

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 60 № 5 2020 Сентябрь–Октябрь

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

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

Журнал “*Вопросы ихтиологии*” реферируется в Реферативном журнале 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 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 23 экз.

Зак. 2876

Бесплатно

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

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский пр., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-037-19 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,
117342 Москва, ул. Бутлерова, д. 17Б, а/я 47
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коныхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 60, Номер 5, 2020

Новый вид звездочётов (<i>Uganoscoridae</i>) из Арафурского моря <i>А. М. Прокофьев</i>	499
Описание нового вида пелагической бельдюги <i>Melanostigma lazarevi</i> sp. nova (<i>Zoarcidae</i>) из моря Дюрвиля (Южный океан) <i>М. В. Орловская, А. В. Балушкин</i>	507
Пересмотр родовой классификации “длиннотелых” опистопротковых рыб (<i>Opisthorogostidae</i>) с описанием новых таксонов и новых находок <i>А. М. Прокофьев</i>	515
Форма и характеристики отолитов как морфологический подход к идентификации стад крымского усача <i>Barbus tauricus</i> (<i>Surginidae</i>) <i>М. Осиджак</i>	544
Особенности пространственного распределения разных экологических групп ихтиопланктона в северной части Центрально-Восточной Атлантики <i>А. Г. Архипов, Р. А. Пак</i>	545
Предварительная оценка состояния запаса атлантической пеламиды <i>Sarda sarda</i> северо-восточной части Атлантического океана <i>Н. Г. Петухова</i>	552
Особенности раннего онтогенеза носатого (N1) гольца – эндемичной озёрно-речной формы <i>Salvelinus malma</i> complex (<i>Salmonidae</i>) Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) <i>М. Ю. Пичугин</i>	562
Взаимоотношения хищник–жертва на примере судака <i>Sander lucioperca</i> и тюльки <i>Clupeonella cultriventris</i> Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата <i>М. Н. Иванова, А. Н. Свирская, М. И. Базаров</i>	572
Влияние мелатонина на процессы экзотрофии у карпа <i>Cyprinus carpio</i> <i>В. В. Кузьмина, Е. А. Куливацкая</i>	584

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О нахождении молоди бельдюговой рыбы <i>Lycodapus dermatinus</i> (<i>Zoarcidae</i>) в тихоокеанских водах Камчатки <i>Д. Я. Саушкина, Ю. К. Курбанов</i>	593
Находки микижи <i>Parasalmo mykiss</i> на юге Дальнего Востока: к вопросу об ареале вида в азиатской части Северной Пацифики <i>А. Л. Антонов, К. В. Кузицин, И. В. Костомарова</i>	597
О первой находке полосатощёкого носатого бычка <i>Rhinogobius similis</i> (<i>Gobiidae</i>) в российских водах Дальнего Востока и результатах его <i>COI</i> -генотипирования <i>С. В. Шедько</i>	603

Первая находка *Zanclorhynchus chereshnevi* (Congiopodidae) в акватории архипелага Крозе, Южный океан

М. Ю. Жуков

607

Первая поимка рыбы-единорога *Eumecichthys fiski* (Lophotidae) в зоне Канарского апвеллинга с замечаниями по особенностям географического распространения

Е. И. Кукуев, О. Ю. Краснобородько, В. П. Павлов, В. С. Сухорукова

611

Об обнаружении нерестилища щитоносного ската *Bathyraja parmifera* в северо-западной части Японского моря

В. В. Панченко, Д. В. Антоненко

617

УДК 597.5

НОВЫЙ ВИД ЗВЕЗДОЧЁТОВ (URANOSCORIDAE) ИЗ АРАФУРСКОГО МОРЯ

© 2020 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 31.01.2020 г.

После доработки 14.02.2020 г.

Принята к публикации 03.04.2020 г.

Описан *Uranoscopus arafurensis* sp. nov. из Арафурского моря. От всех видов рода он отличается комбинацией следующих признаков: чешуйный покров в предорсальной области хорошо развит вплоть до заднего края покровных костей крыши черепа; имеется выемка верхнезаднего края грудного плавника; на внутреннем крае supracleithrum два шипа; прелингвальный вырост короткий и широкий; окраска дорсальной поверхности тела однотонно-коричневая, грудной плавник коричневый, его нижняя половина пигментирована намного интенсивнее верхней. Приведено сравнение нового вида с другими видами рода. Указано на парафилию видов *Uranoscopus*, имеющих выемку верхнезаднего края грудного плавника.

Ключевые слова: *Uranoscopus*, новый вид, Индо-Австралийский архипелаг.

DOI: 10.31857/S0042875220050094

Рыбы семейства Uranoscopidae представлены в мировой фауне семью родами и 56 видами, из которых 26 видов принадлежит к роду *Uranoscopus* Linnaeus, 1758 (Fricke et al., 2020). Виды этого рода населяют Восточную Атлантику (включая Средиземное и Чёрное моря) и Индо-Вест-Пацифику на восток до Океании, достигая максимального видового разнообразия в водах Индо-Австралийского архипелага. Систематика рода остается недостаточно разработанной, и, хотя большая часть видов была описана ещё в XIX в., находки новых для науки видов нередки и в настоящее время (Randall, Arnold, 2012; Fricke, 2018). Статья посвящена описанию ещё одного нового вида, по комплексу признаков хорошо отличающегося от ранее известных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Счётные и пластические признаки оценивали согласно работе (Brüss, 1987) со следующими дополнениями: максимальную ширину головы измеряли на уровне противлежащих крайних точек её правого и левого боковых краёв, длину хвостового стебля – от заднего края основания последнего луча *A* до основания *C*. Морфологическая терминология (внешних структур) соответствует принятой ранее (Brüss, 1987). Номенклатура межмышечных косточек дана по работе (Vilasri,

2013). В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *vert.* – число позвонков (включая уростиль); *SL* – стандартная длина; MNHN – Парижский музей естественной истории, Франция. Для сравнения изучено 40 экз. *U. affinis* Cuvier, 1829 *SL* 40–160 мм, 8 экз. *U. chinensis* Guichenot, 1882 *SL* 97–180 мм, 5 экз. *U. japonicus* Houttuyn, 1782 *SL* 140–220 мм и 35 экз. *U. kishimotoi* Fricke, 2018 *SL* 40–130 мм из вод Японии, Китая, Вьетнама и Индонезии, хранящихся в коллекции Института океанологии РАН (ИО РАН, Москва) и Зоологического института РАН (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), и 2 экз. *U. albesca* Regan, 1915 *SL* 52 и 92 мм (ЗИН № 41008, район Дакара). Данные по *U. bauchotae* Brüss, 1987, *U. brunneus* Fricke, 2018, *U. dollfusi* Brüss, 1987 и *U. kaianus* Günther, 1880 взяты из работ: Brüss, 1987; Kishimoto, 1984, 2001; Fricke, 2018.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Uranoscopus arafurensis Prokofiev, sp. nov.

(рис. 1–4)

М а т е р и а л. Голотип (рис. 1), MNHN № 2019–0258, *SL* 140 мм, 09°05′ ю. ш. 131°22′ в. д., глубина 316 м, 19.07.1967 г.



Рис. 1. *Uranoscopus arafurensis* sp. nov., голотип SL 140 мм, общий вид: а – сверху, б – сбоку, в – снизу.

Д и а г н о з. Вид рода *Uranoscopus* с коротким и широким прелингвальным выростом, четырьмя преоперкулярными шипами и двумя шипами на внутреннем крае *supracleithrum*, без развитых затылочных лопастей, с выемкой на верхнезаднем крае *P*, с 13 лучами *A* и 26 позвонками, с полностью очешуенной преддorsальной областью, нормально развитой чешуёй между боковой линией и основанием *D*, 51 косым рядом чешуй на боках тела, с однотонно-коричневой окраской дорсальной стороны тела и с хорошо различимой невооружённым глазом коричневой пигментацией *P*, нижняя половина которого окрашена намного интенсивнее верхней (рис. 2, 3).

О п и с а н и е. *D* V + 13, *A* 13, *P* 18 (i + 15 + ii), *V* i + + 4, *C* vii + I + 5 + 4 + I + vi; *vert.* 26 (11 + 15).

Ширина головы в 1.2 раза больше её высоты. Покровные кости головы не покрыты кожей, с грубым бугорчато-ямчатым орнаментом. Межглазничная ямка конической формы с закруглённой вершиной, немного не достигающей линии, соединяющей задние края орбит (рис. 2а). Передняя ноздря трубковидная, задняя – в виде

продольно вытянутой щели (рис. 2а, 2б). Преорбитальных шипов три, средний из них значительно длиннее примерно равных и слабо выступающих первого и третьего (рис. 2б). Parietalные бугорки и бугорки на *frontalia* кзади и кнутри от орбит едва обозначены, затылочные доли не выражены, поверхность крыши черепа плоская. Нижняя губа с 22 короткими простыми выростами; выросты верхней губы практически не выражены (около 12 бугорковидных выступов) (рис. 2в). В челюстях сильные конические зубы, которые на *dentalia* несколько крупнее, чем на *praemaxillaria*. На *praemaxillaria* близ симфиза зубы в три ряда, далее переходящих в два, а затем в один ряд. На *dentalia* зубы в два ряда. На сошнике и нёбных костях мелкие многорядные конические зубы, на сошнике два разделённых, поперечно вытянутых зубных пятна. Прелингвальный вырост короткий (в 1.2 раза короче глаза) и широкий (его ширина вдвое больше длины), несколько расширяющийся дистально, на вершине усечённый (рис. 2г). Усиковидные придатки на нижней челюсти и на глазном яблоке отсутствуют. Нижний край *praе-*

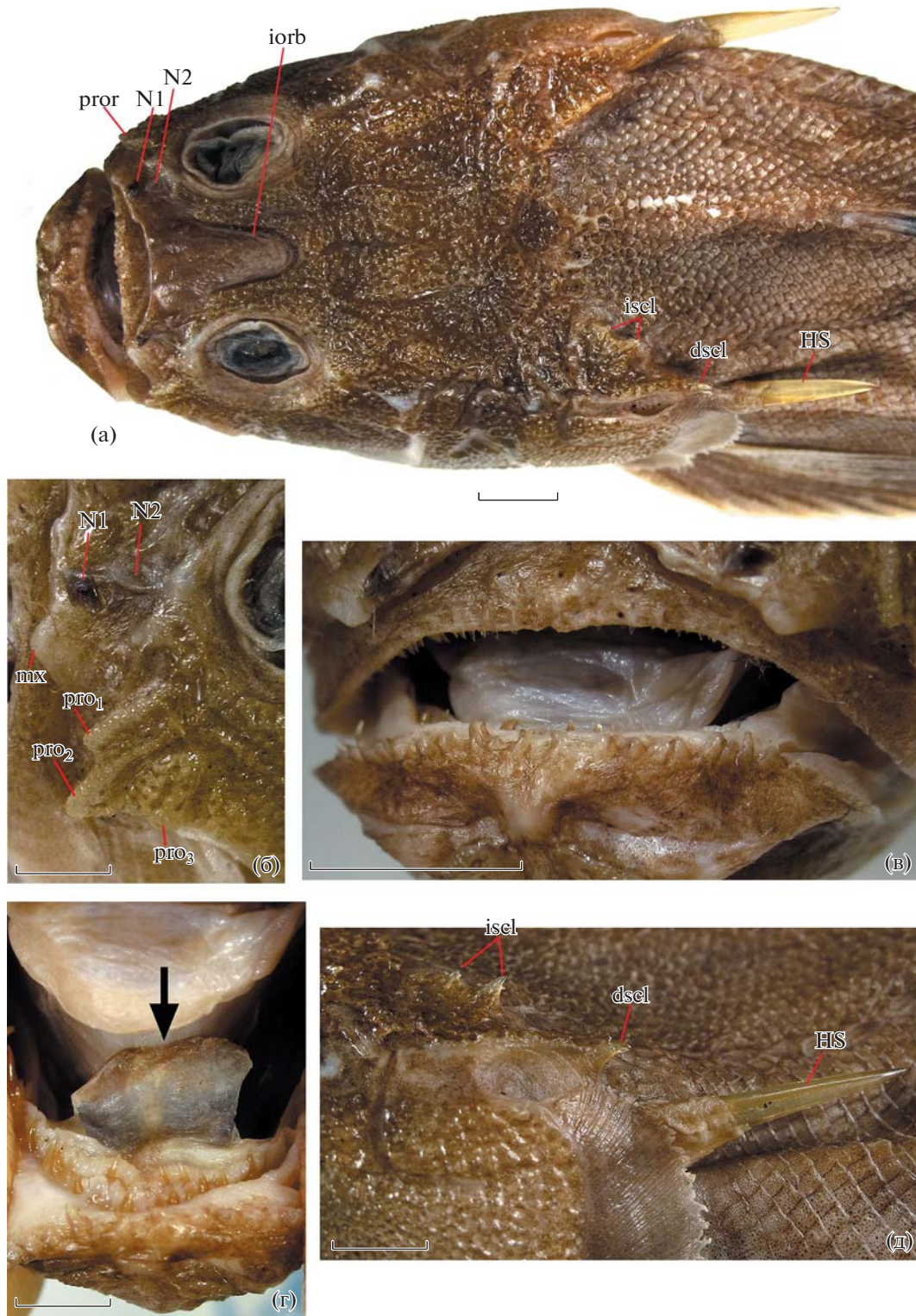


Рис. 2. *Uranoscopus arafurensis* sp. nov., голотип; детали строения: а – голова и предорсальная область, вид сверху; б – верхнебоковая поверхность рыла, в – выросты губ, г – прелингвальный вырост (→), д – шипы supracleithrum и cleithrum. N1, N2 – соответственно передняя и задняя ноздря; dscl – дистальный шип supracleithrum, iorb – межглазничная ямка, iscl – шипы внутреннего края supracleithrum, HS – клейтральный шип, mx – наружный выступ головки maxillare, pro₁₋₃ – преорбитальные шипы с первого по третий, pror – преорбитальный отдел lacrimale. Масштаб, мм: а, в – 10; б, д – 5; г – 4.

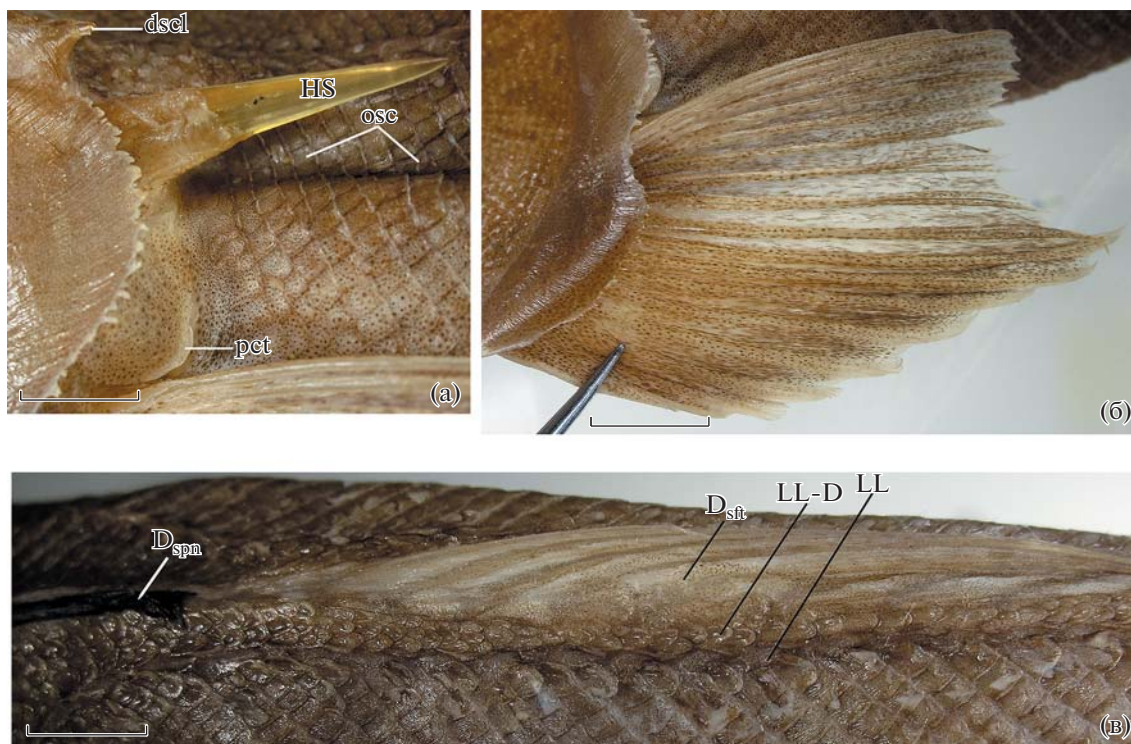


Рис. 3. *Uranoscopus arafurensis* sp. nov., голотип; детали строения: а – кожная лопасть над основанием *P*, б – форма и окраска *P*, в – чешуя между боковой линией и основанием *D*. D_{spn} , D_{st} – соответственно колючая и мягкая часть *D*, LL – туловищный канал боковой линии, LL-D – чешуя между боковой линией и основанием *D*, osc – косые ряды чешуи на боках тела, pct – кожная лопасть над основанием *P*; ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб, мм: а – 5, б – 10, в – 6.

operculum с четырьмя шипами, suboperculum с одним направленным вниз шипом. Дорсальный край operculum прямой. Кожный край жаберной крышки с мелкими выростами. Supracleithrum оканчивается острым шипом и несёт ещё два небольших шипа на внутреннем крае, из них задний несколько крупнее (рис. 2а, 2д). Клейтральный шип длинный и острый (рис. 2д, 3а). Между клейтральным шипом и верхним краем основания *P* имеется короткая мясистая кожная лопасть (рис. 3а). Базиптериальных шипов одна пара.

Спинные плавники снаружи разделены промежутком, в 3.75 раза более коротким, чем длина основания колючей части *D* (2.1 раза в диаметре орбиты); последние два колючих луча скрыты в коже. Грудной плавник, прижатый к телу, достигает вертикали четвертого луча *A*. Верхнезадний край *P* с отчётливой выемкой, его верхние три ветвистых луча одинаковой длины, шестой ветвистый луч самый короткий, девятый – самый длинный (рис. 3б). Длина лучей *V* прогрессивно увеличивается от первого луча к четвёртому, пятый луч немного короче четвёртого. Хвостовой плавник усечённый. Тело покрыто циклоидной чешуей, образующей на боках 51 косой ряд. Преддорсальная область полностью покрыта хорошо развитой, не врастающей чешуёй вплоть до зад-

него края черепа. Между боковыми линиями соседних сторон на уровне первого косого ряда чешуи расположено 26 чешуй, между задним краем черепа и началом *D* – 21. В косом ряду между началом *D* и боковой линией 12 чешуй, у начала мягкой части *D* боковая линия подходит близко к дорсальному краю тела и далее идет параллельно ему. Поры боковой линии открываются на коротких (до трёх чешуй длиной) вентральных ответвлениях (в начальной части канала – дорсальных и вентральных), лучше развитых в переднем отделе боковой линии. Непосредственно у начала мягкой части *D* между боковой линией и основанием *D* три ряда чешуй, далее назад быстро переходящих в один (на отдельных коротких участках чешуи вновь образуют два ряда). Чешуя между боковой линией и основанием мягкой части *D* хорошо развита, не врастает в кожу (рис. 3в). Грудь, брюхо, основание *P* и бока тела сразу позади основания *P* голые; между чешуйным покровом боков тела и основанием *A* имеется очень узкий голый участок.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина, высота и максимальная ширина головы соответственно 35.7, 18.6 и 22.1; максимальная высота тела 18.6; длина и минимальная высота хвостового стебля соответственно 12.1 и 10.7; длина первого,

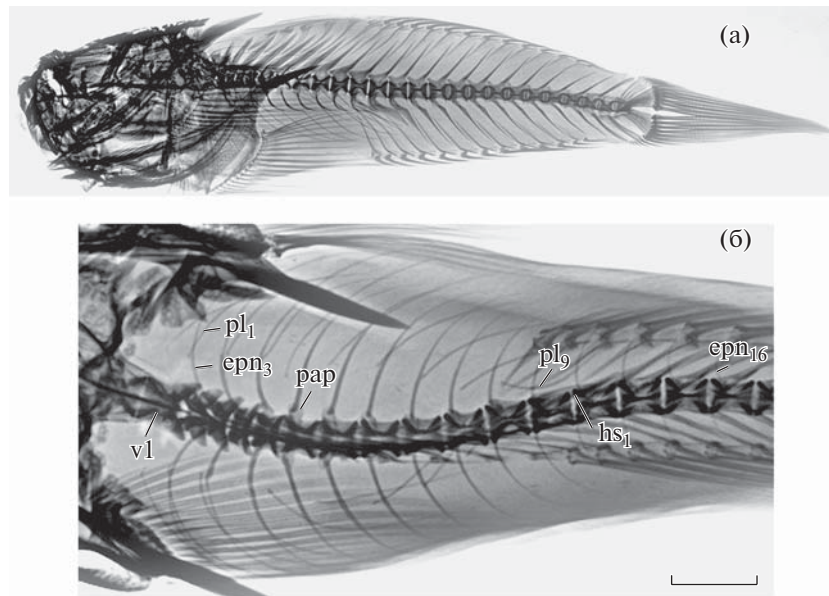


Рис. 4. *Uranoscopus arafurensis* sp. nov., голотип, рентгенограмма: а — общий вид экземпляра *SL* 140 мм, латеральная проекция; б — межмышечные косточки, вентральная проекция; *epn*₃, *epn*₁₆ — соответственно *epineurale* третьего и 16-го (последнее *epn*) позвонков, *hs*₁ — первый *гемапофиз*, *rap* — *парапофиз*; *pl*₁, *pl*₉ — соответственно первое и последнее *pleurale*, *v*₁ — тело первого позвонка. Масштаб: 6 мм.

шестого (наименьшего) и девятого (наибольшего) ветвистых лучей грудного плавника соответственно 21.4, 19.3 и 29.3, брюшного и хвостового плавника — соответственно 18.9 и 22.9; длина рыла 7.1, горизонтальный диаметр орбиты 6.1; ширина межглазничного промежутка и промежутка между затылочными лопастями соответственно 6.1 и 7.1; длина межглазничной ямки 7.5, преорбитальная высота 5.4, ширина головы между верхними концами жаберных отверстий 17.9, длина клейтрального шипа 9.6; длина и максимальная ширина прелингвального выроста соответственно 5.0 и 2.5.

В % длины головы: высота и максимальная ширина головы соответственно 52.0 и 62.0, длина рыла 20.0, горизонтальный диаметр орбиты 17.0, ширина межглазничного промежутка и промежутка между затылочными лопастями соответственно 17.0 и 20.0, длина межглазничной ямки 21.0, преорбитальная высота 15.0, ширина головы между верхними концами жаберных отверстий 50.0, длина клейтрального шипа 27.0, длина и максимальная ширина прелингвального выроста соответственно 14.0 и 7.0.

Рентгенограмма (рис. 4). Невральный отросток первого позвонка укорочен. Эпиневралии развиты лучше плевралей. Эпиневральных 16 пар (с первого по 16-й позвонок), на первых двух позвонках они прикрепляются к основанию невральных дуг (на рентгенограмме в вентральной проекции не видны), с третьего по пятый позвонок — к телам позвонков, а начиная с шестого позвонка — к пара-

пофизам. Парапофизов шесть пар, они короткие, лопастевидные. Самые задние эпиневралии прикрепляются к основаниям гемальных дуг. Плевралей с третьего по 11-й позвонок тонкие и слабые, лежат свободно вентральнее эпиневральных примерно на середине длины последних (рис. 4б). Первый дорсальный птеригофор пластинчатый, расположен между третьим и четвертым неуропофизами; каждый дорсальный птеригофор расположен в своём интерневральном промежутке. Первые три анальных птеригофора расположены перед первым *гемапофизом*, второй и третий — в промежутке между четвертым и пятым анальными птеригофорами, последующие анальные птеригофоры расположены каждый в своём интергемальном промежутке (рис. 4а), последний анальный птеригофор редуцирован (*stay*). Шестой анальный птеригофор лежит позади *гемапофиза* 14-го позвонка. Тела позвонков со второго по четвертый укорочены (рис. 4б); *презигапофизы* позвонков развиты лучше *постзигапофизов*; *зигапофизы* невральных дуг развиты лучше соответствующих им *зигапофизов* гемальных дуг. Гипуралии слиты в две пластинки, разделённые широкой диастемой; *эпуралий* три.

Окраска фиксированной рыбы однотонно-коричневая, светлеющая на брюшной поверхности туловища, где пигментация представлена разрозненными меланофорами на белом фоне (рис. 1). Грудные плавники густо пигментированы коричневыми меланофорами, значительно более развитыми в основаниях лучей и в нижней половине

плавника (начиная с 10-го ветвистого луча), где пигментация одинаково хорошо выражена и на лучах, и на межлучевых перепонках, но более резкая у дистального края. В верхней половине *P* меланофоры менее густые, на лучах выражены намного лучше, чем на межлучевой перепонке, из-за чего невооружённому глазу плавник представляется двуцветным, с более интенсивно окрашенной каймой вдоль задненижнего края (рис. 3б). Колючая часть *D* интенсивно чёрная, кроме белой передней поверхности и основания первого луча. Остальные плавники с мелкими разрозненными коричневыми меланофорами на лучах и иногда на перепонках непосредственно у лучей; в остальном межлучевые перепонки прозрачные. Передняя (трубковидная) ноздря зачернена (рис. 2а, 2б). Кожные участки между покровными костями головы с мелким, неразличимым невооружённым глазом меланофорным крапом. Ротожаберная полость светлая; прелингвальный вырост светлый, его дистальный край черноватый (рис. 2г).

Этимология. Вид назван по его типовому местонахождению (Арафурское море).

ОБСУЖДЕНИЕ

Новый вид характеризуется наличием шипов на *supracleithrum* и выемки верхнезаднего края *P*. Фрике (Fricke, 2018) объединил пять видов с такими признаками (*U. albesca* Regan, 1915; *U. bauchotae* Brüss, 1987; *U. brunneus* Fricke, 2018; *U. dollfusi* Brüss, 1987 и *U. kishimotoi* Fricke, 2018) в монофилетическую группу, которую он назвал “*U. albesca* species complex”. Я не могу согласиться с тем, что эта группа в таком составе является естественной. Наличие шипов на *supracleithrum* свойственно большинству видов рода *Uranoscopus*, кроме *U. cognatus* Cantor, 1849 и *U. sulphureus* Valenciennes, 1832 (Kishimoto, 2001). Наличие выемки *P*, хотя и видоспецифично, но, вероятно, не релевантно в филогенетическом отношении. Фрике (Fricke, 2018) пропустил ещё один вид, характеризующийся наличием выемки на верхнезаднем крае *P*, а именно *U. japonicus* Houttuyn, 1782. Описанный им вид *U. kishimotoi*, по-видимому, близок не к другим видам “комплекса *albesca*”, а к *U. japonicus*, на что указывал ещё Кишимото (Kishimoto, 2001), и к *U. chinensis* Guichenot, 1882. Последний, как и *U. kishimotoi*, имеет трубковидную заднюю ноздрию, но не имеет выемки *P*. От описываемого здесь вида все три перечисленных вида отличаются наличием сетчатого или червевидного тёмного рисунка на светлой дорсальной поверхности тела, хорошо развитыми затылочными долями и растающей, трудноразличимой чешуёй в преддорсальной области (только в задней её части) либо (как правило) её полным здесь отсутствием. Кроме того, *U. kishimotoi* и *U. chinensis* отличаются трубковидной задней ноздрей, *U. kishimotoi* и *U. japonicus* —

только тремя преоперкулярными шипами, и *U. chinensis* — прямым верхнезадним краем *P*.

С другой стороны, *U. albesca*, *U. bauchotae*, *U. dollfusi* и *U. arafurensis* sp. nov. обладают заметным морфологическим сходством, что может отражать их родство, хотя признаков, однозначно свидетельствующих в пользу монофилии всех перечисленных видов, пока не выявлено. Ещё один вид, имеющий выемку *P*, *U. brunneus*, резко отличается от всех вышеперечисленных видов только 12 лучами *A* (против 13–14), гораздо бóльшим числом косых рядов чешуй на теле (62 против 47–55) и шипов *praeperculum* (8 против 4–6), наличием тёмного сетчатого рисунка на дорсальной поверхности тела и однотонно-тёмных *P* (Kishimoto, 2001; Fricke, 2018). Его родство с другими видами, имеющими выемку *P*, нуждается в обосновании. *U. arafurensis* sp. nov. отличается от *U. brunneus*, помимо перечисленных выше признаков, также отсутствием затылочных долей, усечённым (против заострённого) задневерхним углом *P*, хорошо заметными выростами нижней губы (трудноразличимы у *U. brunneus*), меньшим числом шипов на внутреннем крае *supracleithrum* (два против пяти) и тем, что второй преорбитальный шип у него заметно длиннее первого и третьего (тогда как у *U. brunneus* длина этих шипов постепенно увеличивается от первого к третьему, и третий значительно длиннее остальных) (Fricke, 2018).

Новый вид хорошо отличается от *U. albesca* из западноафриканских вод, *U. bauchotae* и *U. dollfusi* (красноморские эндемики) полностью очешуенной (от заднего края черепа) преддорсальной областью (рис. 2а), тогда как у сравниваемых видов передняя половина преддорсальной области голая (рис. 5а). Чешуя между боковой линией и основанием мягкой части *D* у нового вида нормально развита, тогда как у вышеперечисленных сравниваемых видов она здесь отсутствует или вырастает в кожу. В отличие от нового вида у *U. albesca* хорошо развиты затылочные доли (рис. 5а) (у *U. bauchotae* и *U. dollfusi* они также слабо развиты: Brüss, 1987), отсутствует кожная лопасть над основанием *P* (этот признак не изучен у красноморских видов), лучше развиты преорбитальные шипы, но слабее — супраклейтральные. По сравнению с *U. albesca* у нового вида больше колючих лучей *D* (V против (III)IV), более прогонистое тело (его максимальная высота составляет 18.6 против 25.0–28.6% *SL*) и более короткий клейтральный шип (3.7 раза в длине головы против 2.4–3.0 раза). Окраска исследованных мною экземпляров *U. albesca* заметно выцвела, но, по-видимому, сходна с таковой у нового вида; меланофорная пигментация *P* у них заметно гуще в нижней половине плавника, где она покрывает и лучи, и перепонку, тогда как в верхней — только лучи (т.е. окраска *P* подобна таковой у нового вида). У *U. dollfusi*, согласно первоописанию (Brüss, 1987), *P* целиком

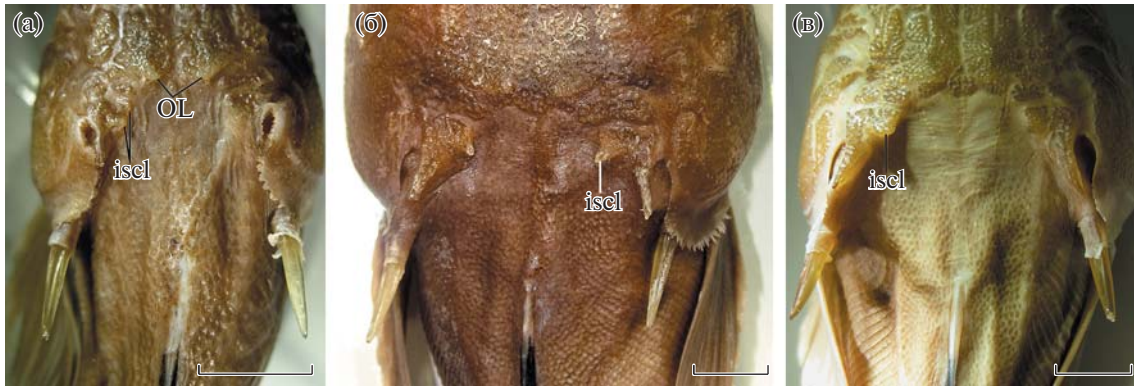


Рис. 5. Задняя часть крыши черепа и предорсальная область: а – *Uranoscopus albesca*, ЗИН № 41008; б, в – *U. affinis* (б – ЗИН № 36741, о. Хайнань (Санья), чешуя вросшая, доходит до заднего края черепа; в – ЗИН № 38217, Тонкинский залив, чешуйный покров не достигает заднего края черепа). OL – затылочные доли, ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: 10 мм.

светло-коричневые, а у *U. bauchotae* – целиком светлые (от прозрачных до кремово-белых). Помимо этого у *U. dollfusi* и *U. bauchotae* нитевидные выросты губ развиты гораздо лучше, чем у нового вида, а колючая и мягкая часть *D* снаружи слабо обособлены или соединены (Brüss, 1987), тогда как у нового вида они разделены на промежуток в половину диаметра орбиты. У нового вида больше колючих лучей *D* (*V* против *IV*), более прогонистое тело (его максимальная высота составляет 18.6 против 22.0–28.2% *SL*), более короткая и сжатая с боков голова (длина и максимальная ширина составляют 35.7 и 22.1 против 37.2–38.9 и 28.7–33.5% *SL* соответственно), большее расстояние между затылочными долями черепа (7.1 против 4.1–5.3% *SL*), более короткие рыло (7.1 против 9.3–10.5% *SL*) и *V* (18.9 против 21.1–22.7% *SL*) по сравнению с *U. dollfusi* и *U. bauchotae* (Brüss, 1987).

Поскольку я считаю, что наличие выемки *P* не является филогенетически значимым признаком, целесообразно сравнить новый вид и с видами *Uranoscopus*, имеющими прямой верхнезадний край *P*. Среди них новый вид может быть сближен с индо-вест-пацифическими *U. affinis* Cuvier, 1829 (*U. tosae* (Jordan et Hubbs, 1925) является его синонимом: Kishimoto, 2001. С. 3524) и *U. kaianus* Günther, 1880, также имеющими чешую в предорсальной области (у всех прочих видов она голая). В отличие от нового вида у *U. affinis* чешуя в предорсальной области если и доходит до заднего края черепа, то врастает в кожу (рис. 5б, 5в); чешуя между боковой линией и основанием мягкой части *D* – вросшая или редуцированная; прелингвальный вырост лентовидный (варьирует по длине); верхне- и нижнегубные выросты, по крайней мере при *SL* от 90 мм, развиты намного лучше, чем у голотипа *U. arafurensis* sp. nov. *SL* 140 мм, нижнегубные – частично ветвящиеся; только один массивный треугольный шип на

внутреннем крае *supracleithrum* (рис. 5б, 5в); кожная лопасть над основанием *P* отсутствует или зачаточная (в виде слабого гребня). Голова у нового вида более сжата с боков, чем у *U. affinis* (её максимальная ширина 22.1 против 27–29% *SL*), и тело более прогонистое (максимальная высота 18.6 против 21–26% *SL*). Окраска тела *U. affinis* похожа на таковую у нового вида, но общий фон в целом светлее, в предорсальной области иногда (чаще у молоди) прослеживается тонкий сетчатый рисунок; плавники (кроме *D*) гораздо светлее, лучи *P* покрыты разрозненными меланофорами, трудноразличимыми невооружённым глазом (в верхней половине плавника – только в основании, а в нижней – по всей длине), на *C* меланофоры обычно сильно сгущаются к дистальным концам лучей (иногда только средних) так, что край плавника у фиксированных рыб выглядит черноватым. *U. kaianus* отличается от описываемого вида помимо формы *P* вросшей чешуёй в предорсальной области, заострённым или лентовидным прелингвальным выростом, единственным шипом на внутреннем крае *supracleithrum*, более коротким клейтральным шипом (4.1–4.6 раза в длине головы) и окраской дорсальной поверхности головы и тела, несущей мелкие белые пятна или (редко) тонкий сетчатый рисунок (*P* коричневый) (Kishimoto, 1984, 2001). Кроме того, Кишимото (Kishimoto, 1984. Tabl. 1) указывает для синтипов *U. kaianus* 10 ветвистых лучей *C* (против 9 у нового вида).

В целом новый вид имеет наиболее развитый чешуйный покров в предорсальной области и под основанием *D* по сравнению со всеми другими видами рода и легко может быть отличён от всех известных видов по комбинации иных признаков, приведённой в диагнозе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Индо-Вост-Пацифики и сравнительный анализ выполнялись в рамках тем государственного задания № 0149–2018–0009 и 0109–2018–0076 соответственно; описание нового вида поддержано Российским научным фондом, грант № 19–14–00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Brüss R.* 1987. Two new species of *Uranoscopus* Linnaeus, 1758, from the Red Sea: *U. dollfusi* n. sp. and *U. bauchotae* n. sp. // Bull. Mus. Natl. Hist. Natl. Ser. 4. V. 8. Sect. A. № 4. P. 955–967.
- Fricke R.* 2018. Two new species of stargazers of the genus *Uranoscopus* (Teleostei: Uranoscopidae) from the western Pacific Ocean // Zootaxa. V. 4476. № 1. P. 157–167.
- 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 01/2020).
- Kishimoto H.* 1984. Redescription and lectotype designation of the stargazer, *Uranoscopus kaianus* Günther // Copeia. № 4. P. 1009–1011.
- Kishimoto H.* 2001. Uranoscopidae Stargazers / Eds. Carpenter K.E., Niem V. // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 6. Bony fishes. Part 4. (Labridae to Latimeriidae), estuarine crocodiles, sea turtles, sea snakes and marine mammals. Rome: FAO. P. 3519–3531.
- Randall J.E., Arnold R.J.* 2012. *Uranoscopus rosette*, a new species of stargazer (Uranoscopidae: Trachinoidei) from the Red Sea // Aqua, Internat. J. Ichthyol. V. 18. № 4. P. 209–218.
- Vilasri V.* 2013. Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes) // Mem. Grad. Sci. Fish. Sci. Hokkaido Univ. V. 55. № 1/2. P. 1–106.

УДК 597.5 Zoarcidae

ОПИСАНИЕ НОВОГО ВИДА ПЕЛАГИЧЕСКОЙ БЕЛЬДЮГИ *MELANOSTIGMA LAZAREVI* SP. NOVA (ZOARCIDAE) ИЗ МОРЯ ДЮРВИЛЯ (ЮЖНЫЙ ОКЕАН)

© 2020 г. М. В. Орловская¹ *, А. В. Балужкин¹

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: Maria.Orlovskaya@zin.ru

Поступила в редакцию 17.03.2020 г.

После доработки 20.03.2020 г.

Принята к публикации 23.03.2020 г.

Описан новый вид *Melanostigma lazarevi* sp. n. из моря Дюрвиля (Южный океан). Новый вид отличается от других видов меланостигм оригинальной комбинацией признаков в строении боковой линии головы (разрыв супратемпоральной комиссуры с потерей медиальных сегментов, отсутствием пор и наличием двух (вместо одного) сегментов в темпоральном канале), особенностями окраски, а также рядом счётных признаков осевого скелета.

Ключевые слова: новый вид *Melanostigma lazarevi* sp. n., пелагические бельдюги, таксономия, море Дюрвиля, Южный океан.

DOI: 10.31857/S0042875220050033

Меланостигмы, или пелагические бельдюги, рода *Melanostigma* Günther обитают во всех океанах Земли, кроме Северного Ледовитого (McAllister, Ressa, 1964; Bussing, 1965; McAllister et al., 1981; Anderson, 1986, 1988, 1990; Nakamura, 1986; Møller, Anderson, 2015; Балужкин, Моганова, 2018; Балужкин, Орловская, 2019; Орловская, Балужкин, 2019). В Южном океане они известны главным образом из Кергеленской зоогеографической подобласти (о-ва Принс-Эдуард и Крозе, острова и банки Кергеленского плато, о. Маккуори) и из Западноантарктической зоогеографической провинции Гляциальной подобласти Антарктики (острова моря Скотия и север Антарктического п-ова). Что же касается Континентальной провинции Гляциальной подобласти Антарктики, которая включает в себя все окраинные моря Антарктиды, то здесь были известны лишь единичные находки меланостигм. Рыбы были обнаружены в морях Рисер-Ларсена (Anderson, 1988), Беллинсгаузена (Балужкин и др., 2012) и Росса (Clark et al., 2010).

При разборе некаталогизированных ихтиологических коллекций ЗИН РАН нам удалось обнаружить два десятка меланостигм, которые были пойманы на одной научной станции в море Дюрвиля (Восточная Антарктида) во время морской экспедиции Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) на научно-промысловом судне “Мыс Юноны” в 1981 г. Детальное изучение по-

казало, что они относятся к новому виду пелагических бельдюг – *Melanostigma lazarevi* sp. nov., описанию которого посвящена настоящая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В сравнительных целях использованы типовые экземпляры следующих видов *Melanostigma*, хранящиеся в фондовой коллекции ЗИН РАН: *M. inexpectatum* Parin (№ 42640 – голотип), *M. japonicum* Balushkin (BSKU 44840 – голотип); *M. kharini* Balushkin et Moganova (№ 56163–56164 – 3 экз., типовая серия); *M. meteori* Balushkin et Moganova (№ 56303, 45933 и 45934 – 5 экз., типовая серия); *M. olgae* Balushkin et Moganova (№ 56159 и 45931 – 7 экз., типовая серия); *M. orientale* Tomimaga (рентгенограмма голотипа); *M. thalassium* Orlovskaya et Balushkin (№ 56395 – 5 экз., типовая серия); *M. vitiazi* Parin (№ 44000 – голотип). Более подробно данные этикеток этих рыб даны в предшествующих работах (Tomimaga 1971; Парин, 1977, 1979; Balushkin et al., 2011; Балужкин, Моганова, 2017, 2018; Балужкин, Орловская, 2019; Балужкин, 2019; Орловская, Балужкин, 2019).

Поскольку ранее меланостигмы из окраинных морей Антарктиды идентифицировались как *M. gelatinosum* Günther, для сравнения привлечены также следующие экземпляры этого вида из коллекции ЗИН РАН: № 48064 – 1 экз., Тихий океан, у побережья Чили, 42°24' ю.ш. 74°45' з.д., глубина 470–440 м, НПС “Академик Книпович”,

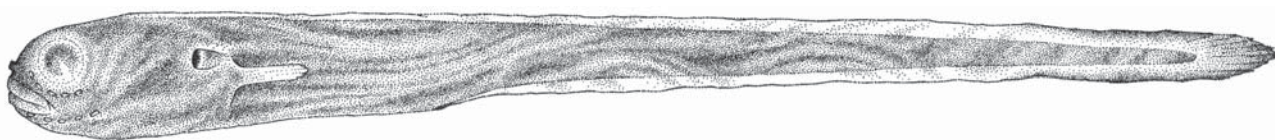


Рис. 1. Меланостигма Лазарева *Melanostigma lazarevi* Orlovskaya et Balushkin sp. n.: голотип ЗИН № 56419 — TL 130 мм, SL 122 мм, море Дюрвиля, $66^{\circ}15'0''$ ю.ш. $144^{\circ}35'6''$ в.д., глубина 370–400 м.

