была 20 см/с, или 0.46  $V_k$  для опытных рыб. Скорости течения в обеих установках измеряли при помощи измерительного комплекса, включающего в себя датчик скорости (микровертушка с диаметром лопасти 8 мм), усилитель, преобразователь сигнала и контролер на базе однокристальной ЭВМ (Павлов, Лупандин, 1994).

Перед началом опыта стартовый сектор изолировали сетками и помещали в него опытную особь. Время адаптации к условиям опыта составляло 20 мин, после чего сетки стартового сектора убирали. Далее на протяжении 30 мин фиксировали перемещение рыбы с помощью видеокамеры, расположенной над установкой. При просмотре видеозаписей фиксировали направление и время пересечения особью (всем телом) границ секторов. Перемещения особи в пределах сектора не фиксировали.

### Схема экспериментов

Эксперименты каждый день начинали с группового теста (8 экз.) в “рыбоходе”, после него рыб помещали в индивидуальные сетчатые садки размером 10 × 10 см и глубиной воды 10 см, размещённые в аквариуме. Потом с каждой особью поочередно проводили индивидуальные тесты в “рыбоходе” и затем в “кольцевом лотке с лимнозой”. В течение одного светового дня каждая особь проходила все три теста. Всего в “рыбоходе” проведено 36 опытов (из них четыре на группах рыб) на 32 особях, а в “кольцевом лотке с лимнозой” — 31 опыт. Для экспериментов использовали воду из аквариумов, в которых содержали опытных рыб. Температура и освещённость в экспериментальных установках были такими же, как в аквариумах.

### Методы расчёта

В нашей работе мы рассматриваем три метода расчёта частот проявления реореакции разных типов: 1) по конечному распределению рыб в “рыбоходе”; 2) по времени проявления реореакции того или иного типа в “рыбоходе”; 3) по времени проявления реореакции того или иного типа в кольцевых лотках. Метод расчёта № 2 ранее не использовали. Он необходим для того, чтобы оценить допустимость сравнения результатов,

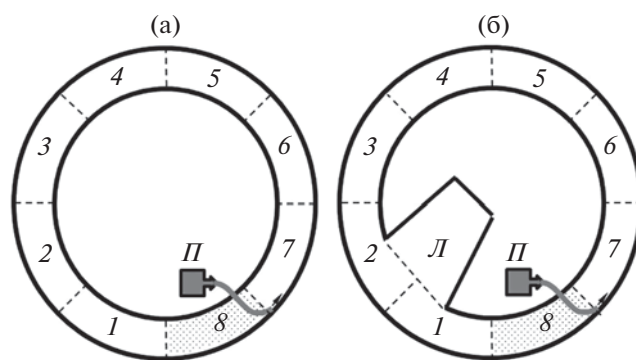


Рис. 2. Схемы гидродинамических установок “кольцевой лоток”: а — без лимнозоны (по: Пономарева и др., 2017), б — с лимнозой; Л — лимнозона, 1–8 — сектора установки (8 — стартовый сектор), (- - -) — границы секторов и лимнозоны; ост. обозначения см. на рис. 1.

полученных при оценке соотношения типов реореакции по конечному положению рыб в “рыбоходе”, с результатами, полученными при оценке этого показателя по времени проявления реореакции разных типов в кольцевых лотках. Этот расчёт позволяет сравнивать оценки, полученные одним методом на разных установках, и определить, различаются ли результаты разных методов расчёта для одной установки.

Метод № 1. Частоту ( $P$ ) реореакции разных типов вычисляли относительно числа рыб в опыте по формулам:

$$P_{ПТР} = \sum n_i / N, P_{КТР} = n_s / N, P_{ОТР} = \sum n_j / N,$$

где  $N$  — число рыб в опыте, экз.;  $n_i$  — число рыб в отсеках 1–4 “рыбохода”, экз.;  $n_s$  — число рыб в стартовом (5-м) отсеке, экз.;  $n_j$  — число рыб в отсеках 6–9, экз.

Для методов расчёта № 2 и 3 потребовалось разработать объективный (не зависящий от оператора) способ оценки времени проявления КТР. Для этого введено понятие граничного времени. Граничное время ( $t_g$ ) — это расчётная оценка максимальной продолжительности прохода особью без остановок сектора кольцевых лотков (с лимнозой и без неё) или отсека “рыбохода”. Величину  $t_g$  определили по суммарной рабочей диаграмме частоты встречаемости времени, проведённого особями в отсеке “рыбохода” (во 2–8-м отсеках) или секторе кольцевых лотков. Граничное время определяли отдельно для движения по течению и против него. По диаграммам определяли момент времени, в котором указанная частота резко падала до принятой нами величины — в восемь раз и более. Если такого падения частоты не наблюдалось при исходной величине классового интервала (0.5–1.0 с), мы увеличивали его величину до появления искомого резкого различия.

**Таблица 1.** Относительное время нахождения данио *Danio rerio* в разных отсеках “рыбохода”, %

Опыты	Номер отсека								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Индивидуальные	57.7	8.0	1.5	3.7	3.2	2.2	3.1	5.8	14.8
Групповые	77.6	7.1	5.2	2.7	4.6	0.9	0.7	0.4	0.8

Если особь покидала отсек после истечения граничного времени, то мы считали, что она проявляла КТР в течение реального времени пребывания в отсеке (секторе) минус величина граничного времени.

Для “рыбохода” при проявлении как ПТР, так и ОТР  $t_g = 10$  с; для “кольцевого лотка” при ПТР  $t_g = 10$  с, а при ОТР  $t_g = 2$  с; для “кольцевого лотка с лимнозойной” при ПТР и ОТР – соответственно 9 и 2 с.

Метод № 2. В крайних отсеках “рыбохода” особи находились преимущественно у решёток, закрывающих выход из установки (табл. 1). Это указывает на то, что особи проявляли бы ПТР в 1-м отсеке и ОТР в 9-м отсеке, если бы решётки им не препятствовали. Поэтому мы считали, что если особь находилась в 1-м отсеке, то она проявляла ПТР, если в последнем (№ 9) – ОТР; в промежуточных отсеках (№ 2–8) рыба могла проявлять реореакцию всех трёх типов. То есть в отличие от расчёта № 1 учитывалось проявление КТР не только в центральном отсеке, но и в других, кроме крайних, отсеках. При этом считали, что особь проявляла ПТР в промежуточных отсеках, если до истечения граничного времени она покидала отсек против течения, а ОТР – по течению. Если особь покидала отсек после истечения граничного времени, то она проявляла КТР в течение реального времени пребывания в отсеке минус величина  $t_g$ .

Частоту ( $P$ ) типов реореакции вычисляли по доле времени проявления рыбами реореакции данного типа относительно длительности опыта:

$$P_{ПТР} = (t_1 + kut_g + \sum t_u) / T,$$

$$P_{КТР} = [\sum (t_{2-8} - t_g)] / T,$$

$$P_{ОТР} = (t_9 + kdt_g + \sum t_d) / T,$$

где  $T$  – длительность опыта, с;  $t_g$  – граничное время, с;  $t_1$  – время пребывания в отсеке № 1, с;  $t_u$  – время пребывания в одном из центральных отсеков (№ 2–8) длительностью  $< t_g$ , из которого рыба перемещается в верхний по течению отсек, с;  $t_{2-8}$  – время пребывания в отсеках № 2–8 при его величине  $> t_g$ , с;  $t_9$  – время пребывания в отсеке № 9, с;  $ku$  – число переходов в верхний по течению отсек (сектор) после проявления КТР;  $kd$  – число переходов в нижний по течению отсек (сектор) после проявления КТР;  $t_d$  – время пребывания особи в

одном из центральных отсеков (№ 2–8) длительностью  $< t_g$ , из которого рыба перемещается в нижний по течению отсек, с.

Метод № 3 (кольцевые лотки). Частоту проявления реореакции разных типов, как и при расчёте методом № 2, вычисляли по доле времени её проявления относительно длительности опыта:

$$P_{ПТР} = (kut_g + \sum t_u + \sum t_r / 2) / T,$$

$$P_{ОТР} = (kdt_g + \sum t_d + \sum t_r / 2) / T,$$

$$P_{КТР} = \sum (t - t_g) / T, P_{ФТР} = \sum t_z / T,$$

где  $t_u$  – время пребывания в секторе длительностью  $< t_g$ , при сквозном проходе сектора против течения, с;  $t_d$  – время пребывания в секторе длительностью  $< t_g$ , при сквозном проходе сектора по течению, с;  $t_r$  – время пребывания в секторе длительностью  $< t_g$ , при развороте (вход и выход через одну границу сектора);  $t$  – время пребывания в секторе длительностью  $> t_g$ , с;  $t_z$  – время пребывания в лимнозоне, с; ост. обозначения приведены при описании метода № 2.