рейс 12, тр. 128, 26.02.1973 г., коллекторы В.Н. Ефременко, В.П. Природина; № 56512 — 4 экз., НПС “Академик Книпович”, Юго-Восточная Пацифика, у западного побережья о-ва Чилоэ (Чили), $42^{\circ}24'3''$ ю.ш. $74^{\circ}45'2''$ в.д., глубина 470–440 м, трал № 128 (40), 26.02.1973 г., коллекторы В.Н. Ефременко, В.П. Природина; № 56513 — 2 экз., НПС “Академик Книпович”, Юго-Восточная Пацифика, у западного побережья о-ва Чилоэ (Чили), $40^{\circ}12'4''$ ю.ш. $74^{\circ}11'9''$ в.д., глубина 560–510 м, трал № 169 (81), 05.03.1973 г., коллекторы В.Н. Ефременко, В.П. Природина.

При описании нового вида мы следовали схеме, применявшейся в наших предыдущих публикациях (Балушкин, Моганова, 2017, 2018; Балушкин, Орловская, 2019). Число лучей в хвостовом плавнике подсчитывали по снимкам, полученным на рентгенографической установке ПРДУ-02. Число лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках у паратипов не подсчитывали из-за мелких размеров рыб и слабого выявления лучей при рентгеновском облучении, а определяли по формулам: $D = vert. - 5$, $A = vert. - 20$, где $vert.$ — общее число позвонков. Важно отметить, что ранние данные литературы о числе лучей в D и A следует использовать с осторожностью, учитывая, что иногда в счёт включали половину хвостовых лучей (подробнее о разных методиках подсчёта см.: Парин, 1977). Измерения позвонков выполняли по четырём передним туловищным позвонкам (с 5-го по 8-й). Жаберные тычинки на 1-й жаберной дуге ($sp. br.$) и лучи в грудном плавнике (P) подсчитывали только с правой стороны тела. Рисунки выполнены первым автором. В описании первая цифра относится к голотипу, цифры в скобках — к паратипам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Melanostigma lazarevi Orlovskaya et Balushkin sp. n. — меланостигма Лазарева

(рис. 1)

Голотип: ЗИН № 56419 — TL 130 мм, SL 122 мм, НПС “Мыс Юноны”, море Дюрвиля, $66^{\circ}15'0''$ ю.ш. $144^{\circ}35'6''$ в.д., глубина 370–400 м, трал № 25, 13.02.1981 г., коллектор В.П. Чеблук.

Паратипы: ЗИН № 56420 — 9 экз., TL 103–129 мм, SL 99–113 мм пойманы вместе с голотипом.

Дополнительный материал (не включён в типовую серию из-за плохого состояния рыб): ЗИН № 56515 — 10 экз., TL 123, 121, 121, 117, 115, 114, 112, 107, 102 и 101 мм, SL 115, 114, 116, 112, 111, 108, 108, 102, 96 и 97 мм пойманы вместе с голотипом.

Диагноз. Супратемпоральная комиссура прервана посередине между латеральными сегментами (сенсами), её медиальные сенсы отсутствуют; нет поры в темпоральном канале; невромасты боковой линии тела не различимы; жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге 27–31, из них в наружном ряду 13–14, во внутреннем — 14–17; в грудном плавнике 8–10 лучей; позвонков 87–90, из них туловищных 18–21, хвостовых 68–71; длина верхней челюсти 4.1–6.3% SL ; верхняя губа сростается с рылом; передние туловищные позвонки слабо ассиметричные, длина передней части центра позвонков (от 5-го до 8-го) составляет 71–85% длины его задней части; тело тёмное, но небольшой покрывающий его железистый слой светлый, полупрозрачный.

Основные счётные признаки (таблица). D 87 (82–85), A 70 (67–70), P 9 (8–10), $vert.$ $21 + 69 = 90$ ($18-21 + 68-71 = 87-90$), C 10 (10), жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге в наружном ряду $0 + 14 = 14$ ($0-1 + 13-14 = 13-14$), во внутреннем — $1 + 15 = 16$ ($0-1 + 13-16 = 14-17$), до двух рядов мелких конических зубов у симфиза челюстей.

Тело низкое, сильно удлинённое и утончённое к концу, его максимальная высота располагается на вертикали задней части головы и составляет 9.5 (8.3–11.8)% SL . Хвостовой плавник утончён к концу. Кожа нежная полупрозрачная подвижная, с тонким развитым желеобразным слоем, без чешуи. Голова небольшая, содержится 7.4 (6.8–8.9) раза в TL , рыльный подъём очень крутой. Рот конечный, разрез рта слегка косой. Задний край верхней челюсти заходит снизу за вертикаль переднего края зрачка. Одна пара ноздрей с трубками, окрашенными в чёрный цвет, их продольный диаметр примерно в два раза больше такового 1-й поры (pio_1) надглазничного канала боковой линии.

Жаберное отверстие небольшое, расположено выше верхнего края грудного плавника примерно на расстояние в 1.5 своего вертикального диаметра. Жаберных лучей 6. Жаберные тычинки одно-

Морфометрические признаки типовой серии <i>Melanostigma lazarevi</i> sp. n.		Парагипы № 56420 — 9 экз.												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9				
Признак	Голотип № 56419													
<i>TL</i> , мм	130.7	119.0	113.8	106.5	117.6	115.2	104.7	129.4	108	103.3				
<i>SL</i> , мм	122.7	113.0	110.3	98.6	112	108.3	100.0	122.4	102.3	99.3				
		B % SL												
<i>h</i>	7.5	7.0	8.1	8.0	7.0	8.2	8.4	—	6.4	8.7				
<i>aA</i>	35.9	33.3	38.1	34.7	36.2	37.6	33.4	36.4	37.1	36.8				
<i>pA</i>	71.6	71.9	65.5	72.9	68.5	69.3	70.9	68.5	67.7	69.4				
<i>IBrA</i>	19.8	22.1	23.0	17.6	21.8	23.3	16.5	23.1	26.6	20.6				
<i>IP</i>	7.3	7.0	8.5	10.9	8.8	11.0	9.7	9.6	10.9	9.3				
<i>BrP</i>	2.0	1.9	2.0	1.9	1.7	1.4	2.6	1.6	1.5	1.5				
<i>dBr</i>	2.0	1.2	1.3	1.4	1.1	1.5	1.7	1.1	1.0	1.2				
<i>H</i>	9.5	9.7	10.6	10.8	10.1	11.0	9.9	8.3	9.6	11.8				
<i>c</i>	14.3	12.5	14.4	15.1	11.8	12.9	15.5	13.8	14.6	14.4				
<i>wc</i>	5.5	5.6	6.3	6.7	5.8	6.7	7.8	5.6	7.1	6.6				
<i>ch</i>	9.5	9.6	10.8	10.0	9.5	9.8	9.7	9.2	8.8	10.7				
<i>Imx</i>	5.6	4.1	5.3	5.8	4.2	4.5	5.7	4.7	5.3	6.3				
<i>ao</i>	3.6	3.5	3.3	4.2	2.9	3.0	3.8	2.6	2.8	3.4				
<i>io</i>	4.9	5.0	5.3	6.0	4.6	5.4	5.6	4.3	5.2	4.8				
<i>o</i>	4.3	4.5	5.8	5.1	5.1	4.7	5.2	4.1	4.8	5.1				
		Счётные признаки												
<i>D</i>	87	(85)	(85)	(84)	(84)	(83)	(82)	(82)	(82)	(83)				
<i>A</i>	70	(70)	(70)	(69)	(69)	(68)	(67)	(67)	(67)	(68)				
<i>P</i>	9	8	10	10	8	8	8	8	8	8				
<i>C</i>	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	—	2 + 4 + 4 = 10	—	—	—	—				

Окончание таблицы

Признак	Голотип № 56419	Парагипы № 56420 – 9 экз.								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>sp.br. ant.</i>	0 + 14 = 14	0 + 13 = 13	1 + 13 = 14	0 + 13 = 13	0 + 14 = 14	0 + 14 = 14	0 + 14 = 14	0 + 14 = 14	0 + 14 = 14	0 + 14 = 14
<i>sp.br. post.</i>	1 + 15 = 16	1 + 16 = 17	0 + 16 = 16	1 + 13 = 14	1 + 16 = 17	1 + 15 = 16	1 + 15 = 16	1 + 15 = 16	1 + 15 = 16	1 + 15 = 16
<i>CIO</i>	5/5	5/5	5/5	4/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5
<i>CPM</i>	5/5	5/4	5/5	4/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5
<i>CSO</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>CT</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>CST</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>vert.</i>	21 + 69 = 90	20 + 70 = 90	19 + 71 = 90	20 + 69 = 89	19 + 69 = 88	18 + 69 = 87	19 + 68 = 87	19 + 68 = 87	19 + 68 = 87	19 + 69 = 88
Индексы										
<i>TL/c</i>	7.4	8.4	7.2	7.1	8.9	8.2	6.8	7.7	7.2	7.2
<i>TL/ch</i>	11.3	10.9	9.6	10.8	11.1	10.9	10.8	11.6	12.0	9.7
<i>TL/h</i>	14.2	15.1	12.8	13.5	15.1	12.9	12.5	-	16.6	12.0
<i>TL/aA</i>	3.0	3.2	2.7	3.1	2.9	2.8	3.1	2.9	2.8	2.8
<i>TL/IP</i>	14.7	15.1	12.1	10.0	11.9	9.7	10.8	11.0	9.6	11.2
<i>TL/IBrA</i>	5.4	4.8	4.5	6.1	4.8	4.6	6.3	4.6	4.0	5.0
<i>c/IP</i>	2.0	1.8	1.7	1.4	1.3	1.2	1.6	1.4	1.3	1.6
<i>c/o</i>	3.3	2.8	2.5	3.0	2.3	2.7	3.0	3.4	3.0	2.8
<i>IBrA/c</i>	1.4	1.8	1.6	1.2	1.8	1.8	1.1	1.7	1.8	1.4

Примечание. *TL* – абсолютная длина, *SL* – стандартная длина, *h* – высота тела у начала анального плавника (включая спинной плавник), *aA* – антеанальное расстояние, *pA* – постанальное расстояние (до конца лучей *C*), *IBrA* – расстояние от заднего края жаберного отверстия до середины ануса, *IP* – длина грудного плавника, *BrP* – расстояние от нижнего края жаберного отверстия до основания 1-го луча грудного плавника, *dBr* – горизонтальный диаметр жаберного отверстия, *H* – максимальная высота тела на вертикали задней части головы; *с*, *ис* – длина и ширина головы, *ch* – высота головы через середину глаза, *lmx* – длина верхней челюсти, *ao* – длина рыла, *io* – ширина межглазничного расстояния, *o* – продольный диаметр орбиты; *D*, *A*, *P* – число лучей в спинном, анальном и грудном плавниках (в скобках – рассчитано по формулам: $D = vert. - 5$, $A = vert. - 20$, где *vert.* – общее число позвонков), *C* – число лучей в хвостовом плавнике (лучи на *eruptae* + лучи на общей гипуральной пластинке), *sp.br. ant.* – число жаберных тычинок во внешнем (наружном) ряду 1-й жаберной дуги, *sp.br. post.* – то же во внутреннем ряду; *CIO*, *CPM*, *CSO*, *CT*, *CST* – число сейсмоденсорных пор соответственно в подглазничном, предкрышечно-нижнечелюстном, надглазничном, височном каналах и надвисочной комиссуре; *vert.* – общее число позвонков (туловищные + хвостовые).

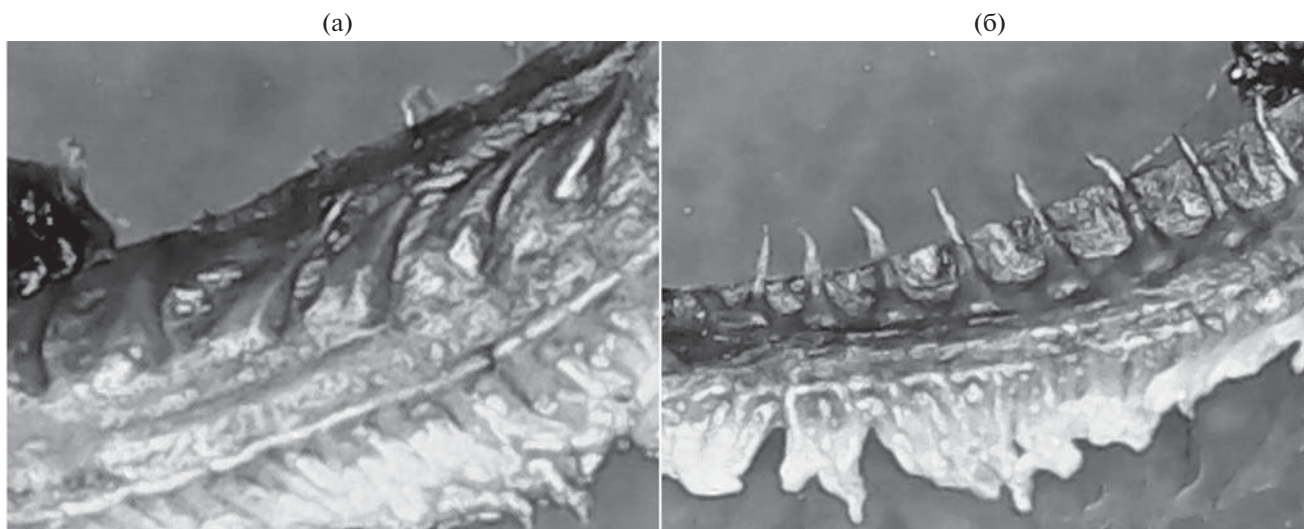


Рис. 2. Жаберные тычинки внешнего (а) и внутреннего (б) рядов на нижней части 1-й жаберной дуги у паратипа *Melanostigma lazarevi* (ЗИН № 56420, TL 104.7 мм).

вершинные, очень длинные (длина наибольшей из них в наружном и внутреннем ряду составляет 10% длины нижней части жаберной дуги) (рис. 2).

Челюстные зубы конические, их размеры уменьшаются кзади; на ргаемахилларе до двух рядов у симфиза челюстей, далее в один ряд. Есть зубы на сошнике и на нёбных костях, они мелкие, скрыты в коже. У голотипа при взгляде снизу зубы на ргаемахилларе не видны, три крупных нижнечелюстных зуба наружного ряда с каждой стороны не скрыты за губами и направлены вверх и слегка вперёд.

Рентгенограмма. Позвонков до 1-го птеригофора $D\ 5$ (3–5), впереди 1-го хвостового позвонка 2 (1–2) птеригофора, поддерживающих первые лучи анального плавника. Позвонки амфицельные, с высокими невральными дугами, снабжёнными крупными сочленовными отростками (*zygapophyses*). Презигапофизы позвонка налегают сверху на постзигапофизы предшествующего позвонка. Парапофизы видны обычно с 3-го позвонка. Верхние и нижние рёбра (*epipleuralia* и *pleuralia*) начинаются с 3-го позвонка и заканчиваются не далее 9-го позвонка.

С уростилярным позвонком ($pu1 + u1$) слиты две гипуральные пластинки: эпаксиальная и гипаксиальная, обе несут по 4 (4) луча хвостового плавника. *Epirale* одно, слабо окостеневающее, кость нависает над задней частью предуростилярного позвонка (*preurale* 2). *Epirale* поддерживает два верхних луча *C*, которые в отличие от остальных лучей хвостового плавника значительно смещены вперёд примерно до вертикали середины уростиля. Нет верхнего остистого отростка на предуростилярном позвонке.

Сейсмоденситивная система головы состоит из парных супраорбитального (*CSO*), инфраорбитального (*CIO*), темпорального (*CT*) и преоперкуло-мандибулярного (*CPM*) каналов и непарной супратемпоральной комиссуры (*CST*). Первые три канала соединяются между собой позади глаза. Преоперкуло-мандибулярные каналы обособлены, не имеют связи ни между собой, ни с темпоральными каналами; супраорбитальные каналы не связаны друг с другом (корональная комиссура отсутствует). Супратемпоральная комиссура прервана посередине с потерей медиальных сегментов. В *CPM* и в *CIO* по пять (четыре–пять) пор с каждой стороны, в обоих каналах поры относительно небольшие. Не имеет пор *CT* и *CST*. В *CSO* одна пора – первая назальная (*psol*), расположенная впереди и немного медиальнее ноздри.

Структурные элементы каналов, изученные у паратипов № 56420 (3-й и 6-й экз.) (рис. 3): в *CSO* четыре сенса (*SOI* (=nasale), *SOII*, *SOIII* и *SOIV*); в *CIO* девять сенсов, из них три в *lacrimale* (*IOI–IOIII*) и шесть, соответствующих инфраорбитальным костям (*infraorbitale* 2–*infraorbitale* 6). В *CT* три сенса: *CTI* и *CTII* в *ptericum* и *CTIII* (*tabulare temporale*), от места сочленения последних отходит *CST*. В *CPM* пять сенсов (*PM I–PMV*), все на нижней челюсти. В *CST* по одному сенсу (*tabulare parietale* – *STI*) с каждой стороны головы, медиальные сенсы комиссуры (*tabularia supraoccipitale* – *STII*) отсутствуют. *Tabulare parietale* и *tabulare temporale* не срастаются с костями черепа.

Измерения, в % с: ширина головы 38.6 (38.8–52.1), высота головы 65.9 (60.4–80.3), длина верхней челюсти 39.2 (32.6–44.1), длина рыла 25.0 (18.9–27.7), ширина межглазничного расстоя-

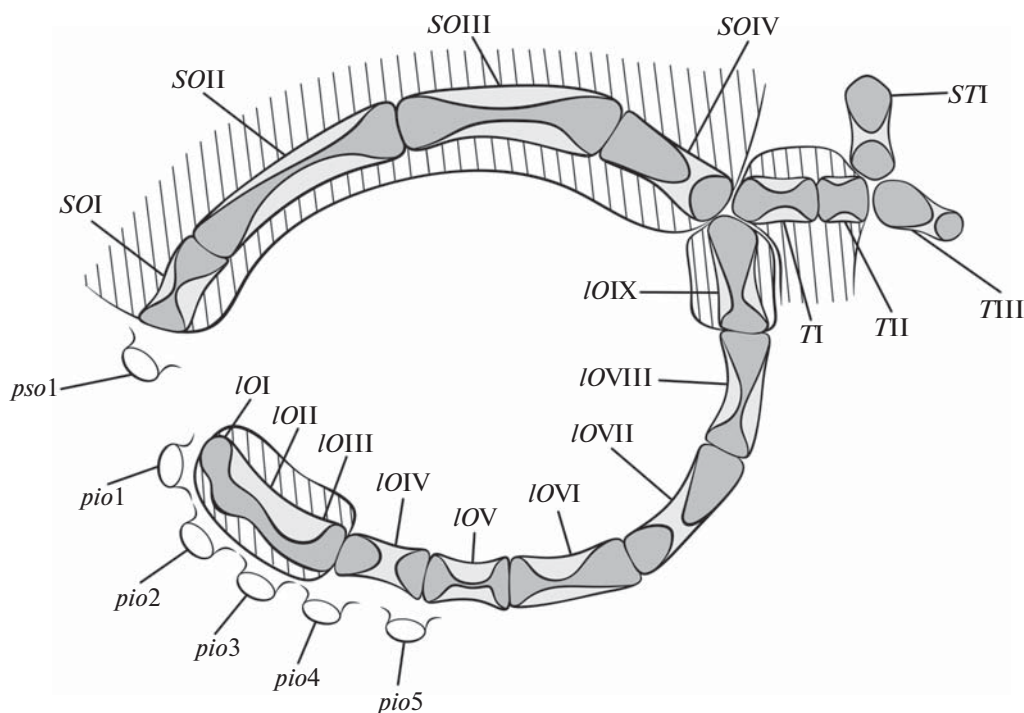


Рис. 3. Схема расположения сейсмодатчиков верхней части головы у *Melanostigma lazarevi* (паратип № 56420 – TL 106.5 мм): *pso1* и *SOI–SOIV* – первая пора и сенсы супраорбитального канала (*CSO*), *pio1–pio5* и *IOI–IOIX* – первые 5 пор и сенсы инфраорбитального канала (*CIO*), *TI–TIII* – сенсы темпорального канала (*CT*), *STI* – латеральный сенсор супратемпоральной коммиссуры (*CST*).

яния 34.1 (31.4–42.1), продольный диаметр орбиты 30.1 (29.6–43.2). Измерения типовых экземпляров в % *SL* приведены в таблице.

О к р а с к а. Сквозь полупрозрачный светло-серый с голубым отливом железистый слой ясно просвечивается широкая тёмная срединная часть туловища. Рыло, верхняя и нижняя челюсти светло-коричневые. Трубочки ноздрей чёрные. Хвостовая часть тела с узкой тёмной каймой, охватывающей кончики лучей спинного, анального и хвостового плавников. Хвостовой плавник светло-коричневый. Грудные плавники светлые. Ротовая и жаберная полости чёрные, включая дыхательные перепонки; жаберные лепестки белые, жаберные тычинки наружного и внутреннего ряда разделены высокой кожной плёнкой коричневого цвета. Перитонеум чёрный. Чёрное окаймление у ануса.

Э т и м о л о г и я. Вид назван именем прославленного российского мореплавателя Михаила Петровича Лазарева (1788–1851). Ему вместе с другим знаменитым российским флотоводцем Фадеем Фадеевичем Беллинсгаузеном (1778–1852) принадлежит честь открытия Антарктического материка. Это случилось 200 лет назад, 28 января (16 января по старому стилю) 1820 года на широте 69°21'28" и долготе 2°14'50" во время русской кругосветной военно-морской экспедиции 1819–1821 гг.

Распространение, биология. Новый вид известен только по типовой серии, пойманной в мезобентали моря Дюрвиля на глубинах 370–400 м. Как мы уже отмечали выше, в высоких широтах Южного океана меланостигмы ловились крайне редко. Так, в море Росса меланостигмы, идентифицированные как *Melanostigma* sp., были впервые отмечены лишь в 2010 г. (Clark et al., 2010), но не были упомянуты в двух предшествующих фаунистических обзорах рыб этой акватории (Eastman, Hubold, 1999; Donnelly et al., 2004). Поскольку единичные находки в морях Содружества, Росса и Беллинсгаузена не были изучены с морфологической точки зрения, то у нас пока нет каких-либо серьёзных оснований предполагать их принадлежность к новому виду.

Голотип *M. lazarevi* – самка, в яичнике которой насчитывается более полусотни икринок жёлтого цвета диаметром 0.7–1.0 мм (рис. 4). Размер икры и тот факт, что яичник занимает не более половины брюшной полости, указывают на III–IV стадию зрелости. У североатлантической меланостигмы *M. atlanticum*, имеющей сходную абсолютную плодовитость (36–56 икринок), диаметр отложенной икры составляет уже 3.8–3.9 мм, а яичник занимает всю брюшную полость (Silverberg et al., 1987). Раннее созревание при *TL* < 140 мм позволяет нам отнести меланостигму Лазарева к



Рис. 4. Вскрытая полость тела с гонадами у голотипа *Melanostigma lazarevi*; диаметр икринок 0.7–1.0 мм.

группе карликовых представителей рода, включающей в себя на сегодняшний день шесть видов: *M. bathium* Bussing, *M. atlanticum*, *M. inexpectatum*, *M. orientale*, *M. pammelas* Gilbert и *M. thalassium*.

Сравнительные замечания. Новый вид входит в группу малопозвонковых пелагических бельдюг, у которых среднее число позвонков < 90, и это число является обычно верхним пределом видовой изменчивости. К настоящему времени группа включает следующие виды: *M. bathium*, *M. gelatinosum*, *M. lazarevi* sp. n., *M. meteori* и *M. pammelas*. Поскольку для группы ранее был установлен более высокий верхний порог вариации (vert. до 94.: Балушкин, Моганова, 2017), то при уменьшении этого порога из неё исключаются виды *M. olgae* (vert. 90–93, в среднем 91.5) и *M. vitiazi* (у голотипа vert. 94). В группе малопозвонковых видов по отсутствию медиальных сегментов в супратемпоральной комиссуре новый вид хорошо отличается от *M. bathium*, *M. gelatinosum* и *M. meteori*; по отсутствию поры в темпоральном канале – от *M. gelatinosum* и *M. meteori*; по отсутствию корональной комиссуры – от *M. gelatinosum* и *M. pammelas*. От *M. gelatinosum* новый вид отличается также большим общим числом позвонков (87–90 против 82–85 у *M. gelatinosum*), а от *M. pammelas* – менее асимметричными передними туловищными позвонками (*lva/lvp* 71.0–85.0 против 60.0–67.0% у *M. pammelas*) (Балушкин, Моганова, 2017. Табл. 1).

Общая форма тела, отсутствие медиальных сегментов в супратемпоральной комиссуре и поры в темпоральном канале сближает новый вид

с талассной меланостигмой *M. thalassium* из Юго-Восточной Атлантики. Внешне виды хорошо отличаются окраска тела: у нового вида поверхностный железистый слой туловища светлый, а у талассной меланостигмы – тёмный и практически непрозрачный. Оба вида различаются общим числом позвонков (87–90 у *M. lazarevi* против 90–92 у *M. thalassium*), причём различия статистически достоверны ($p = 0.002$): t -критерий Стьюдента равен 3.87 при его критическом значении 2.145 ($p < 0.05$). Поскольку меланостигма Лазарева обнаружена значительно южнее (66° ю.ш.), чем талассная меланостигма (33° ю.ш.), то такие различия в общем числе позвонков трудно объяснить в свете закона Джордена. Можно лишь предполагать, что знание температурных условий, при которых проходит онтогенетическое развитие этих видов, поможет понять данный феномен.

От всех изученных нами видов меланостигм *M. lazarevi* отличается наличием двух (вместо одного) сегментов (сенсов П1 и П2) в темпоральном канале.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны коллектору В.П. Чеблукову (ТИНРО) за сбор материала, а также В.И. Шпаку и В.В. Жуку (ПГНИУ) за передачу и доставку из Владивостока в Санкт-Петербург коллекции антарктических рыб, собранной в экспедициях ТИНРО в 1980-е гг. Авторы признательны С.А. Евсеенко (ИО РАН) за ценные замечания при обсуждении рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкин А.В.* 2019. Описание нового вида пелагической бельдюги *Melanostigma japonicum* sp. nova (Zoarcidae) от тихоокеанского побережья юга Японии с ключом для определения видов рода из Тихого океана и сопредельных акваторий Индийского и Южного океанов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 3. С. 251–256. <https://doi.org/10.1134/S0042875219030019>
- Балушкин А.В., Моганова М.В.* 2017. Новый вид пелагической бельдюги рода *Melanostigma* (Zoarcidae) из западной Антарктики // *Там же*. Т. 57. № 2. С. 131–136. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020011>
- Балушкин А.В., Моганова М.В.* 2018. *Melanostigma khari-ni* sp. nov. (Zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // *Там же*. Т. 58. № 2. С. 139–143. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020029>
- Балушкин А.В., Орловская М.В.* 2019. *Melanostigma meteoris* sp.n. (Zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с банки Метеор (юго-восточная Атлантика) с замечаниями о полимеризации боковых линий тела у бельдюговых рыб // *Там же*. Т. 59. № 2. С. 127–136. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020036>
- 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, Срутакантоидеи, Ртиличтиидеи и Запроридеи. Подотряд Icosteoidae, семейство Icosteidae // *Исследования фауны морей*. Т. 71 (79). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 195 с.
- Орловская М.В., Балушкин А.В.* 2019. Описание нового вида пелагической бельдюги *Melanostigma thalassium* sp. nov. (Zoarcidae) с Китового хребта (юго-восточная Атлантика) и ключ для определения видов рода из Атлантического океана // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 5. С. 499–506. <https://doi.org/10.1134/S004287521905014X>
- Парин Н.В.* 1977. Новый вид *Melanostigma* (Zoarcidae, Osteichthyes) – *M. inexpectatum* из западной экваториальной части Тихого океана // *Тр. ИО АН СССР*. Т. 107. С. 63–68.
- Парин Н.В.* 1979. *Melanostigma (Bandichthys) vitiazi* – новая глубоководная рыба (Melanostigmatidae, Osteichthyes) из моря Банда // *Вопр. ихтиологии*. Т. 19. Вып. 1 (114). С. 167–170.
- Anderson M.E.* 1986. Family No. 94: Zoarcidae // *Smith's Sea fishes* / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Grahamstown: Macmillan S. Africa Publ. P. 343.
- Anderson M.E.* 1988. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere. I. The Antarctic and subantarctic regions // *Antarct. Res. Ser.* V. 47. P. 59–113.
- Anderson M.E.* 1990. Zoarcidae // *Fishes of the Southern Ocean* / Eds. Gon O., Heemstra P.C. Grahamstown, S. Africa: J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. P. 257–276.
- 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. P. 950–1034.
- Bussing W.A.* 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru–Chile Trench // *Antarct. Res. Ser.* V. 5. P. 219–222.
- Clark M.R., Dunn M.R., McMillan P.J. et al.* 2010. Latitudinal variation of demersal fish assemblages in the western Ross Sea // *Antarct. Sci.* V. 22. № 6. P. 782–792. <https://doi.org/10.1017/S0954102010000441>
- Donnelly J., Torres J.J., Sutton T.T., Simoniello C.* 2004. Fishes of the eastern Ross Sea, Antarctica // *Polar Biol.* V. 27. P. 637–650.
- Eastman J.T., Hubold G.* 1999. The fish fauna of the Ross Sea, Antarctica // *Antarct. Sci.* V. 11. № 3. P. 293–304. <https://doi.org/10.1017/S0954102099000383>
- McAllister D.E., Ress E.J.S.* 1964. A revision of the eelpout genus *Melanostigma* with a new genus and with comments on *Maynea* // *Bull. Nat. Mus. Can.* V. 199. P. 85–110.
- McAllister D.E., Anderson M.E., Hunter J.G.* 1981. Deep-water eelpouts, Zoarcidae, from Arctic Canada and Alaska // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 38. P. 821–839.
- Møller P.R., Anderson M.E.* 2015. 204 Family Zoarcidae // *The fishes of New Zealand. V. 4. Systematic accounts* / Eds. Roberts C.D. et al. Wellington: Papa Press. P. 1424–1432.
- Nakamura I.* 1986. Zoarcidae // *Important fishes trawled off Patagonia* / Eds. Nakamura I. et al. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 238–243.
- Silverberg N., Edenborn H.M., Ouellet G., Béland P.* 1987. Direct evidence of a mesopelagic fish, *Melanostigma atlanticum* (Zoarcidae) spawning within bottom sediments // *Environ. Biol. Fish.* V. 20. № 3. P. 195–202.
- Tominaga Y.* 1971. *Melanostigma orientale*, a new species of zoarcid fish from Sagami Bay and Suruga Bay, Japan // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 18. № 4. P. 151–156.

ПЕРЕСМОТР РОДОВОЙ КЛАССИФИКАЦИИ “ДЛИННОТЕЛЫХ” ОПИСТОПРОКТОВЫХ РЫБ (ОPISTHOPROCTIDAE) С ОПИСАНИЕМ НОВЫХ ТАКСОНОВ И НОВЫХ НАХОДОК

© 2020 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 20.02.2020 г.

После доработки 27.02.2020 г.

Принята к публикации 27.02.2020 г.

Ревизованы роды “длиннотелых” опистопротид – *Bathylychnops*, *Ioichthys*, *Dolichopteryx*, *Dolichopteroides* и впервые описываемый *Duolentops* gen. nov. (типовой вид – *D. minuscula*). Приведен обзор диагностически значимых признаков и составлены новые диагнозы родов. Уточнены характеристики ряда видов (*I. kashkini*, *D. minuscula*, *D. andriashevi*, *D. longipes*, *D. parini*, *D. pseudolongipes*, *D. trunovi* и *D. vityazi*). *D. pseudolongipes* впервые обнаружен в западной части Тихого океана. Описан новый вид *Dolichopteryx nigripes* sp. nov. из южной части Тихого океана. Составлена новая таблица для определения родов и видов “длиннотелых” опистопротид.

Ключевые слова: Opisthoproctidae, *Bathylychnops*, *Dolichopteroides*, *Dolichopteryx*, *Ioichthys*, новые таксоны, новые находения, диагностические признаки, строение глаз, ювенильная пигментация, нетения, определительная таблица.

DOI: 10.31857/S0042875220050100

Представители семейства Opisthoproctidae являются одними из наиболее гротескных современных рыб и традиционно фигурируют в популярной литературе при описании причудливых обитателей морских глубин. Действительно, облик этих рыб, населяющих мезо- и отчасти батипелагиаль от бореальных широт Атлантики и Пацифики до Субантарктики, весьма своеобразен. Они характеризуются исключительной специализацией органов зрения, варианты которой в пределах семейства весьма разнообразны (Partridge et al., 2014), и глубокими редуцированными преобразованиями скелета (Cohen, 1964). Роды опистопротидовых рыб можно с определенной долей условности разделить на две группы – “длиннотелые” и “короткотелые”, характеризующиеся соответственно 40–85 и 30–40 позвонками. К первой группе относятся роды *Bathylychnops* Cohen, 1958, *Dolichopteryx* Brauer, 1901, *Dolichopteroides* Parin et al., 2009 и *Ioichthys* Parin, 2004; ко второй – *Macropinna* Chapman, 1939, *Opisthoproctus* Vaillant, 1888 (включая *Monacoa* Whitley, 1943), *Rhynchohyalus* Barnard, 1925 и *Winteria* Brauer, 1901. Условность такого разделения объясняется тем, что род *Winteria*, по-видимому, морфологически наиболее близок к общему предку всех опистопротидовых рыб, а род *Rhynchohyalus* представляет собой морфологически промежуточную

форму между “длиннотелыми” и “короткотелыми” опистопротидами. Вместе с тем “длиннотелые” роды опистопротид, вероятнее всего, представляют собой монофилетическую группу, общей чертой которой является тенденция к увеличению числа позвонков, смещению в каудальном направлении вертикальных плавников и удлинению туловища.

Несмотря на наличие недавней ревизии (Parin et al., 2009), систематика “длиннотелых” опистопротид остается слабо разработанной, что объясняется редкостью этих рыб в коллекциях и их чрезвычайно слабой конституцией, из-за чего они обычно попадают в руки исследователей сильно поврежденными. Ряд видов рода *Dolichopteryx* остаются известными только по молодым, с другой стороны, имеются виды, для которых, напротив, не описаны ранние стадии развития. Ряд признаков, используемых в родовой и видовой диагностике, подвержены онтогенетической изменчивости либо присутствуют только на определенных онтогенетических стадиях, что сильно затрудняет идентификацию видов. Парин с соавторами (Parin et al., 2009) признали в составе четырех родов “длиннотелых” опистопротид 16 валидных видов, помимо которых еще две формы были указаны ими в открытой номенклатуре. За последние десять лет

мною были обнаружены в различных музейных собраниях несколько новых экземпляров из этой группы рыб, работа с которыми позволила выявить ряд неточностей в описаниях и/или интерпретациях предыдущих авторов, а также ряд ошибок в определительной таблице в последней ревизии группы Парина с соавторами (Parin et al., 2009), делающих затруднительным определение видов. Как следствие, мною было предпринято переизучение всех доступных экземпляров по этой группе и имеющихся литературных данных, результаты которого доложены в настоящей статье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Перечень и этикеточные данные изученных экземпляров приведены в описательной части работы. Методика измерений и подсчётов стандартная (Hubbs, Lagler, 1958) со следующими дополнениями: горизонтальный диаметр глазного яблока измеряли по крайним точкам переднего и заднего краёв глазного яблока, горизонтальную длину костной орбиты — от заднего края латероэптоида до максимально отдаленного от него заднего костного края орбиты. Подсчёт жаберных тычинок проводили либо на полностью экстрагированных дугах, либо после подрезки окружающих тканей, позволяющей полностью визуализировать жаберную дугу. Для лучшей визуализации тычинок экстрагированные дуги подкрашивали ализарином красным S. Номенклатура структур глаза взята из опубликованной ранее работы (Pearcy et al., 1965) и адаптирована к русскому языку; субсклеральными линзами называются утолщения, сформированные под роговицей глаза; “зеркальцем” (Wagner et al., 2009) — отражательный слой из кристаллосодержащих клеток в дне шаровидного тела. Используются следующие сокращения: SL — стандартная длина; D, A, P, V, C — соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; r. br, sp. br — число жаберных лучей и жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге; p. c — число пилорических придатков, n — число исследованных особей; б/№ — некаталогизированные экземпляры; НИС, НПС — соответственно научно-исследовательское и научно-промысловое судно; РТАК — разноглубинный трал Айзекса-Кидда, ХКС — хамсеросная коническая сеть, ст. — океанографическая станция; ИО РАН — Институт океанологии РАН, Москва; ЗИН — Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; ЗММУ — Зооло-

гический музей Московского государственного университета; MNHN — Национальный музей естественной истории, Париж (Франция).

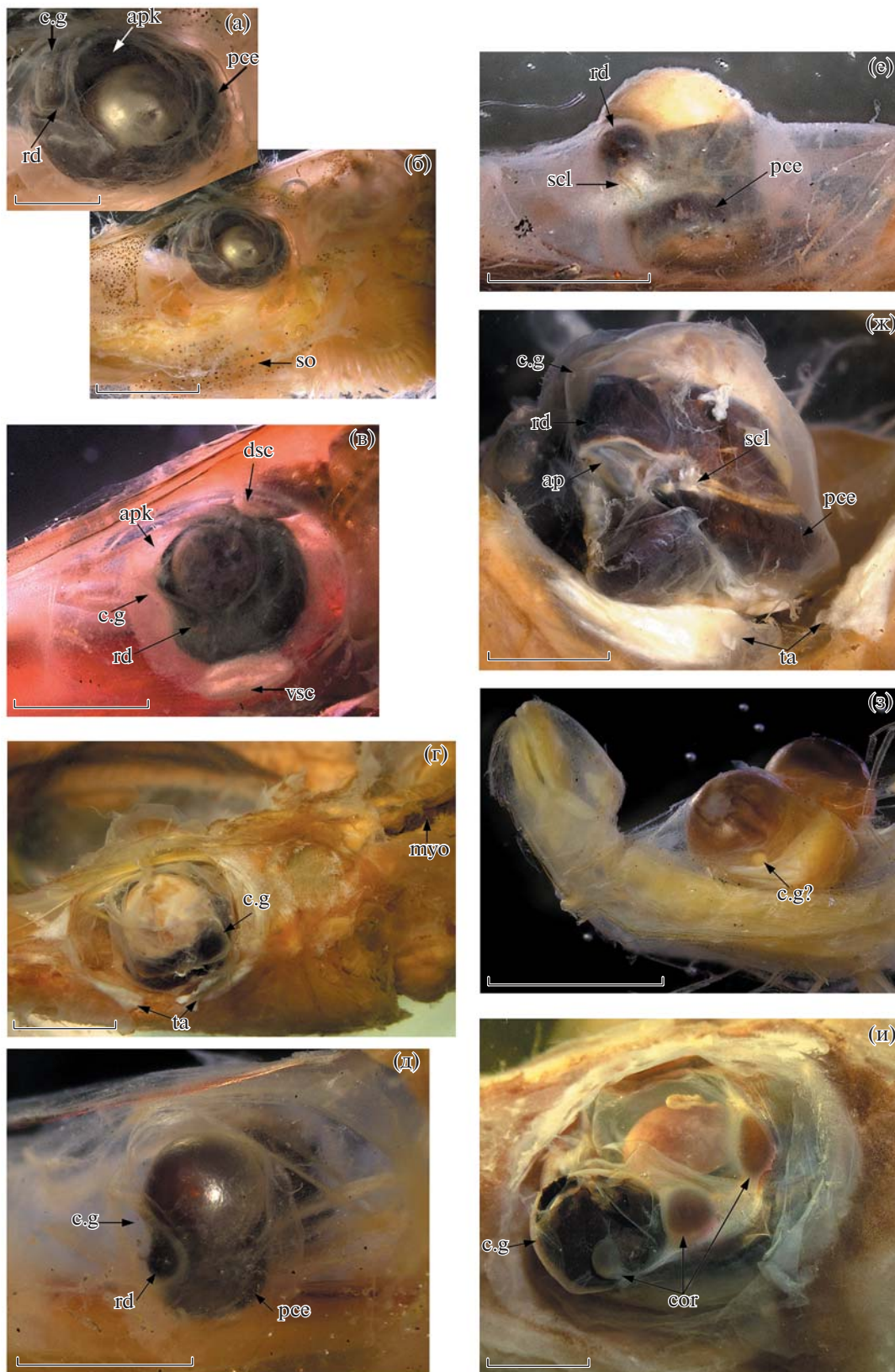
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обзор признаков, используемых для родовой диагностики “длиннотелых” опистопротид

Строение глаз (рис. 1). Глаза у всех опистопротидовых рыб претерпевают существенные морфологические преобразования, вместе с другими структурными модификациями определяющие исключительно своеобразный облик этих рыб. Для “длиннотелых” опистопротид характерны два типа строения глазного яблока — пузыревидный (в англоязычной литературе “pouchlike” (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b; Fukui et al., 2008)) (рис. 1а–1в, 1и) и бокаловидный, или телескопический (рис. 1г–1з). Пузыревидные глаза свойственны видам из родов *Bathylchnops*, *Ioichthys* и *Duolentops* gen. nov., телескопические — *Dolichopteryx* и *Dolichopteroides*. Указание на наличие пузыревидных (Fukui, Kitagawa, 2006b; Fukui et al., 2008) или слабо телескопических, направленных косо вверх (Parin et al., 2009) глаз у *D. parini*, по-видимому, объясняется неточным их изображением в первоописании этого вида (Кобылянский, Федоров, 2001. С. 125, рисунок), так как своего материала по этому виду перечисленные выше авторы не имели. Между тем в тексте первоописания чётко указано, что глаза у *D. parini* “телескопические” (Кобылянский, Федоров, 2001. С. 126), и их строение у исследованного мною экземпляра этого вида ничем не отличается от такового у других представителей рода *Dolichopteryx* sensu novo (рис. 1г, 1ж).

Глазное яблоко у всех видов “длиннотелых” опистопротидовых рыб имеет выросты роговицы, строение которых у представителей разных родов существенно отличается. Наиболее просто они устроены у *Ioichthys*, глаз которого практически лишён участков дополнительной склеротизации роговицы. Передний вырост роговицы у *Ioichthys* крупный, бобовидной формы, расположен у переднего края хрусталика глаза и занимает около половины его вертикального диаметра. Его передний и верхний отделы прозрачные, а в заднем отделе расположен ретикулярный дивертикулум, окружённый пигментной оболочкой (рис. 1а). Отверстие зрачка обрамляет светлая, ве-

Рис. 1. Глазное яблоко *Ioichthys kashkini*, паратип SL 66.3 мм (а, б); *Duolentops minuscula*, экз. SL 30 мм (в); *Dolichopteryx parini*, экз. SL 170 мм (г, ж); *D. andriashevi*, паратип SL 41.4 мм (д, е); *Dolichopteroides binocularis*, экз. SL 55 мм (з); *Bathylchnops exilis*, экз. SL 420 мм (и) (а–д, з, и — латерально; е, ж — вентролатерально). Условные обозначения: ар — апертура шаровидного тела, проникаемая для света; арк — афокальная зона, с.г — шаровидное тело (передний вырост роговицы), сог — корнеальные линзы (“дополнительные” хрусталики); dsc, vsc — соответственно верхняя и нижняя субсклеральные линзы; тую — срединная дорсальная миосепта, рсе — задний вырост роговицы, rd — ретикулярный дивертикулум, scl — склеротизированное стяжение роговицы, so — подглазное скопление меланофоров, та — белая (светящаяся?) ткань у нижнего края глаза. Масштаб, мм: а — 2; б, ж — 4; в, д–е, з — 1; г, и — 8.



роятно, несколько склеротизированная кайма (наиболее развитая вдоль заднего края переднего выроста роговицы), нижнюю часть которой Парин (2004. С. 438), по-видимому, называл “кожным веком”. Задний вырост является простым утолщением роговицы, он хорошо выражен у голотипа *SL* 232 мм, но едва намечен у паратипа *SL* 66 мм. Хотя Парин (2004) указывает, что задний вырост крупнее переднего, это не так, поскольку он, по-видимому, не учитывал непигментированный отдел в передней и верхней частях переднего выроста, вместе с которым длина этого выроста составляет более двух третей вертикального диаметра хрусталика глаза.

У *Duolentops* gen. nov. строение переднего выроста роговицы сходно с описанным выше для *Ioichthys*; ретинальный дивертикулум имеет вид вертикально вытянутого тяжа вдоль переднего края хрусталика глаза с хорошо сформированным светлым линзовидным утолщением в нижней части (рис. 1в), по-видимому, выполняющим функцию дополнительного хрусталика либо гомологичным “зеркальцу” *Dolichopteryx*. *Ioichthys* и *Duolentops* gen. nov. отличаются от всех прочих родов “длиннотелых” опистопротид наличием в глазу афокального пространства перед передневерхним краем хрусталика (у *Bathylchnops* и родов с телескопическими глазами оно не развито), наиболее выражено оно у *Ioichthys*. Выросты роговицы у этих родов ещё не формируют обособленного шаровидного тела на глазном яблоке (“secondary globe” – по терминологии Пирси с соавторами (Pearcy et al., 1965)).

В нижней части глазного яблока под хрусталиком у *Duolentops* gen. nov. имеется плотное, овальное, чётко отграниченное светлое линзовидное субсклеральное утолщение, с глубоким вдавлением на наружной поверхности (рис. 1в). Оно изображено и на рисунках в первоописаниях обоих видов (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b). Структурно сходное линзовидное образование имеется у исследованного мною экземпляра *D. minuscula* и в верхнезадней части орбиты (при взгляде сбоку оно частично прикрыто костями черепа) (рис. 1в). В работах Фукуи и Китагавы (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b) такая структура не описана. Задний вырост роговицы у *Duolentops* gen. nov. не развит.

У *Dolichopteryx* передний вырост роговицы тонкий, у молоди абсолютно прозрачный, в его нижнезадней части расположен ретинальный дивертикулум, вместе они образуют обособленное шаровидное тело, смещённое на латеральную поверхность хрусталика глаза. Участок передней стенки шаровидного тела прозрачный, а в дне дивертикулума наблюдается светлое утолщение (рис. 1д). По данным Вагнера и др. (Wagner et al., 2009), эта структура, названная ими “зеркальцем”, обеспечивает отражение световых лучей, проника-

ющих через прозрачную часть роговицы, на светочувствительные клетки ретинального дивертикулума. Вторичная линза, фокусирующая свет, у *Dolichopteryx* отсутствует (Brauer, 1908; Pearcy et al., 1965; Frederiksen, 1973; Wagner et al., 2009). Под передним выростом располагается задний вырост роговицы, у *Dolichopteryx* хорошо выраженный и представляющий бобовидное или овальное выпячивание роговицы, охваченное разрастанием пигментной оболочки глаза. Вентральное положение заднего выроста относительно переднего объясняется телескопической формой глаз и их ориентацией вверх в естественном положении. Между передним и задним выростами образуется стяжение склеры, из-за чего они имеют форму “песочных часов” (рис. 1е, 1ж).

В онтогенезе у *Dolichopteryx* наблюдается усложнение строения роговичных выростов и сопутствующих им образований. При *SL* 30–60 мм шаровидное тело уже полностью сформировано, но нижний вырост роговицы ещё слабо развит; склера между верхним и нижним выростами утолщена и определяется по участку молочно-белого цвета с серебристым отливом в косом свете (рис. 1е), но ещё не образует стяжения, которое появляется у взрослых рыб *SL* 170 мм (рис. 1ж). У взрослых рыб ретинальный дивертикулум занимает весь объём шаровидного тела. У всех исследованных мальков шаровидное тело расположено в передней половине боковой поверхности глаза, тогда как у крупного экземпляра *D. parini* – в задней. Неясно, имеет ли место смещение шаровидного тела в каудальном направлении с ростом или это видоспецифические особенности.

У *D. anascoa* и *D. parini* по нижнему краю глаза развит овальный (*D. anascoa*) или полулунный (*D. parini*) участок молочно-белой несклеротизированной, поверхностно расположенной ткани (рис. 1г, 1ж). Функциональное значение этого образования не выяснено.

К сожалению, исследованный мною материал по *Dolichopteroides* характеризуется очень плохой сохранностью глаз. У малька *SL* 55 мм оболочки глаза утрачены, на уровне середины хрусталика (на его нижней половине) с латеральной стороны имеется маленькое шаровидное образование (рис. 1з). Из двух взрослых рыб остатки левого глаза сохранились у экземпляра с Китового хребта: хрусталик выдавлен, какие-либо склеротизированные образования на оболочках глаза не определяются, наличие и характер роговичных выростов определить не представляется возможным. Парин с соавторами (Parin et al., 2009) указывают для *Dolichopteroides* наличие дополнительного хрусталика.

Наиболее сложное строение имеют глаза *Bathylchnops*, которые характеризуются максимальным развитием линзовидных склеротизированных об-

разований, не имеющих аналогов среди других позвоночных животных (рис. 1и). Глаз взрослого *Bathylchnops* имеет крупное, хорошо обособленное шаровидное тело, расположенное антеровентральнее хрусталика глаза и полностью покрытое пигментной оболочкой, в передненижней части которой имеется прозрачное “окно”, пропускающее свет. Позади этого “окна” на латеральной поверхности шаровидного тела у его нижнего края на середине длины последнего расположено крупное шаровидное корнеальное склеротизированное образование, представляющее собой дополнительный хрусталик (Pearcy et al., 1965). У заднего края шаровидного тела роговица образует ещё одно, примерно в полтора раза более крупное линзовидное образование (корнеальную линзу), а у заднего края хрусталика глаза – третье, соизмеримое со вторым, но более вытянутое по вертикальной оси. Второе линзовидное образование соединено с третьим утолщённой склеральной перепопкой, от его передневерхнего и передненижнего углов также отходят тяжи склеротизированной ткани, охватывающие сзади шаровидное тело; ещё один тяж проходит дорсальнее второй корнеальной линзы от склеротизированной перепопки между второй и третьей линзами к переднему краю глазного яблока. Третья корнеальная линза образует склеральные утолщения у своего переднего края и у верхнего конца. Вместе эти склеральные утолщения соединяют корнеальные линзы наподобие скелета, возможно, принимающего участие в аккомодации корнеальных линз.

Межвидовой изменчивости в строении глаз у *Bathylchnops* не выявлено. Хотя более мелкие экземпляры *B. brachyrhynchus*, имеющиеся в моем распоряжении, имеют менее развитые склеротизированные образования, чем очень крупный экземпляр *B. exilis*, это, по-видимому, отражает онтогенетическую изменчивость. Я не располагаю мальковыми экземплярами представителей этого рода, но, по литературным данным (Pearcy et al., 1965; Badcock, 1988), у молоди *Bathylchnops* корнеальные линзы ещё не развиты. Коэн (Cohen, 1958) отмечает, что все три корнеальные линзы развиты у рыб крупнее SL 112 мм, но у двух экземпляров SL 107 и 110 мм, изученных Пирси с соавторами (Pearcy et al., 1965), второе и третье образования ещё не были сформированы.

Формирование роговичных выростов и преобразование переднего из них в шаровидное тело, заключающее ретинальный дивертикулум, который содержит фоторецепторные клетки, является общей специализацией “длиннотелых” опистхотридов. Из наименее специализированного плана строения, наблюдаемого у *Ioichthys*, могут быть выведены все остальные варианты преобразования указанных структур, наблюдаемые у других родов. В то же время нельзя сказать, что варианты строения, характерные для разных родов, демон-

стрируют однонаправленную специализацию и прогрессирующее усложнение различных структур глаза. Шаровидное тело наиболее сложно устроено у *Bathylchnops*, однако глазное яблоко у этого рода сохраняет примитивное пузыревидное строение. Пирси с соавторами (Pearcy et al., 1965) рассматривают специализации в строении глаз *Bathylchnops* в качестве независимой от других опистхотридов специализации к стереоскопическому зрению. По их предположению, у *Dolichopteryx* стереоскопия обеспечивается телескопическими, направленными вверх глазами, в то время как шаровидное тело у этого рода устроено более примитивно и лишено дополнительных склеротизаций. Как показали Брауэр (Brauer, 1908) и Вагнер с соавторами (Wagner et al., 2009), свет, проникающий в шаровидное тело у *Dolichopteryx*, попадает не прямо на сетчатку, а отражается от “зеркальца”, т.е. наблюдается уникальная для позвоночных ситуация, когда изображение получается не путем рефракции, а путем отражения. По аналогии с двураздельными глазами некоторых пелагических ракообразных, предполагается, что бокаловидное глазное яблоко *Dolichopteryx* обеспечивает преимущественно визуализацию объектов солнечными лучами, проникающими в мезофотическую зону, тогда как шаровидное тело ответственно за визуализацию биолюминесцирующих источников (Land, 2000; Wagner et al., 2009). В таком случае различное строение глаз у *Bathylchnops* и *Dolichopteryx* связано не с достижением одной и той же функции разными путями, как предполагали Пирси с соавторами (Pearcy et al., 1965), а с разнонаправленными специализациями зрения у разных родов. Отсутствие сведений о микроскопическом строении структур глаза у *Duolentops* gen. nov. не позволяет высказаться о возможных функциональных специализациях зрения у данного рода, однако развитие у него субсклеральных линз, очевидно, также обеспечивает расширение поля зрения при сохранении пузыревидных глаз. Субсклеральные линзы у *Duolentops* gen. nov. развиты гораздо лучше слабо обособленного шаровидного тела, что кардинальным образом отличает этот род от *Bathylchnops*.

Озубление сошника. Зубы на сошнике имеются у всех опистхотридовых рыб, за исключением *Ioichthys*; утрата их у последнего рассматривается в качестве специализации этого рода (Парин, 2004). У *Bathylchnops* зубы на сошнике расположены в один ряд, а не в несколько рядов, как у остальных родов. Таким образом, имеет место следующая эволюционная тенденция в развитии этого признака: (*Dolichopteryx* + *Dolichopteroides* + *Duolentops* gen. nov.) → *Bathylchnops* → *Ioichthys*.

Строение жаберных тычинок (рис. 2, 3). Жаберные тычинки имеются на всех дугах, но в диагностических целях используется только первая дуга. Тычинки последующих дуг у разных видов

характеризуются в общем теми же чертами, что и тычинки первой дуги, но на каждой последующей дуге они становятся всё более мелкими, их число уменьшается, а черты морфологической специализации сглаживаются. Ранее было показано, что число тычинок наружного ряда является важным видовым признаком (Parin et al., 2009), однако на различия в морфологии тычинок до сих пор не обращали должного внимания. У представителей всех родов “длиннотелых” опистхотоктид жаберные тычинки расположены в два ряда на каждой дуге; тычинки в наружном ряду всегда развиты лучше, чем во внутреннем. Наружный и внутренний ряды тычинок широко разобщены; передняя поверхность жаберной дуги, располагающаяся между ними, очень широкая; основания тычинок соединены плотным тяжом соединительной ткани; скелетные элементы жаберной дуги покрыты толстым, легко отделяющимся эпителием (вероятно, с развитым студенистым слоем под ним). Жаберные тычинки очень слабо или совсем не оссифицированные даже у самых крупных рыб. У изученных мною мальков *Ioichthys* и *Dolichopteryx* жаберные тычинки наружного ряда уплощенные, но довольно узкие и удлинённые (ресницевидные), расставленные (рис. 2а, 2в); у взрослых представителей этих родов тычинки становятся короткими и широкими (язычковидными) и соприкасаются краями (рис. 2д). Тычинки внутреннего ряда редуцированные (у *Ioichthys* – в меньшей степени), ресницевидные или сосочковидные (рис. 2б, 2г, 2е), более или менее расставленные. У взрослых *Bathylchnops* (мальки в этом отношении не изучены) жаберные тычинки наружного ряда остаются ресницевидными, они уже и длиннее, чем у мальков вышеуказанных родов; тычинки внутреннего ряда также развиты лучше, в обоих рядах противолежащие тычинки изогнуты так, что формируют как бы стенки канала, дно которого образовано передней поверхностью жаберной дуги (рис. 2ж, 2з). Напротив, у *Dolichopteroides* наблюдается максимальная степень укороченности и расширенности жаберных тычинок, формирующаяся уже на ранних стадиях онтогенеза (рис. 2и, 2к). Тычинки внутреннего ряда у *Dolichopteroides* редуцированы в наибольшей степени по сравнению с другими родами. Покровная ткань внутренней поверхности ери- и ceratobranchiale-1 у взрослых особей *D. binocularis* образует верхнюю и нижнюю килевидные складки (рис. 2л, 2м), у представителей других родов не обнаруженные. Совершенно уникальная специализация в строении жаберных тычинок наблюдается у *Duolentops* gen. nov.: тычинки наружного ряда у этого рода резко гипертрофированы и подразделены на два ряда. Наружный ряд образован 14 длинными толстыми слабо уплощёнными тычинками (последняя очень мала), расположенными на cerato- и hypobranchiale-1 и направленными, как и у большинства других ко-

стистых рыб, вперед (рис. 3а). Кнутри и несколько выше тычинок этого ряда сидят ещё две крупные тычинки (рис. 3б, 3в), располагающиеся позади цератобранхиального ряда и ориентированные параллельно поверхности ceratobranchiale-1: одна из них прикрепляется к месту сочленения ери- и ceratobranchiale, а вторая – к ериbranchiale-1 чуть выше этого сочленения. Тычинки внутреннего ряда у *Duolentops* gen. nov., толстые и пальцевидные по форме (рис. 3б), остаются сравнительно хорошо развитыми.

Различия в строении жаберных тычинок у разных родов и/или разных онтогенетических стадий, очевидно, отражают различия в питании и/или особенностях манипуляций с пищевыми объектами. Слабая мускулатура, маленький рот и очень слабые челюсти дают основания предполагать питание мелкими ракообразными и кишечнорастворимыми – в пищевом тракте *B. exilis* и *Dolichopteryx* spp. отмечались копеподы, эвфаузииды и сифонофоры (Cohen, 1964; Fitch, Lavenberg, 1968; Stein, Bond, 1985). Уже высказывалось предположение о том, что частицы раздавливаемого языком пищевых объектов либо отдельные мелкие животные задерживаются тычинками и далее направляются в круменальный орган, который образован эпибранхиальными скелетными элементами четвертой и пятой жаберных дуг и разросшимися мягкими тканями, продуцирующими большое количество слизи. Роль круменального органа (или одна из ролей) заключается в формировании плотного пищевого комка, который рыба затем проглатывает (Greenwood, Rosen, 1971; Stein, Bond, 1985). Возможно, роль тонких и удлинённых тычинок сводится главным образом к удержанию достаточно крупных пищевых частиц, тогда как широкие и тесно сближенные тычинки, будучи покрытыми при жизни слоем слизи, способствуют удержанию и перемещению к круменальному органу очень мелких объектов. Функциональное значение своеобразной модификации тычинок наружного ряда первой дуги у *Duolentops* gen. nov. не вполне понятно, но, возможно, также связано с транспортом пищевых объектов к круменальному органу.

Число позвонков (миомеров). По числу позвонков роды “длиннотелых” опистхотоктид распределяются на три группы: многопозвонковые (*Bathylchnops*), относительно малопозвонковые (*Dolichopteryx*, *Duolentops* gen. nov.) и с промежуточным числом позвонков (*Dolichopteroides*, *Ioichthys*). У видов *Bathylchnops* число позвонков варьирует от 67 до 85 и является видоспецифичным. У *Dolichopteroides* число позвонков составляет 58–60, а у *Ioichthys* 53–58. У видов *Dolichopteryx* число позвонков колеблется в пределах 41–48, у *Duolentops* gen. nov. – 40–46 (Parin et al., 2009). Увеличение числа позвонков находится в прямой корреляции со степенью удлинённости тела. Многопо-

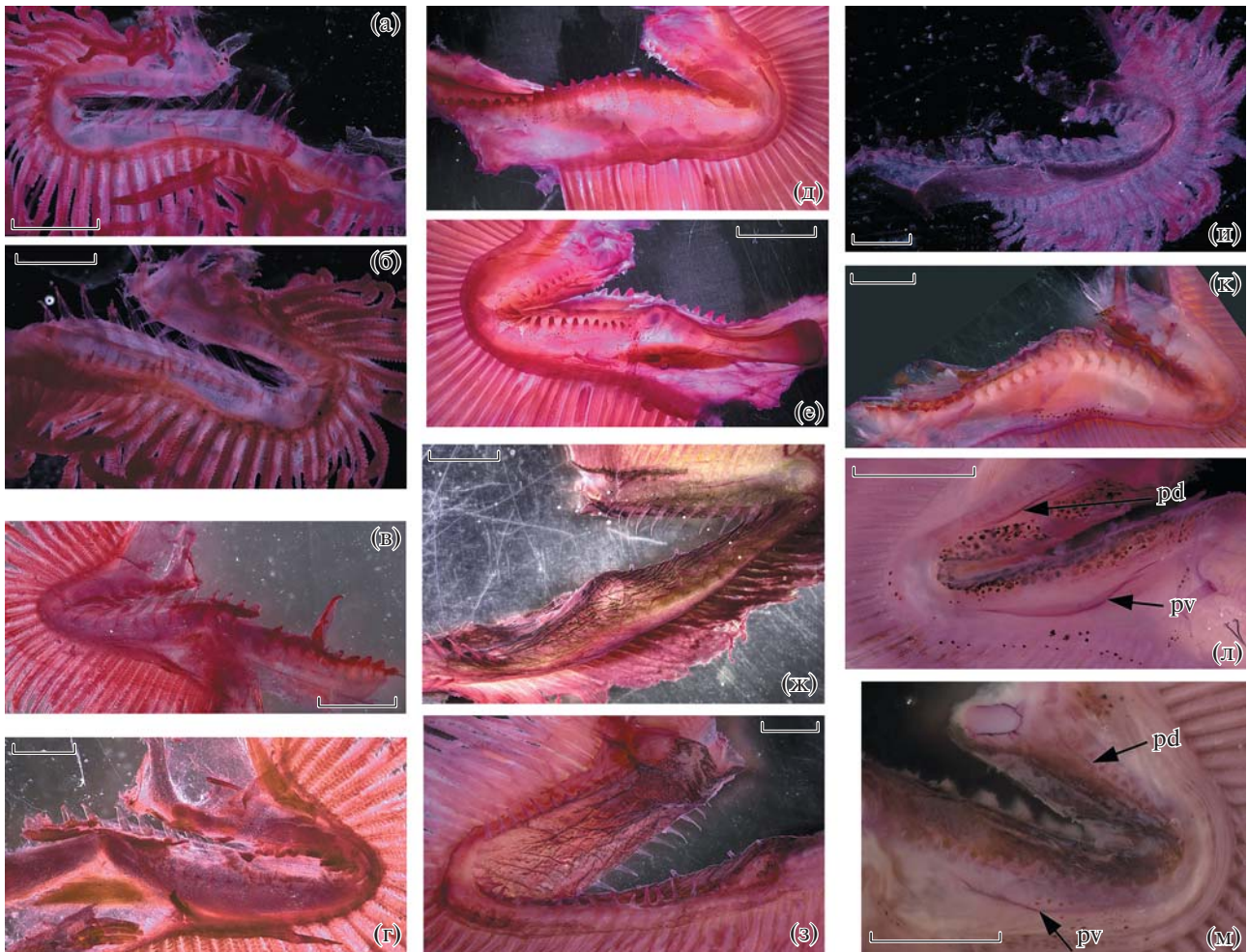


Рис. 2. Строение жаберных тычинок наружного (а, в, д, ж, и, к) и внутреннего (б, г, е, з, л, м) ряда первой жаберной дуги *Ioichthys kashkini*, паратип SL 66.3 мм (а, б); *Dolichopteryx vityazi*, экз. SL 57.5 мм (в, г); *D. parini*, экз. SL 170 мм (д, е); *Bathylchnops brachyrhynchus*, экз. SL 308 мм (ж, з); *Dolichopteroides binocularis*, экз. SL 55 (и), 233 (к, л), 210 (м) мм; pd, pv – соответственно верхняя и нижняя килевидные складки. Масштаб, мм: а, б – 1.5; в, г, и – 1; д, е, к–м – 2.5; ж, з – 3.

звонковость (более 67), безусловно, следует считать продвинутым состоянием. У батилаговых и микростомовых рыб число позвонков варьирует в пределах от 35 до 52, у аргентинных их число несколько выше: 48–67 (43 у карликового монотипного подрода *Prosoarchus*) (Cohen, 1964; Kawaguchi, Butler, 1984; Кобылянский, 1990, 2006; Natooka, 2002). “Короткотелые” роды опистопротид имеют 30–40 позвонков (больше всего их у *Rhynchohyalus*, наиболее сходного с *Dolichopteryx* по форме тела), у морфологически наименее модифицированного рода *Winteria* их 33–36 (Haedrich, Craddock, 1968; Aizawa, 2002). Если опистопротиды ведут своё происхождение от каких-то малоспециализированных малопозвоноковых микростомовых рыб (вроде *Nansenia*), то можно предположить следующую эволюционную тенденцию: *Winteria* → *Rhynchohyalus* → (*Dolichopteryx* + *Duolentops* gen. nov.) → *Ioichthys* → *Dolichopteroides* → *Bathylchnops*.

Длина P. Лучи плавников у коллекционных экземпляров, как правило, обломаны, поэтому данный признак может быть оценён лишь у отдельных особей. У *Bathylchnops* и, по-видимому, у *Ioichthys* лучи P, и V сравнительно короткие; у *Duolentops* gen. nov. и у большинства видов *Dolichopteryx* (кроме *D. anascopa* и *D. parini*) V заметно длиннее P, последние не заходят за основание V. У *D. anascopa* и *D. parini* лучи P и V примерно одинаковой длины, концы P заходят за вертикаль начала D. Наконец, у *Dolichopteroides* лучи P значительно удлинены, намного длиннее лучей V, при заметно большей, чем у *Dolichopteryx*, удлинённости туловищного отдела заходят за основание A или даже за основание C (Roule, Angel, 1930; Bebbe, 1933; Трунов, 1997). По пропорциям парных плавников *Dolichopteroides* резко выделяется среди прочих родов опистопротид.

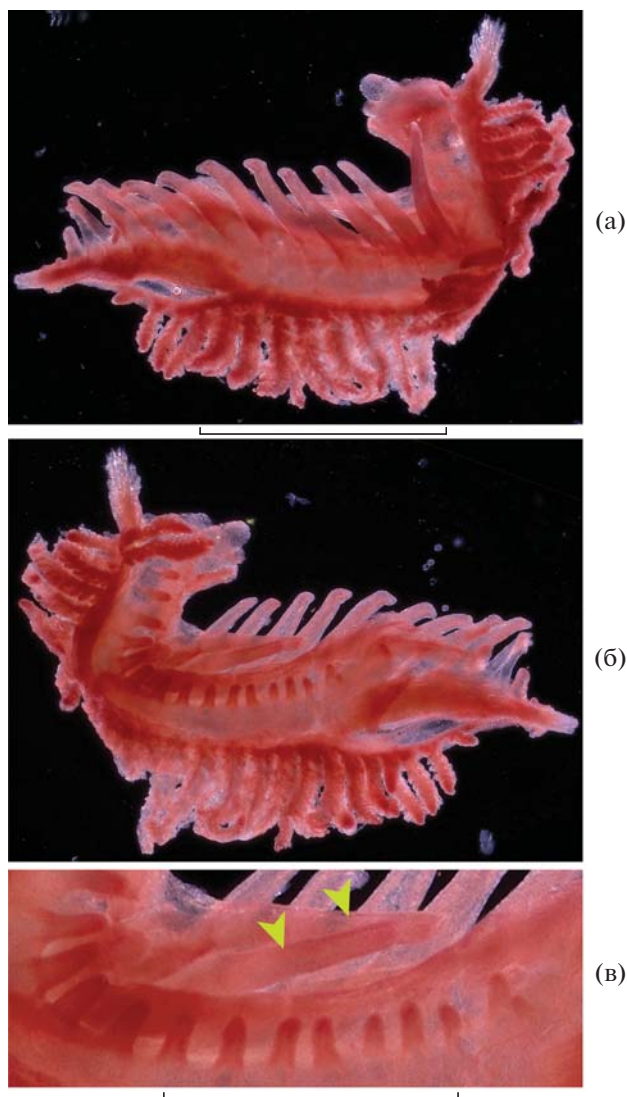


Рис. 3. Первая жаберная дуга *Duolentops minuscula*, экз. *SL* 30 мм (а – снаружи; б, в – изнутри); (►) – тычинки, расположенные между наружным и внутренним рядами. Масштаб, мм: а, б – 1 (линейка общая); в – 0.5.

Положение *D* и *V*. Парин с соавторами (Parin et al., 2009) выделили род *Dolichopteroides* на основании сильно смещённых кзади *V* и большего антедорсального расстояния (более 75 против 70% *SL* или менее). Валидность этого рода на основании данных признаков впоследствии оспаривалась (Stewart, 2015). Действительно, с учётом заметной изменчивости взаиморасположения *D* и *V* у видов рода *Dolichopteryx* (начало *V* расположено у разных видов на расстоянии 3–9 миомеров от вертикали начала *D*) отличие *Dolichopteroides* от *Dolichopteryx* по этому признаку не кажется значительным. Кроме того, различия по величине антедорсального расстояния, приводимые Парин с соавторами (Parin et al., 2009), несостоятельны уже исходя из описаний видов в данной

статье – у одного из паратипов *D. andriashevi* оно достигает 79.4% *SL* (Parin et al., 2009. P. 844). По моим наблюдениям и данным, опубликованным разными авторами (Cohen, 1964; Трунов, 1997; Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b; Fukui et al., 2008; Parin et al., 2009; Stewart, 2015; Mizusawa et al., 2015), никаких различий между *Dolichopteroides* и *Dolichopteryx* по относительной величине антедорсального расстояния (соответственно 78–82 и 70–82% *SL*) на уровне рода нет. Однако эти роды различаются взаиморасположением оснований *D*, *A* и *V* (у *Dolichopteroides* основания *V* и *A* хотя бы частично расположены под основанием *D*, чего никогда не наблюдается у *Dolichopteryx* (только основание *A* может частично быть под основанием *D*)). Кроме того, каудальное смещение *D* и *V* у *Dolichopteroides* коррелирует со значительно большим, чем у любых видов *Dolichopteryx*, удлинением тела и увеличением числа позвонков (по этим признакам *Dolichopteroides* уступает только видам рода *Bathylychnops*). Поэтому эта особенность вполне обоснованно может считаться независимо возникающей специализацией рода *Dolichopteroides*.

Число краевых лучей *C*. У *Ioichthys* число краевых лучей *C* (5 или 6) меньше наблюдаемого у других представителей “длиннотелых” опистопротид (7–14, менее 9 лучей отмечено только у *Bathylychnops chilensis*: Parin et al., 2009).

Неотения. Размеры половозрелых рыб у большинства родов “длиннотелых” опистопротид, по-видимому, превышают 100 мм, хотя такие рыбы ловятся очень редко. Взрослые особи *Dolichopteryx* и *Dolichopteroides* достигают длины более 200 мм, *Ioichthys* – 232–253 мм, *Bathylychnops* – до 580 мм *SL*. Напротив, максимальные известные размеры видов *Duolentops* gen. nov. не превышают 66.2 мм *SL*, рыбы *SL* около 50 мм имеют зрелую икру (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b). Внешний облик видов *Duolentops* gen. nov. сходен с таковым у особей *Dolichopteryx* постларвальных мальковых стадий, также у них сохраняется мальковая меланфорная пигментация (оба вида) и могут иметься перитонеальные пятна (*D. minuscula*). Очевидно, что виды *Duolentops* gen. nov. представляют собой неотенические формы.

Пигментация (рис. 16, 4–7). До сих пор использованию особенностей пигментации для целей систематики опистопротидовых рыб уделялось недостаточно внимания. Для “длиннотелых” опистопротид характерны существенные различия в пигментации ювенильных и взрослых форм. По моим наблюдениям, особенности ювенильной пигментации специфичны для каждого рода и часто могут быть использованы и для видовой диагностики.

Наименее специализированный по строению глаз род *Ioichthys* обладает, по-видимому, и ювенильной пигментацией, наиболее близкой к тако-

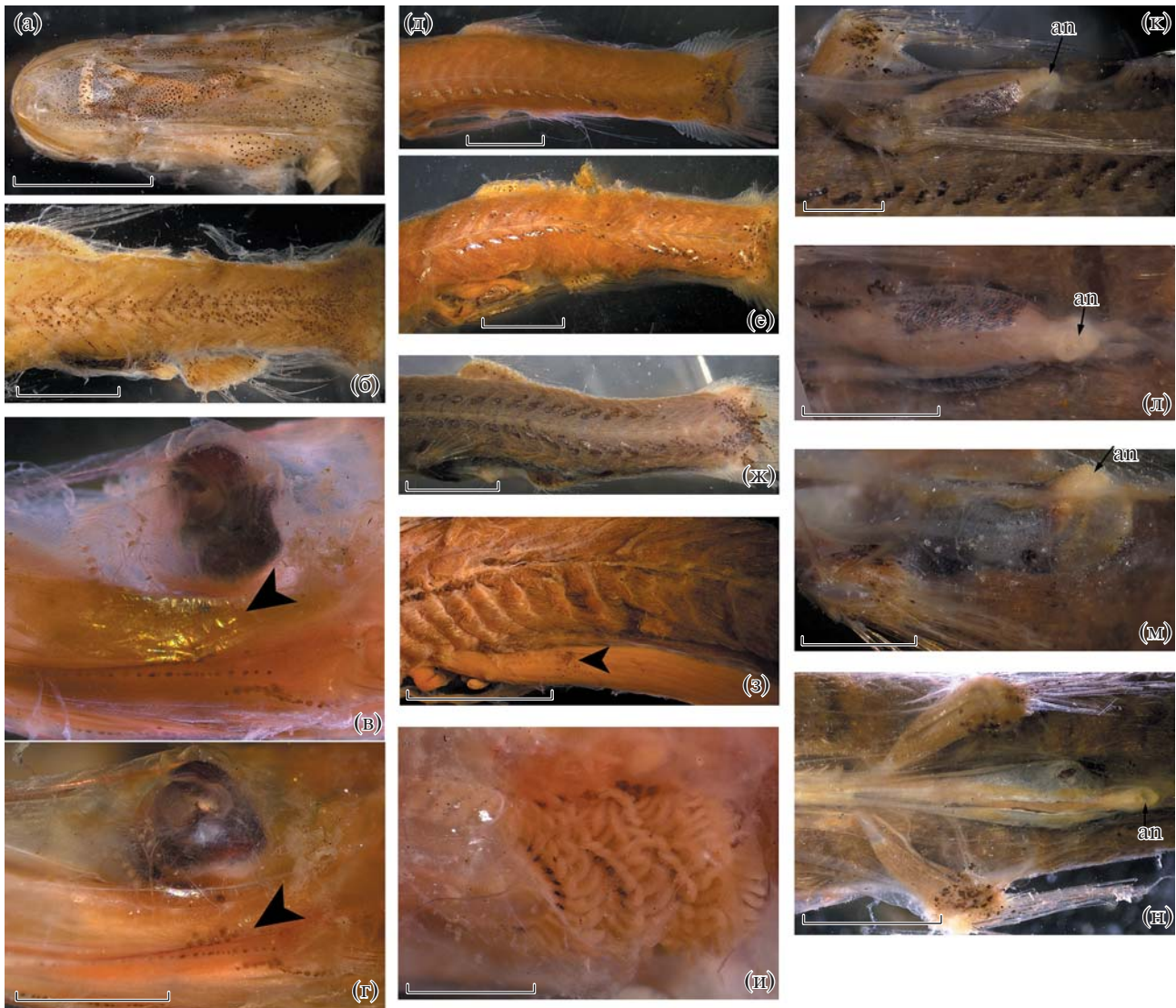


Рис. 4. Особенности пигментации *Ioichthys kashkini*, паратип SL 66.3 мм (а, б); *Dolichopteryx andriashevi*, паратипы SL 41.4 (в, г, е, и) и 52.4 (д) мм; *D. vityazi*, экз. SL 51 (ж, м, н) и 31 (к, л) мм; *D. trunovi*, голотип SL ~80 мм (з): а – вентральная поверхность рыла; б, д–ж – задняя половина тела латерально; в, г – подглазничное скопление меланофоров (▲) в косом свете (показан серебристый отлив участка эпидермиса под глазом) (в) и в прямом свете (г); з – пигментное пятно в передней части желудка (▲), и – пигментация жаберных дуг; к–н – параректальная пигментация (к, м – вид сбоку; л, н – вид снизу); an – анус. Масштаб, мм: а – 10, б – 5; в, г, и, к, л – 1; д–ж – 4, з – 2; м, н – 1.5.

вой у предполагаемого предка группы. У малька *I. kashkini* SL 66.3 мм (рис. 16, 4а) меланофорная пигментация на голове распределена практически повсеместно, исключая участок в области подвеса в промежутке между передним краем орбиты и задним краем нижней челюсти (но её распределение в заглазничной части головы недостаточно выяснено из-за плохой сохранности здесь кожных покровов: рис. 16). На туловище меланофоры вначале группируются по краям миомеров, а к середине его длины переходят на их поверхность, образуя широкую продольную полосу, на хвостовом стебле охватывающую всю его площадь (рис. 4б). Вентральная поверхность тела сплошь пигментирована

крупными, густо расположенными меланофорами, имеются парные перитонеальные пятна между *P* и анусом.

Имеющиеся описания ювенильных стадий *Bathylychnops* (Badcock, 1988; Parin et al., 2009) (собственным материалом я не располагаю) указывают на большое сходство в пигментации мальков у этого рода и *Ioichthys*, за исключением присутствия у *Bathylychnops* непарного дорсального ряда пигментных пятен, располагающихся по средней линии (Badcock, 1988. Fig. 1). Наличие дорсального ряда пятен, не отмеченных ни у каких других опистхотрид, по-видимому, представляет аутопоморфию *Bathylychnops*. У мальков

Bathylchnops имеются парные перитонеальные пятна, а пигментация миомеров и миосепт, судя по рисунку Бэдкока (Badcock, 1988. Fig. 2), сходна с таковой у *Ioichthys* (распределение меланофоров на голове у мальков *Bathylchnops* в литературе не описано и не изображено).

У мальков *Dolichopteryx* меланофорная пигментация на голове образует небольшие чётко отграниченные участки (на дорсальной поверхности рыла, у верхней и нижней челюстей, на вентральной поверхности головы и под глазом). Её общая площадь гораздо меньше площади непигментированных участков. Следует отметить заплатковидное скопление меланофоров в подглазничной области, которое имеется, по-видимому, у молоди всех “длиннотелых” опистопротид (неизвестно для *Bathylchnops*, но есть у *Ioichthys*) и, возможно, функционально связано с адаптациями зрения, так как только в этой области головы эпидермис имеет выраженный блестящий серебристый отлив (рис. 4в, 4г). Пигментация туловища у мальков *Dolichopteryx* (рис. 4д–4ж, би) имеет свои специфические особенности. Дорсальных пигментных пятен у мальков этого рода нет и, по-видимому, совершенно отсутствует пигментация дорсальной срединной миосепты, расположенной между затылком и основанием *D* (но во взрослом состоянии она имеет тёмную пигментацию у *D. parini* (рис. 1г), молодь которого не известна). На хвостовом стебле у основания *C* имеется более или менее оформленное базикаудальное скопление меланофоров, от которого вперёд выше и ниже срединно-боковой линии отходят дорсальная и вентральная пигментные полосы, состоящие из одного или нескольких рядов точечных меланофоров и/или оконтуренных меланофорной пигментацией интенсивно-серебристых пятнышек. Протяжённость и степень развития дорсальной и вентральной пигментных полос подвержены межвидовой изменчивости, иногда дорсальная полоса очень слабо выражена, но на хвостовом стебле имеется всегда. Наличие пятен серебристого пигмента в составе этих полос, вероятно, является аутапоморфией, но эти пятна выражены не у всех видов рода (рис. 7г). Меланофорная пигментация вентральной поверхности туловища развита у разных видов по-разному, перитонеальные пятна у разных видов имеются или отсутствуют, также могут иметься пигментные пятна на желудке и/или кишечнике (рис. 4з), число и расположение которых видоспецифично. Также диагностично наличие или отсутствие меланофорной пигментации на жаберных дугах (рис. 4и, 6б, 6з).

В литературе нередко встречаются указания на наличие у *Dolichopteryx* светящихся органов на брюхе. Ранее за них нередко принимали перитонеальные пятна (Parr, 1937) или инфракаринальные мышцы и окружающие ткани вдоль средин-

но-брюшной линии (Beebe, 1932; Stein, Bond, 1985). Однако никаких бесспорных морфологических доказательств наличия светящегося органа или хотя бы присутствия бактерий в тяже по средне-вентральной линии до сих пор представлено не было (Stein, Bond, 1985). У голотипа *D. andriashevi* “на нижней поверхности брюха под кожей имеется крупное пятно молочно-белого цвета неправильной Г-образной формы” (Parin et al., 2009. P. 844. Fig. 5с), трактуемое как светящийся орган, однако у других особей этого вида оно не найдено. Тем не менее, основания предполагать возможность биолюминесценции особей хотя бы на отдельных онтогенетических стадиях всё же имеются. У всех изученных мною мальков *Dolichopteryx* SL 30–68.5 мм вокруг терминального отдела кишки сразу перед анусом имеется парная складка брюшины белесой окраски с выраженным серебристым отливом и густой меланофорной пигментацией, представленной очень мелкими черточковидными меланофорами. У одних рыб хроматоциты, по-видимому, зафиксированы более или менее расправленными, за счёт чего меланофорная пигментация выглядит сплошной (рис. 4к, 4л); у других они сократились, и меланофоры выглядят очень мелкими и разрозненными (рис. 4м, 4н), но чётко оформлено пигментное пятно у верхнезаднего конца складки (рис. 4м). Кишка в области этой складки явственно утолщена. У малька *D. pseudolongipes* SL 100 мм перитонеум интенсивно-чёрный, но его параректальный участок молочно-белого цвета, без меланофорной пигментации (рис. 7б). С большой долей вероятности данная структура у молоди *Dolichopteryx* может быть связана с биолюминесценцией. У *Duolentops* gen. nov. и малька *Ioichthys* параректально расположены скопления меланофоров, но молочно-белой окраски брюшины не наблюдается (у мальков *Bathylchnops* этот признак не изучен). У взрослых рыб никаких следов этой структуры не обнаружено.

Сохранность имеющегося у меня малька *Dolichopteroides* не позволяет установить у него какие-либо особенности пигментации за исключением отсутствия меланофоров на жаберных дужках и дорсальной срединной миосепте. Мальки *D. binocularis* были описаны ранее (Roule, Angel, 1930; Beebe, 1933): у них имеется хорошо развитая полоса меланофоров ниже срединно-боковой линии, протягивающаяся от хвостового стебля почти до основания *P*, и короткая полоса выше этой линии, вперёд лишь едва заходящая за конец основания *D*. У малька SL 58 мм, изображенного Рулем и Энжелом (Roule, Angel, 1930. Pl. IV, fig. 94), вентральная поверхность имеет густую точечную меланофорную пигментацию, но обособленных перитонеальных пятен нет. Однако они показаны на рисунке Биба (Beebe, 1933. Fig. 16) и описаны для *D. binocularis* Парром (Parr, 1937. P. 34), который

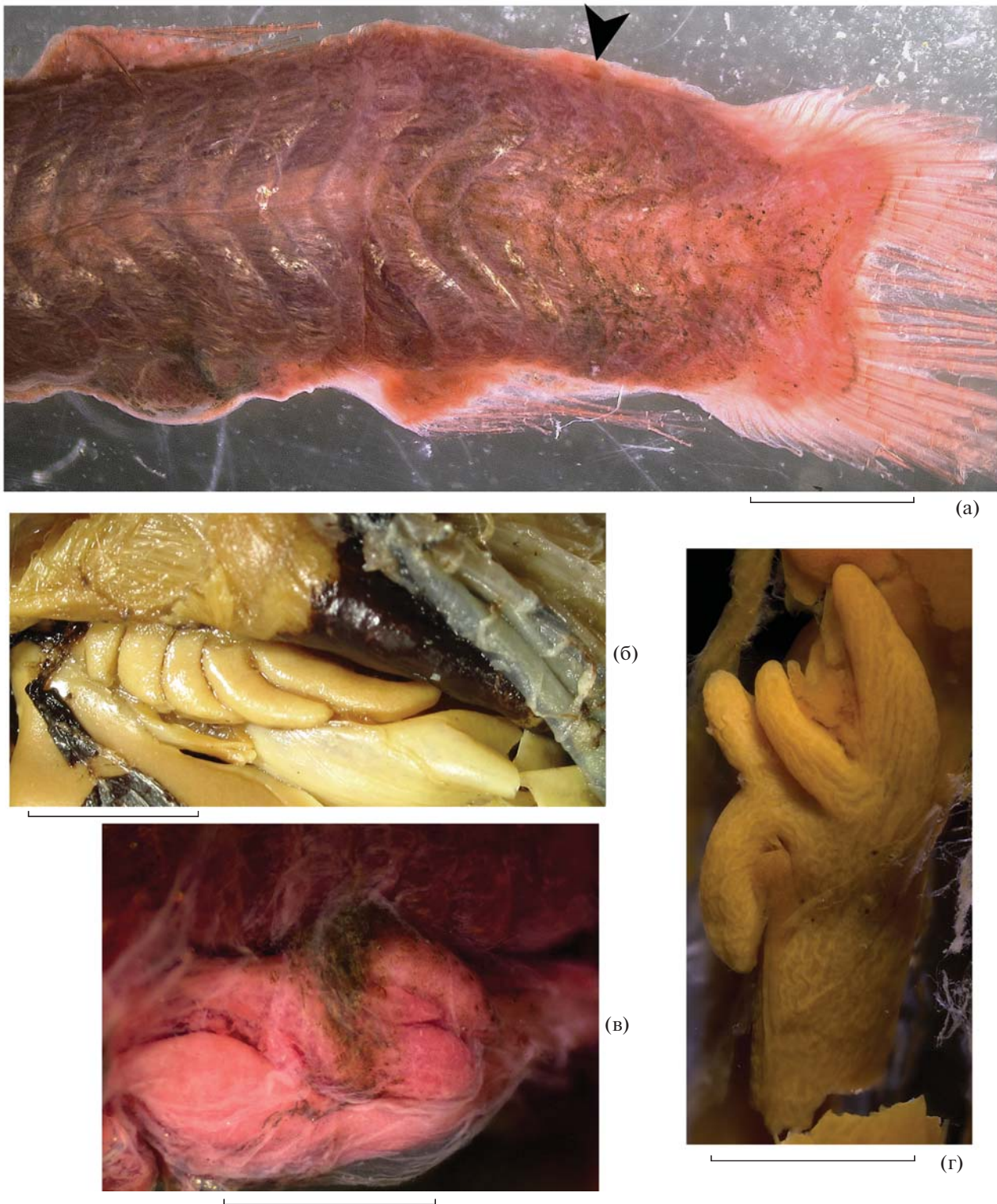


Рис. 5. Пигментация каудального отдела тела *Duolentops minuscula*, экз. *SL* 30 мм (а) (►) – положение жирового плавника, прижатого к боковой поверхности тела и плохо различимого на фотографии) и строение пилорических придатков: б – *Dolichopteryx parini*, экз. *SL* 170 мм; в – *Duolentops minuscula*, экз. *SL* 30 мм; г – *D. trunovi*, голотип *SL* ~80 мм. Масштаб, мм: а – 1.5, б – 5; в, г – 1.