Обобщённые показатели реореакции и. При расчёте методом № 1 индекс контранатантности ( $Ik$ ) указывает, в каком направлении относительно течения и на сколько отсеков в среднем сместились рыбы в “рыбоходе”. Он изменяется от +1 (все рыбы поднялись в верхний отсек) до -1 (все рыбы опустились из стартового отсека в нижний) и вычисляется по формуле:

$$Ik = \sum [n_i(5 - i)] / \sum n_i,$$

где  $Ik$  – индекс контранатантности;  $n_i$  – число рыб в  $i$ -том отсеке установки, экз.; 5 – номер стартового отсека;  $i$  – номер отсека.

При расчётах с помощью методов № 2 и 3 в “рыбоходе” и кольцевых лотках индексу контранатантности соответствует перемещение рыб относительно стартового положения:

$$Ik = Pr / S, Pr = S_u - S_d, S = S_u + S_d,$$

$$S_u = n_u l + 0.5kl, S_d = n_d l + 0.5kl,$$

где  $Pr$  – перемещение рыб, м;  $S$  – общий путь, м;  $S_u$  и  $S_d$  – путь, пройденный особью соответственно против и по течению, м;  $n_u$  и  $n_d$  – число секторов (отсеков) установки, пройденных против и по течению;  $l$  – длина центральной дуги сектора (диагонали отсека), м;  $k$  – число секторов (отсе-

**Таблица 2.** Частоты проявления данио *Danio rerio* разных типов реореакции в трёх установках, рассчитанные разными методами

Установка	Опыт	Метод расчёта	Обозначение опыта	Частота			
				ПТР	КТР	ОТР	ФТР
Рыбоход	Группа	№ 1	РГ1	0.97	0	0.03	н.о.
		№ 2	РГ2	0.86	0.09	0.05	н.о.
	Индивид	№ 1	РИ1	0.73	0	0.27	н.о.
		№ 2	РИ2	0.64	0.17	0.19	н.о.
Кольцевой лоток		№ 3	КИЗ	0.67	0.23	0.10	н.о.
Кольцевой лоток с лимнозой		№ 3	КЛИЗ	0.18	0.20	0.08	0.54

**Примечание.** Обозначение типов реореакции здесь и в табл. 3–7: ПТР – положительный, КТР – компенсаторный, ОТР – отрицательный, ФТР – факультативный; н.о. – по данной методике невозможно определить показатель.

ков), в которых особь изменила направление движения.

Таким образом, индексы контрактантности, полученные разными методами расчётов, отражают одно и то же – алгебраическую сумму путей, пройденных рыбами против течения и по нему. Индексы приведены к одной шкале, что и позволяет их сравнивать.

Помимо указанных выше показателей мотивационной компоненты реореакции благодаря непрерывному видеонаблюдению появилась возможность оценить дополнительные показатели поведения рыб в установке. Наиболее значимые показатели – это подвижность рыб и частота смены типов реореакции, характеризующая степень их стабильности/изменчивости.

Подвижность рыб в “рыбоходе” при методе расчёта № 1 оценивали по величине индекса подвижности ( $Im$ ), который отражает, на сколько отсеков в среднем переместились особи относительно стартового независимо от направления движения, т.е. изменяется от 1 (все рыбы в крайних отсеках) до 0 (все рыбы остались в стартовом отсеке):

$$Im = \sum n_i |5 - i| / (5 - i) \sum n_i,$$

где  $n_i$  – число рыб в  $i$ -том отсеке, экз.; 5 – номер стартового отсека;  $i$  – номер отсека.

При расчётах методами № 2 и 3 подвижность оценивали по общему пройденному пути.

Частоту смены типов реореакции рассчитывали как частное от деления числа изменений типа реореакции на время опыта в минутах. Чем меньше этот показатель, тем в среднем стабильнее у рыбы проявление реореакции исследованных типов.

Затраты времени на получение результатов эксперимента – один из показателей для сравнения рассматриваемых в работе методик, при оценке которого учитывали только время получения исходных данных для вычисления указанных выше показателей, так как предполагается, что все последующие расчёты осу-

ществляются средствами Excel и требуют равных затрат времени. Учитывали следующие слагаемые: продолжительность эксперимента и длительность обработки исходных данных (анализ видеозаписей и/или перенос результатов в компьютер).

В нашей работе принято, что сравниваемые соотношения типов реореакции достоверно различаются тогда, когда достоверно различаются частоты проявлений хотя бы одного из типов реореакции по критерию Стьюдента для долей (Лаккин, 1973).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Соотношение частот проявления разных типов реореакции* в трёх установках, рассчитанное разными методами, приведено в табл. 2. Сравнение способов расчёта для “рыбохода” по конечному положению особей (№ 1) и по времени проявления реореакции разных типов (№ 2) не выявило достоверных различий при групповых опытах, а при индивидуальных тестах достоверно отличается только КТР – тип реореакции с наименьшей частотой (табл. 3). Следовательно, оценки частот проявления ПТР, ОТР и КТР, полученные по конечному положению рыб в установке и по времени проявления типов реореакции, мало зависят от метода расчёта, и сравнение результатов, изложенных ниже, проведено корректно.

При использовании “кольцевого лотка с лимнозой”, позволяющего рыбам проявлять реореакцию всех типов, оценки их частоты достоверно отличаются от полученных в других установках (табл. 3). В “кольцевом лотке с лимнозой” преобладал ФТР, а на втором месте был КТР; во всех других случаях преобладающим был ПТР, а на втором месте – ОТР (табл. 2). Таким образом, наличие лимнозоны принципиально изменяет частоты проявления реореакции разных типов – изменяется её преобладающий тип. Даже если не учитывать ФТР, то и в этом случае реореакция преобладающего типа



**Таблица 3.** Типы реореакции данио *Danio rerio*, частоты проявления которых достоверно ( $p < 0.05$ , критерий Стьюдента для долей) различаются по результатам, полученным с использованием разных методов расчёта и установок

Опыт	Опыт				
	РГ1	РГ2	РИ1	РИ2	КИЗ
РГ2	—				
РИ1	ПТР, ОТР	ОТР			
РИ2	ПТР, КТР, ОТР	ПТР	КТР		
КИЗ	ПТР, КТР	—	КТР	—	
КЛИЗ	ПТР, КТР	ПТР	ПТР, КТР, ОТР	ПТР	ПТР

**Примечание.** “—” — нет достоверных различий между одинаковыми типами реореакции, определёнными разными методиками; обозначение опытов см. в табл. 2.

**Таблица 4.** Обобщённые и дополнительные показатели реореакции данио *Danio rerio*, полученные при использовании разных установок и методов расчёта

Опыт	Индекс контрактантности ( $I_k$ )/перемещение, м	Индекс подвижности ( $I_m$ )/общий путь, м	Частота смены типов реореакции, мин <sup>-1</sup>
РГ1	0.90/н.о.	0.96/н.о.	н.о.
РИ1	0.44/н.о.	0.87/н.о.	н.о.
РГ2	0.88/+8.4	н.о./9.6	1.01
РИ2	0.51/+4.8	н.о./9.4	0.85
КИЗ	0.45/+79.1	н.о./174.8	2.91
КЛИЗ	0.03/+1.7	н.о./53.4	3.97

**Примечание.** Обозначения см. в табл. 2.

различна: в “кольцевом лотке с лимнозойной” это КТР, а в других установках — ПТР.

*Индекс контрактантности* (табл. 4) по результатам индивидуальных тестов в “рыбоходе” оказался меньше, чем по результатам групповых, в 1.7 раза при расчёте по времени проявления реореакции разных типов и в 2.0 раза при расчёте по конечному положению особей в установке. Это указывает на то, что наличие других рыб меняет поведение особи и, как следствие, оценку показателя реореакции.

В кольцевых лотках перемещение рыб и индекс контрактантности различались: при наличии лимнозоны они были на порядок меньше. Величины индекса контрактантности в “рыбоходе” и “кольцевом лотке” (без лимнозоны) отличались мало, а наличие лимнозоны привело к резкому снижению этого индекса.

*Подвижность рыб* в “рыбоходе” оказалась в 5.6–18.6 раза меньше, чем в кольцевых лотках, что связано, скорее всего, с длительной задержкой рыб в крайних отсеках (табл. 1). Возможно, с этим же обстоятельством связана и значительно меньшая частота смены типов реореакции в “рыбоходе” (табл. 4).