приводит их как “five glandular luminous bodies in midventral series in advance of ventral fins” (пять железистых светящихся телец в срединно-брюшном ряду перед *V*). Возможно, такие различия обусловлены присутствием в составе *Dolichopteroidea* более чем одного вида. В любом случае особенности пигментации *D. binocularis* полностью укладываются в пределы варьирования, известные для видов *Dolichopteryx*.

Во взрослом состоянии представители всех вышеперечисленных родов имеют, по-видимому, тёмную окраску. У коллекционных экземпляров кожные покровы, как правило, сорваны, и сохраняются только обрывки эпидермиса, имеющего тёмную окраску (Stein, Bond, 1985), или остатки темноокрашенных чешуйных карманов (Кобылянский, Федоров, 2001). У взрослых *Ioichthys* вся голова и чешуйные карманы чёрные, брюшная поверхность с серебристым отливом (Парин, 2004). У изученных мною экземпляров *B. brachyrhynchus* из вод Западной Африки и с хребта Наска наблюдаются некоторые различия в пигментации, возможно, связанные с тем, что экземпляр с хребта Наска имеет более крупные размеры (308 против 192 мм). У рыб из вод Западной Африки вся голова в сплошном меланофорном крапе, отдельные меланофоры более крупные и разрозненные на боковой и вентральной поверхности головы; кожа туловища с разлитой меланофорной пигментацией, представленной множественными очень мелкими буроватыми меланофорами. У экземпляра с хребта Наска вся дорсальная поверхность головы и боковые стороны рыла сплошь в разлитой буроватой пигментации, на вентральной поверхности меланофорной пигментации нет, но в абдоминальной области сохраняется разлитая подкожная меланофорная пигментация; кожа на туловище сорвана. Дорсальная срединная миосепта у экземпляра с хребта Наска с рассеянным меланофорным крапом, тогда как у рыб из вод Западной Африки меланофорная пигментация сливается в сплошную тёмно-бурю окраску. Лучи всех плавников у рыбы с хребта Наска не пигментированы, тогда как у экземпляра из вод Западной Африки точечные меланофоры есть на лучах всех плавников (неясно для *P*, лучи которых обломаны до основания). Крупный экземпляр *B. exilis* полностью лишён кожи, на голове сплошная темная пигментация развита только на дорсальной поверхности рыла и вокруг глаз; лучи всех плавников не окрашены; срединная дорсальная миосепта не пигментирована. Общей чертой всех исследованных мною особей *Bathylchnops* является сплошная чёрная окраска ротожаберной полости и сплошная тёмная пигментация передней поверхности жаберных дуг (остальная часть жаберных дуг не пигментирована).

У двух исследованных мною особей *Dolichopteroidea* с Китового хребта и из Индийского океана кожа полностью утрачена, но у экземпляра из Индийского океана сохранились её небольшие обрывки у оснований *D* и *A* (кожа чёрная). У обоих экземпляров в задней половине хвостового стебля присутствует разлитая точечная подкожная меланофорная пигментация, подразделённая на дорсальную и вентральную (выше и ниже миосепты), а более крупные и разрозненные подкожные меланофоры – в основаниях вертикальных плавников (в области их птеригофоров). На голове резко выделяется чёрная окраска вершины рыла (вокруг рта). Ротожаберная полость чёрная, точечная меланофорная пигментация имеется на жаберных дугах в основаниях жаберных тычинок. Две мои рыбы резко различаются между собой пигментацией дорсальной срединной миосепты, которая не окрашена у экземпляра с Китового хребта, но сплошь пигментирована у рыбы из Индийского океана. Кроме того, у рыбы с Китового хребта лучи всех плавников не окрашены, а у рыбы из Индийского океана лучи *V* затемнены. Эти различия в пигментации, возможно, свидетельствуют в поддержку предположения о сборной природе вида *D. binocularis* в его нынешнем понимании (Parin et al., 2009).

К сожалению, я располагаю единственным экземпляром взрослого *Dolichopteryx*, принадлежащим к виду *D. parini*, который, по-видимому, существенно отличается по окраске от других видов рода. Для него характерна чёрная окраска парных плавников. По аналогии с ситуацией, наблюдаемой в других группах мезопелагических рыб, следует ожидать, что пигментация плавников формируется уже на ранних постларвальных стадиях и сохраняется у взрослых рыб. Среди других видов *Dolichopteryx* чёрная окраска *V* отмечена еще только для *D. pseudolongipes* и *D. nigripes* sp. nov. (известных только по молодью), у всех прочих видов рода все плавники не окрашены. Имеющиеся в литературе описания (Beebe, 1933; Parr, 1937; Cohen, 1964; Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b; Fukui et al., 2008; Parin et al., 2009; Mizusawa et al., 2015), по-видимому, относятся только к мальковым стадиям. Хотя Коэн (Cohen, 1964. P. 58) указывает, что наибольший из имеющихся в его распоряжении экземпляров *D. longipes* “между 85 и 95 мм SL” имел “хорошо развитую” икру, приводимое им описание пигментации *D. longipes* соответствует ювенильным особям этого вида. Поэтому оценить пределы внутри- и межвидовой изменчивости в пигментации взрослых *Dolichopteryx* в настоящее время не представляется возможным. Нельзя исключать, что такие черты *D. parini*, как сплошь пигментированная дорсальная срединная миосепта, светлая ротовая полость и относительно слабая пигментация жаберной полости (испод жаберной

крышки с тёмной меланофорной пигментацией), являются видовой особенностью.

У всех представителей “длиннотелых” опистопроктид перитонеум во взрослом состоянии интенсивно-чёрный и просвечивает через стенку брюшной полости по средне-вентральной линии. Наружная поверхность перитонеума имеет выраженный радужно-серебристый отлив. Вдоль средне-вентральной линии под кожей от истмуса до *A* протягиваются тонкие парные тяжи молочно-белого цвета (при жизни заключенные в прозрачный студенистый чехол (Stein, Bond, 1985), который у изученных мною рыб растворился), представляющие собой инфракаринальные мышцы (рис. 5б). Штейн и Бонд (Stein, Bond, 1985) не исключают способности этих структур к биолюминесценции.

Отдельно следует остановиться на особенностях пигментации представителей рода *Duolentops* gen. nov., известных по экземплярам *SL* 28.0–66.2 мм (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b; Parin et al., 2009). Эти рыбы половозрелы при *SL* около 5–6 см (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b), но наименьшие экземпляры, указанные в работе Парина с соавторами (Parin et al., 2009), возможно, ещё не достигли половой зрелости (состояние гонад исследованного мною экземпляра *D. minuscula* *SL* 30 мм не было установлено из-за его плохой сохранности и риска разрушения). Однако пигментация экземпляра *Duolentops rostrata* *SL* 35.8 мм при всей схематичности рисунка (Parin et al., 2009. Fig. 3) соответствует пигментации голотипа этого вида *SL* 66.2 мм (Fukui, Kitagawa, 2006a. Fig. 1). В отличие от всех прочих родов, пигментация видов *Duolentops* gen. nov. во взрослом состоянии сохраняет ювенильные черты, что обусловлено неотенической природой этих видов. Общий характер пигментации головы и туловища *Duolentops* gen. nov. во многом сходен с таковым у особей *Dolichopteryx* постларвальных стадий развития, однако на хвостовом стебле вместо базикаудального скопления пигмента с отходящими от него дорсальной и вентральной пигментными полосами, которые состоят из точечных меланофоров и пятнышек серебристой ткани, окаймлённых меланофорной пигментацией, наблюдается разлитая меланофорная пигментация, занимающая всю или большую часть площади хвостового стебля и сочетающаяся с выраженным серебристым отливом отдельных участков эпидермиса (вместо мелких, чётко отграниченных блестящих пятнышек) (рис. 5а). Далее вперёд почти до основания *P* протягиваются дорсальная и вентральная пигментные полосы (в работе Парина с соавторами (Parin et al., 2009. Fig. 3) для *D. rostrata* *SL* 35.8 мм показана только вентральная полоса), помимо которых на туловище могут иметься отдельные звёздчатые меланофоры. У изученного мною экземпляра *D. minuscula* *SL* 30 мм эти полосы состоят из отдельных точечных меланофоров, а эпидермис по ходу этих полос имеет участки серебристого

отлива, но нет обособленных или сливающихся в полосу пятнышек серебристого пигмента. Перитонеальные пятна имеются (*D. minuscula*) или отсутствуют (*D. rostrata*), дорсальный ряд пятен и пигментация дорсальной срединной миосепты отсутствуют. Пятновидное скопление меланофоров под глазом у *Duolentops* gen. nov. в отличие от *Dolichopteryx* более или менее протягивается вперёд от вертикали переднего края орбиты. Это может быть диагностической особенностью, но нужно заметить, что у *D. minuscula* степень выраженности этого скопления подвержена заметной индивидуальной изменчивости. Ранее наличие “полосы под глазом” как черты сходства с видами *Duolentops* gen. nov. постулировалось для *D. parini* (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b; Parin et al., 2009), однако у *Duolentops* gen. nov. эта полоса представляет собой особенность ювенильной пигментации, утрачиваемой во взрослом состоянии (ювенильные экземпляры *D. parini* не известны). У взрослых особей *D. parini* на боковых сторонах рыла действительно развита разлитая буроватая меланофорная пигментация (такая же, как и на дорсальной поверхности рыла), но она не гомологична подглазничному скоплению меланофоров у ювенильных особей *Dolichopteryx* и *Duolentops* gen. nov.

Характеризуя различия в ювенильной пигментации “длиннотелых” опистопроктид с филогенетических позиций, можно предположить, что пигментация *Ioichthys* наиболее близка к таковой у предполагаемой предковой формы, и из неё могут быть выведены все остальные варианты. У *Bathylchnops* как апоморфия формируется дорсальный ряд пигментных пятен, очевидно, путем концентрации рассеянной меланофорной пигментации срединной дорсальной миосепты, наблюдаемой у *Ioichthys*. Напротив, у *Dolichopteryx*, *Duolentops* gen. nov. и, вероятно, *Dolichopteroides* такая пигментация утрачивается, но взамен более или менее рассеянной меланофорной пигментации миомеров формируются дорсальная и вентральная пигментные полосы, в состав которых (по крайней мере, у *Dolichopteryx*) помимо собственно меланофоров входят пятнышки ярко-серебристого пигмента, наличие которых, вероятно, является апоморфией. Положение *Duolentops* gen. nov. на основании особенностей пигментации не вполне понятно. Специфические черты пигментации этого рода можно рассматривать как морфологически промежуточное состояние между наблюдаемым у мальков *Ioichthys* и *Dolichopteryx*. Однако нельзя исключать, что пигментация *Duolentops* gen. nov. соответствует промежуточному состоянию между ювенильной и взрослой пигментацией *Dolichopteryx*. Подобные рыбы в моём материале отсутствуют, а в литературе специально не описаны. Поэтому в качестве аутапоморфной черты в пигментации *Duolentops* gen. nov. в настоящее время можно предполагать лишь лучшее развитие у

видов этого рода подглазничного скопления меланофоров, более или менее заходящего на боковую поверхность рыла. Однако филогенетическая релевантность этого признака, учитывая его меж- и внутривидовую изменчивость, очевидно, очень невысока.

Во взрослом состоянии пигментация всех представителей “длиннотелых” опистопротид (исключая неотенический род *Duolentops* gen. nov.) сходная, диагностическое значение (по-видимому, только на видовом уровне) могут иметь различия в пигментации ротожаберной полости, плавников и, возможно, срединной дорсальной миосепты и жаберных дуг.

Пилорические придатки у опистопротид рыб числом 3–6, короткие и толстые. У большинства таксонов они примерно одинаковой величины, расположены в ряд и ориентированы в одном направлении (рис. 5б). Исключение представляет *Duolentops* gen. nov., имеющий разноразмерные придатки (рис. 5в), и *D. trunovi*, у которого один из придатков направлен в противоположную сторону (рис. 5г). Вероятно, эти отклонения от общего плана строения следует считать апоморфиями данных таксонов.

Подытоживая сказанное, можно отметить, что по проанализированным признакам наиболее генерализованным родом представляется *Ioichthys*, наиболее близкий к предполагаемой предковой форме по строению глаз и признакам ювенильной пигментации. Однако этот род уже демонстрирует некоторые черты специализации относительно других родов “длиннотелых” опистопротид (утрата сошниковой озубленности, редукция числа краевых лучей *C*, некоторое удлинение тела). *Bathylchnops*, по-видимому, представляет собой рано обособившуюся независимую линию развития, характеризующуюся максимальным удлинением тела, наличием у ювенильных стадий дорсальных пигментных пятен и исключительным развитием дополнительных структур глаза при сохранении примитивного пузыревидного строения глазного яблока. Нельзя исключить возможность сестринских отношений *Ioichthys* и *Bathylchnops*. Другую линию развития представляет *Dolichopteryx*, характеризующийся сравнительно небольшим числом позвонков, специфической ювенильной пигментацией, которая включает участки ярко-серебристой ткани, телескопическими глазами и хорошо развитым шаровидным телом, но лишённый корнеальных склеротизаций. Неотенический *Duolentops* gen. nov. по признакам пигментации более сходен с молодой *Dolichopteryx*, чем с любым другим родом, но более примитивен по строению глазного яблока (пузыревидное) и шаровидного тела (слабо обособлено); уникальными чертами данного рода является развитие субсклеральных линзовидных структур (рис. 1в) и специфическое строение наружного

ряда тычинок первой жаберной дуги (рис. 3). *Dolichopteryx* близок к *Dolichopteryx*, отличаясь от представителей последнего рода большим удлинением туловищного отдела, сближенным положением оснований *D*, *V* и *A* и сильно удлинёнными *P*. Более детальное изучение морфологии “длиннотелых” опистопротид, включая остеологию и миологию, в настоящее время невозможное из-за ограниченности и недостаточной сохранности доступного мне материала, вероятно, позволит существенно скорректировать высказанные здесь предположения.

Таксономические описания

Ioichthys Parin, 2004

Типовой вид — *Ioichthys kashkini* Parin, 2004.

Д и а г н о з. Рыбы с умеренно удлинённым телом, позвонков 53–58. Глаза пузыревидные, с выраженной афокальной зоной перед хрусталиком (рис. 1а); роговица с двумя выростами бобовидной формы (задний едва намечен у молоди), без участков склеротизации. Сошник без зубов. Жаберные тычинки в два ряда на ери- и сератобранхиале первой дуги; в наружном ряду удлинённые у молоди и короткие у взрослых рыб, не гипертрофированы; во внутреннем ряду хорошо развиты. *V* прикрепляются впереди вертикали начала *D*; антедорсальное расстояние составляет 70.9–72.5% *SL*; начало *A* расположено позади вертикали конца *D*. Краевых лучей *C* 5–6. Малёк *SL* 66.3 мм с перитонеальными, но без дорсальных пигментных пятен, с рассеянной меланофорной пигментацией сначала вдоль границ миомеров, а в задней половине тела — по всей поверхности; у взрослых рыб кожа и перитонеум чёрные. Максимальная известная *SL* ~ 253 мм.

С о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. В составе рода описан единственный вид из тропической зоны Индийского океана (Парин, 2004). К этому же роду должен быть отнесён малёк из вод Калифорнии, указанный Мозером (Moser, 1996) как *B. brachyrhynchus* (Parin et al., 2009), и два взрослых экземпляра, пойманных в водах Перу и описанных как *Opisthoproctidae* gen. et sp. indet. (Shinohara, 2009). Бóльшее число позвонков у восточнотихоокеанских рыб по сравнению с экземплярами типовой серии *I. kashkini* (56–58 против 53–55) позволяет предполагать, что они принадлежат к отдельному виду.

Ioichthys kashkini Parin, 2004

Ioichthys kashkini: Парин, 2004. С. 438. Рисунок (первоописание); Parin et al., 2009. Р. 841. Fig. 2 (дополнение к описанию паратипа).

Материал. ИО РАН № 2565, паратип *SL* 66.3 мм, 12°00' с.ш. 64°58' в.д., НИС “Витязь”, рейс 40, буй С, ХКС-180, 4075–0 м, проба № 133, 24.03.1967 г. Голотип этого вида (ЗИН № 53071, взрослый экз. *SL* 232 мм) был кратко обследован мною в 2005 г. во время передачи его в ЗИН РАН по просьбе Н.В. Парина.

Описание. Вид достаточно подробно охарактеризован в первоописании, поэтому здесь приводится только описание пигментации малька *SL* 66.3 мм, для которого ранее было указано лишь наличие и число перитонеальных пятен (Parin et al., 2009).

Верхняя и верхнебоковые стороны рыла испещрены разноразмерными разреженными меланофорами, сгущающимися перед орбитой; поверхность *frontalia* между и позади орбит также покрыта многочисленными, но разрозненными меланофорами; менингеальная пигментация представлена редкими разноразмерными меланофорами. Верхняя челюсть густо пигментирована сливающимися в сплошную полосу коричневатыми меланофорами. Под глазом расположено обширное скопление довольно крупных разрозненных меланофоров, переходящее на нижнюю поверхность головы (рис. 1б, 4а); эпидермис под глазом с выраженным серебристым отливом; боковая сторона рыла между задним краем нижней челюсти и вертикалью переднего края орбиты, по-видимому, без меланофорной пигментации. В заглазничной части головы меланофорная пигментация прослеживается, но из-за того, что кожа здесь большей частью сорвана, её распределение не выяснено (есть точечные меланофоры вдоль заднего края орбиты). Имеются редкие точечные меланофоры на жаберных дужках в основании жаберных лепестков. Нижняя поверхность головы в густой меланофорной пигментации, наиболее развитой в гулярной области, очень мелкой у симфизного края нижней челюсти (рис. 4а), сильно разреженной на бронхиостегальной мембране. Вентральная поверхность тела от истмуса до начала *A* в сплошной густой меланофорной пигментации, отдельные меланофоры здесь большей частью крупные, никогда не сливающиеся. В промежутке между основаниями *P* и *V* расположены три пары тёмных перитонеальных пятен, еще одна пара имеется непосредственно между основаниями *V* и две пары – в промежутке между *V* и *A*. На боках тела имеются отдельные меланофоры, группирующиеся по ходу границ между миомерами и вдоль срединной миокоммы. К середине туловища (перед началом *V*) они становятся более многочисленными и переходят на поверхность миомеров, образуя срединную продольную полосу, а на хвостовом стебле сплошь покрывают его поверхность (рис. 4б). Имеется вертикальная полоска из разрозненных меланофоров по ходу *cleithrum*. В основаниях *P*, *D* и *A* развиты скопления буроватых меланофоров; лу-

чи всех плавников не пигментированы. Дорсальная срединная миосепта между затылком и *D* покрыта меланофорами, сливающимися по её верхнему краю в продольную полосу; по направлению к позвоночнику пигментация миосепты становится равномерно буроватой.

Bathylychnops Cohen, 1958

Типовой вид – *Bathylychnops exilis* Cohen, 1958.

Диагноз. Рыбы с сильно удлинённым телом; позвонков 67–85. Глаза пузыревидные; передний вырост роговицы образует крупное обособленное шаровидное тело со сферическим дополнительным хрусталиком; в нижней и задней частях глазного яблока позади шаровидного тела имеются ещё две корнеальные линзы (не развиты у молоди) (рис. 1и). Хрусталик эксцентрический (глаз полутелескопический); афокальное пространство отсутствует. Сошник с одним рядом зубов. Жаберные тычинки тонкие, ресничевидные, в два ряда на *eri-* и *ceratobranchiale* первой дуги, в наружном ряду не гипертрофированы, во внутреннем – хорошо развиты. *V* прикрепляются впереди вертикали начала *D*; антедорсальное расстояние составляет 72.4–76.6(80.2)% *SL*; начало *A* расположено позади вертикали конца *D*. Краевых лучей *C* 7–12. Постларвальная пигментация представлена непарным срединным дорсальным рядом пигментных пятен и парными перитонеальными пятнами вдоль средневентральной линии; параллельные пигментные полосы на боках тела, состоящие из меланофоров и пятнышек серебристой ткани, отсутствуют (Cohen, 1960; Badcock, 1988; Parin et al., 2009); взрослые рыбы с однотонно-тёмной пигментацией кожных покровов, перитонеум чёрный; *SL* до 580 мм (Парин и др., 1995).

Состав и распространение. Три вида – помимо типового, *B. brachyrhynchus* (Parin, 1937) и *B. chilensis* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009. *B. exilis* известен из переходных вод северной части Тихого океана (Stein, Bond, 1985; Fujii, 1985; Парин и др., 1995; Aizawa, 2002), указания на нахождение этого вида в Атлантике (Harrisson, 1967; Aizawa, 2002; Parin et al., 2009) относятся к *B. brachyrhynchus* (Badcock, 1988). Последний, по-видимому, имеет широкотропический ареал во всех океанах (Badcock, 1988; Parin et al., 2009). *B. chilensis* известен только из юго-восточной части Тихого океана под 33°–34° ю.ш. (Parin et al., 2009).

Замечания. Парин с соавторами (Parin et al., 2009) приводят в качестве отличий *B. chilensis* от *B. exilis* число лучей *D* и *A* (соответственно 12–13 и 11–12 против 14–16 и 13–14). У изученного мною экземпляра *B. exilis* *D* 13, *A* 12. По данным Штейна и Бонда (Stein, Bond, 1985), число лучей *D* и

А у *B. exilis* составляет соответственно 13–16 (в среднем 14, $n = 16$) и 10–14 (в среднем 12, $n = 15$). Таким образом, оснований для различения видов по числу лучей в вертикальных плавниках нет.

Материал. *B. exilis*, 1 экз. *SL* 420 мм, 47°09' с.ш. 153°52' в.д., глубина 420–460 м, НПС “Млечный путь”, трал № 61, 17.03.1990 г. *B. brachyrhynchus*, 1 экз., *SL* 308 мм, хребет Наска, НПС “Профессор Месяцев”, рейс 13, трал 94, 10.11.1983 г., сборщик А.Н. Котляр; 2 экз., *SL* 192 мм (длина головы 40 мм) и отчленённая голова длиной 33 мм, Западная Африка, НИС “Профессор Водяницкий”, рейс 5, трал № 11.

Duolentops Prokofiev, gen. nov.

Типовой вид — *Dolichopteryx minuscula* Fukui et Kitagawa, 2006.

Диагноз. Рыбы с относительно коротким телом и высоким хвостовым стеблем; позвонков 40–46. Глаза пузыревидные; передний вырост роговицы бобовидной формы, вытянут вдоль переднего края хрусталика и расширен вентрально, со светлым (склеротизированным?) утолщением в нижней части; перед хрусталиком имеется афокальная зона (рис. 1в); задний вырост роговицы не развит. В нижней части глазного яблока под хрусталиком имеется крупное линзовидное образование, макроскопически отграниченное от оболочек глаза (рис. 1в). Сошник с несколькими рядами зубов. Жаберные тычинки на первой дуге утолщённые, пальцевидные, в наружном ряду сильно гипертрофированы; две верхние тычинки наружного ряда прикреплены медиальнее линии, соединяющей основания последующих тычинок на *ceratobranchiale-1*, и наклонены вниз параллельно продольной оси *ceratobranchiale-1*, лежа позади наружного ряда цератобранхиальных тычинок (рис. 3). Тычинки внутреннего ряда хорошо развиты. *V* прикрепляются заметно впереди вертикали начала *D*; антедорсальное расстояние составляет 72.3–83.2% *SL*; начало *A* расположено позади вертикали конца *D*, реже на одной вертикали. Длина хвостового стебля равна его высоте. Краевых лучей *C* 9–11. Хвостовой стебель с разлитой меланофорной пигментацией и рефлектирующими участками серебристой ткани; точечные ряды меланофоров протягиваются вперед выше и ниже миокоммы; участок меланофорной пигментации под глазом в большей или меньшей степени продолжается вперед по боковым сторонам рыла; перитонеальные пятна имеются или отсутствуют. Карликовые неотенические формы, максимальная известная *SL* 66.2 мм.

Этимология. Название рода образовано от латинских слов “duo” (двойной), “lens” (чечевица, в современной морфологической терминологии — хрусталик) и “ops” (глаз) и отражает харак-

терный признак рода — наличие линзовидного субсклерального утолщения под хрусталиком глаза.

Состав и распространение. Кроме типового вида из Индо-Вест-Пацифики к новому роду следует отнести атлантический вид *Dolichopteryx rostrata* Fukui et Kitagawa, 2006. Я не имел возможности непосредственно изучить экземпляры данного вида, однако такие его признаки, отмеченные в тексте первоописания и/или отображённые на оригинальном рисунке (Fukui, Kitagawa, 2006b. Fig. 1), как пузыревидные глаза с линзовидной структурой под хрусталиком, карликовые размеры голотипа, имеющего зрелые икринки (*SL* 66.2 мм), и характерная пигментация хвостовой части тела, позволяют отнести этот вид к описываемому роду.

Duolentops minuscula (Fukui et Kitagawa, 2006)

Dolichopteryx minuscula: Fukui, Kitagawa, 2006a. P. 114. Figs. 1–3 (первоописание).

Dolichopteryx sp. cf. *longipes*: Прокофьев, 2014. С. 379.

Материал. 1 экз. *SL* 30 мм, 23°34' с.ш. 128°35' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7175, РТАК № 11, проба 21, горизонт лова 500 м, длина троса 1600 м, время лова 22.00–23.05, 08.02.1975 г.

Описание. *D* 10, *A* 8, *P* 12, *V* 9, *C*_x + 10 + 9 + x; *r. br* 2, *sp. br* 0 + 14 (1 + 1 + 0) (две верхние тычинки смещены медиально и образуют дополнительный ряд кнутри от наружного ряда цератобранхиальных тычинок (рис. 3)), тычинок во внутреннем ряду на первой дуге 4 + 1 + 11 = 26; миомеров около 45; *p. c* 3, из них средний придаток значительно меньше краевых (рис. 5в). Концы *P* и *V* обломаны. Между вертикалями начал *V* и *D* 9 миомеров. Начало *A* расположено позади конца *D*. Жировой плавник имеется, расположен над концом *A*.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 27.1, максимальная и минимальная высота тела соответственно 11.9 и 10.2, длина хвостового стебля 10.2; антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния соответственно 74.6, 59.3 и 84.75; длина рыла 11.2, горизонтальный диаметр глазного яблока 3.7, длина линзовидного образования под хрусталиком 2.5, горизонтальная длина костной орбиты 5.9, длина нижней челюсти 5.9.

Пигментация. Ранее экземпляр был подкрашен ализариновым красным S, из-за чего поверхностная пигментация в настоящее время плохо различима, однако сохраняются следы продольных тёмных полос на дорсальной и боковой поверхностях рыла. Дорсальная поверхность вершины рыла с единичными субдермальными меланофорами. Непосредственно под глазом имеется продольный ряд довольно крупных субдермальных

меланофоров, подлежающих под поверхностной пигментацией, ниже которого располагается ряд таких же меланофоров, протягивающийся вперед до квадратно-нижнечелюстного сочленения; ещё один короткий ряд субдермальных меланофоров расположен перед лучами бранхиостегальной перепонки. Эпидермис под орбитой имеет интенсивный серебристо-радужный отлив. Менингеальная пигментация представлена разрозненными довольно крупными меланофорами. Жаберные дуги не пигментированы. В основаниях парных и вертикальных плавников единичные точечные меланофоры. Хвостовой стебель несёт разлитую поверхностную буроватую пигментацию и отдельные разрозненные точечные меланофоры; эпидермис на боках тела в области оснований вертикальных плавников и на хвостовом стебле с выраженным серебристым отливом (рис. 5а), далее вперед ниже миокоммы и до основания *P* тянется продольная серебристая полоска, окаймлённая буроватыми меланофорами. Вентральная поверхность в разрозненных точечных меланофорах, с четырьмя полосковидными перитонеальными пятнами в промежутке между основаниями *P* и *V* и с пятым пятном, расположенным по обеим сторонам от ануса. Срединная дорсальная миосепта между затылком и *D* и лучи всех плавников не пигментированы.

Замечания. Ранее описанный экземпляр упоминался мною (Прокофьев, 2014) как форма комплекса “*D. longipes*” на основании сходных значений меристических признаков и предполагавшегося отсутствия у данного экземпляра жирового плавника, хотя были отмечены нетелескопические глаза и необычная формула жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге, исключаящие отождествление данного экземпляра с *D. longipes*. Однако в действительности жировой плавник у этого экземпляра имеется, но он примят и подсох к верхнему краю хвостового стебля, из-за чего обнаруживается с трудом (рис. 5а). По всем доступным для сравнения признакам описанный экземпляр полностью соответствует первоописанию *D. minuscula*, за исключением строения первой жаберной дуги. В первоописании (Fukui, Kitagawa, 2006a) для этого вида указано 5–6 + 1 + 10–11 тычинок в наружном ряду на первой дуге и не упомянуто о каком-либо своеобразии в их строении. Поскольку другие признаки, характеризующие *D. minuscula*, также достаточно своеобразны, а существование в том же районе ещё одного вида, отличающегося только строением первой жаберной дуги, представляется несерьёзным, я полагаю, что вероятнее всего Фукуи и Китагава (Fukui, Kitagawa, 2006a, 2006b) ошибочно указали в качестве наружных тычинок внутреннего ряда, число которых у изученного мною экземпляра соответствует приводимому цитируемыми авторами.

Описанный экземпляр является четвёртым находением этого редкого вида, ранее известного только по трём экземплярам типовой серии (Fukui, Kitagawa, 2006a; Parin et al., 2009), пойманным в тихоокеанских водах Японии между 29° и 39° с.ш. и 143°–150° в.д. и в Индийском океане к югу от о. Св. Маврикия. Место лова моего экземпляра, происходящего из вод между о-вами Рюкю и Филиппинами, лежит в пределах предполагаемого ареала вида.

***Dolichopteroides* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009**

Типовой вид — *Dolichopteryx binocularis* Beebe, 1932.

Д и а г н о з. Рыбы с заметно удлинённым телом; позвонков 58–60. Глаза бокаловидные, телескопические; указывается наличие дополнительного хрусталика (Parin et al., 2009), другие корнеальные склеротизации, по-видимому, отсутствуют. Сошник с многорядными зубами. Жаберные тычинки короткие, уплощённые, язычковидные на всех возрастных стадиях; в два ряда на еpi- и ceratobranchiale первой дуги, в наружном ряду не гипертрофированы, во внутреннем сильно редуцированы. Лучи *P* сильно удлинены, заходят за конец основания *A*. *D*, *V* и *A* сильно смещены каудально, антедорсальное расстояние составляет 78.2–82.0% *SL*; *V* прикрепляются близ вертикали начала *D* или позади неё; начало *A* расположено под серединой–задней третью основания *D*. Краевых лучей *C* 11–13. Постларвальная пигментация представлена двумя пигментными полосами, протягивающимися вперед от основания *C* выше и ниже миокоммы, из них верхняя полоса очень короткая, нижняя — протяжённая, имеются перитонеальные пятна; взрослые рыбы, по-видимому, однотонно-тёмной окраски, перитонеум чёрный. Максимальная известная *SL* 266 мм (Stewart, 2015).

Состав и распространение. Монотипический род с циркумглобальным широкотропическим ареалом; Парин с соавторами (Parin et al., 2009) не исключают сборной природы единственного известного вида.

М а т е р и а л. ИО РАН б/№ — 1 экз. *SL* 233 мм, Китовый хребет, 36°21′ ю.ш. 07°38′ з.д., глубина 1150–1200 м, НПС “Эврика”, трал № 17, 14.10.1975 г., сборщик И.А. Трунова; 1 экз. *SL* 210 мм, 01°12′ с.ш. 56°28′ в.д., НИС “Рифт”, ст. 27, донный трал, глубина места 800–810 м, горизонт лова — дно, время лова 07.25–07.57, проба № 40, 06.03.1983 г.; ЗММУ № 22700 — 1 экз. *SL* 55 мм (центральная Восточная Атлантика, 00°35′ с.ш. 07°02′ в.д., глубина 340–350 м, НПС “Фиолент”, рейс ФАО-1, трал № 11, 05.01.1976 г.

Dolichopteryx Brauer, 1901

Типовой вид — *Dolichopteryx anascopa* Brauer, 1901.

Д и а г н о з. Рыбы с умеренно удлинённым телом; позвонков 41–48. Глаза бокаловидные, телескопические; передний вырост роговицы образует хорошо обособленное шаровидное тело без дополнительного хрусталика, задний вырост расположен под передним; дополнительных корнеальных линз нет (рис. 1г–1ж). Сошник с многорядными зубами. Жаберные тычинки уплощённые, у молодых удлинённые и более расставленные, у взрослых рыб короткие, язычковидные, в два ряда на ери- и ceratobranchiale первой дуги, в наружном ряду не гипертрофированы (рис. 2в–2е). *V* прикрепляются впереди вертикали начала *D* (на 3–9 миомеров); антедорсальное расстояние составляет 70.6–82.1% *SL* (обычно 72–77%); начало *A* расположено под концом *D* или позади него. Краевых лучей *C* 9–14. Постларвальная пигментация представлена двумя пигментными полосами, протягивающимися вперёд от основания *C* выше и ниже миокоммы (рис. 4д–4ж); перитонеальные пятна имеются или отсутствуют, могут присутствовать участки пигментации на желудке и/или кишечнике; дорсальные пигментные пятна отсутствуют. Взрослые рыбы с тёмно-пигментированными чешуйными карманами, перитонеум чёрный, также может быть пигментирована срединная дорсальная миосепта между затылком и *D*. Максимальная известная *SL* 217 мм (*D. parini*: Mecklenburg et al., 2002).

С о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. В составе рода описано восемь видов, один из которых известен из Атлантического океана (*D. longipes* (Vaillant, 1888)), два — из Индо-Вост-Пацифики (*D. anascopa* Brauer, 1901 и *D. vityazi* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009) и четыре — только из Тихого океана (*D. andriashevi* Parin, Belyanina et Evseenko, 2009, *D. nigripes* Prokofiev, sp. nov., *D. parini* Kobylansky et Fedorov, 2001; *D. pseudolongipes* Fukui, Kitagawa et Parin, 2008); *D. trunovi* Parin, 2005, по-видимому, имеет циркумглобальный ареал в умеренно-высоких водах Южного полушария (между 41° и 53° ю.ш.) (Парин, 2005); по меньшей мере ещё один неописанный вид известен из зоны Калифорнийского течения в Восточной Пацифике (Moser, 1996; Parin et al., 2009). Все виды известны по единичным находкам, в связи с чем границы их ареалов не могут быть установлены. Большинство видов (кроме *D. parini* и *D. trunovi*) связано с тропическими и субтропическими водами; ареал *D. parini*, по-видимому, приурочен к переходной зоне северотихоокеанских вод.

З а м е ч а н и я. *D. anascopa* и *D. parini* заметно отличаются от других видов рода сильно удлинёнными *P*, заходящими за начало *D*, более передним положением *A* (под серединой основания *D*, тогда как у других видов — под его концом или чаще по-

зади него) и наличием участка молочно-белой ткани у нижнего края глаза. Необходимы более детальные морфологические исследования для выяснения родственных отношений указанных видов и степени их таксономической обособленности от других представителей рода.

***Dolichopteryx andriashevi*
Parin, Belyanina et Evseenko, 2009**

(рис. 6а)

Dolichopteryx andriashevi: Parin et al., 2009. P. 843. Fig. 5 (первоописание).

Dolichopteryx cf. *longipes* № 2: Parin et al., 2009. P. 845. Fig. 6.

М а т е р и а л. Помимо пяти оригинальных экземпляров, перечисленных в работе Парина с соавторами (Parin et al., 2009. P. 843, 845), изучен 1 экз. *SL* 37 мм, 01°07' с.ш. 187°00 в.д., НИС “Витязь”, рейс 26, ст. 3798, глубина места 5620–5600 м, ХКС-160, 1000–0 м (угол 65°, трос 2100 м), время лова 08.50–11.10, проба № 86, 30.11.1957 г.

В первоописании Парин с соавторами (Parin et al., 2009. P. 843) формально обозначили только голотип (ЗММУ № 22214 *SL* 56.5 мм, ст. 4490). Статус трёх других рыб из сборов НИС “Витязь” (ст. 3721, *SL* 52.4 мм; ст. 4490, *SL* 41.4 мм; ст. 5040, *SL* 68.5 мм) в первоописании прямо не указан. Диагноз нового вида был составлен по всем 4 экз., таким образом, их всех следует включать в типовую серию, что в устном сообщении подтвердил один из авторов вида (С.А. Евсеенко). Экземпляр *SL* 39.5 мм со ст. 3835, описанный в работе Парина с соавторами (Parin et al., 2009. P. 845) как *D.* cf. *longipes* № 2, не является типовым.

О п и с а н и е. *D* 10–12, *A* 8–10, *P* 12–13, *V* 9, *C* х–xii + 10 + 9 + х–xii; *r. br* 2, *sp. br* 5–10 + 14–18 = 20–25; позвонков (миомеров) 45–47; *p. c* 5–6 (расположены в ряд). Глаза телескопические, направлены вертикально вверх (рис. 6б). *P* явственно короче *V*, у мальков *SL* ~ 50 мм концы лучей *P* лишь едва заходят за первую пару перитонеальных пятен в промежутке *P–V*; концы лучей *V* достигают или почти достигают основания *C*. Между вертикалями начал *V* и *D* три–четыре миомера. Начало *A* расположено под концом *D*. Жирового плавника нет.

Н е к о т о р ы е и з м е р е н и я, в % *SL*: длина головы 24.8–29.6, максимальная и минимальная высота тела соответственно 7.6–10.3 и 6.1–7.1, длина хвостового стебля (9.5) 12.0–13.1; антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния соответственно 73.6–79.4, 66.3–69.5 и 78.1–84.5; длина рыла 10.6–14.5, горизонтальный диаметр глазного яблока 3.3–3.9, горизонтальная длина костной орбиты 6.3–7.6(9.5), длина нижней челюсти 5.1–6.7(7.7).

П и г м е н т а ц и я. По верхнему краю рыла от вершины к орбитам, немного не доходя до по-

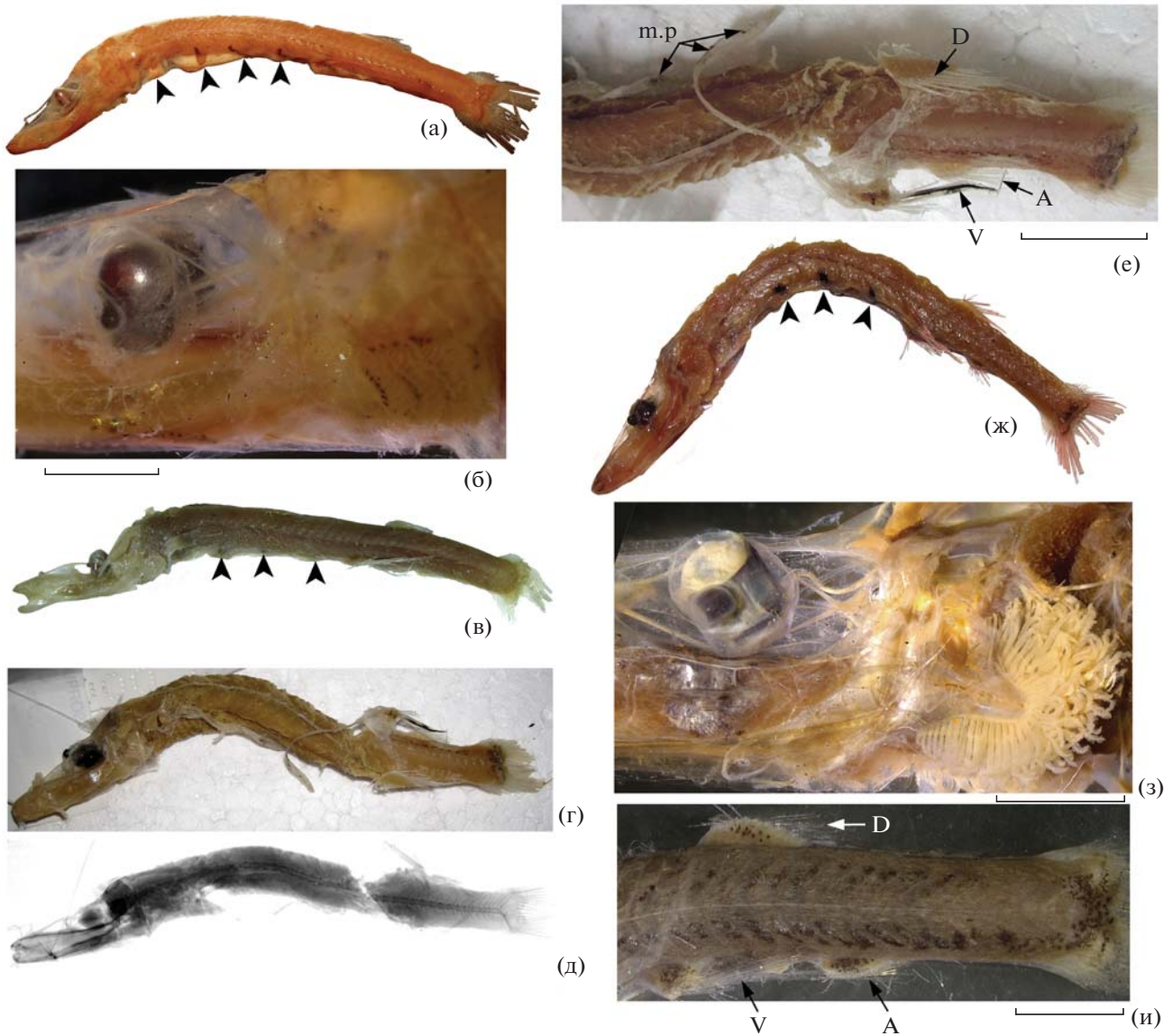


Рис. 6. *Dolichopteryx andriashevi*, паратип *SL* 41.4 мм (а, б); *D. longipes*, голотип *SL* 46 мм (в); *D. nigripes* sp. nov., голотип *SL* 120 мм (г–е) и *D. vityazi*, голотип *SL* 61 мм (ж) и экз. *SL* 51 мм (з, и): а, в, г, ж – общий вид, латерально; б, з – ориентация глаз; д – рентгенограмма; е, и – пигментация плавников и боков тела в его задней половине, вид сбоку; (▶) – положение перитонеальных пятен в промежутке *P–V*; *D*, *A*, *V* – соответственно спинной, анальный и брюшной плавники; *m.p* – остатки перитонеальных пятен. Масштаб, мм: б, з – 1; е – 14, и – 3.5.