*Влияние ограниченной дистанции движения рыб* в “рыбоходе” на показатель мотивационной компоненты реореакции — соотношение типов реореакции — отражает поведение рыб в отсеках, прилегающих к крайним. Возврат из 2-го и 8-го отсеков в крайние наблюдался достоверно ( $p \ll 0.001$ , критерий Стьюдента для долей) чаще, чем удаление от них — 73 против 27% (табл. 5); т.е. ограничение пространства для перемещений рыб в “рыбоходе” существенно не могло влиять на частоту проявления рыбами разных типов реореакции.

*Способ сохранения местоположения в установке.* Известно, что рыбы могут сохранять место обитания двумя способами — статическим и динамическим (Пономарева и др., 2017). В использованных установках это соответствует способу сохранения местоположения. При статическом способе сохранения местоположения у рыб преобладают КТР и ФТР (статические типы реореакции). При динамическом способе преобладают ПТР и ОТР (динамические типы реореакции) при практически одинаковой частоте проявления ПТР и ОТР, что соответствует близкому к нулю индексу контрактантности.

В “рыбоходе” и “кольцевом лотке” у рыб преобладали динамические типы реореакции (77–100% времени), при этом индекс контрактантно-

**Таблица 5.** Направление перемещений данио *Danio rerio* из отсеков установки “рыбоход”, прилегающих к крайним

Направление перемещений из отсеков № 2 и 8	Последовательность посещения отсеков	Число наблюдений	Доля, %	В среднем, %
Возврат в крайний отсек	1–2–1	58	63.0	72.8
	9–8–9	81	81.8	
Уход в центральные отсеки	1–2–3	34	37.0	27.2
	9–8–7	18	18.2	

сти был в пределах 0.44–0.90, что свидетельствует о том, что в этих установках сохранение местоположения не происходило.

В “кольцевом лотке с лимнозой” реореакцию статических типов особи проявляют в среднем 74% времени опыта. Индекс контранатантности был близок к нулю, т.е. на порядок меньше, чем у рыб в других установках (табл. 4). Соответственно и перемещение рыб в этой установке составило всего 1.7 м, что также на порядок меньше, чем в “кольцевом лотке”. Всё это свидетельствует о том, что в “кольцевом лотке с лимнозой” рыбы проявляли статический способ сохранения местоположения.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Различия между оценками соотношения типов реореакции в “рыбоходе” по конечному распределению особей в установке и по времени проявления типов реореакции не достоверны (табл. 2, 3), т.е. метод расчёта практически не изменяет величину этого показателя. Это позволяет корректно сравнивать результаты, полученные в “рыбоходе” при оценке по конечному положению особей, с результатами, полученными в кольцевых лотках.

Сравнительный анализ результатов, полученных на разных установках на примере данио, показал, что при предоставлении этим рыбам наиболее широкого спектра возможного поведения (“кольцевой лоток с лимнозой”) они преимущественно демонстрировали ФТР – уход из потока в лимнозону, где они в среднем проводили 54% времени опыта. А динамические типы реореакции (ПТР и ОТР) особи проявляли только 26% времени опыта. Данио в природе обитают в медленнотекущих и стоячих водах, в прибрежье рек и ручьёв. Также они населяют неглубокие пруды со стоячей водой и, в частности, рисовые чеки (Жизнь животных, 1983; Talwar, Jhingran, 1991). Кроме того, эти рыбы в течение многих десятилетий воспроизводятся в аквариумных условиях. Поведение рыб этого вида в “кольцевом лотке с лимнозой” адекватно отражает отношение к течению в привычных им условиях обитания и содержания.

В “кольцевом лотке с лимнозой” у данио преобладает реореакция статических типов (74%), а в “кольцевом лотке” и “рыбоходе” – динамиче-

ских (соответственно 77 и 100%). У диких особей других исследованных видов рыб такое преобладание соответствует миграционному состоянию (Pavlov et al., 2010; Zvezdin et al., 2015), которое трудно ожидать у данио, судя по их образу жизни и результатам, полученным в “кольцевом лотке с лимнозой”. Это свидетельствует о том, что невозможность проявления ФТР в установках “рыбоход” и “кольцевой лоток” изменяет поведение рыб, в результате чего существенно меняется и соотношение типов реореакции у данио. В то же время в “рыбоходе” адекватно отражается поведение диких речных рыб разных видов в естественных условиях (табл. 6). И изменение соотношения типов реореакции у них выражено значительно в меньшей степени, чем у данио. Возможно, причина рассмотренного различия данио и диких рыб заключается в том, что аквариумные рыбы по сравнению с дикими испытывают больший дискомфорт в установках с течением при отсутствии лимнозоны.

Результаты экспериментов свидетельствуют, что для получения адекватной оценки мотивационной компоненты реореакции мигрирующих и немигрирующих рыб требуется рассматривать все типы реореакции. Без учёта ФТР соотношение типов реореакции у некоторых немигрирующих рыб может кардинально изменяться, вплоть до преобладания ПТР, что указывает на их предрасположенность (мотивацию) к контранатантной миграции. Кроме того, в природе немигрирующие рыбы проявляют КТР при питании, когда держатся на потоке на границе прибрежья и русла реки, а ФТР при отдыхе в заливах реки, в которых скорости течения малы и непостоянны по величине и направлению. В течение светлого времени суток особи неоднократно посещают оба указанных биотопа (Павлов и др., 2007). Количественно такое поведение можно изучать только экспериментально при использовании “кольцевого лотка с лимнозой”. В целом наиболее точно соотношение типов реореакции отражается при обеспечении рыбам возможности проявления реореакции всех типов, т.е. в “кольцевом лотке с лимнозой”.

Преимущества и недостатки использования рассмотренных установок и методов расчёта по затратам времени на получение одинакового объёма данных и качеству результатов приведены в табл. 7. Наиболее точные и полные оценки типов

**Таблица 6.** Поведение рыб в естественных условиях и преобладающий тип реореакции по оценке в “рыбоходе” (расчёт по конечному положению группы особей в установке)

Вид и возраст, лет	Место	Поведение в природе	Преобладающий тип реореакции	Источник информации
Густера <i>Blicca bjorkna</i> , 0+	Дельта Волги, протока Быстрая	Не мигрирует	КТР	Павлов и др., 2019
Вобла <i>Rutilus rutilus caspicus</i> , 0+	Авандельта Волги	То же	То же	То же
Разновидовые скопления рыб, 0+: краснопёрка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> , густера, уклея <i>Alburnus alburnus</i> , вобла	Дельта Волги, протока Быстрая:			»
	– день	Контранатантная миграция	ПТР	
	– ночь	Не мигрируют	КТР	
Плотва <i>Rutilus rutilus</i> :	Р. Ильдъ			Pavlov et al., 2010; Звездин, 2016
– C <sub>2</sub>		Покатная миграция	ОТР	
– D <sub>1</sub>		Не мигрирует	КТР	
– D <sub>2</sub> –F		Контранатантная миграция	ПТР	
– мальки		Не мигрируют	КТР	
Нерка <i>Oncorhynchus nerka</i>	Притоки оз. Курильское	Покатная миграция	ОТР	Павлов и др., 2013
	Исток из оз. Курильское	Контранатантная миграция	ПТР	То же
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i> , 0+ (расселяющийся из нерестовых гнёзд)	Р. Варзуга	Скат и расселение в прибрежье	ОТР	Павлов и др., 2010б
	Р. Ареньга	Контранатантная миграция	ПТР	То же

реореакции можно получить при использовании “кольцевого лотка с лимнозойной”. Однако этот способ требует в 16 раз больше времени, чем опыты в “рыбоходе”, при оценке по конечному положению особей в опытах с группами рыб.

Пока методики с использованием кольцевых лотков не верифицированы на диких рыбах. Методика определения соотношения типов реореакции в “рыбоходе” с оценкой по конечному положению особей, хотя и вносит систематическую ошибку из-за отсутствия условий для проявления ФТР, адекватно отражает поведение диких речных рыб в естественных условиях. Эту ошибку необходимо учитывать при оценке миграционного или резидентного состояния одной группы рыб. В то же время надо отметить, что систематическая ошибка не влияет на результаты сравнительной оценки двух или более групп, например: контроль—опыт, голодные—сытые, мигрирующие—немигрирующие.

Проведённый сравнительный анализ показал, что нет оснований для использования как “кольцевого лотка” (без лимнозоны), так и метода рас-

чёта № 2 по времени проявления реореакции разных типов в “рыбоходе”, так как эти методики уступают методике с использованием “кольцевого лотка с лимнозойной” по качеству результатов, а методике с использованием “рыбохода” с расчётом по конечному положению особей — по затратам времени на их получение. Таким образом, для дальнейшего применения можно рекомендовать две методики определения рассмотренного показателя мотивационной компоненты реореакции рыб: методику с использованием “рыбохода” при определении частот ПТР, ОТР и КТР по конечному положению особей (метод расчёта № 1) и новую методику с использованием установки “кольцевой лоток с лимнозойной”.

Первая методика с использованием “рыбохода” прошла верификацию на диких рыбах, она достаточно адекватно отражает их реореакцию и её изменение в естественных условиях. С её помощью успешно проведено более 10 исследований, результаты которых опубликованы (Павлов и др., 2010а, 2010б, 2013, 2019; Pavlov et al., 2010; Звездин, 2016). Область применения “рыбохода” —

Таблица 7. Сравнительный анализ методов определения показателей реореакции *Danio rerio*

Показатель	Рыбоход		Кольцевой лоток	Кольцевой лоток с лимнозой
	метод № 1	метод № 2	метод № 3	
Время получения результатов для 100 особей, ч:				
– опыты с группами рыб по 10 экз.	~10	~115	–	–
– опыты с индивидами	~100	~160	~160	~160
Частота динамических типов реореакции	Завышена			Реальная
Частота статических типов реореакции	Сильно занижена, так как у рыб нет возможности проявлять факультативный тип реореакции			Реальная
Индекс контранатантности	Завышен			Реальный
Показатель подвижности	Резко завышен	Занижен	Завышен	Реальный
Частота смены типов реореакции	н.о.	Сильно занижена	Занижена	Реальная
Способ сохранения местоположения	Не сохраняют			Статический

**Примечание.** Качественные оценки даны относительно “кольцевого лотка с лимнозой”; “–” – нет данных; н.о. – по данной методике невозможно определить показатель.

это экспресс-оценка частот реореакции трёх типов – ПТР, ОТР и КТР.

Вторая методика с использованием “кольцевого лотка с лимнозой”, предоставляющая рыбам возможность проявить ФТР, расширяет экспериментальный инструментарий и делает, судя по первым данным, получаемые оценки более полными, точными и многосторонними. Использование этой методики даст возможность не только проверить ряд сформулированных ранее положений, но и продвинуться вперёд в изучении реореакции речных рыб. Эта установка нуждается в верификации на диких рыбах. Если верификация будет успешной, то область применения этой методики станет определением частот реореакции четырёх типов, что даст более точное представление о мотивационной компоненте реореакции.

## ВЫВОДЫ

1. Апробирована новая установка “кольцевой лоток с лимнозой” для определения частот проявления рыбами реореакции разных типов (ПТР, ОТР, КТР, ФТР). На примере данио показано: возможность проявлять ФТР не только количественно, но и качественно изменяет реакцию рыб; преобладающим становится ФТР, а не ПТР, как в установках без лимнозой. В этой установке наиболее точно определяется соотношение типов реореакции рыб. Однако методика с использованием этой установки требует верификации на диких рыбах.

2. “Рыбоход” с расчётом по конечному распределению особей в установке вполне пригоден для экспресс-оценки соотношения трёх ти-

пов реореакции (ПТР, ОТР, КТР), а также для сравнительной оценки этого соотношения у разных групп рыб.

3. Не следует использовать “кольцевой лоток” (без лимнозой) и метод расчёта по времени проявления реореакции разных типов в “рыбоходе”, поскольку при одинаковых затратах времени они дают менее точные результаты, чем “кольцевой лоток с лимнозой”.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.О. Касумяна (МГУ) за ценные замечания по тексту рукописи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сбор материала выполнен при поддержке Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”, его обработка и анализ – при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жизнь животных. 1983. Т. 4. Рыбы / Под ред. Расса Т.С. М.: Просвещение, 575 с.
- Звездин А.О. 2016. Реореакция ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.
- 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., Лупандин А.И. 1994. Реакции рыб на потоки с различной степенью турбулентности // Докл. АН. Т. 339. № 3. С. 427–430.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010а. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов Д.С., Пономарева В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. 2010б. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* // Там же. Т. 50. № 4. С. 548–553.
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. 2013. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озерная и озере Курильское // Там же. Т. 53. № 1. С. 87–95.  
<https://doi.org/10.7868/s0042875213010104>
- Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. и др. 2019. Реореакция молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в период осенней контранатантной миграции // Там же. Т. 59. № 6. С. 716–723.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219060122>
- 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>
- Johnston M.E., Kelly J.T., Lindvall M.E. et al. 2017. Experimental evaluation of the use of vision and barbels as references for rheotaxis in green sturgeon // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 496. P. 9–15.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.04.002>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984.  
<https://doi.org/10.1134/s0032945210110020>
- Talwar P.K., Jhingran A.G. 1991. Inland fishes of India and adjacent countries. V. 1–2. N. Delhi, Bombay, Calcutta: Oxford; IBH Publ., 1158 p.  
<https://doi.org/10.1007/BF0004326>
- 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 Water Biol. V. 8. №. 3. P. 287–295.  
<https://doi.org/10.1134/s195082915030189>

УДК 597.58.591.551

## ВЕДУЩАЯ РОЛЬ САМОК БОЛЬШЕГЛАЗОГО БЫЧКА *Gymnogobius heptacanthus* (GOBIIDAE) В ПРЕДНЕРЕСТОВОМ ПОВЕДЕНИИ

© 2020 г. А. И. Маркевич\*

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

\*E-mail: alexmarkfish@mail.ru

Поступила в редакцию 05.06.2019 г.

После доработки 01.07.2019 г.

Принята к публикации 05.07.2019 г.

Установлено, что самки большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus* ярче окрашены и более активны в преднерестовом поведении, чем самцы. В конкуренции за самцов самки проявляют агрессию друг к другу, которая достигает максимума при их полной готовности к нересту. В ухаживании самки тоже играют ведущую роль. Поведенческий репертуар рыб довольно простой. Уровень агрессивности самцов очень низок, за самками они не ухаживают. Территория нерестового участка не является жёстко защищаемым ресурсом. Определяющим фактором активной роли самок является низкая численность нерестовых самцов.

**Ключевые слова:** большеглазый бычок *Gymnogobius heptacanthus*, брачная окраска, ухаживание, агрессивное поведение, конкуренция между самками, территория.

DOI: 10.31857/S0042875220040141

У подавляющего большинства костистых рыб (Teleostei) в процессе размножения (ухаживание, нерест и охрана потомства) наиболее активную роль играют самцы (Helfman et al., 1997). Атрибутами преднерестового поведения являются яркая окраска рыб, зачастую – охрана нерестовой территории и агрессивное поведение как по отношению к конспецифичным, так и гетероспецифичным особям, видоспецифический ритуал ухаживания (Baerends, 1984). Самки обычно играют более пассивную роль в ухаживании и менее активно участвуют в охране территории и уходе за потомством. Но в разных группах рыб есть виды, у которых, наоборот, самки играют более активную роль, чем самцы. Такое изменение полового поведения партнёров отмечено у *Canthigaster valentini* (Tetraodontidae) (Gladstone, 1987), *Julidochromis marlieri* (Cichlidae) (Yamagishi, Kohda, 1996), *Apogon notatus* (Apogonidae) (Okuda et al., 2003), *Eucyclogobius newberryi* (Swift et al., 1989; Swenson, 1997) и *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae) (Försgren et al., 2004).

У бычков семейства Gobiidae, обитающих в Японском море, подобное явление ранее не отмечалось (Dotu, 1954; Dotsu, 1984; Kouyama et al., 2017; Henmi et al., 2018). Но при проведении автором водолазных наблюдений в прибрежной зоне зал. Петра Великого Японского моря активное половое поведение самок было зарегистрировано у большегла-

зого бычка *Gymnogobius heptacanthus* (Маркевич, 2010).