следних, протягивается широкая продольная полоса, состоящая из мелких коричневатых меланофоров. У симфизного конца нижней челюсти с каждой стороны полосковидное скопление меланофоров. Имеется продольный ряд (шириной в один меланофор) меланофоров от квадратно-нижнечелюстного сочленения к узкому заплатковидному скоплению меланофоров непосредственно под глазом и короткая полоска из более крупных меланофоров перед лучами брахиостегальной перепонки. Эпидермис под орбитой имеет интенсивный серебристо-радужный отлив (рис. 4в). Менингеальная пигментация слабо вы-

ражена. Жаберные дуги пигментированы интенсивно-чёрными меланофорами (рис. 4и). Основание *P* густо испещрено коричневатыми меланофорами. Пятновидные скопления меланофоров имеются в основании *V*. Основания *D* и *A* в мелких немногочисленных разрозненных меланофорах. От базикаудального скопления меланофоров и участков серебристой ткани вперёд отходят пигментные полосы выше и ниже миокоммы. Нижняя пигментная полоса, состоящая из черточковидных, оконтуренных меланофорами пятнышек серебристой ткани, более крупных на хвостовом стебле, которые кпереди от *V* сливаются в сплош-

ную серебристую полосу с подлежащими под ней меланофорами, расположенными в ряд, доходит вперёд до основания *P*. Верхняя латеральная пигментная полоса состоит только из точечных меланофоров; у части рыб она очень короткая, состоит всего из нескольких меланофоров, не заходящих кпереди от дополнительных лучей *C* (рис. 4д). У экземпляров со ст. 3721 и 3798 верхняя полоса выражена намного лучше и достигает кпереди вертикали начала *V* (рис. 4е). Имеется три хорошо выраженных поперечно вытянутых парных перитонеальных пятна в промежутке между основаниями *P* и *V* и ещё одно менее резкое, округлое парное перитонеальное пятно между основаниями *P* (рис. 6а); брюшная поверхность несёт крупные, редко расположенные меланофоры, более многочисленные кпереди от третьего перитонеального пятна. Кишка перед анусом охвачена двумя белесыми складками брюшины, несущими густую меланофорную пигментацию (рис. 4к–4н); у голотипа участок молочно-белой ткани неправильной Г-образной формы имеется также перед основаниями *V*. Дорсальная срединная миосепта между затылком и *D* и лучи всех плавников не пигментированы.

З а м е ч а н и я. Описанного Париным с соавторами (Parin et al., 2009) в открытой номенклатуре *D. cf. longipes* № 2, якобы отличающегося от атлантического *D. longipes* бóльшим, а от *D. andriashevi* — меньшим числом жаберных тычинок (соответственно 20 против около 18 и 23–25), следует рассматривать в составе *D. andriashevi*. Разница в числе жаберных тычинок, подсчитанных Париным и др. для этого экземпляра (в настоящее время обе первые жаберные дуги у него утрачены), и для типовой серии *D. andriashevi* вполне укладывается в пределы изменчивости, установленные у близких видов (*D. longipes*, *D. vityazi*). Экземпляр со ст. 3835 обладает всеми характерными признаками *D. andriashevi* (четыре перитонеальных пятна в промежутке *P–V*; имеется меланофорная пигментация на жаберных дугах; начало *A* расположено под концом *D*) и без сомнения может быть отождествлён с данным видом.

Dolichopteryx longipes (Vaillant, 1888)

(рис. 6в)

М а т е р и а л. MNHN № 1887-0136, голотип *SL* 46 мм, Марокко, 29°01'59" с.ш. 12°28'59" в. д., 1163 м, НИС “Талисман”, ст. 47, 1883 г.

О п и с а н и е. *D* ~ 9, *A*?, *P* ~ 13–14, *V* ~ 9; миомеров ~ 48; *r. br* 2, *sp. br* 6 + 16 = 22; *p. c.* 6. Глаза телескопические, направлены вертикально вверх. Между вертикалями начал *V* и *D* три миомера. Начало *A* расположено позади конца *D*, промежуток между вертикалями конца и начала *A* соизме-

рим с промежутком между вертикалями начал *V* и *D*. Жирового плавника нет.

Н е к о т о р ы е измерения, в % *SL*: длина головы 30.4, длина рыла 15.2, максимальная и минимальная высота тела соответственно 9.8 и 6.0; антедорсальное, антеанальное и антевентральное расстояния соответственно 71.7, 80.4 и 63.0.

П и г м е н т а ц и я сильно выцвела, но в основании *C* вполне различимо поперечное базикаудальное скопление меланофоров, от которого вперед отходят параллельные друг другу продольные пигментные полосы (выше и ниже миокоммы). Верхняя пигментная полоса выражена значительно слабее нижней, исчезает под основанием *D*; нижняя протягивается вперёд почти до начала туловища. На брюхе в промежутке между основаниями *P* и *V* три крупных поперечных перитонеальных пятна, первое из них расположено на уровне пилорических придатков, между основаниями *P* пятна нет. Лучи всех плавников и остатки перепонки между ними не пигментированы. На голове и жаберных дугах пигментации не выявлено.

З а м е ч а н и я. Я согласен с мнением (Parin et al., 2009), что ареал *D. longipes* должен быть ограничен Атлантическим океаном, однако из приводимых этими авторами отличий между атлантическими и индо-тихоокеанскими рыбами в числе лучей *D* и *sp. br* (в обоих случаях меньшее у атлантических рыб) и относительному положению *D* и *A* реальным является только последнее. По данным Коэна (Cohen, 1964), у атлантических *D. longipes* 10–11 (в среднем 11, *n* = 6) лучей; таким образом, их число у *D. longipes* и *D. andriashevi* перекрывается (соответственно 9–11 и 10–12), а различия по средним значениям (каковые можно было бы предполагать, исходя из материала, исследованного Париным с соавторами и мною) сомнительны. Число жаберных тычинок на первой дуге у голотипа *D. longipes* (22) существенно больше приводимого для этого вида Париным и др. (18); таким образом, этот признак у сравниваемых видов также широко перекрывается (18–22 против 20–25 у *D. andriashevi*). Тем не менее *D. longipes* хорошо отличается от *D. andriashevi* меньшим числом перитонеальных пятен в промежутке *P–V* (три против четырёх, нет пятна между основаниями *P*), отсутствием меланофорной пигментации жаберных дуг и более задним положением *A* (заметно позади конца *D*, а не под его концом, как у *D. andriashevi*).

Dolichopteryx nigripes Prokofiev, sp. nov.

(рис. 6г–6е)

Dolichopteryx longipes (non Vaillant): Wagner et al., 2009. P. 109, 113. Fig. 1 (24°00' ю.ш., 175°30' з.д., 600–800 м).

Материал. MNHN № 2000-0446, голотип *SL* 120 мм, Новая Каледония, 25°40'59" ю.ш. 167°10'59" в.д., 1030–1320 м, 15.11.1996 г.

Диагноз. Вид рода *Dolichopteryx* без жирового плавника, с тремя перитонеальными пятнами в промежутке между основаниями *P* и *V*, началом *A*, расположенным перед концом *D*, с чёрной пигментацией *V*.

Описание. *D* 11, *A* 8, *P* 12, *V* 10, *C* xiv + 10 + 9 + x; миомеров ~ 45, позвонков (по рентгенограмме) 45 (рис. бд); *r. br* 2, *sp. br* ~ 7 + ~ 16(18) = ~ 23(25) (жаберные дужки голотипа сильно повреждены нитью для крепления коллекционного номера, пропущенной через них, из-за чего несколько самых верхних и самых нижних тычинок могли быть недоучтены). Глаза телескопические, направлены вверх. Стенка брюшной полости вырвана, из-за чего положение начала *V* у голотипа точно установить нельзя, но, по-видимому, они прикреплялись немного впереди вертикали начала *D*; внутренние органы большей частью утрачены. У экземпляра, изображенного Вагером с соавторами (Wagner et al., 2009. Fig. 1A), основание *V* на три миомера впереди начала *D*. Начало *A* расположено под задней третью основания *D*. Жирового плавника нет. Судя по экземпляру Вагнера с соавторами (Wagner et al., 2009. Fig. 1A), *P* короче *V*, не заходят своими концами за вторую пару перитонеальных пятен; концы *V* незначительно заходят за основание *C*.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 29.2, максимальная и минимальная высота тела соответственно 10.0 и 7.1, длина хвостового стебля 11.7, антедорсальное и антеанальное расстояния соответственно 77.5 и 81.2; длина рыла 12.5, горизонтальный диаметр глазного яблока 3.9, горизонтальная длина костной орбиты 6.7, длина нижней челюсти 8.2.

Пигментация. Вершина рыла, челюсти и нижняя поверхность головы не пигментированы; под глазом имеется несколько редких мелких меланофоров, эпидермис здесь с выраженным серебристым отливом; пигментация менингеальных оболочек разлитая, буроватая, с отдельными более крупными точечными меланофорами. В основании *C* широкое поперечное базикаудальное пятно, в верхней части образующее лишь короткий выступ впереди, а в нижней протягивающееся в виде полосы из точечных меланофоров и пятнышек серебристой ткани вперед, по меньшей мере, до уровня начала *V* (рис. бе). Вентральная стенка брюшной полости сохранилась в промежутке между основаниями *P* и *V* в виде ленты ткани, на ней видны остатки трёх перитонеальных пятен (рис. бе). У экземпляра, изображенного Вагером с соавторами (Wagner et al., 2009. Fig. 1A), три перитонеальных пятна, из которых первое в 1.4 раза ближе ко второму, чем к основанию *P*,

второе и третье расположены на равном расстоянии друг от друга и соответственно от первого пятна и от начала основания *V*; нет пятна между основаниями *P*. В промежутке между началами *V* и *A* перитонеальных пятен, по-видимому, нет. Перепонка между лучами *V* с третьего по седьмой интенсивно-чёрная (кроме самого основания); в основании лучей *V* имеется плотное скопление тёмного меланофорного крапа (рис. бе). Остальные плавники не окрашены (при увеличении на средних лучах *P* прослеживается плохо заметный меланофорный крап).

Этимология. Видовой эпитет образован от латинских слов “niger” (чёрный) и “pes” (нога) и отражает характерный признак вида (чёрную пигментацию *V*); несклоняемое существительное.

Сравнение. Новый вид, несомненно, близок к *D. longipes* и *D. andriashevi*, но хорошо отличается от обоих видов чёрной окраской *V*. Помимо этого от атлантического *D. longipes* он хорошо отличается более передним положением начала *A* (немного впереди вертикали конца *D* против заметно позади неё) и, возможно, несколько меньшим числом позвонков (миомеров) (45 против 46–48), а от *D. andriashevi* – тремя (против четырёх) перитонеальными пятнами в промежутке *P–V*, отсутствием меланофорной пигментации жаберных дуг и, возможно, очень слабым развитием меланофорной пигментации на рыле и под глазом. От всех остальных видов рода новый вид может быть легко отличён по отсутствию жирового плавника и комбинации других признаков (короткие и светлые *P*, чёрные *V*, *sp. br* порядка 23–25, есть перитонеальные пятна при *SL* до 120 мм).

***Dolichopteryx vityazi* Parin,
Belyanina et Evseenko, 2009**

(рис. бж)

Материал. ЗММУ № 22215, голотип *SL* 61 мм, 07°35' с.ш. 162°01' в.д., 1000–0 м. Нетиповой материал (описывается впервые): 4 экз. *SL* 31–57.5 мм, Аравийское море, 09°06' с.ш., 64°00' в.д., НИС “Петр Лебедев”, рейс 7, проба 7–25, трал Айзекса–Кидда, горизонт лова 232–252 м, время лова 12.36–13.36, 09.04.1969 г.; 1 экз. *SL* 50 мм, 09°18' с.ш. 63°37' в.д., НИС “Петр Лебедев”, рейс 7, проба 7–33, трал Айзекса–Кидда, горизонт лова 280–330 м, время лова 11.55–12.55, 10.04.1969 г.

Описание. *D* 11–12, *A* 9–11, *P* 13–15, *V* 9–10, *C* ix–x + 10 + 9 + ix–x; *r. br* 2, *sp. br* 5–10 + 17–20 = 23–28; позвонков (миомеров) 44–48; *p. c* 6. Глаза телескопические, направлены вверх и немного вперед (рис. бз). *P*, по-видимому, много короче *V*, концы лучей *P* незначительно заходят за первую пару перитонеальных пятен в промежутке *P–V*; концы лучей *V* у всех исследованных рыб обломаны, достигают по меньшей мере конца основания *A*.

Между вертикалями начал *V* и *D* три миомера. Начало *A* расположено под концом *D* или позади него. Жировой плавник имеется, расположен позади вертикали конца *A*.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 30.6–32.3, максимальная и минимальная высота тела соответственно 8.7–9.9 и 5.8–7.4, длина хвостового стебля 13.9–16.1; антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния соответственно 72.6–76.5, 69.4–72.6 и 79.7–82.7; длина рыла 12.9–14.5, горизонтальный диаметр глазного яблока 3.2–4.3, горизонтальная длина костной орбиты 8.1–8.8, длина нижней челюсти 7.8–8.7.

Пигментация. Дорсальная поверхность рыла с овальным пятном мелких коричневатых меланофоров, назад не заходящих за вертикаль нижнечелюстного сустава. В области верхней челюсти и по оральному краю нижней челюсти полоска полностью или частично сливающихся меланофоров. Под глазом расположено небольшое заплатковидное скопление крупных субдермальных меланофоров; эпидермис над ними имеет интенсивный серебристо-радужный отлив. У более крупных рыб близ квадратно-нижнечелюстного сочленения присутствует лишь ряд из нескольких очень мелких меланофоров; нижний край заднего отростка *quadratum* и *symplecticum* оконтурен узкой прерывистой полоской тёмного пигмента, но короткий ряд из более крупных меланофоров перед лучами бранхиостегальной перепонки хорошо развит. У наименьшего из исследованных экземпляров имеется короткая полоска из мелких точечных меланофоров перед нижнечелюстным суставом, далее назад продолжающаяся по нижнему краю подвеска рядом сначала очень мелких, но постепенно увеличивающихся в каудальном направлении меланофоров, соединяющихся с рядом меланофоров перед бранхиостегальными лучами. Менингеальная пигментация у более крупных рыб сплошная, при виде сверху образует тёмный контур вокруг мозга, но у наименьшего экземпляра меланофоры здесь частично не слиты. Жаберные дуги не пигментированы. В основании *P* имеется лишь небольшое коричневатое пятнышко поверхностной пигментации; в основании *V* хорошо развито пятновидное скопление разноразмерных меланофоров. Основания *D* и *A* в мелких немногочисленных разрозненных меланофорах и с разлитым буроватым пигментом. От базикаудального скопления меланофоров и участков серебристой ткани выше и ниже миокоммы вперёд до жаберного отверстия отходят пигментные полосы, состоящие из пятнышек серебристой ткани, оконтуренных буроватыми меланофорами. Верхняя и нижняя пигментные полосы одинаковой длины, но пятнышки в нижней полосе (в каудальной половине) заметно крупнее, чем в верхней полосе, сильно вытянуты продольно, и серебристая ткань

в них гораздо лучше выражена, чем в мелких округлых пятнышках верхней полосы (рис. 4ж, би). Кпереди от третьего перитонеального пятна пятнышки нижней полосы сливаются в сплошную линию, в верхней полосе они обособлены до её переднего окончания (*y* *supracleithrum*). Имеется три хорошо выраженных перитонеальных пятна в промежутке между основаниями *P* и *V*; между основаниями *P* у более крупных рыб пятна нет. У наименьшего из исследованных экземпляров между основаниями *P* имеются разрозненные довольно крупные точечные меланофоры, с обеих сторон сливающиеся в верхнебоковом направлении в небольшие пятнышки. Участок кишки перед анусом охвачен листками молочно-белой ткани со струйчатой структурой и очень мелкой меланофорной пигментацией (но у наименьшего экземпляра заметно более густой) и небольшим чёрным пигментным пятном близ верхнезаднего края (рис. 4к–4н). Мелкие меланофоры присутствуют в основаниях лучей *V*, лучи остальных плавников совершенно непигментированы (рис. би). Дорсальная срединная миосепта между затылком и *D* не пигментирована.

З а м е ч а н и я. Вид был ранее известен только по голотипу, пойманному в Тихом океане к востоку от Каролинских о-вов. Новый материал происходит из Аравийского моря, из чего следует, что этот вид широко распространён в тропической Индо-Вест-Пацифике. Хотя индоокеанский материал демонстрирует заметную изменчивость по ряду морфологических признаков, он вполне соответствует диагнозу данного вида (Parin et al., 2009). Следует отметить постоянство различия в ориентации глаз в изученном материале по *D. vityazi* и *D. andriashevi*. У первого вида они ориентированы вверх, но умеренно наклонены вперёд (рис. 2з), тогда как у второго направлены строго вверх (рис. 2б). Известно, что глаза опистопротковых рыб могут разворачиваться на 90° из положения “вверх” в положение “вперед” (Robison, Reisenbichler, 2008). Однако у фиксированных рыб они всегда занимают строго определённое положение, что свидетельствует о возможном существовании позиции “по умолчанию”, к которой глаза приводятся в том числе после гибели рыбы. Возможно, что различия в позиции «по умолчанию» имеют некоторое таксономическое значение — из обследованных мною 6 экз. *D. andriashevi* и 6 экз. *D. vityazi* только у 1 экз. *D. vityazi* *SL* 51 мм наблюдались различия в степени наклона правого и левого глаза, тогда как у всех остальных рыб их ориентация была совершенно одинакова (как показано на рис. 2б и 2з).



Рис. 7. *Dolichopteryx pseudolongipes*, экз. SL 100 мм: а, б – общий вид (а – латерально, б – вентрально, (▶) – параректальный участок брюшины); в – рентгенограмма; г – пигментация каудальной половины тела, (▶) – положение основания жирового плавника. Масштаб: 5 мм.

***Dolichopteryx pseudolongipes*
Fukui, Kitagawa et Parin, 2008**

(рис. 7)

Материал. MNHN № 1970-0038 – 1 экз. SL 100 мм, 00°07' с.ш. 152°40' в.д., 510 м, НИС “Кориолис”, 01.03.1969 г., ИО РАН б/№ – 2 экз. SL 85 и 111.5 мм, 00°17' с.ш. 89°29' з.д. (у Галапагосских о-вов), 500–0 м, НИС “Академик Курчатов”, рейс 4, ст. 313. Экземпляры из коллекции ИО РАН в настоящее время полностью высохли (их краткое описание см.: Parin et al., 2009. P. 845). Описание составлено по экз. MNHN № 1970-0038.

Описание. *D* ~ 10, *A* 8, *P* 15, *V* 11, *C* xii + 10 + 9 + x; миомеров ~ 42–44, позвонков (по рентгенограмме) 43 (рис. 7в); *r. br* 2, *sp. br* 10 + 25 = 35. Глаза телескопические, направлены вверх. Между началами оснований *V* и *D* три позвонка. Начало *A* расположено под задней третью *D*. По дорсальному краю тела от затылка до начала *D* и между концом *D* и основанием *C* протягивается узкая непигментированная кожная складка (у исследованного экземпляра местами повреждённая). Жировой плавник (повреждён) расположен в толще этой складки, примерно в 1.5 и в 2.0 раза ближе к первому дополнительному лучу *C*, чем к концу *A* и *D* соответственно (рис. 7г).

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 34.0, максимальная и минимальная высота тела соответственно 9.0 и 5.5, длина хвостового стебля 15.0; антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния соответственно 71.0, 68.0 и 78.0; длина рыла 15.5, горизонтальная длина костной орбиты и глазного яблока соответственно 8.3 и 7.0, длина нижней челюсти 6.1.

Пигментация. Верхняя поверхность рыла с рассеянной коричневатой меланофорной пигментацией, верхняя челюсть черноватая. Под глазом имеется сильно рассеянное скопление редких точечных меланофоров. Узкая полоска меланофоров протягивается по нижнему краю подвеска от квадратно-нижнечелюстного сустава. Яркая тёмная метка имеется перед основанием жаберных лучей. Менингеальные оболочки тёмно-пигментированные. Рассеянное скопление точечных меланофоров имеется в основании *P*. Лучи плавников не пигментированы, за исключением *V*, в основаниях лучей которых развит густой меланофорный крап, переходящий и на кожу близ оснований лучей. Дистальнее него лучи и межлучевая перепонка *V* не окрашены. Основание *D* с плотным скоплением довольно крупных меланофоров, в основании *A* — редкие точечные меланофоры. От основания *C* вперёд до уровня промежутка *D*—*V* протягиваются две продольные пигментные полосы, состоящие из точечных меланофоров (рис. 7г). В задней половине хвостового стебля они очень широкие, достигают максимальной ширины близ основания *C*, где почти сливаются друг с другом; кпереди от вертикали основания жирового плавника меланофоры становятся гораздо более редкими и малочисленными, под основанием *D* они образуют всего один продольный ряд. Верхняя и нижняя пигментные полосы одинаково развиты, не содержат пятнышек ярко-серебристой ткани. Перитонеум интенсивно-чёрный, просвечивает через вентральную стенку брюшной полости; участок, охватывающий ректальный конец кишки, молочно-белого цвета с отдельными точечными меланофорами (рис. 7б); перитонеальных пятен и меланофорной пигментации на вентральной поверхности брюшной стенки нет.

Развитие и распределение меланофорной пигментации у высохших рыб из сборов НИС “Академик Курчатов” соответствует описанному выше для новокаледонского экземпляра.

З а м е ч а н и я. Данный вид ранее был известен только из вод Восточной Пацифики (от Калифорнии и Галапагосских о-вов) (Grey, 1952; Fitch, Lavenberg, 1968, Fukui et al., 2008; Parin et al., 2009). Его нахождение в водах Новой Каледонии несколько неожиданно и существенно меняет представления об ареале вида. Однако, хотя для восточно-тихоокеанской мезобатипелагической ихтиофауны в целом характерен выраженный

эндемизм, известны случаи, когда виды, считавшиеся восточно-тихоокеанскими эндемиками, впоследствии были обнаружены и в западно-тихоокеанских водах (Prokofiev, Pietsch, 2019). Никаких значимых различий между новокаледонским и восточно-тихоокеанскими экземплярами не найдено. Новокаледонский экземпляр имеет немногим большее число жаберных тычинок (35 против 31–33), однако разница лежит в пределах внутривидовой изменчивости у других видов рода. Вместе с тем нужно отметить отличия между экземплярами типовой серии из вод Калифорнии и рыбами от Новой Каледонии и Галапагосских о-вов по пигментации *V*. Фукуи с соавторами (Fukui et al., 2008. P. 269) описывают *V* как “blackish, except proximally at approximately one-fourth length of longest ray” (черноватые, кроме проксимальной части примерно на четверть длины наибольшего луча). Однако, судя по фотографии голотипа (Fukui et al., 2008. Fig. 2a), у него имеется тёмная пигментация в основании *V* примерно на 1/6 его длины, далее проксимальная половина *V* светлая, дистальная половина *V* чёрная (неясно, целиком или только по наружному лучу или нескольким лучам). Это отличается от ситуации, наблюдаемой у новокаледонского экземпляра и у рыб от Галапагосских о-вов, у которых имеется скопление изолированных точечных меланофоров в основании лучей *V*, а в остальном эти плавники целиком светлые. Грей (Grey, 1952), описавшая экземпляр также от Галапагосов, тоже указывает хроматофорный крап лишь в проксимальной части лучей *V*. Возможно, имеются морфологические различия между рыбами из Калифорнийского переходного района и из экваториальных вод Тихого океана, однако насколько они значимы, не ясно. Пигментные полосы, характерная форма которых отличает *D. pseudolongipes* от всех других видов рода (не выяснено для *D. parini*, молодь которого не известна), одинаково развиты у изученных мною новокаледонских и галапагосских рыб и, судя по первоописанию, у рыб типовой серии.

Dolichopteryx parini Kobyliansky et Fedorov, 2001

М а т е р и а л. ИО РАН б/№, 1 экз. *SL* ~ 170 мм, океанская сторона Курил, 47°09' с.ш. 153°52' в.д., глубина 420–460 м, НПС “Млечный путь”, трал № 61, время лова 06.00–07.00, 17.03.1990 г.

О п и с а н и е. *D* 10, *A* 10, *P* 14, *V* 11, *C* х + 10 + 9 + ix; *r. br* 2, *sp. br* 8 + 23 = 31 (рис. 2д); позвонков (миомеров) 46; *p. c* 5, расположены в ряд, направлены вершинами назад (рис. 5б). Во внутреннем ряду на первой жаберной дуге 11 + 13 тычинок (рис. 2е); есть щель за четвёртой жаберной дугой. Ложножабра хорошо развита, состоит из 18 элементов. Глаза телескопические, направлены вертикально вверх. Концы *P* достигают конца основания *A*, концы *V* заходят за основание *C*. Восемь

миомеров в промежутке между вертикалями начал V и D . Начало A расположено под серединой основания D , жировой плавник прикрепляется сразу за концом основания A .

Некоторые измерения, в % SL : длина головы 30.1, максимальная и минимальная высота тела соответственно 12.1 и 6.6, длина хвостового стебля 13.3; антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния соответственно 76.5, 63.3 и 81.3; преадипозная длина 89.2, длина рыла 12.65, горизонтальная длина костной орбиты и глазного яблока соответственно 9.0 и 6.0, длина нижней челюсти ~ 6.0.

Пигментация. Верхняя и боковая поверхности рыла с разлитой буроватой пигментацией, имеющий вид широких продольных полос; характерные для ювенильных стадий скопления меланофоров под глазом и на вентральной стороне головы отсутствуют. Следы чёрных чешуйных карманов сохранились на брюхе и местами на боках тела; кроме них, кожа светлая; срединная дорсальная миосепта целиком чёрная. Обрывки кожи в заглазничной части головы с разлитой меланофорной пигментацией. Лучи D тёмные, A и C – светлые; лучи парных плавников тёмные до чёрных (их окраска, вероятно, несколько выщела). Жировой плавник в базальной половине буроватый, дистально – светлый. Ротовая полость светлая, испод жаберной крышки с тёмной меланофорной пигментацией. Точечные меланофоры имеются на жаберных тычинках и на передней поверхности дуг близ оснований тычинок. Перитонеум чёрный, на наружной поверхности с радужным отливом, просвечивает через брюшную стенку.

Замечания. Изученный экземпляр пойман в пределах известного ареала вида и в целом хорошо согласуется с первоописанием, за исключением заметно большего числа $sp. br$ (31 против 26–28). Нельзя, впрочем, исключить, что несколько самых нижних тычинок не были учтены Кобылянским и Федоровым (2001), так как их точный подсчёт требует подрезки жаберной перепонки и отводящей гиогиоидной мышцы, о выполнении которой в цитируемой работе не упоминается. У экземпляра из вод Японии (Mizusawa, Fukui, 2009) $sp. br$ 29 (7 + 22). В любом случае их число у изученного экземпляра нивелирует хиатус по данному признаку между $D. parini$ и $D. pseudolongipes$. Учитывая, что первый вид известен только по половозрелым рыбам, а второй – только по молодям, целесообразно обсудить вопрос о возможной конспецифичности этих видов. Для $D. parini$ характерны сильно удлинённые и тёмно-пигментированные парные плавники, тогда как у $D. pseudolongipes$, по крайней мере P , целиком светлые. У всех исследованных мною особей последнего вида концы P и V обломаны. Длина P (с правой стороны) у голотипа составляет 10.3%, а длина V – 22%

SL (Fukui et al., 2008); длина P и V у экземпляра, изученного Грей (Grey, 1952), составляет соответственно 15.1 и 18.3% SL . Это существенно меньше наблюдаемого у $D. parini$ (соответственно 38.0–46.4 и 37.5–42.3% SL). Поскольку существует ещё один длинноплавничный вид рода ($D. anascopa$), известный только по молодям, имеются основания полагать, что длина парных плавников (прежде всего P , поскольку V удлинены и у молодям других видов (Roule, Angel, 1930; Cohen, 1964)) у $Dolichopteryx$ не связана с ростом. Наконец, V у $D. parini$ занимают более переднее положение, чем у $D. pseudolongipes$ (на восемь позвонков впереди начала D против всего трёх у сравниваемого вида). С учётом вышесказанного я рассматриваю оба вида в качестве валидных.

Dolichopteryx trunovi Parin, 2005

Материал. ЗИН № 36600, голотип SL ~ 80 мм, 53°01' ю.ш. 109°30' з.д., НИС “Обь”, орудие лова – РДТ (4200 м ваера), 28.04.1958 г., сборщики А.П. Андрияшев, Ю.Е. Пермитин.

Описание. D 11, A 10, P 14, V 9, Cx + 10 + 9 + ix; $r. br$ 2, $sp. br$ 4 + 11 = 15 (короткие и широкие, уплощённые, почти треугольной формы: рис. 8а), тычинок во внутреннем ряду на первой дуге 3 + 7 (такой же длины, как во внутреннем, но несколько более узкие: рис. 8б), на второй дуге в наружном и внутреннем ряду – соответственно 5 + 8 и 3 + 6; миомеров 48; $p. c$ 4 (три передних расположены в поперечном ряду, последний придаток направлен назад параллельно продольной оси желудка: рис. 5г). Голова раздавлена, глаза утрачены; лучи всех плавников дистально обломаны. Между вертикалями начал V и D 9 миомеров. Начало A расположено позади конца D . Жировой плавник имеется, его основание расположено позади вертикали конца A .

Некоторые измерения, в % SL : длина головы ~25, максимальная и минимальная высота тела соответственно 8.75 и 5.6, длина хвостового стебля 11.25; антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния соответственно 72.5, 58.75 и 85.0; длина рыла 11.25, горизонтальная длина костной орбиты ~5.9, длина нижней челюсти 8.1.

Пигментация. Экземпляр лишён кожи и полностью депигментирован. На голове сохранились следы полосы коричневатого пигмента вдоль верхней челюсти, небольшое скопление мелких меланофоров в области *quadratum* над нижнечелюстным суставом и узкая полоска пигмента по нижнему краю подвеска. Менингеальная пигментация очень слабая, из нескольких сравнительно крупных меланофоров по бокам от полушарий мозга. С правой стороны хвостового стебля кожа сохранилась, но пигментация сильно

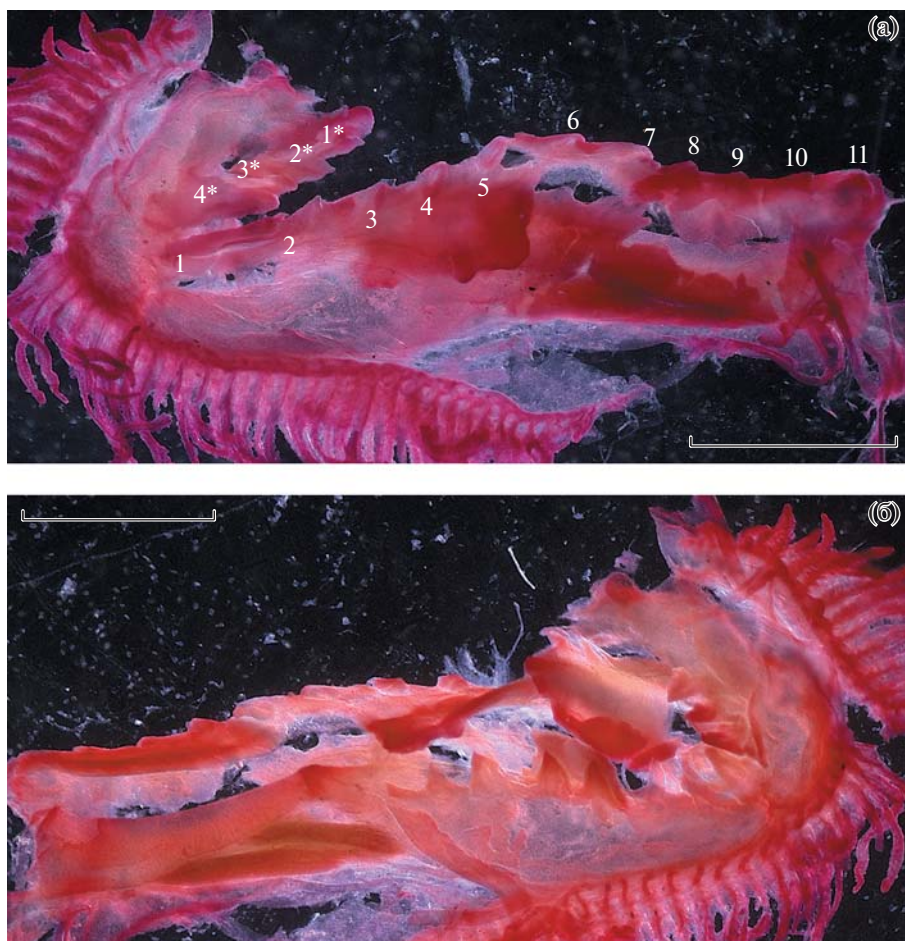


Рис. 8. Первая жаберная дуга *Dolichopteryx trunovi*, голотип $SL \sim 80$ мм (а – снаружи, б – изнутри); 1*–4*, 1–11 – соответственно эпибранхиальные и цератобранхиальные тычинки наружного ряда. Масштаб: 1.5 мм.

выщела, хотя прослеживаются единичные мелкие пятнышки горизонтальных полос выше и ниже миокоммы. В основаниях *V* сохранились пятновидные скопления меланофоров. Единичные очень мелкие меланофоры имеются на кишке и желудке; на боковых сторонах желудка на уровне 12-го туловищного миомера имеется небольшое рыхлое пятновидное скопление, состоящее из более крупных меланофоров (рис. 4з). Нижняя часть брюшной стенки утрачена и о наличии/отсутствии перитонеальных пятен судить сложно. Перитонеум в крупных густых буроватых пятнышках, сливающихся паравертебрально. Дорсальная срединная миосепта между затылком и *D* не пигментирована.

З а м е ч а н и я. В первоописании (Парин, 2005. С. 140) для голотипа было указано $4 + 7 = 11$ жаберных тычинок (где именно, не было сказано, но, согласно методике изучения, принятой для рода, их подсчёт должен был вестись в наружном ряду на первой дуге). Жаберные дуги голотипа сильно повреждены, эпидермис на *ceratobranchiale* первой дуги частично отстал от кости, тем не

менее не вызывает сомнений, что в наружном ряду на *ceratobranchiale*-1 тычинок в действительности больше (11, а не 7) (рис. 8а). Это несколько больше значений, указываемых Труновым (1997) для южноатлантических рыб ($4 + 7-8 = 11-12$). Кроме того, голотип из юго-восточной части Тихого океана отличается от южноатлантических рыб более смещённым назад *A* (его начало расположено позади конца *D*, а не на одной с ним вертикали). Таксономическая значимость этих различий, скорее всего, несущественна; изменчивость по последнему признаку отмечена мною у *D. vityazi*.

Dolichopteryx sp. indet. (prope *anascopa* Brauer, 1901)

М а т е р и а л. ИО РАН б/№, 1 экз. $SL \sim 90+$ мм (сильно повреждён, фрагментирован), $07^{\circ}26'$ с.ш. $87^{\circ}16'$ в.д., 427 м, НИС “Петр Лебедев”, рейс 7, проба 7–14, трал Айзекса–Кидда, время лова 13.25–14.25, 23.03.1969 г.

О п и с а н и е. Длина головы ~ 27 мм. Рыло на всём протяжении высокое. Продольная длина

костной орбиты в 1.4 раза короче рыла, длина которого 2.5 раза содержится в длине головы. Зубы на сошнике многорядные, на нижней челюсти отсутствуют. *Sp. br* 10 + 20 = 30, уплощённые и немного удлинённые. Жаберные лепестки очень тонкие, длинные. Верхняя челюсть и оральный край нижней челюсти черноватые. Под орбитой имеется очень маленькое скопление меланофоров. Менингеальные оболочки с разлитой буроватой пигментацией. Хорда по всей длине пигментирована сливающимися в продольную полосу буроватыми хроматофорами. Сохранился обрывок кишки, в начальной части которого имеется пятновидное скопление буроватых меланофоров. На кишке остались обрывки чёрной пленчатой ткани, вероятно, остатки перитонеума.

З а м е ч а н и я. Этот экземпляр имеет исключительно плохую сохранность и его уверенное определение невозможно, так как большинство признаков у него утрачено. Тем не менее он отличается от всех изученных мною представителей рода необычно тонкими и длинными жаберными лепестками. Короткое и высокое рыло, число жаберных тычинок и скопление меланофоров на сохранившемся участке кишки позволяют предполагать принадлежность данного экземпляра к *D. anascopa*, однако для полной убеждённости в таком определении перечисленных признаков недостаточно.

Таблица для определения родов и видов “длиннотелых” опистопроктид

- 1(2) Глаза пузыревидные, без обособленного шаровидного тела и дополнительного хрусталика; афокальная зона имеется (рис. 1а–1в)..... **3**
- 2(1) Глаза телескопические (рис. 1г–з), а если пузыревидные, то с крупным шаровидным телом, содержащим дополнительный хрусталик (рис. 1и); афокальной зоны нет **9**
- 3(6) Позвонков 53–58, субсклеральное линзовидное уплотнение под хрусталиком отсутствует, сошник без зубов, краевых лучей *C* 5–6; *SL* до 253 мм ... (*Ioichthys*) **4**
- 4(5) Позвонков 53–55; Индийский океан ***I. kashkini***
- 5(4) Позвонков 56–58; Восточная Пацифика..... ***Ioichthys sp.***
- 6(3) Позвонков 40–46, имеется чётко ограниченное субсклеральное линзовидное уплотнение под хрусталиком (рис. 1в), передний край сошника с многорядными зубами, краевых лучей *C* 9–11, неотенические формы, максимальная известная *SL* 66.2 мм ... (*Duolentops gen. nov.*) **7**
- 7(8) Рыло короткое, 11.2–17.4% *SL*, перитонеальные пятна имеются, позвонков (миомеров) 45–46, Индо-Вест-Пацифика ***D. minuscula***

- 8(7) Рыло длинное, 19.6–25.4% *SL*, перитонеальные пятна отсутствуют, позвонков (миомеров) 40–42, Северная Атлантика ***D. rostrata***
- 9(10) Глаза пузыревидные, с хорошо обособленным шаровидным телом, содержащим дополнительный хрусталик; у рыб *SL* > 112 мм имеются две корнеальные линзы позади шаровидного тела, позвонков 67–85, зубы на сошнике однорядные, мальки имеют продольный ряд пятен по дорсальному краю тела ... (*Bathylchnops*) **11**
- 10(9) Глаза телескопические, с хорошо обособленным шаровидным телом, но без дополнительного хрусталика (есть у *Dolichopteroides* (?): Parin et al., 2009) и без корнеальных линз близ нижнего и нижнезаднего края глаза; позвонков 41–60, озубление сошника многорядное, нет дорсальных пигментных пятен у молоди **15**
- 11(12) Позвонков 65–73 ***B. brachyrhynchus***
- 12(11) Позвонков 77–85 **13**
- 13(14) *V* прикрепляются далеко впереди вертикали начала *D*, жировой плавник расположен над концом *A*, Юго-Восточная Пацифика ... ***B. chilensis***
- 14(13) *V* и *D* начинаются близ одной вертикали, жировой плавник расположен над передней третью или серединой *A*, Северная Пацифика ***B. exilis***
- 15(16) Позвонков 58–60; и основание *V*, и основание *A* хотя бы частично располагаются под основанием *D*; *P* значительно длиннее *V* ***Dolichopteroides binocularis***
- 16(15) Позвонков 41–48, основание *V* всегда расположено заметно впереди вертикали начала *D*, *P* значительно короче *V* или примерно одинаковой длины с ними ... (*Dolichopteryx*) **17**
- 17(18) Жировой плавник имеется, перитонеальных пятен у молоди нет (кроме *D. vityazi*; не известно для *D. parini*)..... **19**
- 18(17) Жировой плавник отсутствует, перитонеальные пятна у молоди имеются **27**
- 19(20) *P* и *V* сильно удлинённые, начало *A* расположено на вертикали середины длины основания *D*, у нижнего края глаза имеется участок молочно-белой (не склеротизированной) ткани..... **21**
- 20(19) *P* много короче *V*, начало *A* расположено перед концом основания *D* или позади него, нет специфической ткани у нижнего края глаза **23**
- 21(22) Позвонков (миомеров) 41–44, *V* 12; *P*, *V* и *D* не пигментированы; крупный овальный участок белой ткани у нижнего края глаза; тропическая Индо-Вест-Пацифика ***D. anascopa***
- 22(21) Позвонков (миомеров) 46–47, *V* 10–11; *P*, *V* и *D* пигментированы; узкий полулунный участок белой ткани у нижнего края глаза; переходная зона Северной Пацифики ***D. parini***

23(24) Перитонеальные пятна у молоди имеются [sp. br 23–28; тропическая Индо-Вест-Пацифика] *D. vityazi*

24(23) Перитонеальных пятен у молоди нет..... 25

25(26) sp. br 31–35, Калифорнийский переходный район и экваториальная часть Тихого океана от Новой Каледонии до о-вов Галапагос... *D. pseudolongipes*

26(25) sp. br 11–15, воды Южного полушария между 41° и 53° ю.ш. *D. trunovi*

27(28) Четыре перитонеальных пятна в промежутке P–V, жаберные дуги с точечной меланфорной пигментацией (рис. 4и) [V не окрашены; начало A под концом D] *D. andriashovi*

28(27) Три перитонеальных пятна в промежутке P–V, жаберные дуги не пигментированы 29

29(30) Начало A немного впереди вертикали конца D, перепонка между третьим–седьмым лучами V интенсивно-чёрная (кроме самого основания), тропическая южная часть Тихого океана *D. nigripes sp. nov.*

30(29) Начало A позади вертикали конца D, V не пигментированы, Атлантический океан ... *D. longipes*

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение океанической ихтиофауны и сравнительный морфологический анализ выполнялись в рамках тем государственного задания № 0149–2018–0009 и 0109–2018–0076 соответственно; изучение онтогенетической изменчивости и диагностической значимости ювенильных признаков поддержано Российским научным фондом, грант № 19–14–00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кобылянский С.Г. 1990. Таксономический статус микростомовых рыб и некоторые вопросы классификации подотряда Argentinoidei (Salmoniformes, Teleostei) // Тр. ИО АН СССР. Т. 125. С. 148–177.
- Кобылянский С.Г. 2006. *Bathylagus niger* sp. nova (Bathylagidae, Salmoniformes) – новый вид батилага из субполярных вод Южного океана // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 437–441.
- Кобылянский С.Г., Федоров В.В. 2001. Новый вид рода *Dolichopteryx* – *D. parini* (Opisthoproctidae) из мезопелагиали Охотского и Берингова морей // Там же. Т. 41. № 1. С. 125–128.
- Парин Н.В. 2004. Новая мезопелагическая рыба *Ioichthys kashkini*, gen. et sp. nova (Opisthoproctidae) из северо-западной части Индийского океана // Там же. Т. 44. № 4. С. 437–440.
- Парин Н.В. 2005. *Dolichopteryx trunovi* sp. nova – замещающее название для *D. anascopa* (nec Brauer, 1901) Trunov, 1997 (Opisthoproctidae, Argentinoidea) // Там же. Т. 45. № 1. С. 139–140.
- Парин Н.В., Федоров В.В., Бородулина О.Д., Беккер В.Э. 1995. Мезопелагические и эпипелагические рыбы, впервые обнаруженные в тихоокеанских водах у Юж-

ных Курильских островов // Там же. Т. 35. № 6. С. 732–739.

Прокофьев А.М. 2014. Новые и редкие виды глубоководных пелагических рыб из семейств Opisthoproctidae, Melanostomiidae, Oneirodidae и Linophryniidae // Там же. Т. 54. № 4. С. 379–386.
https://doi.org/10.7868/S0042875214040092

Трунов И.А. 1997. Виды семейства Opisthoproctidae из южных вод Атлантического океана // Там же. Т. 37. № 6. С. 847–851.

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.

Badcock J. 1988. Evidence for the assignment of *Dolichopteryx brachyrhinchus* Parr to the genus *Bathylachnops* Cohen (Pisces, Opisthoproctidae) // J. Fish. Biol. V. 32. № 3. P. 423–432.

Beebe W. 1932. Nineteen new species and four post-larval deep-sea fish // Zoologica (N.Y.). V. 13. № 4. P. 47–107.

Beebe W. 1933. Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions. № 3. Family Argentinoidei // Ibid. V. 16. № 3. P. 59–70.

Brauer A. 1908. Die Tiefsee-Fische. II. Anatomischer Teil // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer “Valdivia” 1898–1899. Bd. 15. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 266 S., Taf. XIX–XLIV.

Cohen D.M. 1958. *Bathylachnops exilis*, a new genus and species of argentiniid fish from the North Pacific // Stanford Ichthyol. Bull. V. 7. № 3. P. 47–52.

Cohen D.M. 1960. New records of the opisthoproctid genus *Bathylachnops*, with a notice of neoteny in the related genus *Dolichopteryx* // Copeia. 1960. № 2. P. 147–149.

Cohen D.M. 1964. Suborder Argentinoidea // Fishes of the western North Atlantic. Pt. 4 (Mem. Sears Found. Mar Res. № 1) / Ed. Bigelow H.B. New Haven: Yale Univ. P. 1–70.

Fitch J.E., Lavenberg R.J. 1968. Deep-water teleostean fishes of California // California Natural History Guides № 25. Berkeley: Univ. Calif. Press, 155 p.

Frederiksen R.D. 1973. On the retinal diverticula in the tubular-eyed opisthoproctid deep-sea fishes *Macropinna microstoma* and *Dolichopteryx longipes* // Vidensk. Meddr. Dansk Naturh. Foren. V. 136. P. 233–244.

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.

Fukui A., Kitagawa Y. 2006a. *Dolichopteryx minuscula*, a new species of spookfish (Argentinoidei: Opisthoproctidae) from the Indo-West Pacific // Ichthyol. Res. V. 53. № 2. P. 113–120.

Fukui A., Kitagawa Y. 2006b. *Dolichopteryx rostrata*, a new species of spookfish (Argentinoidea: Opisthoproctidae) from the eastern North Atlantic Ocean // Ibid. V. 53. № 1. P. 7–12.

Fukui A., Kitagawa Y., Parin N.V. 2008. *Dolichopteryx pseudolongipes*, a new species of spookfish (Argentinoidei: Opisthoproctidae) from the eastern Pacific Ocean // Ibid. V. 55. № 3. P. 267–273.

Greenwood P.H., Rosen D.E. 1971. Notes on the structure and relationships of the alepocephaloid fishes // Amer. Mus. Novit. № 2473. 141 p.

- Grey M. 1952. First record of the deepsea fish, *Dolichopteryx longipes* from the Pacific, with notes on *Ophthalmopelton macropus* // Copeia. № 2. P. 87–90.
- Haedrich R.L., Craddock J.E. 1968. Distribution and biology of the opisthoproctid fish *Winteria telescopa* Brauer, 1901 // Breviora. № 294. 11 p.
- Harrisson C.M.H. 1967. On methods for sampling mesopelagic fishes // Symp. Zool. Soc. Lond. V. 19. P. 71–126.
- Hatooka K. 2002. 86. Argentinidae argentines // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 283.
- Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. № 26. 213 p.
- Kawaguchi K., Butler J.L. 1984. Fishes of the genus *Nanseonia* (Microstomatidae) with descriptions of seven new species // Contr. Sci. Los Angeles Co. Mus. № 352. 22 p.
- Land M.F. 2000. On the functions of double eyes in midwater animals // Phil. Trans. R. Soc. Ser. B. V. 355. № 1401. P. 1147–1150.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Maryland, Bethesda: Amer. Fish. Sci., 1037 p.
- Mizusawa N., Fukui A. 2009. First Japanese record of a spook-fish, *Dolichopteryx parini* (Argentinoidei: Opisthoproctidae), from off the Pacific coast of Aomori Prefecture // Jpn. J. Ichthyol. V. 56. № 2. P. 149–152.
- Mizusawa N., Takami M., Fukui A. 2015. Redescription of the spookfish *Dolichopteryx anascopa* Brauer, 1901 (Argentinoidei: Opisthoproctidae) // Ichthyol. Res. V. 62. № 2. P. 236–239.
- Moser H.G. 1996. Opisthoproctidae: spookfishes // The early stages of fishes in the California Current region. CALCOFI Atlas 33. Lawrence, Kansas: Allen Press. P. 216–223.
- 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 *Dolichopteroides* and description of three new species (fam. Opisthoproctidae) // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 839–851.
- Parr A.E. 1937. Concluding report on fishes. Fishes of the Third Oceanographic Expedition of the “Pawnee” // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. V. 3. Art. 7. P. 1–79.
- 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>
- Pearcy W.G., Meyer S.L., Munk O. 1965. A “four-eyed” fish from the deep sea: *Bathylychnops exilis* Cohen, 1958 // Nature. V. 207. № 5003. P. 1260–1262.
- Prokofiev A.M., Pietsch T.W. 2019. First record of the ceratioid anglerfish species *Gigantactis microdontis* (Teleostei: Lophiiformes: Gigantactinidae) in the western Pacific Ocean // Zootaxa. V. 4664. № 3. P. 441–444.
- Robison B.H., Reisenbichler K.R. 2008. *Macropinna microstoma* and the paradox of its tubular eyes // Copeia. № 4. P. 780–784.
- Roule L., Angel F. 1930. Larves et alevines de poissons provenant des croisières du Prince Albert I de Monaco // Result Camp. Sci. Prince Albert I. V. 79. P. 1–148.
- Shinohara G. 2009. Opisthoproctidae gen. et sp. indet // Deep-sea fishes of Peru. Libro de Peces de Aguas Profundas del Perú / Eds. Nakaya K. et al. Tokyo: Jpn. Deep Sea Trawlers Ass. P. 95.
- 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.
- Wagner H.-J., Douglas R.H., Frank T.M. et al. 2009. A novel vertebrate eye using both refractive and reflective optics // Curr. Biol. V. 19. № 2. P. 108–114.

УДК 597.08

ФОРМА И ХАРАКТЕРИСТИКИ ОТОЛИТОВ КАК МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИДЕНТИФИКАЦИИ СТАД КРЫМСКОГО УСАЧА *BARBUS TAURICUS* (CYPRINIDAE)¹

© 2020 г. М. Оспиджак*

Университет Ондокуз-Майис, Самсун, Турция

*E-mail: melek.zengin@omu.edu.tr

Поступила в редакцию 01.04.2020 г.

После доработки 13.04.2020 г.

Принята к публикации 14.04.2020 г.

Исследование направлено на дискриминацию стад крымского усача с использованием индексов формы и морфометрии отоликов. Выборки *B. tauricus* взяты из нескольких внутренних водоёмов черноморского бассейна (ручьи Акчай, Энгиз, Терме, Карадере и Дегирменагзы), в качестве аут-группы использованы особи *Luciobarbus* sp. из реки Сакарья. У рыб извлекали отолики из утрикулу-са и лагены, отмечая принадлежность к левой или правой стороне тела. Ширину, длину, периметр и площадь отоликов определяли с помощью программы анализа изображения. Для оценки зависимости между измерениями отолика и общей длиной тела применяли степенную модель. Для анализа формы отоликов использовали следующие индексы: фактор формы, циркулярность, округлость, прямоугольность, соотношение сторон и эллиптичность. Для устранения влияния размера на измерения отоликов использована стандартизированная модель. Для выявления различий в форме отоликов проведён дискриминантный анализ. Дискриминантный анализ, выполненный для индексов формы отоликов и их параметров хорошо объясняет внутривидовую изменчивость между разными локальностями. Согласно дискриминантному анализу общая доля правильной классификации стад *B. tauricus* составила 75.3%. Результаты данного исследования представляют первые исчерпывающие сведения о форме отоликов и зависимости между их параметрами и общей длиной тела крымского усача.

Ключевые слова: *Barbus tauricus*, идентификация стад, индексы формы, морфометрия отоликов, Черноморский бассейн.

DOI: 10.31857/S0042875220050045

¹ Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08.591.524.12

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ИХТИОПЛАНКТОНА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ

© 2020 г. А. Г. Архипов¹, *, Р. А. Пак¹

¹Атлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – АтлантНИРО, Калининград, Россия

*E-mail: arkhipov@atlantniro.ru

Поступила в редакцию 15.08.2019 г.

После доработки 14.10.2019 г.

Принята к публикации 30.10.2019 г.

С использованием многомерных методов анализа данных рассмотрено распределение рыб ранних стадий развития в слое воды 0–100 м (0–дно) в северной части Центрально-Восточной Атлантики (северная и южная части Марокко и Мавритания). Для анализа распределения разных экологических групп рыб на ранних стадиях развития можно использовать данные по численности икринок и личинок рыб, для которых наблюдаются определённые закономерности в локализации. В рассматриваемых районах часто выделяются две самостоятельные экологические группы: мезопелагическая (удалённая от побережья) – представители семейств Muctophidae, Gonostomatidae и неритическая (прибрежная) – Clupeidae, Sparidae. Используемая методика анализа материала позволяет объективно оценить сходство и различие видовой структуры и особенности распределения массовых рыб на ранних стадиях онтогенеза.

Ключевые слова: ихтиопланктон, икринки, личинки, экологические группы, многомерные методы анализа, северная и южная части Марокко, Мавритания.

DOI: 10.31857/S0042875220040013

Воды, прилегающие к северной части Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА), в поверхностном слое (до 150–200 м) формируются, как правило, субтропической и тропической водными массами. Атлантическое побережье Марокко (32°–21° с.ш.) омывается водами Канарского течения, которое следует в юго-западном направлении. Прибрежные воды Мавритании (21°–16° с.ш.) находятся под воздействием северной ветви Межпассатного (Экваториального) противотечения, которое идёт в северном направлении. На участках, расположенных у выступающих мысов, образуются квазистационарные круговороты. На шельфе большую часть года наблюдаются апвеллинги (Доманевский, 1998; Берников и др., 2002).

На этой акватории происходит интенсивный нерест и нагул молоди стайных неритических и мезопелагических рыб. В верхнем 100-метровом слое над шельфом отмечается более 170 видов пелагических икринок и личинок рыб (Blache et al., 1970; Калинина, 1981; Доманевский, 1998; Берников и др., 2002; Архипов, 2015a). Места наибольших скоплений ихтиопланктона у берегов северо-западного побережья Африки привязаны к динамическим процессам поверхностных вод

(зонам вергенции), происходящим в этом районе, и сравнительно постоянны (Архипов, 2006, 2015a). Массовыми представителями ихтиоцены ЦВА являются такие промысловые виды, как европейская сардина *Sardina pilchardus*, европейская ставрида *Trachurus trachurus*, западноафриканская ставрида *T. trecae*, восточная скумбрия *Scomber colias*, круглая сардинелла *Sardinella aurita*. Распространёнными являются и некоторые другие промысловые виды рыб (плоская сардинелла *Sardinella maderensis*, европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*, каранкс *Caranx rhonchus*, пелагида *Sarda sarda* и другие), однако повышение их численности наблюдается не каждый год и не на всей рассматриваемой акватории. Разные виды морских карасей (Sparidae), миктофид (Muctophidae) и гоностоматид (Gonostomatidae) также часто встречаются в ихтиофауне практически круглый год (Калинина, 1981; Доманевский, 1998; Берников и др., 2002; Архипов, 2006, 2015a).

В результате многолетних исследований получены данные по качественному и количественному составу и пространственному распределению ихтиопланктона в разные сезоны, установлены районы и периоды нереста массовых видов рыб в

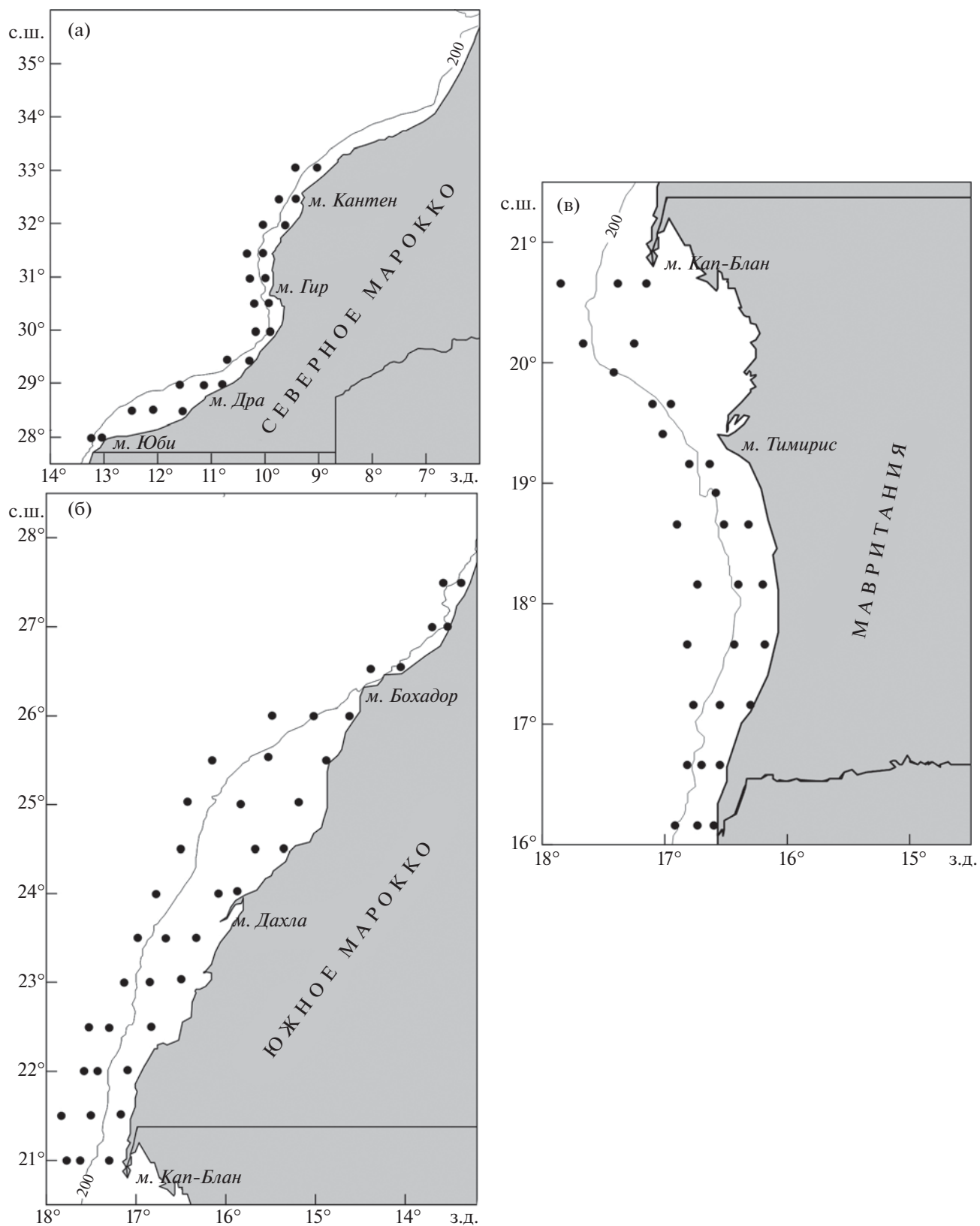


Рис. 1. Сетки станций в районах исследований: а – северная часть Марокко, б – южная часть Марокко, в – Мавритания; (●) – станции, (—) – изобаты.

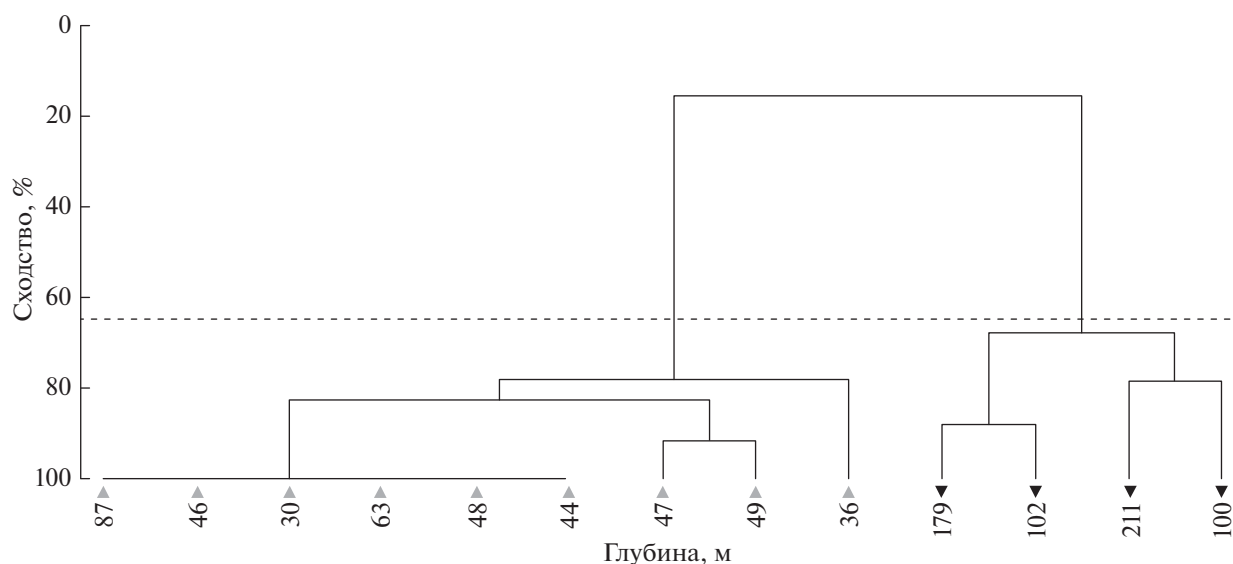


Рис. 2. Дендрограмма кластерного анализа распределения ихтиопланктона разных экологических групп в прибрежных водах северной части Марокко, ноябрь 2007 г.; здесь и на рис. 3–7: (▼) – прибрежное сообщество (Mystophidae, Gonostomatidae), (▲) – океаническое сообщество (Clupeidae, Sparidae), (---) – показатель индекса сходства в экологических группах, цифрами обозначена глубина в районе станции.

северной части ЦВА (Калинина, 1981; Седлецкая, 1983; Rodriguez et al., 2001; Nellen, Ruseler, 2004; Архипов, 2006, 2015a). Исследования изменений численности массовых рыб на ранних стадиях их развития являются важными составляющими рациональной эксплуатации водных биоресурсов, основанной на прогнозировании величины будущих поколений с различной заблаговременностью (Ahlstrom, Moser, 1976; Дехник и др., 1985; Архипов, 2006, 2015b).

Цель работы – проанализировать особенности распределения разных экологических групп ихтиопланктона северной ЦВА, используя статистические методы многомерного анализа данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы по распределению ихтиопланктона в слое воды 0–100 м (0–дно) получены в ходе комплексных съёмок в ноябре 2007 г. в северной части Марокко (19 станций), в ноябре–декабре 2012 г. в Мавритании (26 станций) и в октябре–ноябре 2018 г. в южной части Марокко (33 станции). Планктонные станции на акваториях съёмки располагались над глубинами от 20 до 1000 м (рис. 1). Пробы отбирали планктоносборщиком “Бонго-20” с площадью входного отверстия 0.03 м², газом с ячейёй 417–333 мкм. Ступенчато-косой лов выполняли на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 1.5–3.0 мин на каждом горизонте при скорости судна 2–3 узла (Smith, Richardson, 1977; Методические указания ..., 1983). В ходе камеральной обработки под бинокулярным микроскопом МБС-10

(увеличение 8 × 2–4) определяли качественный (Калинина, 1981; Mater, Çoker, 2002) и количественный состав икринок и личинок рыб.

Для статистического анализа полученных данных выбраны непараметрический метод Краскала и процедура многомерного шкалирования с использованием коэффициента сходства Брея–Кертиса. Метод визуализации данных в виде дендрограмм и диаграмм рекомендован в экологических исследованиях и интегрирован в пакете программ PRIMER®6 (Clarke, Warwick, 2001; Clarke, Gorley, 2006). Так как решения отнесения пограничных объектов к тому или иному кластеру могут быть до некоторой степени произвольными даже в ситуации, когда объекты хорошо дифференцированы на группы, кластерный анализ рекомендуют использовать совместно с многомерным шкалированием. Согласованность результатов двух этих методов показывает их адекватность. Многомерное шкалирование позволяет изобразить совокупность объектов в виде набора точек в пространстве небольшой размерности и более или менее адекватно отражает исходное взаимоотношение между ними. В результате объекты, которым в исходной матрице соответствуют меньшие меры сходств, находятся дальше друг от друга, а объекты, которым соответствуют большие меры сходств, – ближе. Для проведения кластерного анализа стандартизированных и трансформированных данных применён иерархический метод с использованием группового осреднения. В ходе анализа выделяли группы ихтиопланктона, приуроченные к определённым глубинам. Такой ана-

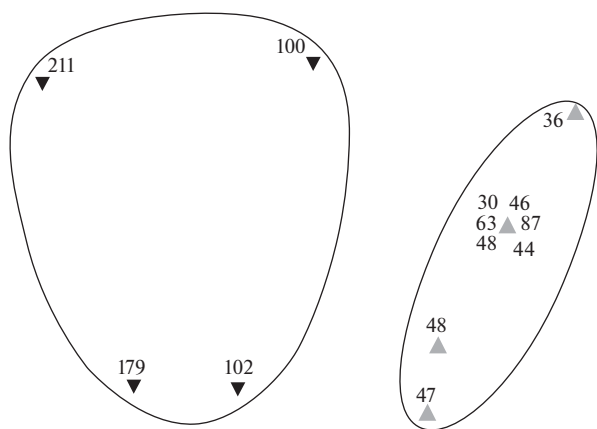


Рис. 3. Диаграмма распределения ихтиопланктона разных экологических групп в прибрежных водах северной части Марокко, ноябрь 2007 г.

лиз даёт возможность наглядно представить полученные результаты и выявить скрытые признаки и свойства пространственного распределения планктонных объектов (Clarke, Warwick, 2001; Clarke, Gorley, 2006; Лидванов, 2014; Дмитриева, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамическая структура вод в неритической зоне северной части ЦВА влияет на расположение нерестовых скоплений, пути переноса икринок и личинок и местонахождение молоди стайных пелагических рыб. Наличие синоптических вихрей разного знака в зоне прибрежных апвеллингов обуславливает “пятнистость” распределе-

ния икры и личинок. Эти пятна часто наблюдаются на периферии вихревых образований. Однако выноса икринок за пределы синоптических вихревых образований, как правило, не происходит ввиду короткого периода эмбрионального развития (1.5–2.0 сут). Дрейфовые миграции более характерны для личиночного и малькового этапов развития рыб (Калинина, 1981; Седлецкая, 1983; Архипов, Седлецкая, 2000; Rodriguez et al., 2001; Nellen, Ruseler, 2004; Архипов, 2006, 2015a).

В рассматриваемых районах можно выделить две экологические группы ихтиопланктона: мезопелагическую (океаническое сообщество) – представители семейств *Mystophidae*, *Gonostomatidae* и неритическую (прибрежное сообщество) – *Clupeidae*, *Sparidae*. Подобные группировки выявлены и для мезозоопланктона: неритическая, биотопически ассоциированная с водами прибрежного апвеллинга; и дальненеритическая, удалённая от берегов и связанная с водами Канарского течения (Лидванов, 2014; Лидванов и др., 2018).

В северной части Марокко в конце осени начинается нерест субтропических видов рыб, в ихтиопланктоне преобладают икринки и личинки европейской сардины (*Clupeidae*). Нерест разных видов миктофид, гоностоматид и спаровых с разной интенсивностью продолжается большую часть года. В ноябре 2007 г. в рассматриваемом районе личинки сельдевых и спаровых видов рыб распределялись на шельфе над глубинами <100 м; икринки и личинки светящихся анчоусов (*Mystophidae*) и гоностоматид – в удалённых районах континентального шельфа и над свалом глубин (рис. 2, 3). Индекс сходства в экологических группах составил 65%. Ранее были описаны подобные законо-

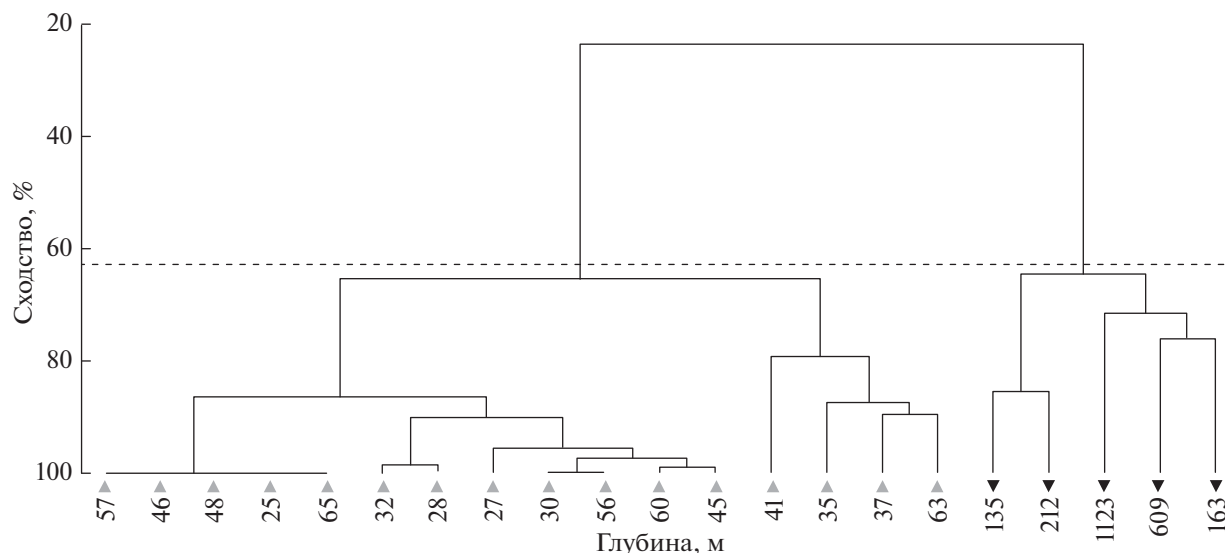


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа распределения ихтиопланктона разных экологических групп в прибрежных водах южной части Марокко, октябрь–ноябрь 2018 г.

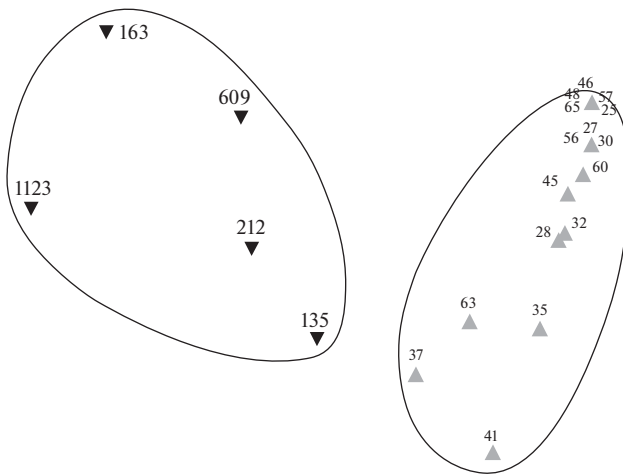


Рис. 5. Диаграмма распределения икhtiопланктона разных экологических групп в прибрежных водах южной части Марокко, октябрь–ноябрь 2018 г.

мерности в распределении разных групп икhtiопланктона и мезозоопланктона северной части Марокко для других периодов (Лидванов и др., 2018; Пак и др., 2018).

В южной части Марокко осенью заканчивается нерест у тропических видов рыб (в основном — сардинелл) и начинается у субтропических (в икhtiопланктоне преобладают европейские сардины ранних стадий развития). Продолжается нерест разных видов спаровых, миктофид и гоностоматид. В октябре–ноябре 2018 г. икринки и личинки сельдевых и спаровых видов рыб распределялись на шельфе, как правило, над глубинами <100 м;

икринки и личинки миктофид и гоностоматид встречались в небольшом количестве в конце континентального шельфа и над свалом глубин (рис. 4, 5). Индекс сходства в экологических группах икhtiопланктона составил 63%. Близкие закономерности в распределении мезозоопланктона и рыб ранних стадий развития для южной части Марокко отмечены и в другие годы (Архипов и др., 2015; Лидванов и др., 2018; Пак и др., 2018).

В районе Мавритании проанализировано распределение икhtiопланктона по данным ноябрьско-декабрьского рейса 2012 г. Полученные результаты представлены на рисунках 6–7. В конце осени–начале зимы в Мавритании практически заканчивается нерест у тропических видов рыб (круглой и плоской сардинелл) и начинается у субтропических (в основном у европейской сардины). Наблюдается нерест разных видов спаровых, миктофид и гоностоматид. В ноябре–декабре 2012 г. икринки и личинки сельдевых и спаровых видов рыб распределялись на шельфе, как правило, над глубинами <100 м; икринки и личинки миктофид и гоностоматид встречались в небольшом количестве у границ континентального шельфа и над свалом глубин (рис. 6, 7). Индекс сходства в экологических группах икhtiопланктона составил 33%.

Из представленных данных и материалов предыдущих публикаций (Архипов и др., 2015; Пак и др., 2018) следует, что икринки и личинки *Mystophidae*, *Gonostomatidae* и некоторых других семейств в основном встречаются в океанической части съёмки на глубоководных станциях; икринки и личинки ранних стадий развития *Clupeidae*, *Spari-*

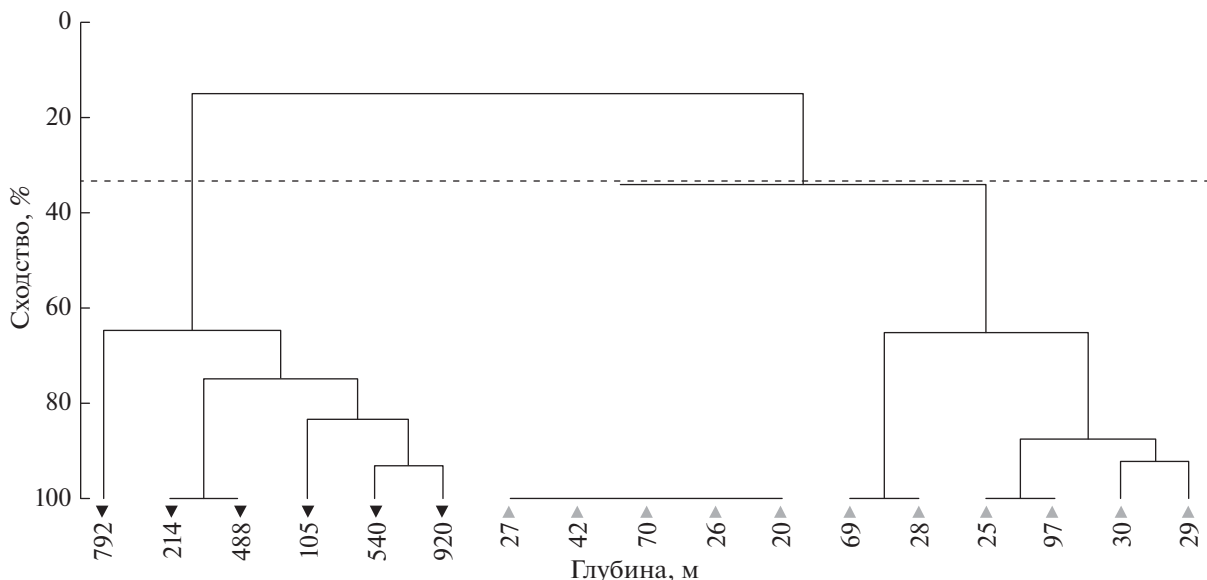


Рис. 6. Дендрограмма кластерного анализа распределения икhtiопланктона разных экологических групп в прибрежных водах Мавритании, ноябрь–декабрь 2012 г.

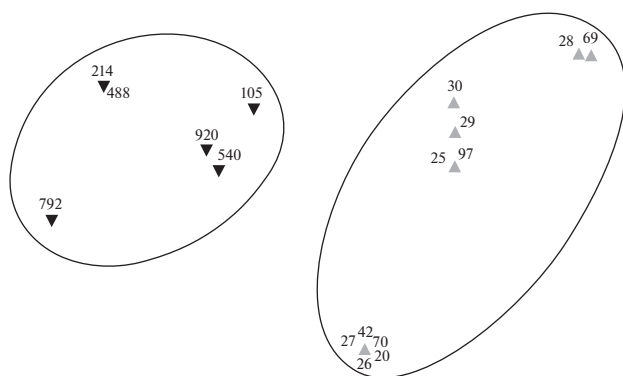


Рис. 7. Диаграмма распределения ихтиопланктона разных экологических групп в ноябре–декабре 2012 г. в прибрежных водах Мавритании, ноябрь–декабрь 2012 г.

дае и других семейств – в прибрежной части. В средней части континентального шельфа (над глубинами 100–200 м) присутствуют икринки и личинки неритического и мезопелагического комплексов. Подтверждено представление о том, что мезопелагические виды рыб (миктофовые, гоностомовые) чаще нерестятся на удалении от берегов, неритические (сельдевые и спаровые) – ближе к побережью. Результаты многомерного анализа наглядно показали, что в районах исследований, как правило, можно выделить две экологические группы ихтиопланктона: мезопелагическую (удалённую от побережья) – *Mystophidae*, *Gonostomatidae* и неритическую (прибрежную) – *Clupeidae*, *Sparidae*.

ВЫВОДЫ

1. Использование многомерных методов анализа данных по численности разных экологических групп ихтиопланктона позволяет объективно оценить сходство и различие видовой структуры массовых рыб на ранних стадиях развития, наблюдающиеся в разные периоды исследований, типизировать структурные состояния и на этой основе оценить их сезонные и межгодовые перестройки.

2. Для анализа распределения различных экологических групп ихтиопланктона можно использовать данные по численности икринок, так как выноса икры в процессе онтогенеза за пределы синоптических вихревых образований, как правило, не происходит ввиду короткого эмбрионального периода. Дрейфовые миграции более характерны для личиночной и мальковой фаз развития рыб, но и для этих этапов наблюдаются определённые закономерности в распределении. Можно также рассматривать распределение икринок и личинок совместно.

3. В северной части ЦВА (северная и южная части Марокко и Мавритания) часто можно выделить две экологические группы ихтиопланктона: мезопелагическую (удалённую от побережья) – *Mystophidae*, *Gonostomatidae* и неритическую (прибрежную) – *Clupeidae*, *Sparidae*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою благодарность К.А. Подгорному (АтлантНИРО) за консультации при статистической обработке материалов по ихтиопланктону в рассматриваемых районах исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипов А.Г.* 2006. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части центрально-восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 232 с.
- Архипов А.Г.* 2015а. Динамика численности икринок и личинок массовых видов рыб северной части центрально-восточной Атлантики // *Вопр. ихтиологии*. Т. 55. № 2. С. 173–179. <https://doi.org/10.7868/S0042875215020010>
- Архипов А.Г.* 2015б. Применение результатов изучения раннего онтогенеза морских промысловых рыб в рыбохозяйственной деятельности // *Тр. ВНИРО*. Т. 156. С. 14–35.
- Архипов А.Г., Седлецкая В.А.* 2000. Межгодовые и сезонные изменения численности и распределения ихтиопланктона у атлантического побережья Африки от мыса Спартель до мыса Кап-Блан // *Сб. науч. тр. АтлантНИРО. Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана*. Т. 2. Морская гидробиология. С. 48–65.
- Архипов А.Г., Лидванов В.В., Пак Р.А.* 2015. Особенности пространственного распределения разных таксономических групп ихтиопланктона южной части Марокко // *Тез. докл. II Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии”*. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 34–35.
- Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К., Яковлев В.Н.* 2002. Центрально-восточная Атлантика // *Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана*. Т. 1 / Под ред. Яковлева В.Н. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 146–195.
- Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г.* 1985. Значение ранних стадий развития в формировании численности поколений // *Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб*. М.: Наука. С. 56–72.
- Дмитриева О.А.* 2017. Исследование закономерностей пространственно-временных изменений структурных и количественных показателей фитопланктона в различных районах Балтийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Доманевский Л.Н.* 1998. Рыбы и рыболовство в неритической зоне центрально-восточной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 195 с.

- Калинина Э.М.* 1981. Ихтиопланктон района Канарского течения. Киев: Наук. думка, 116 с.
- Лидванов В.В.* 2014. Мезозоопланктон в районе Канарского апвеллинга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 26 с.
- Лидванов В.В., Грабко О.Г., Кукуев Е.И., Королькова Т.Г.* 2018. Структура мезозоопланктонных сообществ прибрежных вод Марокко // *Океанология*. Т. 58. № 2. С. 230–245.
<https://doi.org/10.7868/S0030157418020077>
- Методические указания по сбору проб зоо- и ихтиопланктона планктоноборщиком “Бонго” и их обработке. 1983. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 36 с.
- Пак Р.А., Архипов А.Г., Лидванов В.В.* 2018. Пространственное распределение различных экологических групп ихтиопланктона в северной и южной частях Марокко // *Изв. КГТУ*. № 51. С. 25–34.
- Седлецкая В.А.* 1983. Ихтиопланктон Атлантического океана у северо-западных берегов Африки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 23. Вып. 5. С. 862–865.
- Ahlstrom E.N., Moser H.G.* 1976. Eggs and larvae of fishes and their roles in systematic investigations and in fisheries // *Rev. Trav. Inst. Peches Mar.* V. 40. № 3–4. P. 379–398.
- Blache J., Cadenat J., Stauch A.* 1970. Faune tropicale // XVIII Cles de determination des poissons de mer signales dans l'Atlantique oriental. Paris: ORSTOM, 479 p.
- Clarke K.R., Gorley R.N.* 2006. PRIMER version 6: user manual tutorial. Plymouth: PRIMER-E Ltd., 190 p.
- Clarke K.R., Warwick R.M.* 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: PRIMER-E Ltd., 175 p.
- Mater S., Çoker T.* 2002. Türkiye denizleri ihtiyoplankton atlası. Izmir: Ege Univ. Basimevi, 211 p.
- Nellen W., Ruseler S.* 2004. Composition, horizontal and vertical distribution of ichthyoplankton in the Great Meteor Seamount area in September 1998 // *Arch. Fish. Mar. Res.* V. 51. № 1–3. P. 132–164.
- Rodriguez J.M., Barton E.D., Eve L., Hernandez-Leon S.* 2001. Mesozooplankton and ichthyoplankton distribution around Gran Canaria, an oceanic island in the NE Atlantic // *Deep-Sea Res. Pt. I*. V. 48. P. 2161–2183.
- Smith P.E., Richardson S.L.* 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larvae surveys // *FAO Tech. Pap.* № 175. Rome: FAO, 95 p.

УДК 597.587.2.574.34

ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЗАПАСА АТЛАНТИЧЕСКОЙ ПЕЛАМИДЫ *SARDA SARDA* СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

© 2020 г. Н. Г. Петухова*

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

*E-mail: ng_petukhova@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2020 г.

После доработки 10.03.2020 г.

Принята к публикации 24.03.2020 г.

На основе отечественных промыслово-биологических данных предпринята попытка оценить состояние запаса атлантической пеламиды *Sarda sarda* северо-восточной части Атлантического океана с применением метода оценки коэффициента нерестового потенциала (Length based spawning potential ratio – LBSPR). Рассчитаны значения параметров уравнения Бергаланфи для атлантической пеламиды: теоретическая предельная длина особи равна 75.6 см, коэффициент роста – 0.41. Значения длины, при которой доля половозрелых особей в уловах составила 50 и 95%, равны соответственно 44.7 и 57.0 см. Полученная оценка коэффициента нерестового потенциала (0.28) меньше биологического целевого ориентира (0.40) и формально свидетельствует о состоянии перелова запаса.

Ключевые слова: атлантическая пеламида *Sarda sarda*, параметры жизненного цикла, оценка запасов, прилов, LBSPR, SPR.

DOI: 10.31857/S0042875220050070

В мировых уловах атлантическая пеламида *Sarda sarda* составляет наибольшую долю среди остальных представителей малых тунцов¹ (рис. 1). Вид является объектом промышленного и кустарного промысла прибрежных государств (Булатов и др., 2019). Отечественный специализированный промысел атлантической пеламиды не ведётся, хотя этот вид встречается в качестве прилова при траловом лове мелких пелагических видов рыб (западноафриканской ставриды *Trachurus trecae*, скумбрии *Scomber colias*, круглой сардинеллы *Sardinella aurita* и др.) в основном в водах Марокко, Мавритании и Сенегала (Нестеров и др., 2017). Прилов пеламиды Россией колебался от 16 т в 2004 г. до 2293 т в 2011 г. (рис. 2).