Цель настоящей работы – описать преднерестовое поведение большеглазого бычка *G. heptacanthus*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы в море проводили периодически в мае–июне 2008, 2010–2012 и 2014–2016 гг. в прибрежье о-ва Попова: в прол. Старка (42°58'48" с.ш. 131°43'44" в.д.) и б. Алексеева (42°58'15" с.ш. 131°44'37" в.д.). Дно прибрежной мелководной (на глубине до 4.5 м) полосы на этих участках покрыто средним песком с примесью гравия, мелких камней, ракуши и редкими (1–3 экз/м<sup>2</sup>) растениями морской травы *Zostera marina*. Зостера не образует сплошные заросли, между отдельными растениями много полян песчаного грунта площадью 1–4 м<sup>2</sup>. Температура воды изменялась от 3–8°C в начале мая до 14–18°C в конце июня, прозрачность варьировала от 3 до 6 м. Наблюдения за поведением большеглазого бычка вели при поисковых водолазных погружениях один–два раза в сутки в дневное время. За одно наблюдение (40–50 мин) просматривали ~400 м<sup>2</sup> (40 × 10 м) дна. На пластиковом планшете отмечали распределение рыб по территории и в отношении друг к

другу, описывали особенности их поведения. В 2008 г. для изучения территориального поведения бычков в прол. Старка на глубине 2.5–3.0 м промаркировали площадку размером 2.5 × 4.0 м, где провели 18 ч наблюдений. Общее время визуальных наблюдений составило 146 ч. Поведение рыб дополнительно регистрировали фото- и видеосъёмкой камерами Panasonic Lumix FZ-30 и Canon D550 в подводных боксах, дополнительное освещение не использовали. При видеозаписи снимали либо отдельные 2–5-минутные фрагменты, либо полностью особо характерные сцены поведения (агрессия, ухаживание). Всего отснято 572 фотографии и 42 видеофрагмента общей продолжительностью 4.56 ч. При просмотре фото- и видеофрагментов выделяли типичные элементы поведения рыб; при описании отдельных элементов поведения использовали термины из работ Барендса (Baerends, 1984) и Свенсона (Swenson, 1997). Преднерестовую активность рыб оценивали по интенсивности всех этих действий, рассчитывая частоту их проявления в единицу времени (минуту).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средняя полная длина ( $TL$ ) взрослых особей большеглазого бычка составляет 58.2 мм, стандартная ( $SL$ ) – 49.1 мм, масса – 0.770 г; самки незначительно (на 5–7 мм) длиннее самцов (Маркевич, 2010). Самки хорошо отличаются от самцов ярким чёрно-белым пятном, расположенным в конце 1-го спинного плавника, у самцов пятна нет (Fishes ..., 2002). Кроме этого, в мае–июне у готовых к нересту самок появляются чёрные полосы по краю анального и 2-го спинного плавников, брюшные плавники становятся полностью чёрными, окраска самцов остаётся серо-бурой. Во время драк и ухаживания окраска самок усиливается: чёрными становятся почти всё тело, голова и плавники, за исключением грудных, только жёлто-белым пятном выделяется брюшная часть тела (рис. 1).

В конце апреля и начале мая, при повышении температуры воды до 3–8°C, бычки начинают появляться на открытых песчаных участках вблизи зарослей зостеры на глубине 1.2–4.5 м. Общее число рыб в районе наблюдений обычно было невелико: на площади 400 м<sup>2</sup> не более 80 (чаще 20–50) особей. Ярко окрашенных (чёрных) самок было ~20%, остальные бычки (серые), не участвующие в размножении самки и самцы, собирались в группы по 6–30 рыб и активно питались планктоном над зостерой. Самок всегда заметно больше, чем самцов; их соотношение варьировало от 2 : 1 до 5 : 1. Чёрных самок с активным поведением обычно встречалось за одно наблюдение не больше 5–10. В 2012 г. в прибрежье прол. Старка почти

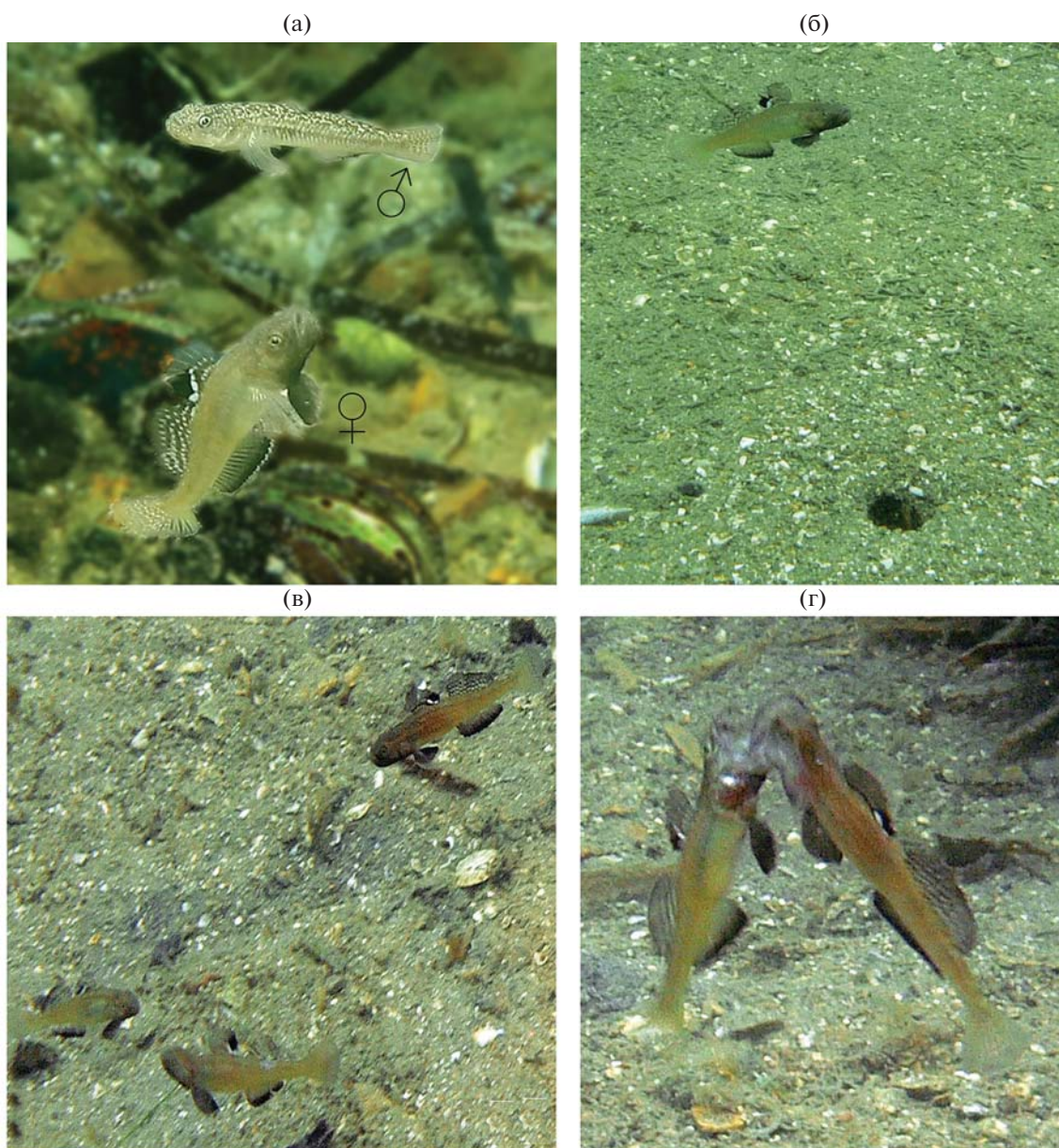
полностью исчезли заросли зостеры и бычки здесь практически исчезли.

Размножающиеся бычки распределяются у дна поодиночке и небольшими группами по три–пять особей в 0.05–0.50 м от дна; расстояние между рыбами –  $0.67 \pm 0.46$  (0.1–2.5) м ( $n = 91$ ). В 20–30% случаев самки встречаются поодиночке, в 25% – с одним самцом, но не все пары стойки, многие быстро распадаются. В начале периода размножения группы преимущественно (70–80%) состоят из нескольких самок и одного самца, в конце – чаще только из самок (рис. 1в). Самцы в одной группе обычно остаются только на несколько минут, а затем уплывают к другим группам.

Чёрные самки подолгу придерживаются небольшого участка площадью 2–5 м<sup>2</sup>, центром которого является одна или несколько нор в песке (рис. 1б). Нора представляет собой один или несколько (до пяти) близко расположенных (20–40 см) друг к другу вертикальных ходов диаметром  $2.2 \pm 0.7$  см и глубиной  $25.7 \pm 8.6$  (14–37) см ( $n = 28$ ). Пока не выяснено происхождение таких нор. Может быть, бычки сооружают их сами, но такие действия ни разу не наблюдались, кроме нескольких случаев, когда бычки выносили песок из норы, выплёвывая его изо рта. Вероятнее всего, рыбы используют готовые ходы двустворчатых моллюсков или ракообразных, но в ходе наблюдений лишь однажды был встречен моллюск *Saxidomus purpurata* (Bivalvia: Veneridae). Остаётся неясной внутренняя топография нор.

При приближении опасности (наблюдатель) чёрные самки в половине случаев скрывались в норе, ныряя в неё быстрым броском вниз, в остальных – уходили в сторону на 0.5–1.5 м и возвращались назад при исчезновении угрозы. Другие рыбы группы уходили от опасности в 70% случаев, в остальных – прятались в нору, редко – в песок, быстро ныряя в него головой. В норе рыбы находились от нескольких секунд до минуты, медленно выходя из неё головой вверх. Состав групп был непостоянен: серые самки и самцы перемещались из одной группы в другую, задерживаясь в каждой до получаса и более. Среднее расстояние между группами и отдельными рыбами составляло ~ 0.7 м (0.5–2.8 м). Самцы вели себя пассивно, иногда они распределялись поодиночке вблизи групп самок, реже – образовывали группы до пяти–шести особей. Уровень агрессивности у них очень низок, нападения и драки (удары рылом в голову и хвостом в тело при горизонтальном параллельном расположении соперников) зарегистрированы только два раза, при внешней опасности (наблюдатель) самцы значительно чаще уплывали в сторону на 2–4 м.

Если возле норы держалась группа бычков, то в ней обычно была только одна чёрная самка, при подходе другой чёрной самки на расстояние 0.5–1.0 м

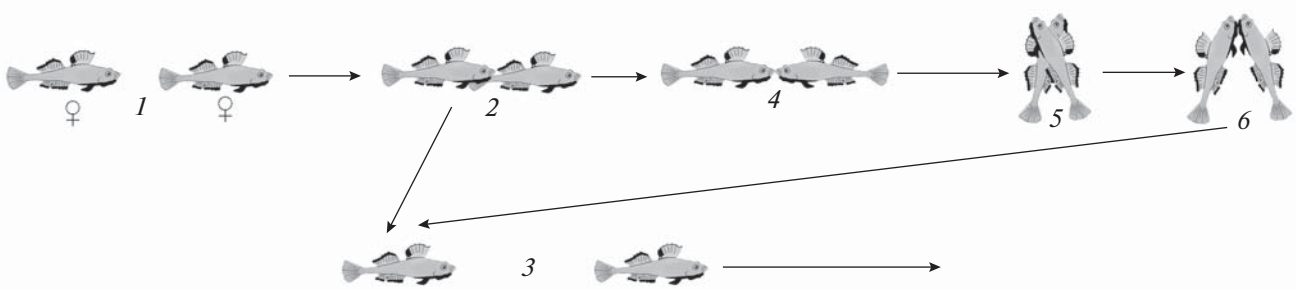


**Рис. 1.** Характерные элементы преднерестового поведения большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus*: а – ухаживание самки за самцом, б – самка у норы, в – группа самок в брачной окраске, г – драка самок с взаимозахватом челюстей. Фото А.И. Маркевича.

в большинстве случаев (70–80%) происходило нападение резидента участка на вторженца. В подавляющем большинстве случаев (~90%) резидент изгонял вторженца быстрыми ударами рылом в заднюю часть тела и в спинные и анальный плавники, преследуя на расстояние от 0.7 до 2.5 м, и вторженец быстро уплывал (рис. 2). Чаще всего это происходило, когда и резидент, и самка-вторженец были чёрными. Редко атаковывались слабо окрашенные самки и очень редко – самцы, в этих случаях нападение ограничивалось одним броском и ударом, после чего вторженцы уходили в сто-

рону. В 10–15% случаев чёрная самка-вторженец отвечала ударом на удар резидента, и тогда завязывалась ожесточённая драка, длящаяся от 10–20 с до нескольких минут. В драках наблюдали широкий диапазон приёмов: от взаимных ударов рылом в голову, бока, заднюю часть тела и хвост при кружении соперниц в горизонтальном параллельном расположении тела, а также удары хвостом по задней части тела. В особо жёстких противостояниях самки начинали угрожать друг другу, сходясь вплотную и широко раскрывая рты при вертикальном расположении тела, часто эти угрозы





**Рис. 2.** Этограмма агрессивного поведения самок большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus*: 1 – быстрое приближение, 2 – удар (укус), 3 – преследование–избегание, 4 – фронтальная демонстрация, 5 – драка, 6 – захват челюстей.

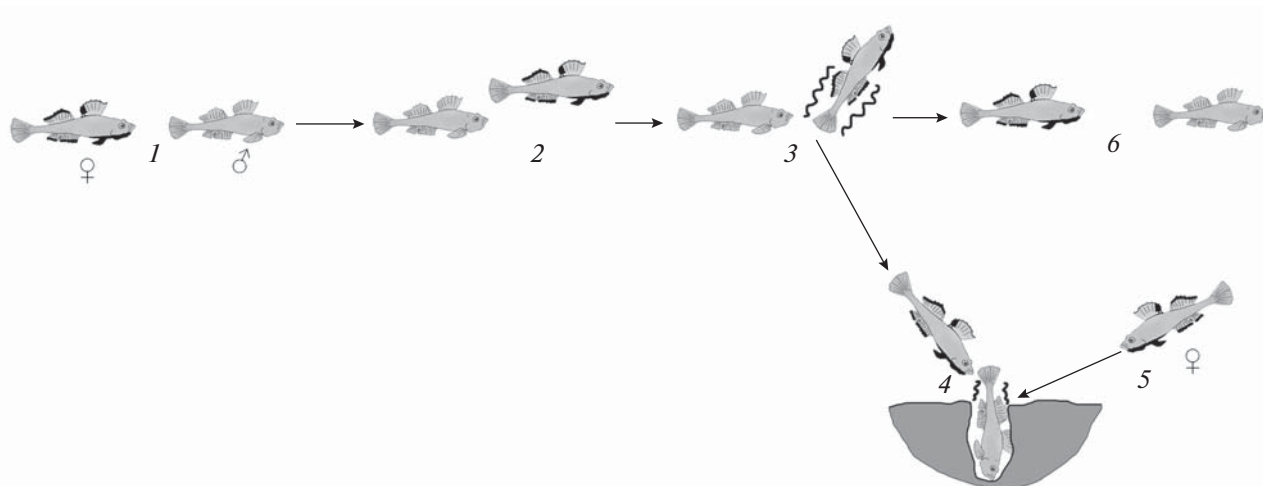
быстро переходили во взаимозахват челюстей и последующие сильные взаимные удары рылом в голову (рис. 1г, 2). Драки происходили в 0.3–1.0 м от дна. Интенсивность драк сильно варьировала, в среднем самки-резиденты совершали  $5.01 \pm 4.45$  удара в минуту ( $n = 70$ ), когда соперницы быстро уплывали, избегая нападения. Захват челюстей при драках проявлялся немного реже –  $4.07 \pm 4.56$  раза в минуту ( $n = 32$ ). В драках более чем в 90% случаев победу одерживали резиденты территории, но изредка они проигрывали и покидали место схватки. В одном случае чёрная самка напала на проплывающую рядом с ней дальневосточную навагу *Eleginus gracilis* TL 160 мм. В результате драк к концу июня у большинства чёрных самок были рассечены непарные плавники и видны раны на теле. Несмотря на то что резиденты территории постоянно вытесняли соперниц, последние в большинстве случаев оставались в пределах 1.5–2.0 м от нерестового участка и часто принимали участие в нересте наряду с резидентом.

Самки не придерживались строго одной своей норы и окружающей её территории. Наблюдения на маркированном участке показали, что на площади 10 м<sup>2</sup> первоначально встречались три–шесть самок, из которых одна–две были чёрными. Рыбы распределялись поодиночке и придерживались своих нор, отмечали агрессивные атаки соседних рыб. Но в течение трёх–восьми дней регулярных наблюдений рыбы потеряли чёрную окраску, начали перемещаться в стороны от своих участков, число их на площадке постоянно менялось, а и нападений уже не было.

Учащение и усиление брачных отношений продолжается в течение первой половины июня. Ухаживание чёрная самка начинает проявлять сразу же при приближении самца на 0.3–1.0 м. Она плавно описывает круги медленными, но энергичными ундулирующими движениями задней частью тела, хвостом, анальным и 2-м спинным плавником в 0.2–0.5 м от самца, широко расправляет все плавники, приподнимая вверх переднюю часть тела на 30°–70°, демонстрирует светлый округлый жи-

вот (рис. 1а, 3). Двигается самка довольно медленно, описывая  $3.33 \pm 1.75$  круга в минуту ( $n = 50$ ). Если при ухаживании самец двигается, то самка кружит, плавая перед ним (рис. 3). При появлении другой чёрной самки на расстоянии до 1.0–1.5 м первая тут же прекращает ухаживание и нападает на неё. Самка-вторженец либо избегает нападения, либо завязывается драка с захватом челюстей, в результате которой соперница уплывает. Если самец в это время оставался поблизости, самка-резидент возобновляла попытки ухаживания; но в большинстве случаев через 3–4 мин самец уплывал, и процесс ухаживания прерывался (рис. 3). При одном наблюдении самка прекратила кружение и отплыла от самца, после чего он догнал её, укусил за кончик хвоста и анальный плавник, и самка возобновила кружение. В двух случаях самки демонстрировали поведение ухаживания перед рыбами других видов – опоясанным опистоцентром *Opisthocentrus zonope* и дальневосточной навагой, обитающими вблизи zostеры.