В настоящее время ИККАТ не регламентирует промысел атлантической пеламиды, как и других представителей группы “малые тунцы”, но не исключает возможность регулирования эксплуатации запасов странами-участницами Комиссии в зоне их юрисдикции. Причиной этому являются определённые сложности, возникающие при оцен-

ке состояния запасов вследствие неполноты данных официальной промысловой статистики и недостаточности биологических исследований. В связи с большими пропусками данных о промысловых усилиях в базе данных ИККАТ доступное информационное обеспечение атлантической пеламиды северо-восточной части Атлантического океана не позволяет использовать традиционные модели динамики численности для оценки состояния её запасов.

Рабочая группа ИККАТ по малым тунцам занимается сбором и обобщением оценок параметров их жизненного цикла, полученных по результатам исследований стран-участниц Комиссии, для перехода к оценке запасов отдельных их видов. В связи с тем, что атлантическая пеламида входит в перечень приоритетных видов для дальнейших исследований Рабочей группы (Report ..., 2019), в последние годы были предприняты попытки оценить состояние её запасов немодельными методами (Data Limited Methods – DLM) (Baibat et al., 2015, 2019; Pons et al., 2019).

Цель работы – оценить состояние запаса атлантической пеламиды северо-восточной части Атлантического океана на основе данных, собранных при проведении ресурсных исследований Атлантического филиала ВНИРО (АтлантНИРО) вдоль

¹ Согласно классификации Международной комиссии по сохранению атлантических тунцов (ИККАТ), атлантическая пеламида включена в группу “малые тунцы”, несмотря на то что таксономически этот вид не относится к тунцам (ICCAT, 2019).

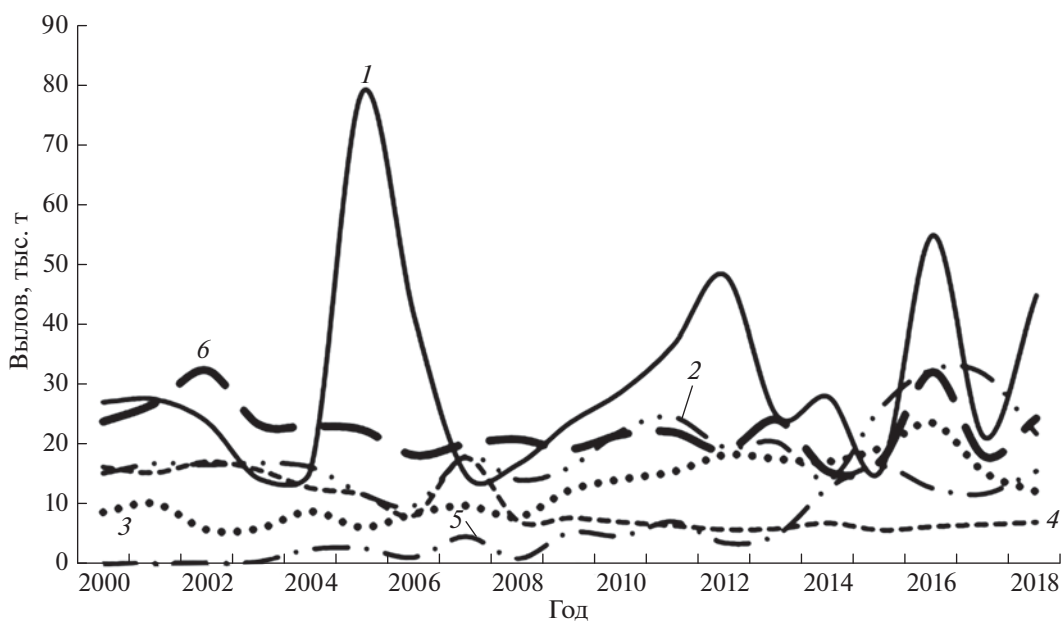


Рис. 1. Динамика мировых уловов малых тунцов в 2000–2018 гг., по данным ICCAT (International Comission for the Conservation of Atlantic Tunas: www.iccat.int/en/accesingdb.html. Version 11/2019): 1 – атлантическая пелагида *Sarda sarda*, 2 – пятнистый тунец *Euthynnus alletteratus*, 3 – макрелевый тунец *Auxis thazard*, 4 – королевская макрель *Scomberomorus cavalla*, 5 – золотистая макрель *Coryphaena hippurus*, 6 – прочие виды (чернопёрый тунец *Thunnus atlanticus*, скумбриевидный тунец *Auxis rochei*, одноцветный бонито *Oreynopsis unicolor*, колючая пелагида *Acanthocybium solandri* и макрели: бразильская *Scomberomorus brasiliensis*, западноафриканская *S. tritor*, испанская пятнистая *S. maculatus*, западноатлантическая королевская *S. regalis*).

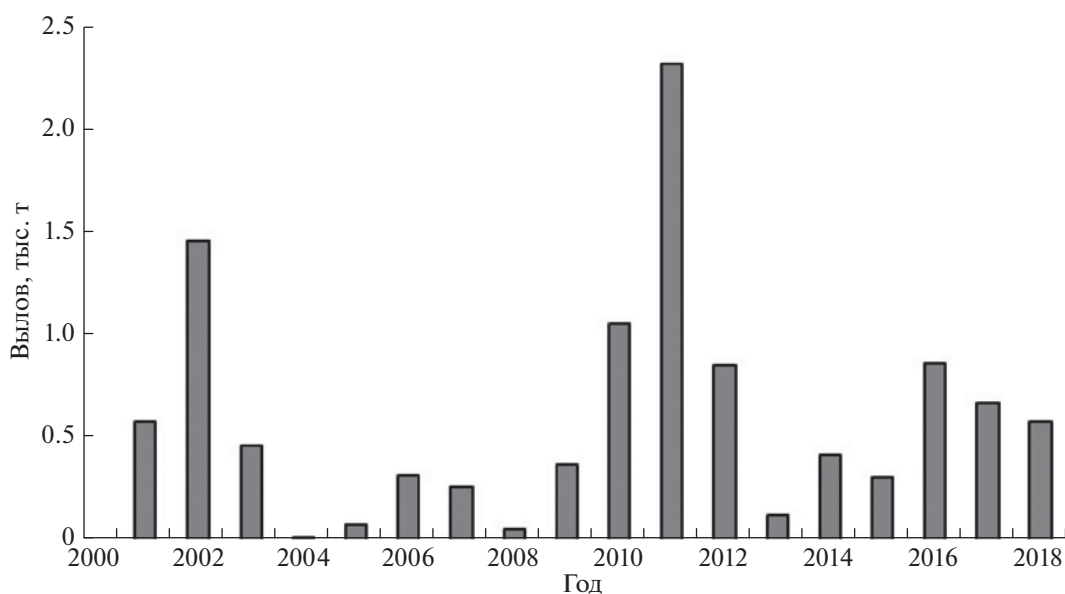


Рис. 2. Динамика отечественных приловов атлантической пелагида *Sarda sarda* в 2000–2018 гг.

западного побережья Африки, где этот вид встречался в прилове. Результаты данного исследования планируется представить на рассмотрение Рабочей группе ИККАТ по малым тунцам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалами для настоящей работы послужили предоставленные автору данные АтлантНИРО, полученные в ходе ресурсных исследований в

2010–2018 г.; они включают дату и район вылова, размерный состав и стадию половой зрелости особей. Всего за этот период было выловлено 5634 экз. атлантической пелагиды. У всех рыб измерена общая длина (TL), из них у 1923 экз. определена также длина по Смитту (FL). В практике исследований ИККАТ принято использовать данные длины по Смитту. По результатам регрессионного анализа в Statistica 8.0: $FL = 0.931 TL$. В настоящей работе во всех расчётах использована длина по Смитту.

Параметры линейного роста уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1964) для атлантической пелагиды получены с использованием пакета TropFishR ver. 1.6.1 (Mildenberger et al., 2017) в программной среде R. Данный пакет позволяет применить анализ распределения значений длины (Electronic length frequency analysis – ELEFAN) исследуемого объекта (Pauly, Gaschuetz, 1979; Pauly, 1987) для оценки теоретической предельной длины особи (L_{∞}) и коэффициента роста (k). Преимуществом метода является возможность оценить эти параметры при отсутствии данных по возрасту, что характерно для многих запасов малых тунцов, в том числе и для атлантической пелагиды.

Входными данными для процедуры ELEFAN послужила информация о длине выловленных особей в мае, августе, ноябре 2017 г., а также в августе и ноябре 2018 г. Условиями использования ELEFAN помимо прочих являются: 1) объём выборки, полученной за 1 мес., не менее 50 рыб; 2) равный период между выловами исследуемых особей. Для соблюдения этих условий в последующем анализе были использованы выборки, численность которых составила >50 экз., а также были заимствованы данные, полученные в феврале 2015 г. и в феврале и мае 2016 г.

Огива созревания атлантической пелагиды построена на предположении о логистической зависимости с помощью обобщённой линейной модели, реализованной в пакете FSA ver. 0.8.24 (Ogle, 2013; Ogle et al., 2018). Входная информация для построения кривой включала дату вылова, длину, а также стадию и состояние половой зрелости рыб (“зрелый” или “не зрелый” в соответствии с Методическим пособием АтлантНИРО (Алексеев, Алексеева, 1996)) для каждой особи.

Мгновенный коэффициент естественной смертности (M) атлантической пелагиды рассчитан несколькими методами (Рихтер, Ефанов, 1977; Hoenig, 1983; Jensen, 1996; Then et al., 2015). Поскольку оценки возраста рыб отсутствуют, значение предельного возраста атлантической пелагиды северо-восточной части Атлантического океана, используемое в некоторых методах определения мгновенного коэффициента естественной смертности, заимствовано из опубликованных данных

(Caury et al., 1993; Vaibbat et al., 2016). Итоговая оценка коэффициента получена путём осреднения результирующих значений.

Краткое описание метода оценки запаса. Анализ состояния запаса атлантической пелагиды выполнен с помощью метода оценки коэффициента нерестового потенциала (Length based spawning potential ratio – LBSPR). Метод относится к III уровню информационного обеспечения расчётов, поскольку в данном подходе используется только биологическая информация (Бабаян и др., 2018).

В области оценки запасов дефицит необходимых знаний об объекте исследования частично восполняется различными гипотезами, которые не только упрощают, но и в какой-то степени идеализируют запас (Бабаян, 2015). Методология LBSPR не является исключением, поэтому в основе его использования также лежит ряд допущений: (Hordyk et al., 2015b): 1) селективность орудий лова описывается асимптотической кривой; 2) рост гидробионтов описывается уравнением Берталанфи; 3) кривая роста одинакова для обоих полов; 4) длина особей в возрасте t имеет нормальное распределение; 5) коэффициент естественной смертности остаётся неизменным для всех возрастных и размерных классов; 6) пополнение является постоянной величиной; 7) темп роста является одинаковым для всех поколений и не меняется со временем.

Данный подход позволяет получить ориентировочную оценку состояния запаса на основе анализа размерного состава уловов и оценки коэффициента нерестового потенциала (Spawning potential ratio – SPR). В международной практике оценки запасов с бедным информационным обеспечением SPR используется в качестве биологического ориентира и отражает изменение общей потенциальной продуктивности популяции, связанное с промысловым изъятием гидробионтов. Значение коэффициента, равное 40% (или 0.4), используется как альтернатива целевого ориентира B_{MSY} (величины биомассы запаса, соответствующей максимальному устойчивому улову) в случаях, когда информация о величине запаса недоступна (Mace, Sissenwine, 1993; Brooks et al., 2010). Стратегия промысла, нацеленная на уровень промысловой смертности, соответствующий SPR 40%, считается эффективной даже для запасов с очень низкой устойчивостью к внешним воздействиям (Clark, 2002).

При $SPR < 40\%$ запасы сохраняют способность восполнять свою численность под влиянием промысла, хотя скорость восстановления может существенно снижаться. Значения SPR могут также служить граничными ориентирами. Например, при $SPR = 20\%$ запас сохраняет свою численность на текущем уровне с минимальными возможностями для её восстановления. При $SPR < 20\%$ в последующие годы эксплуатации ожидается сни-

жение пополнения запаса, а при $SPR = 10\%$ нерестовый потенциал считается подорванным. В этой ситуации численность запаса может быстро сократиться и, если своевременно не предпринять меры по управлению промыслом, ситуация может привести к исчезновению эксплуатируемой единицы запаса (Prince et al., 2019).

Величина нерестового потенциала естественным образом зависит от минимального размера вылавливаемых рыб. Если большинство особей вылавливается до достижения половой зрелости, то SPR будет стремиться к нулю. Напротив, при крайне слабом промысловом прессе рыбы будут дорастать приблизительно до теоретического предельного размера (L_∞). В этом случае SPR будет стремиться к 100%, так как этому значению соответствует состояние неэксплуатируемых запасов. Метод $LBSPR$ позволяет на основе информации о размерном составе уловов и длине, при которой происходит половое созревание рыб, рассчитать значение SPR и соотношение промысловой и естественной смертности (F/M) (Prince et al., 2019). Результаты сопоставления теоретического равновесного размерного распределения с реально наблюдаемым позволяют получить оценку соотношения F/M и параметров кривой селективности.

Величина SPR рассчитывается как (Hordyk et al., 2015a):

$$SPR = \frac{\sum (1 - \tilde{L}_t)^{(M/k[(F/M)+1])} \tilde{L}_t^b}{\sum (1 - \tilde{L}_t)^{M/k} \tilde{L}_t^b},$$

где t – нормированное значение возраста ($t_m \leq t \leq 1$); t_m – стандартизированное значение возраста, соответствующее длине, при которой особи достигают половой зрелости; \tilde{L}_t – относительная длина особи в возрасте t ($\tilde{L}_t = L_t/L_\infty$); L_∞ – теоретическая предельная длина особи; k – коэффициент роста из уравнения Бергаланфи; M – мгновенный коэффициент естественной смертности; F – мгновенный коэффициент промысловой смертности; b – показатель степени в зависимости длина–масса ($W = aFL^b$).

Алгоритм метода $LBSPR$ реализован в пакетах $DLMTools$ и $LBSPR$ в программной среде R . Также применить описанную методологию можно в интерактивных приложениях $LBSPR$ и $Simulation Tool$ на онлайн платформе $The Barefoot Ecologist's Toolbox$ (Prince et al., 2015b), с помощью которых выполнен анализ состояния запаса атлантической пелагиды в настоящей работе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка параметров жизненного цикла атлантической пелагиды

В литературе имеется множество свидетельств того, что рост атлантической пелагиды достаточно хорошо описывается уравнением Бергаланфи

(Dardignac, 1962; Rey et al., 1986; Hansen, 1989; Cayré et al., 1993; Santamaria et al., 1998; Zaboloukas, Megalofonou, 2007; Ateş et al., 2008; Valeiras et al., 2008; Cengiz, 2013; Yankova, 2015; Baibbat et al., 2016; Kotsiri et al., 2018). Несмотря на то что в силу биологических особенностей пелагиды оценить её возраст достаточно сложно, в некоторых работах всё же приводится размерно-возрастной ключ, благодаря которому оценки параметров уравнения Бергаланфи могут считаться более реалистичными. Результаты перечисленных работ дают основание полагать, что рост атлантической пелагиды северо-восточной части Атлантического океана также может быть описан уравнением Бергаланфи.

По данным Сениной (1986), двухлетки пелагиды в исследуемом районе в 1980-е гг. достигали FL 32–41 см, а трёхлетки – 53–57 см; кроме того отмечено, что в уловах встречались особи FL 80 см. В последнее десятилетие максимальная зарегистрированная в уловах АтлантНИРО длина пелагиды составила 72.5 см. Отсутствие более крупных особей в уловах можно объяснить либо их способностью избежать попадание в тралы, либо изменением темпа роста пелагиды как следствие адаптации к промысловой нагрузке или каким-либо факторам природного происхождения. Вероятно, в силу этих причин ориентировочные оценки длины возрастных классов, полученные в настоящем исследовании, немного ниже полученных в 1980-е гг. (рис. 3).

Параметры уравнения Бергаланфи, полученные с помощью $ELEFAN$, составили: $L_\infty = 75.6$ см, $k = 0.41$. Следует отметить, что рассчитанные значения параметров роста пелагиды не противостоят литературным данным и достаточно хорошо вписываются в диапазоны значений, установленные ранее в разных частях её ареала (табл. 1). Вероятно, небольшие различия в оценках параметров роста пелагиды между разными районами могут быть вызваны различиями условий окружающей среды (температура и солёность воды, кормовая база и др.), селективности орудий лова, числа особей в исследуемых выборках, методах оценки параметров и ряда других факторов.

Длина, при которой созревают 50% особей (L_{m50}), составила 44.7 (доверительный интервал – 44.4–45.0) см; при которой созревают 95% особей (L_{m95}) – 57.0 (56.3–57.6) см. Полученные оценки являются общими для обоих полов (рис. 4).

Найденные значения параметров роста использованы при расчёте мгновенного коэффициента естественной смертности разными методами (табл. 2). Итоговая оценка коэффициента является результатом осреднения полученных значений и равна 0.695 год^{-1} . Такая величина характерна для короткоцикловых видов, к которым относится атлантическая пелагида (Бабаян, 1990).

Полученные оценки параметров жизненного цикла атлантической пелагиды, использованные в анализе состояния запаса, в целом близки к значениям аналогичных параметров, применяемых

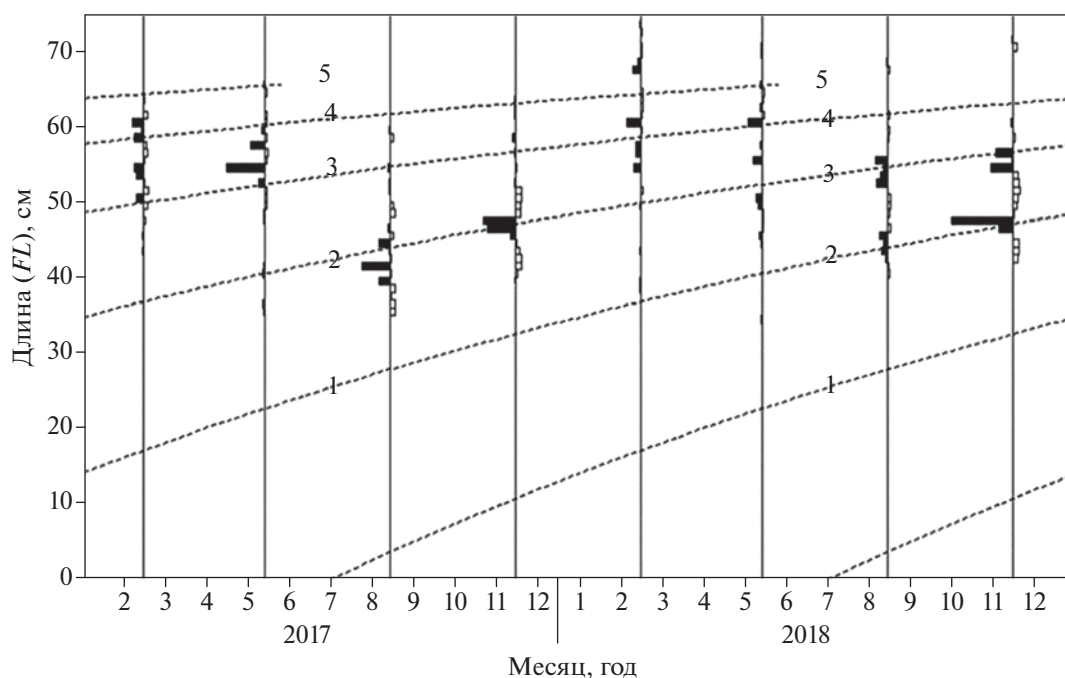


Рис. 3. Кривые роста (---) поколений атлантической пеламиды *Sarda sarda*, построенные в пакете TropFishR: (■) — восстановленные частотности длины с положительными значениями, (□) — то же с отрицательными значениями, 1–5 — возраст, годы.

при оценке запаса этого вида странами-участниками ИККАТ (табл. 3).

Оценка состояния запаса

В связи с тем что сведений о биологических и экологических особенностях атлантической пеламиды мало, а данные по таким показателям, как возраст и численность рыб, и вовсе отсутствуют, при проведении анализа принято, что коэффициент естественной смертности, темп роста рыб и величина пополнения запаса остаются неизменными на протяжении всего периода исследования. Кроме того, продолжительность рассматриваемого

периода не столь велика, чтобы можно было ожидать значительных изменений параметров жизненного цикла пеламиды.

Анализ размерного состава пеламиды в разные годы рассматриваемого периода показал, что в составе улова преобладают особи FL 30–60 см (рис. 5). Минимальная зарегистрированная длина рыб за весь период исследования составила 22.3 см, максимальная — 72.5 см. Ввиду того, что в 2010 и 2012 гг. отмечено асимметричное, а в 2013 г. — бимодальное распределение рыб по длине (что не соответствует требованиям метода LBSPR), в дальнейшем анализе размерного состава использованы данные за 2014–2018 гг.

Таблица 1. Параметры уравнения Бергаланфи атлантической пеламиды *Sarda sarda* из разных частей ареала

Район исследования	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	Источник информации
Чёрное море (воды Турции)	81.5	0.52	Nikolsky, 1957
Средиземное море и северо-восточная часть Атлантического океана (воды Марокко)	80.9	0.35	Rey et al., 1986
Ионическое море (воды Италии)	80.6	0.36	Santamaria et al., 1998
Чёрное море (воды Болгарии)	80.4	0.67	Yankova, 2015
Эгейское море и залив Патраикос	79.9	0.26	Kotsiri et al., 2018
Северо-восточная часть Атлантического океана (воды Марокко)	73	0.31	Baibbat et al., 2016
Северо-восточная часть Атлантического океана (воды Марокко и Мавритании)	75.6	0.41	Настоящая работа

Примечание. L_{∞} — теоретическая предельная длина, k — коэффициент роста.

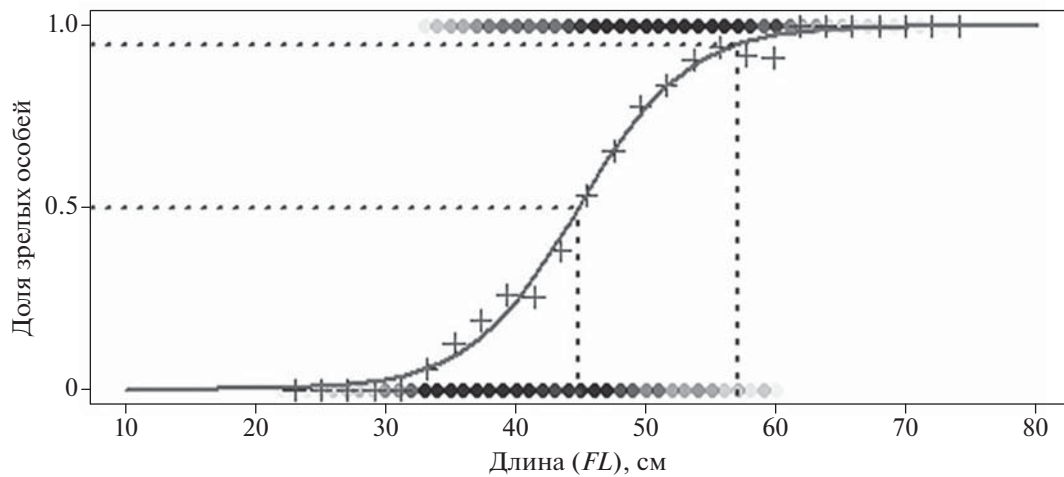


Рис. 4. Огиба созревания атлантической пеламиды *Sarda sarda*: (+) – данные (общие для обоих полов), сгруппированные по размерным классам, цветная тональность точек сверху означает представительность данных о половозрелых особях, снизу – о неполовозрелых.

Для сравнения минимального размера выловленных рыб с длиной, при которой они достигают половой зрелости, были построены кривые селективности орудий лова, в которые попадалась атлантическая пеламида, а также рассчитаны значения длины, при которых доступными для орудий лова являются соответственно 50 и 95% облавливаемого скопления рыб. Как видно из рис. 6, огиба созревания пеламиды и кривые селективности не совпадают. Расположение кривых селективности левее кривой половозрелости свидетельствует о том, что в большинстве случаев тралами изымались особи, не достигшие половой зрелости. Значения коэффициентов нерестового потенциала, параметров селективности орудий лова и соотношения мгновенных коэффициентов промысловой и естественной смертности представлены в табл. 4.

Метод LBSPR чувствителен к задаваемым значениям M , L_{∞} и k (Brooks et al., 2010; Hordyk et al., 2015b). В силу методологических проблем оценки коэффициента естественной смертности оказываются наименее надёжными. В этой связи метод LBSPR повторно был реализован при значениях M , определённых разными методами. Из пред-

ставленных в табл. 5 результатов тестирования следует, что оценки SPR находятся в прямой зависимости от значений M , тем не менее все пять оценок SPR оказываются меньше целевого ориентира (0.4). Только при одном значении естественной смертности, рассчитанном по методу Хёнига (Hoenig, 1983), оценка SPR близка к ориентиру 0.4. Однако при таком значении коэффициента получено завышенное значение соотношения M/k (2.119), не соответствующее биологическим особенностям исследуемого вида.

Отношение M/k характеризует возрастную/размерную динамику биомассы отдельных поколений гидробионтов (Holt, 1958). Виды с низким значением M/k (< 1) достигают максимальной длины тела в первые годы жизни, когда численность поколения всё ещё велика. Следовательно, пик биомассы наблюдается в раннем возрасте, после чего она снижается под действием естественной смертности. Обратная ситуация свойственна видам с высоким значением M/k (> 2), для которых характерен непрерывный и относительно медленный рост в течение всего жизненного цикла. В этом случае больший вклад в общую биомассу вносят

Таблица 2. Результаты расчёта мгновенного коэффициента естественной смертности атлантической пеламиды *Sarda sarda* с помощью разных методов

№	Формула	Полученная оценка	Авторы метода
1	$M = 3k / [\exp(0.25k \times t_{\max}) - 1]$	0.787	Рихтер, Ефанов, 1977
2	$M = \exp(1.44 - 0.982 \times \ln(t_{\max}))$	0.869	Hoening, 1983
3	$M = 1.5 \times k$	0.615	Jensen, 1996
4	$M = 4.118 \times k^{0.73} \times L_{\infty}^{-0.333}$	0.509	Then et al., 2015
	Среднее значение	0.695	

Примечание. M – мгновенный коэффициент естественной смертности, t_{\max} – максимальный возраст; ост. обозначения см. в табл. 1.

Таблица 3. Параметры жизненного цикла атлантической пелаמידы *Sarda sarda*, используемые для оценки её запаса в северо-восточной части Атлантического океана

Показатель	Полученные оценки		Источник информации
	настоящая работа	данные литературы	
Максимальная длина (FL), см	72.5	80.0	Сенина, 1986
Теоретическая предельная длина (L_{∞}), см	75.6	73.0	Baibbat et al., 2016
Коэффициент роста (k), год ⁻¹	0.41	0.31	Тот же
Длина (FL , см), при которой созревают:			
– 50% особей (L_{m50})	44.7	42.6	»
– 95% особей (L_{m95})	57.0	н.д.	
Максимальный возраст (t_{max}), годы	н.д.	5	Cayré et al., 1993
Мгновенный коэффициент естественной смертности (M), год ⁻¹	0.695	0.430, 0.780, 1.110	Pons et al., 2019

Примечание. н.д. – нет данных.

старшие особи, а пик биомассы поколения достигается в старших возрастах (Hordyk et al., 2015a).

У атлантической пелаמידы наиболее интенсивный рост наблюдается в первые два года жизни, после чего темп роста существенно замедляется (рис. 3). В этой связи значения M/k в диапазоне 1–2 представляются наиболее соответствующими биологическим особенностям пелаמידы. Величина M/k (1.695), рассчитанная с использованием среднего значения M , хорошо согласуется со средней оценкой (1.88), полученной в работе Принса с соавторами (Prince et al., 2015a) для видов, для которых характерна оценка M/k слегка выше средней (1.5). Необходимо отметить, что в указанной

работе оценки получены для необлавливаемых популяций.

Таким образом, финальная оценка $SPR = 0.28$, соответствующая $M/k = 1.695$, представляется наиболее правдоподобной. Имеющиеся в литературе оценки $SPR = 0.23$ (Pons et al., 2019) и 0.34 (Baibbat et al., 2019), полученные на основе данных по другим орудиям вылова, отличаются не намного. Все рассчитанные значения находятся ниже уровня целевого ориентира и формально свидетельствуют о состоянии перелова запаса атлантической пелаמידы северо-восточной части Атлантического океана.

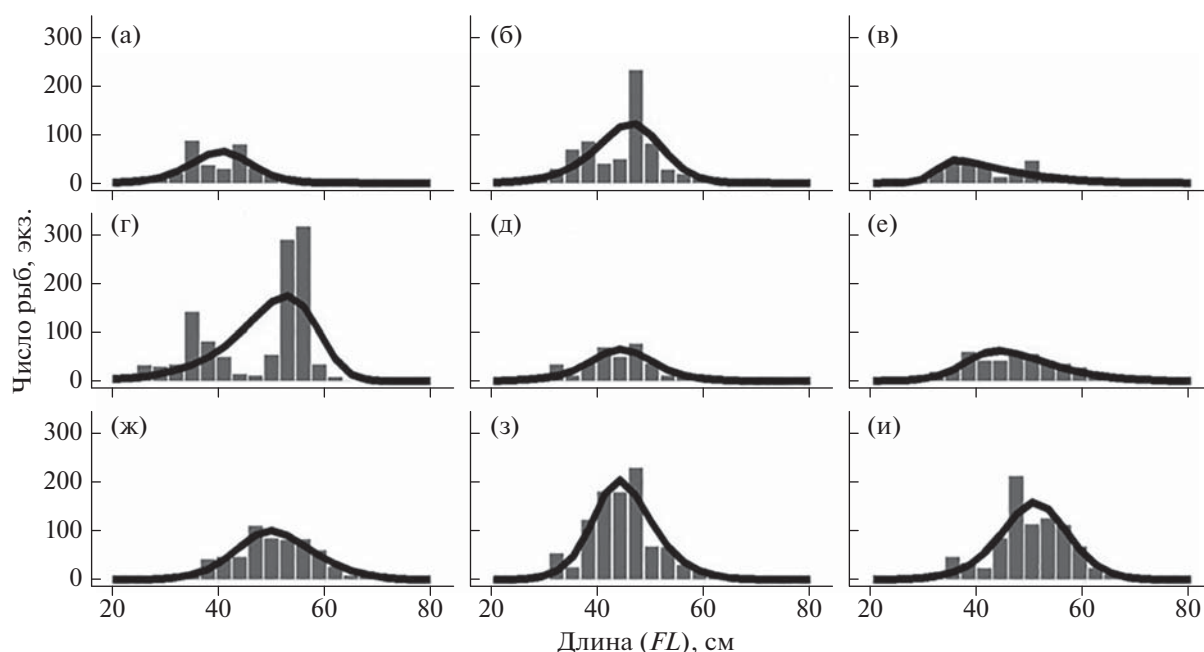


Рис. 5. Размерный состав уловов атлантической пелаמידы *Sarda sarda* в разные годы: а – 2010, б – 2011, в – 2012, г – 2013, д – 2014, е – 2015, ж – 2016, з – 2017, и – 2018.

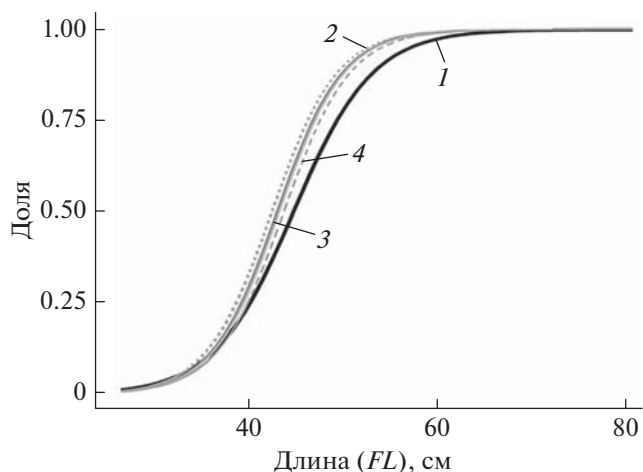


Рис. 6. Огиба созревания атлантической пелагамиды *Sarda sarda* (1) и кривые селективности разноглубинных тралов в 2014–2018 гг.: 2 – 2014; 3 – 2015, 2016, 2017 (совпадают); 4 – 2018.

Результаты имитационного моделирования зависимости SPR, отношения нерестовой биомассы к девственной и относительного улова от промысловой нагрузки (F/M) свидетельствуют, что текущее значение SPR (0.28) не обеспечивает получение максимального возможного вылова (рис. 7). При этом промысловая нагрузка превышает оптимальную, что формально указывает на перелов запаса (Hilborn, 2017). Из результатов анализа следует, что в целях максимизации вылова текущее промысловое усилие должно быть сокращено примерно в два раза. Подобная мера приведёт к росту нерестовой биомассы и, соответственно, к росту коэффициента нерестового потенциала, тем самым способствуя восстановлению запаса. Возможная проблема, впрочем, может заключаться в том, что атлантическая пе-

лагида является приловным видом, и прямые меры регулирования к ней малоприменимы. В связи с этим задача снижения промысловой нагрузки должна решаться опосредованно, за счёт перераспределения промысловых усилий во времени и пространстве или изменения селективных свойств орудий лова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе предпринята первая попытка оценить состояние запаса пелагамиды северо-восточной части Атлантического океана на основе отечественных данных. Сходство полученных оценок параметров жизненного цикла пелагамиды и коэффициента нерестового потенциала с данными литературы свидетельствуют о достаточной представительности российских данных. Имеющаяся первичная информация позволяет использовать только методы оценки запаса, относящиеся к категории немодельных (DLM). Применение подобных методов неизбежно связано с введением некоторых упрощающих предположений о популяционных свойствах анализируемого объекта. Весьма важно продолжать сбор биологических данных о пелагамиде в рамках ресурсных исследований, а также при промысле мелких пелагических видов рыб в Атлантическом океане. Несмотря на то что определение возраста малых тунцов, в том числе и атлантической пелагамиды, трудновыполнимо, данные по возрастному ключу упростили бы оценивание параметров жизненного цикла исследуемого вида. Это позволило бы расширить спектр применяемых в анализе методов и уточнить полученные в настоящей работе оценки.

Несмотря на дефицит исходной информации, использованный в работе метод LBSPR позволяет сформировать общее представление о состоянии запаса атлантической пелагамиды при условии правдоподобности исходных допущений метода.

Таблица 4. Индикаторы состояния запаса атлантической пелагамиды *Sarda sarda* северо-восточной части Атлантического океана

Год	SPR	S_{L50} , см	S_{L95} , см	F/M
2014	0.15 ± 0.045	42.08 ± 2.48	53.02 ± 3.62	3.39 ± 1.21
	0.25	42.39	52.52	2.16
2015	0.34 ± 0.125	38.34 ± 3.68	47.18 ± 6.41	0.96 ± 0.49
	0.27	42.47	52.52	2.04
2016	0.42 ± 0.070	45.57 ± 2.09	56.33 ± 3.21	1.12 ± 0.37
	0.28	42.95	53.06	2.02
2017	0.17 ± 0.025	40.37 ± 0.92	48.58 ± 1.48	2.46 ± 0.40
	0.28	43.18	53.27	2.10
2018	0.31 ± 0.055	48.74 ± 1.94	60.72 ± 2.75	2.56 ± 0.69
	0.28	43.68	53.94	2.14

Примечание. SPR – коэффициент нерестового потенциала; S_{L50} , S_{L95} – длина тела, при которой доступными для орудий лова являются соответственно 50 и 95% рыб; F – мгновенный коэффициент промысловой смертности; ост. обозначения см. в табл. 1, 2. Над чертой – точечные оценки и их доверительный интервал ($p > 0.95$), под чертой – оценки, сглаженные с помощью фильтра Калмана.

Таблица 5. Оценки коэффициента нерестового потенциала атлантической пелагиды *Sarda sarda* северо-восточной части Атлантического океана, полученные на основе разных значений мгновенного коэффициента естественной смертности

Метод расчёта M	M	M/k	SPR*	F/M^*	F
1	0.787	1.919	0.33	1.79	1.40
2	0.869	2.119	0.38	1.53	1.32
3	0.615	1.500	0.24	2.54	1.56
4	0.509	1.241	0.18	3.26	1.65
Среднее значение	0.695	1.695	0.28	2.14	1.49

Примечание. * Приведены сглаженные оценки за 2018 г.; обозначения см. в табл. 1, 2, 4, нумерацию методов – в табл. 2.

Нарушение тех или иных допущений может приводить к смещённости итоговых оценок. Так, например, по данным Хордика с соавторами (Hordyk et al., 2015b), LBSPR слегка занижает оценку SPR для популяций, облавливаемых тралами или жаберными сетями, кривая селективности которых имеет куполообразную форму. Рассчитанное значение SPR (0.28) формально свидетельствует о перелове запаса и может быть немного заниженным, так как в основе работы лежат данные, полученные в ходе вылова атлантической пелагиды разноглубинными тралами. Однако это не меняет вывода о состоянии перелова запаса. Полученные, хоть и предварительные, результаты являются первым этапом в анализе состояния исследуемого запаса. По мере накопления необходимой информации планируется применять другие, более объективные, подходы к оценке его состояния.

Следует отметить, что рекомендации по регулированию промысловой нагрузки на запас пелаги-

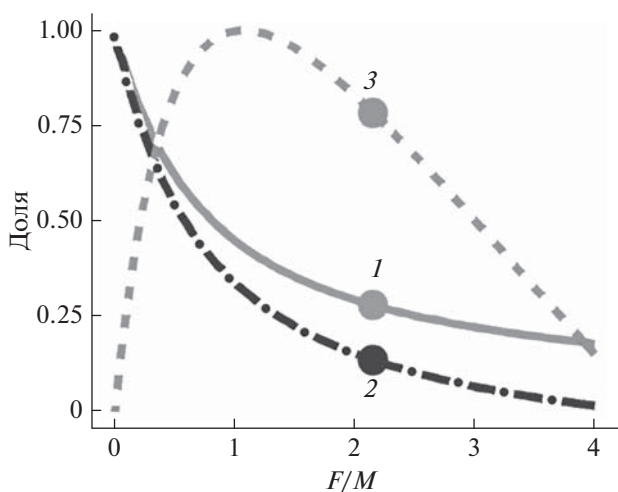


Рис. 7. Зависимость коэффициента нерестового потенциала (1), отношения нерестовой биомассы запаса к девственной (2) и относительного улова (3) от промысловой нагрузки (F/M) на запас атлантической пелагиды *Sarda sarda* северо-восточной части Атлантического океана.

ды приведены в статье в качестве демонстрации возможностей приложения LBSPR и его практической значимости, так как в мировой практике на основе оценок SPR принимаются решения по дальнейшей эксплуатации запасов. В силу того, что пелагида вылавливается отечественными судами только в качестве прилова при промысле мелких пелагических видов рыб, реальные возможности сокращения промысловой нагрузки представляются весьма ограниченными.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А.Е. Бобыреву (ИПЭЭ РАН, ВНИРО) за рекомендации и замечания при проведении работы и подготовке статьи, В.К. Бабаяну (ВНИРО) за консультации в области оценки запасов, А.А. Нестерову (АтлантНИРО) за оказанную помощь при изучении биологических особенностей атлантической пелагиды, а также сотрудникам АтлантНИРО, собравшим и предоставившим данные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 75 с.
- Бабаян В.К. 1990. Краткий словарь терминов долгосрочного прогнозирования (промысловые биопрогнозы). М.: Изд-во ВНИРО, 48 с.
- Бабаян В.К. 2015. О некоторых особенностях математического моделирования в сырьевых рыбохозяйственных исследованиях // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 4. С. 428–439.
- Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. 2018. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО, 312 с.
- Булатов О.А., Бандурин К.В., Нестеров А.А., Михайлов А.И. 2019. Промысел и состояние запасов тунцов в зоне действия Комиссии ИККАТ // Вопр. рыболовства. Т. 20. № 4. С. 391–411.
- Нестеров А.А., Гулюгин С.Ю., Фёдоров А.П. 2017. Прилов скумбриевых рыб (Scombridae) траулерами России в районе центрально-восточной Атлантики в 2012–2015 годах // Тр. АтлантНИРО. Нов. серия. Т. 1. № 1. С. 137–153.
- Рихтер В.А., Ефанов В.Н. 1977. Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций // Тр. АтлантНИРО. Вып. LXXIII. С. 77–85.
- Сенина И.Н. 1986. К биологии атлантической пелагиды в районе центрально-восточной Атлантики // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по проблемам тунцового промысла. Калининград. С. 89–91.
- Ateş C., Deval C.M., Bök T. 2008. Age and growth of Atlantic bonito (*Sarda sarda* Bloch, 1793) in the Sea of Marmara and Black Sea, Turkey // J. Appl. Ichthyol. V. 24. № 5. P. 546–550.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01102.x>
- Baibbat S., Abid N., Palma C., Kell L. 2015. A length based assessment for Atlantic bonito (*Sarda sarda*) // Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT. V. 72. № 8. P. 2208–2220.