Процесс ухаживания редко заканчивался нерестом; по-видимому, его удалось наблюдать только дважды в середине июня при температуре 14.2 и 17.1°C. В одном случае после ухаживания самка нырнула в нору, за ней вошёл один самец, после чего вошла ещё одна чёрная самка и второй самец; в норе все они оставались ~1 мин. Во втором случае ухаживающая самка нырнула в песок возле корней куста zostеры, за ней – самец и ещё две чёрные самки, все рыбы вышли из песка тоже в течение 1 мин. В обоих случаях ухаживающие самки сначала нападали на соседних чёрных самок, отгоняя их на 1.0–1.5 м от нор, но последние сразу же возвращались назад, что позволило им, по-видимому, тоже принять участие в нересте. Поиск отложенной икры не проводили. В июле чёрных рыб не видели и активного поведения бычков не фиксировали. В середине августа вблизи мест обитаний взрослых большеглазых бычков обычно начинали встречаться группы их мальков TL 15–25 мм.



**Рис. 3.** Этограмма ухаживания большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus*: 1 – приближение самки к самцу, 2 – демонстрация плавников самкой, 3 – кружение самки вокруг самца, 4 – вход самца и самки в нору, 5 – вход 2-й самки в нору, 6 – уход самца и прерывание ухаживания.

Проведённые наблюдения показали, что период размножения у большеглазого бычка в зал. Петра Великого начинается в мае, вскоре после полного схода ледового покрова и прогрева воды до 3–8°C. Нерестовые территории находятся в прибрежной полосе на глубине 1.5–3.5 м на песчано-галечном грунте вблизи зарослей zostеры. Кладки икры помещаются в норы-убежища, хозяевами которых являются, вероятно, креветки и моллюски. Например, производители родственного большеглазому бычку видов используют для нереста норы Decapoda: *Chaenogobius castanea* – ракокротов *Nihonotrypaea japonica* (Callianassidae) (Dotu, 1954), а *Gymnogobius cylindricus* и *G. macrogathos* – дополнительно и норы *Upogebia major* и *U. yokoai* (Upogebiiidae) (Koyama et al., 2017). Эти виды ракообразных обитают в водах зал. Петра Великого, но большеглазые бычки в их норах найдены не были (Марин, 2013). В отличие от многих других видов бычков Gobiidae, у которых самцы активно охраняют нерестовую территорию, привлекают самок к нересту и охраняют потомство (Dotu, 1954; Yanagisawa, 1982; Faria et al., 1998; Suc, Choe, 2002; Koyama et al., 2017; Henmi et al., 2018), у большеглазого бычка лидирующую роль в процессе ухаживания и нереста играет самка. Такое активное поведение самок большеглазого бычка является постоянным и постоянным же является пассивное поведение самцов в противоположность, например, бычкам *Eucyclogobius newberryi* (Swift et al., 1989; Swenson, 1997) и *Gobiusculus flavescens* (Försgren et al., 2004, Amundsen, 2018), у которых рыбы обоих полов охраняют нерестовую территорию, демонстрируют агрессию к конспецификам и поведение ухаживания с немного более активной ролью самок. Роль самок упомяну-

тых видов изменяется в разные периоды сезона размножения: она усиливается в конце, когда большинство самцов заняты охраной кладок икры и численность оставшихся беременных самок превышает таковую самцов (Suc, Choe, 2002; Amundsen, 2018). Вероятно, этот эффект проявляется и у большеглазого бычка: по визуальным оценкам, число беременных самок на нерестилище постоянно значительно превышало число свободных половозрелых самцов.

Поведенческий репертуар, демонстрируемый самками большеглазого бычка при драках и ухаживании, заметно беднее, чем, например, у цихлиды *Aequidens portalegrensis* (Baerends, 1984). Но большинство элементов поведения, используемых бычками *E. newberryi* (Swift et al., 1989; Swenson, 1997) и в меньшей степени рыбами рода *Eviota* (Sunobe, 1998), наблюдаются и у большеглазого бычка. Так, при быстротечных драках с преследованием самки чаще всего используют такие элементы поведения, как демонстрация плавников (fin display), приближение (approaching), быстрое приближение (charging), преследование (chasing), захватывание, укус (biting), удар хвостом (tail beating), боковая демонстрация (lateral display), избегание (fleeng). При ожесточённых конфликтах между самками основными элементами являются: плавание вокруг (swimming around), демонстрация спереди (frontal display), открывание рта (gape) и захват челюстей (mouth fighting, lock jaws). Следует отметить, что драки с захватом челюстей и практически вертикальным расположением рыб (рис. 1г) являются видоспецифичными для большеглазого бычка; ни у *A. portalegrensis* (Baerends, 1984), ни у *E. newberryi* (Swenson, 1997) такой элемент поведения не отмечен. В ухаживании самок большеглазо-

го бычка за самцами отмечены такие ключевые элементы поведения, как демонстрация плавников, кружение (circling), волнообразные удары хвостом (weaving, tail beating) и ведение (leading). Раскрытие жаберных крышек (throat expansion) самки большеглазого бычка ни при агрессивных контактах, ни при ухаживании не используют, но ярко выделяющаяся чёрная окраска головы и горла (рис. 1а) фактически равнозначна этому элементу. Репертуары агрессивного поведения и ухаживания у самок большеглазого бычка очень сходны с таковыми у *E. newberryi* (Swift et al., 1989; Swenson, 1997). Близким является и низкий уровень агрессивности самок обоих видов по отношению к самцам, поэтому самцы не демонстрируют умиротворяющее поведение, как это наблюдается у самок цихловых рыб во время ухаживания (Baerends, 1984), а либо избегают ухаживания самок, либо отвечают на них. Особенностью, отличающей большеглазого бычка от других бычковых, является их расположение в толще воды, а не в контакте с грунтом. Поэтому у них нет таких поз, служащих важными элементами в поведении ухаживания бычков *Eviota*, как поднятие и опускание спинных, анального плавников и хвоста, поднятие тела на брюшных плавниках, потряхивание головой (Sunobe, 1998) или сигмоидная поза, как у *E. newberryi* (Swenson, 1997).

Поведение ухаживания самками большеглазого бычка, наблюдаемое *in situ*, редко заканчивается откладкой икры: по-видимому, это произошло только в двух случаях из 50 наблюдений (4%); такая же частота отмечена и у *E. newberryi* (Swenson, 1997) — самка зашла в гнездо самца в одном случае из 23 (4.3%). Следует отметить, что большеглазые бычки используют особую тактику проникновения в песок при нересте, если нет открытого входа в нору или в полость в песке: они закапываются в песок быстрым броском головой вниз. Так делают и *Limnichthys nitidus* (Creediidae) (Cozzi, Clark, 1995), а также и сами большеглазые бычки, когда скрываются в песке от хищников (Маркевич, 2010).

Несмотря на хорошие камуфляжную окраску и способы укрываться от хищников, по нашим данным, численность бычков довольно заметно меняется год от года. По-видимому, эти колебания зависят от успеха размножения, выживаемости потомства и изменений природных условий, сильно влияющих на рыб с таким коротким жизненным циклом (1 год) (Dotsu, 1984). Также возможно, что немаловажным обстоятельством является и активная роль самок в ухаживании, и неизбежная их частичная гибель в результате преднерестовых драк и более яркой демаскирующей окраски и, как следствие, большей доступности для хищников.

Описанные ранее феномены смены половых ролей в нерестовом поведении рыб объясняли разными факторами — доступным числом убежищ для

откладки икры, значительным численным преобладанием самок над самцами, даже различиями в половых ролях в разных частях ареала одного вида (Försgren et al., 2004). Подобное явление, отмеченное нами у большеглазого бычка, дополнило банк данных по размножению бычковых рыб, которые демонстрируют очень большую пластичность репродуктивного поведения. Это поведение зависит не только от биологии отдельных видов, но и широко варьирует в зависимости от складывающихся абиотических и внутривидовых условий.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность А.А. Кепелю (Дальневосточный морской заповедник — филиал ННЦМБ ДВО РАН) за редактирование рисунков; Х. Мунехаре (H. Munehara, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, Japan) и О.М. Корн (ННЦМБ ДВО РАН) за помощь в поиске литературы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Марин И.Н. 2013. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 145 с.
- Маркевич А.И. 2010. Модификация социального поведения большеглазого бычка *Gymnogobius heptacanthus* в течение жизненного цикла // Матер. докл. IV Всерос. конф. “Поведение рыб”. М.: АКВАРОС. С. 218–223.
- Amundsen T. 2018. Sex roles and sexual selection: lessons from a dynamic model system // Current Zool. V. 64. № 3. P. 363–392.  
<https://doi.org/10.1093/cz/zoy036>
- Baerends G.P. 1984. The organization of the pre-spawning behaviour in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel) // Netherl. J. Zool. V. 34. № 3. P. 233–366.  
<https://doi.org/10.1163/2829684x00191>
- Cozzi J., Clark E. 1995. Darting behavior of a sandburrer fish, *Limnichthys nitidus* (Creediidae), in the Red Sea // Environ. Biol. Fish. V. 44. № 4. P. 327–336.  
<https://doi.org/10.1007/BF00007352704614>
- Dotsu Y. 1984. The biology and induced spawning of the gobiid fish, *Chaenogobius heptacanthus* // Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ. V. 55. P. 9–18.
- Dotu Y. 1954. On the life history of a goby, *Chaenogobius castanea* O’Shaughnessy // Jpn. J. Ichthyol. V. 3. P. 133–138.
- Faria C., Almada V.C., Gonçalves E.J. et al. 1998. Notes on the social behavior of *Gobius cobitis* (Pisces, Gobiidae) // Acta Ethol. V. 1 (1–2). P. 49–56.
- Fishes of Japan with pictorial keys to the species. 2002 / Ed. Nakabo T. V. 1–2. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1748 p.
- Försgren E., Amundsen T., Borg A.A., Bjelvenmark J. 2004. Unusually dynamic sex roles in a fish // Nature. V. 429. P. 551–554.  
<https://doi.org/10.1038/nature02562>
- Gladstone W. 1987. Role of female territoriality in social and mating systems of *Canthigaster valentini* (Pisces: Tetraodontidae): evidence from field experiments // Mar. Biol. V. 96. № 2. P. 185–191.  
<https://doi.org/10.1007/BF00427018>

- Helfman G.S., Collette B.B., Facey D.E.* 1997. The diversity of fishes. London: Blackwell Sci., 529 p.
- Henmi Y., Eguchi K., Inui R. et al.* 2018. Field survey and resin casting of *Gymnogobius macrognathos* spawning nests in the Tataru river, Fukuoka prefecture, Japan // *Ichthyol. Res.* V. 65. № 1. P. 168–171.  
<https://doi.org/10.1007/s10228-017-0590-7>
- Koyama A., Inui R., Umemura K. et al.* 2017. The first record of the spawning nest of *Gymnogobius cylindricus* and *Gymnogobius macrognathos* // *Ibid.* V. 64. № 2. P. 261–263.  
<https://doi.org/10.1007/s10228-016-0548-1>
- Okuda N., Fukumori K., Yanagisawa Y.* 2003. Male ornamentation and its condition-dependence in a paternal mouthbrooding cardinalfish with extraordinary sex roles // *J. Ethol.* V. 21. № 2. P. 153–159.  
<https://doi.org/10.1007/s10164-002-0091-6>
- Swenson R.O.* 1997. Sex-role reversal in the tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi* // *Environ. Biol. Fish.* V. 50. № 1. P. 27–40.  
<https://doi.org/10.1023/A:1007352704614>
- Swift C.C., Nelson J.L., Maslow C., Stein T.* 1989. Biology and distribution of the tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi* (Pisces: Gobiidae) of California // *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County.* № 404. P. 1–19.
- Suc H.Y., Choe J.C.* 2002. Females prefer males with larger dorsal fins in the common freshwater goby // *J. Fish. Biol.* V. 61. № 4. P. 899–914.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002fb01851.x>
- Sunobe T.* 1998. Reproductive behavior in six species of *Eviota* (Gobiidae) in aquaria // *Ichthyol. Res.* V. 45. № 4. P. 409–412.  
<https://doi.org/10.1007/BF02725195>
- Yamagishi S., Kohda M.* 1996. Is the cichlid fish *Julidochromis marlieri* polyandrous? // *Ibid.* V. 43. № 4. P. 469–471.  
<https://doi.org/10.1007/BF02347645>
- Yanagisawa Y.* 1982. Social behaviour and mating system of the gobiid fish *Amblyeleotris japonica* // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 28. № 4. P. 401–422.  
<https://doi.org/10.11369/jji1950.28.401>

УДК 597.08

## НЕПРЕРЫВНОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ СВЕТА ПОДАВЛЯЕТ ТЕСТИКУЛЯРНУЮ АКТИВНОСТЬ МОЗАМБИКСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS MOSSAMBICUS* (CICHLIDAE)<sup>#</sup>

© 2020 г. П. Конкал<sup>1</sup>, С. Б. Ганеш<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Карнатакский университет, Дарвад, Индия

\*E-mail: ganeshkcd@gmail.com

Поступила в редакцию 16.09.2019 г.

После доработки 08.10.2019 г.

Принята к публикации 10.01.2020 г.

Фотопериод играет решающую роль в сезонном размножении рыб, но влияние изменённого фотопериода на воспроизводство непрерывно размножающихся рыб изучено недостаточно. Цель исследования — определить влияние непрерывного светового воздействия на тестикулярную активность мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus*. Рыб подвергали воздействию имитированного фотопериода и непрерывного освещения в течение 21 сут. Хотя средние значения числа сперматогониев и первичных сперматогониев не имели достоверных различий, средние значения числа вторичных сперматоцитов, ранних и поздних сперматозоидов были значительно ниже у рыб, подвергнутых воздействию непрерывного освещения, по сравнению с рыбами начальной контрольной группы (подвергшимися эвтаназии в день начала эксперимента), рыбами контрольной группы (содержавшимися при естественном фотопериоде) и рыбами, подвергшимися воздействию имитированного фотопериода. Кроме того, в клетках Сертоли наблюдалось снижение иммунореактивности андрогенных рецепторов, сопровождающееся достоверно более низким уровнем тестостерона в сыворотке крови у рыб, подвергшихся воздействию непрерывного освещения, по сравнению с другими экспериментальными группами. Средние значения уровня сывороточного кортизола были достоверно выше в группе рыб, подвергнутых воздействию непрерывного освещения по сравнению с другими экспериментальными группами. В целом эти результаты показывают, что воздействие непрерывного освещения ингибирует продвинутые стадии сперматогенеза, возможно, через подавление тестикулярного стероидогенеза и что этот эффект у *O. mossambicus* может быть опосредован через ось стресса.

**Ключевые слова:** тилапия, *Oreochromis mossambicus*, непрерывный свет, андрогенный рецептор, сперматогенез.

DOI: 10.31857/S0042875220040086

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

УДК 587.08

**НОВАЯ ПОИМКА МАКРЕЛЕВОГО ТУНЦА *AUXIS THAZARD*  
(SCOMBRIDAE) В ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ  
АТЛАНТИКИ И РАСШИРЕНИЕ ЕГО АРЕАЛА<sup>#</sup>**

© 2020 г. Н. П. А. Безерра<sup>1</sup>\*, Ф. В. Альбукерк<sup>2</sup>, Ж. Фигейредо-Фильо<sup>2</sup>,  
Б. К. Л. Масена<sup>1</sup>, Ф. Х. В. Хазин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Федеральный аграрный университет Пернамбуку, Ресифи, Бразилия

<sup>2</sup>Федеральный университет Параиба, Жуан-Песоа, Бразилия

\*E-mail: natalia\_pab@hotmail.com

Поступила в редакцию 04.09.2019 г.

После доработки 11.02.2020 г.

Принята к публикации 25.02.2020 г.

Сообщается о первой поимке макрелевого тунца *Auxis thazard* в водах архипелага Святых Петра и Павла – небольшой бразильской группы скалистых океанических островов, расположенных в экваториальной части Срединно-Атлантического хребта. Эта находка документирует расширение видового ареала данного вида в бразильских водах.

*Ключевые слова:* *Auxis thazard*, первая поимка, архипелаг Святых Петра и Павла, Бразилия.

DOI: 10.31857/S0042875220040025

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