- Baibbat S., Malouli I., Abid N., Benazzouz B.* 2016. Study of the reproduction of Atlantic bonito (*Sarda sarda*) in South Atlantic Ocean of Morocco // AACL Bioflux. V. 9. № 5. P. 954–964.
- Baibbat S., Pons M., Chattou E.M.A., Abid N., Bensbai J., Houssa R.* 2019. A length-based assessment for Atlantic bonito (*Sarda sarda*) exploited in the Moroccan Atlantic coast // Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT. V. 76. № 7. P. 174–180.
- Bertalanffy L.* 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism // Helgoländer Wiss. Meeresunter. V. 9. P. 5–37.
<https://doi.org/10.1007/BF01610024>
- Brooks E.N., Powers J.E., Cortés E.* 2010. Analytical reference points for age-structured models: application to data-poor fisheries // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 1. P. 165–175.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp225>
- Cayré P., Amon Kothias J.B., Diouf T., Stretta J.M.* 1993. Biology of tuna // Resources, fishing and biology of the tropical tunas of the Eastern Central Atlantic / Eds. Fonteneau A., Marcille J. FAO Fish. Tech. Pap. № 292. Rome: FAO. P. 147–244.
- Cengiz Ö.* 2013. Some biological characteristics of Atlantic bonito (*Sarda sarda* Bloch, 1793) from Gallipoli Peninsula and Dardanelles (northeastern Mediterranean, Turkey) // Turkish J. Zool. V. 37. P. 73–83.
<https://doi.org/10.3906/zoo-1204-10>
- Clark W.G.* 2002. *F* 35% revisited ten years later // N. Am. J. Fish. Manag. V. 22. P. 251–257.
- Dardignac J.* 1962. La bonite du Maroc Atlantique (*Sarda sarda* Bloch) // Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. V. 26. № 4. P. 399–406.
- Hansen J.E.* 1989. Length growth of the bonito (Pisces, Scombridae, *Sarda sarda*) // Physis. V. 47. P. 13–19.
- Hilborn R.* 2017. A Quick Explanation of “Overfished”, “Fully fished” and “Overfishing”. (www.sustainablefisheries-uw.org/a-quick-explanation-of-overfished-fully-fished-and-overfishing/)
- Hoenig J.* 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates // Fish. Bull. № 81. P. 893–903.
- Holt S.J.* 1958. The evaluation of fisheries resources by the dynamic analysis of stocks, and notes on the time factors involved // ICNAF. Spec. Publ. № 1. P. 77–95.
- Hordyk A.R., Ono K., Sainsbury K.J. et al.* 2015a. Some explorations of the life history ratios to describe length composition, spawning-per-recruit, and the spawning potential ratio // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 204–216.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fst235>
- Hordyk A.R., Ono K., Valencia S.R. et al.* 2015b. A novel length-based empirical estimation method of spawning potential ratio (SPR), and tests of its performance, for small-scale, data-poor fisheries // Ibid. V. 72. № 1. P. 217–231.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu004>
- ICCAT. 2019. Report of the standing committee on research and statistics. Madrid: ICCAT, 454 p.
- Jensen A.L.* 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 820–822.
<https://doi.org/10.1139/f95-233>
- Kotsiri M., Batjakas I.E., Megalofonou P.* 2018. Age, growth and otolith morphometry of Atlantic bonito (*Sarda sarda* Bloch, 1793) from the eastern Mediterranean Sea // Acta Adriatica. V. 59. № 1. P. 97–10.
<https://doi.org/10.32582/aa.59.1.8>
- Mace P., Sissenwine M.* 1993. How much spawning is enough? Risk evaluation and biological reference points for fisheries management // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 120. P. 101–118.
- Mildenberger T.K., Taylor M.H., Wolff M.* 2017. TropFishR: an R package for fisheries analysis with length-frequency data // Methods Ecol. Evol. V. 8. № 11. P. 1520–1527.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12791>
- Nikolsky G.W.* 1957. Spezielle Fischkunde. Berlin: Deutscher Verl. d. Wissenschaften. P. 45–51.
- Ogle D.H.* 2013. FishR Vignette – Maturity Schedules. (www.derekogle.com/fishR/examples/oldFishRVignettes/Maturity.pdf)
- Ogle D.H., Wheeler P., Dinno A.* 2018. FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.22.9000. (www.github.com/droglenc/FSA)
- Pauly D.A.* 1987. Review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates // ICLARM Conf. Proc. № 13. P. 7–34.
- Pauly D., Gaschuetz G.* 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators // ICES. CM 1979/G:24. 26 p.
- Pons M., Kell L., Rudd M.B. et al.* 2019. Performance of length-based data-limited methods in a multifleet context: application to small tunas, mackerels, and bonitos in the Atlantic Ocean // ICES J. Mar. Sci. V. 76. № 4. P. 960–973.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz004>
- Prince J., Hordyk A., Valencia S. R. et al.* 2015a. Revisiting the concept of Beverton–Holt life-history invariants with the aim of informing data-poor fisheries assessment // Ibid. V. 72. № 1. P. 194–203.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu011>
- Prince J.D., Victor S., Kloulchad V., Hordyk A.R.* 2015b. Length based SPR assessment of eleven Indo-Pacific coral reef fish populations in Palau // Fish. Res. V. 171. P. 42–58.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.06.008>
- Prince J.D., Lalavanua W., Tamanitoakula J. et al.* 2019. Spawning potential surveys reveal an urgent need for effective management SPC // Fish. Newsletter. V. 158. P. 28–36.
- Report of the 2019 ICCAT small tunas species group inter-session meeting. 2019 // Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT. V. 76. № 7. P. 1–80.
- Rey J.C., Alot E., Ramos A.* 1986. Growth of the Atlantic bonito (*Sarda sarda* Bloch, 1793) in the Atlantic and Mediterranean area of the Strait of Gibraltar // Inv. Pesq. V. 50. № 2. P. 179–185.
- Santamaria N., Sion L., Cacucci M., De Metrio G.* 1998. Età ed accrescimento di *Sarda sarda* (Bloch, 1793) (Pisces, Scombridae) nello Ionio settentrionale // Biol. Mar. Medit. V. 5. P. 721–725.
- Then A.Y., Hoenig J.M., Hal N.G., Hewit D.A.* 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 82–92.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu136>
- Valeiras X., Macías D., Gómez M.J. et al.* 2008. Age and growth of Atlantic bonito (*Sarda sarda*) in western Mediterranean Sea // Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT. V. 62. № 5. P. 1649–1658.
- Yankova M.H.* 2015. Contribution to the knowledge of Atlantic bonito (*Sarda sarda* Bloch, 1793) from Bulgarian Black Sea coast // Int. J. Fish. Aquat. Stud. V. 2. № 4. P. 213–217.
- Zaboukas N., Megalofonou P.* 2007. Age estimation of the Atlantic bonito in the eastern Mediterranean Sea using dorsal spines and validation of the method // Sci. Mar. V. 71. № 4. P. 691–698.

УДК 597.553.2.591.5

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА НОСАТОГО (N1) ГОЛЬЦА – ЭНДЕМИЧНОЙ ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ ФОРМЫ *SALVELINUS MALMA* COMPLEX (SALMONIDAE) КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2020 г. М. Ю. Пичугин*

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: mp_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.

После доработки 24.12.2019 г.

Принята к публикации 30.12.2019 г.

Исследованы рост, последовательность закладки и особенности транзитивных состояний элементов скелета (костей черепа и сериальных структур – зубов, жаберных тычинок, плавниковых лучей и птеригофоров, тел позвонков, предорсалий, чешуй) у предличинки, личинок и мальков эндемичной озёрно-речной формы северной мальмы *Salvelinus malma* complex оз. Кроноцкое – носатого гольца (N1), выращенных в лаборатории при постоянной температуре. Сравнительный анализ раннего развития симпатрических носатого и белого гольцов Кроноцкого озера демонстрирует высокое сходство в темпе роста и развития молоди двух форм, различающихся длиной свободных эмбрионов и окраской личинок.

Ключевые слова: носатый голец N1 *Salvelinus malma* complex, развитие, остеогенез, гетерохронии, предличинка, личинка, Кроноцкое озеро, Восточная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875220050082

Носатые гольцы – группа эндемичных морфологически своеобразных симпатрических озёрно-речных форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex, обитающих в Кроноцком озере (Викторовский, 1978; Сенчукова и др., 2012; Маркевич и др., 2014, 2017; Салтыкова, 2016; Бусарова и др., 2017; Есин, Маркевич, 2017; Esin et al., 2018). Взрослые особи трёх форм носатых гольцов отличаются от проходной формы северной мальмы *S. malma malma* коротким рылом. У гольцов формы N1 нижняя челюсть в вентродорсальной проекции всегда закрывает нёбо целиком; гольцы формы N2 имеют узкое заострённое рыло, тонкую верхнюю челюсть, укороченную нижнюю челюсть, которая в вентродорсальной проекции не закрывает часть нёба; гольцы формы N3 – укороченную нижнюю челюсть с валиком по краю и также частично открытое нёбо. Мальки длиной по Смитту (FL) 60–100 мм, пойманные непосредственно на нерестилищах трёх морфотипов носатых гольцов, обладают всеми характерными морфологическими чертами взрослых озёрно-речных особей и легко узнаваемы. Промежуточные морфотипы носатых гольцов в озере не обнаружены (Маркевич и др., 2017). На нерестилище носатого (N1) гольца в притоке Кроноцкого озера – р. Узон – в 2014 г. впервые собрали живую икру и изучили рост,

морфо- и остеогенез личинок при постоянной температуре. Первые результаты эксперимента показали, что личинки носатого (N1) гольца хорошо отличаются по окраске и размерно-возрастным характеристикам от таковых симпатрических форм – длинноголового, белого и малоротого кроноцких гольцов (Pichugin, Markevich, 2015¹).

Цель настоящей работы – описать особенности роста и остеогенеза носатого (N1) гольца от вылупления до начала малькового периода и провести сравнение с их особенностями у других форм кроноцких гольцов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половые продукты получили от нескольких текущих самцов и самок на нерестилище в среднем течении р. Узон 11.09.2014 г. Икру осеменили «сухим» способом и в течение 71 сут инкубировали в мелкочейном садке в ключевом притоке Кроноцкого озера при постоянной температуре 3.5°C, затем в течение 2 сут транспортировали в Москву в изотермическом контейнере с талым льдом. Последующую инкубацию проводили в

¹ В этой публикации носатый голец (N1) назван мелководным бентофагом (SB – shallow water benthivorous).

отсутствие освещения при средней температуре 5.5°C, а подращивание молоди – при температуре 5–7 (6)°C и естественном фотопериоде. Икру и свободных эмбрионов после вылупления содержали в плавучих сетчатых садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, помещённых в холодильную установку. Ежедневно заменяли 1/4–1/3 объёма воды. Через 2 мес. после вылупления предличинок одного возраста пересадили в аквариумы объёмом 10 и 20 л с плотностью 2.5–3.0 экз/л. Кормили живыми личинками хирономид. Подращивание с периодическим отбором проб продолжали в течение года. Кроме этого изучили особенности и степень морфологического развития двух мальков, выращенных в данном эксперименте до возраста 635 и 699 сут. Температуру воды на нерестилище носатого гольца в р. Узон регистрировали 06.09.2014–26.09.2015 г. при помощи температурного самописца Star-odd Starmon mini, помещённого в грунт на глубину гнезда (24 измерения в течение суток с точностью $\pm 0.01^\circ\text{C}$). Скорость течения на нерестилище измеряли ручным измерителем Idranaut mechanical flowmeter (model 2030).

Изготовление ализариновых препаратов и оценки степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников у молоди носатого гольца проводили по ранее описанным методикам (Вуколов, 2004; Пичугин, 2009, 2015). Изучены рост 51 экз. и развитие скелета 36 экз., выращенных в эксперименте. Для сравнительного анализа использовали ализариновые препараты дикой молоди носатого (N1) гольца из притока Тундровый и выращенной в том же эксперименте молоди белого гольца (Пичугин, Маркевич, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности размножения. Нерест носатого (N1) гольца в 2014 г. проходил с I декады сентября в среднем течении р. Узон при начальной придонной температуре $\sim 3.5^\circ\text{C}$ на спокойных участках русла с гравийным дном при скорости течения 0.7–1.1 м/с в зонах даунвеллинга. Производители строили гнёзда диаметром 30–40 см (Есин, Маркевич, 2017). Среднемесячная температура на нерестилище снижалась с 3.52°C в сентябре до 1.06°C в ноябре, а после ледостава с января по апрель варьировала в пределах 1.47 – 1.77°C . С мая по август наблюдался постоянный постепенный рост температуры: V – 2.57, VI – 3.24, VII – 4.25, VIII – 4.40°C .

Развитие молоди. Диаметр набухшей оплодотворённой икры носатого гольца составил 4.8–5.3 (5.03) мм. Окраска яиц жёлто-оранжевая. Длина свободных эмбрионов при вылупании составила 14.2–17.5 (15.9) мм (рис. 1). Вылупление было растянуто с 24 декабря до 12 января (~ 20 сут). Икра

имела тонкую оболочку, от которой эмбрионы освобождались легко. Около 60% эмбрионов при вылупании характеризовались аномально изогнутой формой тела (рис. 1а), лежали на боку и могли совершать только слабые колебательные движения. Эти особи имели незначительный соматический рост, но их скелет развивался по сходному с нормальными особями сценарию до истощения желтка, который расходовался медленнее, чем у последних, после чего они погибали. Скорость роста нормальных предличинок была низкой (рис. 2). К возрасту 24 сут они достигли *FL* 17.0–18.5 мм, 42–54 сут – 18–20 мм, 84 сут – 20–21 мм. Начало экзогенного питания отмечено в возрасте 110 сут. Желток сохранялся более 145 сут. Воздух в плавательном пузыре у всех особей появился через месяц после начала питания. Не перешедшие к экзогенному питанию особи достигли *FL* 19.8–22.5 мм, последние из них погибали в возрасте 158 сут.

Первые окрашенные ализарином окостенения выявлены у предличинок *FL* 18–20 мм в возрасте 52–54 сут (табл. 1). Это первый членик лучей хвостового, спинного, грудных и частично анального плавников, несколько пар жаберных лучей, зачатки operculum, игловидных parasphenoideum, maxillare, praemaxillare и dentale. Около челюстных костей имелись зачатки не приросших к костным пластинкам зубов, а также одна или две пары зубов на месте закладки glossohyale. К возрасту 84 сут длина большинства особей превысила 20 мм, несколько увеличилось число окостеневших лучей в плавниках, появились зачаток anguloarticulare, костная пластинка praemaxillare с двумя–тремя приросшими зубами, у dentale появились задняя вырезка и один–два приросших зуба. Самая крупная особь (*FL* 21 мм) имела слабые зачатки frontale и praeperculum. Перешедшие на плав личинки в возрасте 145 сут отличались от предличинок возраста 84 сут только сформированной костной пластинкой glossohyale с двумя–тремя парами приросших зубов и увеличенным числом зубов на челюстных костях. У двух особей имелись окрашенные ализарином пять лучей в брюшных плавниках.

Ускорение роста и остеогенеза началось через 1.5–2.0 мес. после начала экзогенного питания. У особей в возрасте 155 сут увеличилось число окостеневших лучей в плавниках и в лучах спинного и анального плавников появился второй членик, а у особей *FL* 22.2–22.5 мм окостенели птериофоры спинного и анального плавников (табл. 1). В черепе всех особей сформировались зачатки frontale и praeperculum, увеличилось число жаберных лучей, повысилась степень дифференцировки parasphenoideum, dentale, anguloarticulare, увеличилось число приросших зубов на dentale (до 10–11), maxillare, praemaxillare и glossohyale. В нисходящей ветви жаберной дужки окостенело



Рис. 1. Окраска личинок и мальков носатого (N1) гольца *Salvelinus malma* complex, выращенных в экспериментальных условиях: а – возраст 39 сут, anomальная предличинка *FL* 16.0 мм; б – 90 сут, предличинка *FL* 18.5 мм; в – 110 сут, личинка *FL* 20.2 мм; г – 216 сут, личинка *FL* 25.0 мм с осевым скелетом; д – 635 сут, малёк *FL* 51.0 мм.

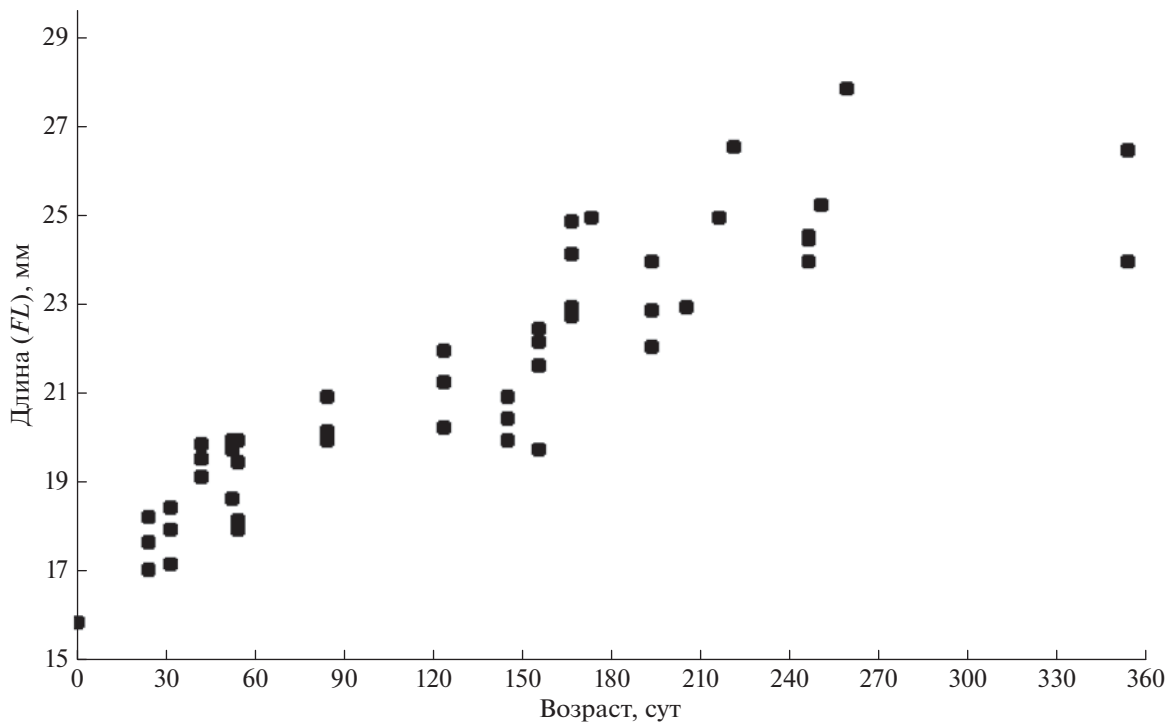


Рис. 2. Рост молоди носатого (N1) гольца *Salvelinus malma complex* в условиях постоянной температуры 6°C.

длинное *seratobranchiale* и сформировались три–шесть бугорковидных эпителиальных тычинок, одна–две из них частично окостенели. В осевом скелете особей *FL* 21.7–22.5 мм появились верхние и часть нижних остистых отростков и зачатки тел позвонков, первым заложилось тело последнего уростилярного позвонка. Через 10 сут все особи достигли *FL* 22–24 мм, у них имелись зачатки сошника и супраэтноида, заложились все жаберные лучи, все лучи в спинном, анальном и грудных плавниках, окостенели все птеригофоры спинного и анального плавников, в осевом скелете личинок *FL* > 24.2 мм заложилось тело всех позвонков. В возрастном интервале 193–353 сут наблюдали незначительное увеличение длины тела, закладку в жаберных дугах *epibranchiale* и у части самых крупных личинок *hypobranchiale*, увеличение (на пять–шесть) числа окостеневших жаберных тычинок, образование каудального отростка *supraethmoideum* и цельной пластинки *vomer*, дальнейшую дифференцировку костей, несущих канал сейсмоденситивной системы, завершение закладки лучей в брюшных плавниках, увеличение (на один) числа члеников в лучах хвостового плавника. В целом рост и развитие личинок в течение этого возрастного интервала были очень медленными (рис. 2). Около сошника у части особей имелись лишь слабые зачатки одного–двух зубов, не при-

крепленные к костной пластинке. Число члеников в лучах всех плавников, кроме хвостового, не увеличилось.

Время появления первых зачатков чешуи зафиксировать не удалось. Мальки *FL* 51 и 59 мм в возрасте 635 и 699 сут имели сформированную чешую на боках тела, но голые спинку и брюшко. Чешуи в рядах вдоль боковой линии малька *FL* 59 мм имели три–пять склеритов. Эти особи по сравнению с годовиками имели более развитый скелет плавников, замкнутые в кольцо тела позвонков, окостеневшие преддорсалии (отсутствовал сериальный элемент за первым остистым отростком), замкнутые сейсмоденситивные каналы *dentale*, *anguloarticulare*, *frontale* и *praeperculum* (табл. 1). У них отсутствовали зубы на *vomer*, но имелись увеличенные зубы на *dentale*, *glossohyale* и *praemaxillare*. На профиле головы малька хорошо видна укороченная нижняя челюсть с удлинёнными зубами в передней части *dentale* (рис. 3а). На вентродорсальной проекции головы малька (рис. 3б) видно, что нижняя челюсть не полностью смыкается с верхней, а верхняя челюсть расширена в передней части за счёт соединительнотканых обкладок *praemaxillare*, описанных у взрослых гольцов (N1) Маркевичем с соавторами (2017).

Таблица 1. Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей разного возраста носатого (N1) гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) в экспериментальных условиях (6°C)

Признак	Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.)									
	54 (4)	84 (5)	145 (8)	155 (4)	166 (4)	193 (5)	246 (4)	353 (2)	635 (1)	699 (1)
<i>FL</i> , мм	18.0–20.0	20.0–21.0	20.0–21.0	19.8–22.5	22.8–24.9	22.1–24.0	24.0–24.6	24.0–26.5	51.0	59.0
<i>P</i>	18.9 3–7 4.7	20.4 4–9 6.8	20.3 5–8 6.6	21.6 11–12 11.8	23.7 12–13 12.5	23.0 12	24.4 13	25.3 13–14 13.5	13	13
<i>D</i>	7–9 8.0	11	10–14 12.2	15	16	15–16 15.7	16–18 17.0	16–17 16.5	15	16
<i>A</i>	0–3 1.0	7–10 8.8	4–10 6.6	10–12 11.3	12–14 13.0	13	13–14 13.3	12–13 12.5	13	14
<i>V</i>	0	0	0–5 2.0	7–8 7.5	8–9 8.8	8–9 8.7	9	9	9	9
<i>Dn</i>	1	1	1	2–3 7.5	3	3	3	3	6	9
<i>Pn</i>	1	1	1	1–2 1.3	2	2	2	2	6	9
<i>An</i>	1	1	1	2–3 2.3	3	3	3	3	5	8
<i>Vn</i>	0	0	0–1 0.4	1	2–3 2.5	2–3 2.7	2–3 2.7	3	6	9
<i>Cn</i>	2–3 2.3	3	2–3 2.6	4	4–6 5.0	5	5–6 5.3	6	11	13
<i>sp.br.</i>	0	0	0	0–2 1.3	1–2 1.5	2–3 2.3	6–7 6.3	6–7 6.5	16	17
<i>os.br.</i>	0	0	0	1	1	1	2–3 2.3	2–3 2.5	3	3
<i>r.br.</i>	4–5 4.5	4–5 4.6	2–6 4.6	9–10 9.3	11–13 11.8	10–11 10.3	11–12 11.3	11–12 11.5	11	13
<i>mx</i>	1–2 1.8	3–4 3.7	9–14 11.0	9–11 9.8	11–13 11.5	7–10 8.3	12–16 13.7	13–14 13.5	16	16
<i>pmx</i>	1	3–4 3.3	5–9 6.4	5–9 6.5	6–9 7.5	5–7 6.0	6–8 6.7	8–11 9.5	10	14
<i>dent</i>	3	3	3	4	5	5	5–6 5.3	5–6 5.5	6	6
<i>ang</i>	0	1	1	2	2	2	3–4 3.3	3–4 3.5	4	4
<i>pop</i>	0	0–1 0.3	0	1–2 1.8	3	3	3	3	3	3
<i>psph</i>	1	2	1–3 1.4	3	3–4 3.5	3–4 3.3	4	4	5	5
<i>v</i>	0	0	0	0–1 0.8	1–2 1.5	1–2 1.7	1–2 1.7	2	3	3

Таблица 1. Окончание

Признак	Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.)									
	54 (4)	84 (5)	145 (8)	155 (4)	166 (4)	193 (5)	246 (4)	353 (2)	635 (1)	699 (1)
<i>seth</i>	0	0	0	0	1	1	$\frac{1-2}{1.3}$	2	2	2
<i>fr</i>	0	$\frac{0-1}{0.3}$	$\frac{0-1}{0.2}$	$\frac{2-3}{2.8}$	$\frac{3-4}{3.5}$	$\frac{3-4}{3.3}$	3	3	4	4
<i>gl</i>	1	1	$\frac{5-7}{5.6}$	$\frac{7-9}{8.0}$	$\frac{9-12}{10.5}$	$\frac{7-10}{8.7}$	$\frac{9-10}{9.3}$	$\frac{8-9}{8.5}$	8	11
<i>vert.gd</i>	0	0	0	$\frac{0-2}{1.3}$	$\frac{2-3}{2.5}$	$\frac{2-3}{2.7}$	3	3	4	4
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	16	17
<i>Dpt</i>	0	0	0	$\frac{0-10}{6.3}$	$\frac{9-11}{10.3}$	$\frac{9-11}{10.3}$	$\frac{12-13}{12.3}$	12	13	13
<i>Apt</i>	0	0	0	$\frac{0-8}{3.3}$	$\frac{8-10}{9.3}$	$\frac{8-10}{9.3}$	$\frac{9-10}{9.7}$	$\frac{9-10}{9.5}$	11	11

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение. Обозначения признаков здесь и в табл. 2: *FL* – длина по Смитту; *P, D, V, A* – число заложившихся лучей соответственно в грудных, спинном, брюшных, анальном плавниках; *Dn, Pn, Vn, An* – максимальное число члеников в одном луче плавника; *Cn* – максимальное число члеников в луче верхней лопасти хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок; *os.br.* – число окостеневших элементов на 1-й жаберной дуге; *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx, pmx* – maxillare и праemaxillare ($n + 1$ – пластинка с n приросших зубов); *dent* – dentale (3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку); *ang* – anguloarticulare (1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмочувствительной системы боковой линии, замкнутый в трубку); *pop* – праoperculum (0 – здесь и далее отсутствие костной закладки; 1 – зачаток без отверстий, 2 – есть отверстия сейсмочувствительного канала боковой линии, 3 – есть парные стенки защиты канала); *psph* – parasphenoideum (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавовидная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия); *v* – vomer (1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – головка и рукоятка кости разделены); *seth* – supraethmoideum (1 – есть головка кости, 2 – есть задний отросток); *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть жёлоб сейсмочувствительного канала боковой линии с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал заключён в трубку); *gl* – glossohyale (1 – парная закладка, 2 – единая пластинка, $>2 - n + 1$ – пластинка с n приросших зубов); *vert.gd* – степень дифференцировки осевого скелета (1 – есть 1-й зачаток тела позвонка, 2 – есть закладки тел позвонков в передней части туловища, 3 – закладка всех тел позвонков, 4 – замыкание всех закладок тел позвонков в кольца); *pred* – predorsalia (общее число костей); *Dpt, Apt* – число окостеневших птеригофоров спинного и анального плавников.

Окраска. Пигментация предличинок меланином начинается примерно через 1 мес. после вылупления. В возрасте 90 сут у предличинок сформировалась почти однотонная окраска боков тела с равномерно рассеянными зёрнами меланина и слабой чёрной окантовкой передней части спинного плавника (рис. 1б). Плавниковая кайма равномерно покрыта мелкими зёрнами жёлто-оранжевого пигмента. К возрасту 110 сут несколько крупных чёрных пятен сформировались в передней половине туловища (рис. 1в) (Пичугин, Маркевич, 2015). Добавочные чёрные пятна появлялись на боках тела в течение соматического роста и закладки осевого скелета (рис. 1г). Центры этих добавочных пятен располагались чуть выше боковой линии, и при дальнейшем росте особей часть из них примыкала к более тёмноокрашенной спинке мальков и не пересекала боковую линию (рис. 1д).

Сравнительный анализ развития выращенных в эксперименте и диких личинок носатого (N1) гольца. Для сравнения использовали личинок *FL* 24–28 мм (табл. 2). Личинки, выращенные в эксперименте, имели возраст 166–353 сут и отличались от диких более продвинутым развитием элементов скелета. Достоверные (по t_{st}) различия выявлены по уровню дифференцировки parasphenoideum, dentale, frontale, праoperculum, числу зубов на glossohyale, maxillare, праemaxillare, числу закладок жаберных лучей и степени развития брюшных плавников. Однако нельзя исключить, что ранняя молодь носатого гольца (N1), взятая с другого нерестилища (ручья Тундровый) с иной динамикой температуры по сравнению с наблюдаемой на нерестилище в р. Узон, несколько отличается по темпу остеогенеза. Чешуя у диких N1 закладывается при *FL* 46–50 мм. Дикий малёк *FL* 52 мм имел несколько рядов чешуй выше и ниже боковой линии.

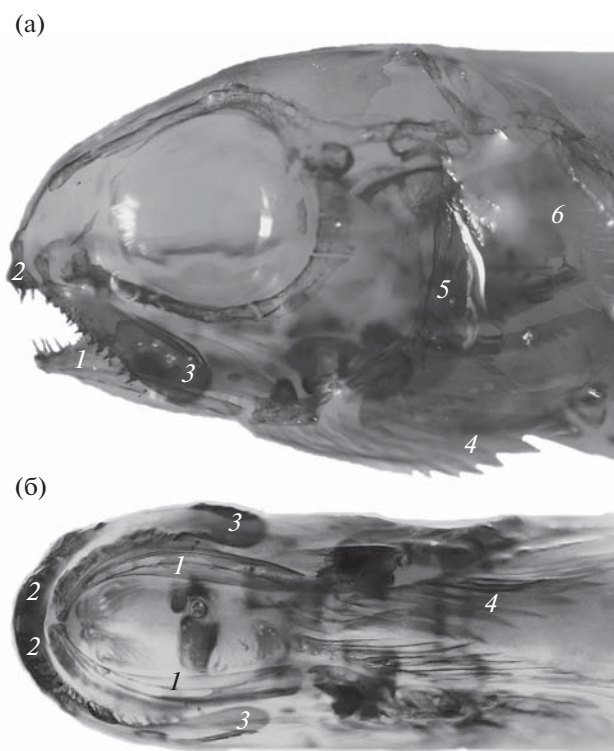


Рис. 3. Профиль (а) и вентродорсальная проекция (б) головы малька (*FL* 59 мм, возраст 699 сут) носатого (N1) гольца *Salvelinus malma* complex и расположение челюстных костей черепа: 1 – dentale, 2 – praemaxillare, 3 – maxillare, 4 – жаберные лучи, 5 – praeoperculum, 6 – operculum.

Сравнительный анализ развития выращенной в одинаковых условиях молоди носатого (N1) и белого гольцов Кроноцкого озера. Носатый голец (N1) отличается от белого меньшими диаметром икры (4.8–5.3 (5.03) против 5.3–6.0 (5.64) мм) и длиной свободных эмбрионов (14.2–17.5 (14.7) против 18.2–20.3 (19.57) мм), динамикой изменения окраски личинок, поздними сроками появления воздуха в плавательном пузыре, закладки сошника и жаберных тычинок, но более ранней закладкой осевого скелета и чешуи, которые формируются при меньшей *FL* (табл. 2, 3). В черепе белого гольца не выявлены задержки развития нижней челюсти, выраженные у носатого гольца. Личинки носатого гольца сходны с таковыми белого (Пичугин, Маркевич, 2018) по низкому темпу роста и поздней кальцификации костей скелета.

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам сравнительного анализа морфо- и остеогенеза носатого (N1), белого и малоротого гольцов Кроноцкого озера и проходной формы северной мальмы сделан вывод о наибольшей близости характеристик носатого (N1) и малоротого гольцов к таковым белого гольца, а не мальмы (Пичугин, 2015, 2018, 2019; Пичугин, Маркевич,

2018). Характерной особенностью носатого (N1) и малоротого гольцов явились очень медленный рост и поздняя кальцификация скелета, которые сформировались и генетически закрепились у белого гольца вследствие длительного пребывания при низкой температуре его нерестилищ (Пичугин, Маркевич, 2018) и выявлены у всех трёх форм при относительно высокой температуре эксперимента. Ранее была отмечена высокая изменчивость темпа роста и остеогенеза у личинок белого гольца в эксперименте и сделано предположение о различных жизненных стратегиях развивающихся личинок, остающихся на нерестилище или скатывающихся (сносимых) по течению. Вероятно, из последних и выделились носатые и малоротый гольцы. В описываемом эксперименте у малька носатого гольца обнаружена гетерохронная задержка роста dentale и articulare и короткая нижняя челюсть (рис. 3а), которая является отличительной особенностью взрослых носатых гольцов N2 и N3. Такая же задержка была описана и у мальков малоротого гольца (Пичугин, 2019). Во взрослом состоянии у носатого гольца (N1) укорочение нижней челюсти сохраняется, а у малоротого челюсти выравниваются (Есин, Маркевич, 2017. С. 97, 102). Т.е. траектории развития носатых и малоротого гольцов в личиночный и мальковый периоды весьма сходны, с той раз-

Таблица 2. Оценки ($M \pm m$) транзитивных фенетических состояний элементов скелета у экспериментальных и диких особей носатого (N1) и экспериментальных особей белого гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка)

Признак	Носатый (N1) голец		Белый голец
	эксперимент (12 экз.)	дикие (7 экз.)	эксперимент (16 экз.)
<i>FL</i> , мм	24.9 ± 0.3	25.5 ± 0.3	25.0 ± 0.2
<i>P</i>	12.8 ± 0.3	13.6 ± 0.2	13.9 ± 0.1
<i>D</i>	16.0 ± 0.3	16.0 ± 0.2	15.7 ± 0.2
<i>A</i>	13.2 ± 0.2	13.4 ± 0.3	12.6 ± 0.2
<i>V</i>	9.0	8.4 ± 0.4	9.0
<i>Dn</i>	2.8 ± 0.2	3.0 ± 0.3	3.3 ± 0.1
<i>Pn</i>	2.1 ± 0.2	1.6 ± 0.2	2.1 ± 0.1
<i>An</i>	2.9 ± 0.1	3.0 ± 0.3	3.1 ± 0.2
<i>Vn</i>	2.5 ± 0.2*	1.7 ± 0.2	2.3 ± 0.1
<i>Cn</i>	5.2 ± 0.2	4.9 ± 0.3	5.1 ± 0.1
<i>Cn1</i>	4.5 ± 0.2	4.8 ± 0.3	4.6 ± 0.2
<i>Cn2</i>	5.5 ± 0.2	5.5 ± 0.5	5.5 ± 0.2
<i>sp.br.</i>	4.6 ± 0.7	5.7 ± 0.5	4.3 ± 0.5
<i>os.br.</i>	1.7 ± 0.2	1.1 ± 0.1	1.3 ± 0.2
<i>r.br.</i>	11.5 ± 0.2*	10.4 ± 0.4	11.8 ± 0.1
<i>mx</i>	12.6 ± 0.5*	8.7 ± 0.5	13.6 ± 0.6
<i>pmx</i>	7.7 ± 0.1*	4.4 ± 0.4	9.0 ± 0.4
<i>dent</i>	5.1 ± 0.5*	4.1 ± 0.1	4.8 ± 0.1
<i>art</i>	2.6 ± 0.2	2.0 ± 0.2	2.1 ± 0.1
<i>pop</i>	2.8 ± 0.1*	1.6 ± 0.2	1.9 ± 0.1
<i>psph</i>	4.1 ± 0.1*	3.2 ± 0.2	3.1 ± 0.1
<i>v</i>	1.9 ± 0.1	2.1 ± 0.3	1.8 ± 0.1
<i>th.v</i>	0.4 ± 0.2	1.3 ± 0.5	0
<i>seth</i>	1.0 ± 0.2	0.9 ± 0.1	0.6 ± 0.2
<i>fr</i>	3.3 ± 0.2*	2.6 ± 0.2	2.4 ± 0.2
<i>gl</i>	9.8 ± 0.5*	7.7 ± 0.6	7.1 ± 0.3
<i>vert.gd</i>	2.8 ± 0.1	2.4 ± 0.2	2.1 ± 0.1
<i>N vert.</i>	62.3 ± 3.9	49.4 ± 8.1	49.2 ± 5.0
<i>pred</i>	0.8 ± 0.8	0	0
<i>PterD</i>	11.3 ± 0.3	11.9 ± 0.3	11.5 ± 0.2
<i>PterA</i>	9.3 ± 0.2	9.1 ± 0.5	9.3 ± 0.1

Примечание. *Cn1*, *Cn2* – максимальное число члеников в луче центральной части и нижней лопасти хвостового плавника, *th.v* – число зачатков зубов на сошнике, *N vert.* – число тел позвонков; $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; *отличия от диких особей носатого (N1) гольца достоверны по критерию Стьюдента при $p < 0.05$.

нищей, что у малоротого гольца происходит также задержка роста этмоидного отдела черепа и изменение положения супраэтноиды и предчелюстных костей (Пичугин, 2019). Кроме этого, носатый (N1) и малоротый гольцы отличаются от белого меньшими диаметром зрелой икры (соответственно 4.8–5.3 (5.03) и 4.1–5.3 (4.80) против 5.3–6.0 (5.64) мм) и длиной свободных эмбрионов (14.2–17.5 (15.9) и 11.8–16.5 (14.7) против 18.2–20.3 (19.57) мм). Носатый (N1) голец занимает по этим признакам промежуточное положение между белым и малоротым гольцами. Вопрос о генетической составляющей и скорости микроэволюции популяционных характеристик диаметра икры и размеров свободного эмбриона, которые у каждой обособленной формы гольцов *Salvelinus* устойчиво повторяются на протяжении многих поколений и являются её характеристикой, практически не исследован. Известно, что диаметр икры и длина свободного эмбриона у гольцов в значительной степени определяют скорость роста и развития в личиночный период (Valdimarsson et al., 2002).

При оценке дифференциации кроноцких гольцов по аллельной изменчивости десяти микросателлитных локусов ядерной ДНК носатые (N1) гольцы также оказались ближе к белому гольцу, чем малоротый голец, для которого подтверждена репродуктивная изоляция (Есин и др., 2018). Очевидно, что при сходной “скорости специализации” носатого и малоротого гольцов форма, нерестующая в одном притоке и в близкие сроки с белым гольцом, позже достигнет репродуктивной изоляции, чем озёрная, глубоководная, сместившая сроки нереста. Подобно белому и малоротому гольцам, носатый (N1) голец, инкубированный и выращиваемый экспериментально, характеризовался высокой изменчивостью темпа роста и развития в личиночный период, но отличался от них высокой долей уродливых изогнутых эмбрионов, которые развивались, но не смогли перейти к активному плаванию и внешнему питанию и погибли. Можно предположить, что носатый (N1) голец при специализации приобрёл очень узкий температурный оптимум развития (1–2°C), отклонения от которого и привели к аномалиям свободных эмбрионов. Ранняя закладка осевого скелета и чешуй у носатого (N1) гольца по сравнению с белым демонстрирует регулируемую частную гетерохронную остеогенеза при более высокой температуре нерестилищ и его раннюю готовность к выходу в озёрную литораль.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Г.Н. Маркевичу, Е.В. Есину (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) и Л.А. Анисимовой (ВНИРО) за сбор и доставку

Таблица 3. Возраст и длина (*FL*) выращенных при одинаковых условиях особей носатого (N1) и белого гольцов *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера при наступлении сходных онтогенетических стадий и закладке некоторых окостенений

Стадия	Носатый (N1) голец (данные автора)		Белый голец (Пичугин, Маркевич, 2018)	
	Возраст, сут	<i>FL</i> , мм	Возраст, сут	<i>FL</i> , мм
Вылупление	0	14.2–17.5	0	18.2–20.3
Появление воздуха в плавательном пузыре	130–135	20.3–22.0	62–64	25.0–26.0
			80–90	24.0–25.0
Начало этапа смешанного питания	110	19.9–20.2	62–64	25.0–26.0
			80–90	24.0–25.0
Закладка:				
– первых жаберных тычинок	155	19.8–22.5	121	24.5–25.0
– всех тел позвонков	166	24.2–24.9	206	29.5
	216	25.0	360	28.0–31.0
– сошника	155	21.7–22.5	121	24.5–25.0
– супраэптоида	166	22.8–23.0	206	29.5
– чешуи	>353	?	490	46.0–47.0

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены самые быстрорастущие особи, “?” – данные отсутствуют.

в МГУ живой икры носатого (N1) гольца и предоставление гидрологических данных нерестилища этой формы в притоке Узон; Т.И. Шпиленку и Д.М. Паничевой (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) за техническую поддержку при организации работ на территории Кроноцкого заповедника; А.Н. Строганову (МГУ) за предоставленное холодильное оборудование; С.С. Алексею (ИБР РАН) за обсуждение рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-04-00092.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 110 с.
- Вуколов Э.А. 2004. Основы статистического анализа. М.: Форум, 464 с.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части северной Пацифики: происхождение, эволюция, современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.
- Есин Е.В., Бочарова Е.С., Маркевич Г.Н. 2018. Генетическая дифференциация гольцов озера Кроноцкого (Восточная Камчатка) по изменчивости микросателлит-

ной ДНК // Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 287–291.

Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А. и др. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкое // Матер. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 325–330.

Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050125>

Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 49. № 6. С. 763–780.

Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молодежи северной мальмы *Salvelinus malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Там же. Т. 55. № 4. С. 435–452.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215040128>

Пичугин М. Ю. 2018. Особенности морфогенеза черепа у гольцов симпатрических форм *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера // Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.

Пичугин М. Ю. 2019. Особенности раннего онтогенеза эндемичной озёрной формы *Salvelinus malma* complex

- (Salmonidae) – малоротого гольца Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 6. С. 681–692.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219040155>
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н.* 2015. Исследование ранних стадий онтогенеза симпатрических форм гольцов *Salvelinus* Кроноцкого озера, выращенных в эксперименте // *Матер. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н.* 2018. Особенности раннего онтогенеза белого гольца *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 5. С. 589–598.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218050193>
- Салтыкова Е.А.* 2016. Морфологическое разнообразие и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* озера Кроноцкого (восточная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С.* 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкого на основе анализа митохондриальной ДНК // *Вопр. ихтиологии*. Т. 52. № 4. С. 489–499.
- Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu.* 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish eco-morphs arises before moving to different lacustrine habitats // *J. Evol. Biol.* V. 31. № 7. P. 1018–1034.
<https://doi.org/10.1111/jeb.13283>
- Pichugin M.Yu., Markevich G.N.* 2015. Some features of morphology diversification of Dolly Varden morphs from Lake Kronotskoe in early development // *Abstr. 8-th Int. Charr symp.* P. 113.
- Valdimarsson S.K., Skulason S., Snorrason S.S.* 2002. The relationship between egg size and the rate of early development in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // *Environ. Biol. Fish.* 65. С. 463–468.
<https://doi.org/10.1023/A:1021107712866>

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ХИЩНИК–ЖЕРТВА НА ПРИМЕРЕ СУДАКА *SANDER LUCIOPERCA* И ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

© 2020 г. М. Н. Иванова¹, А. Н. Свирская¹, *, М. И. Базаров¹

¹Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: svirs@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 01.08.2019 г.

После доработки 06.11.2019 г.

Принята к публикации 08.11.2019 г.

Исследован состав пищи судака *Sander lucioperca* в Рыбинском водохранилище в период потепления климата в регионе и значительных колебаний уловов южного вселенца – тюльки *Clupeonella cultriventris*. В период относительно низкой численности тюльки (2007–2014 гг.) по сравнению со следующим после её массовой вспышки численности годом (2016) доля этого вида в пище судака была в два раза меньше (28.3 против 60.7% числа съеденных жертв). В 2007–2016 гг. тюлька занимала первое место в рационе судака: её доля в его рационе на русловых и пойменных участках водоёма составляла соответственно 39.5 и 33.9%. В 2010–е гг. период интенсивного нагула судака длился до декабря включительно. По сравнению с периодом климатической нормы у младших возрастных групп судака (3+–6+) изменились сроки и места нагула: они нагуливаются на биотопах открытой и закрытой литорали, питаются молодью плотвы *Rutilus rutilus*. Основным кормовым объектом особой старше 6+ остаётся тюлька – обитатель русловых зон речных плёсов.

Ключевые слова: судак *Sander lucioperca*, тюлька *Clupeonella cultriventris*, спектр питания, размерно-возрастной состав, потепление климата, русловые и пойменные участки, Рыбинское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875220040074

Потепление климата в XXI в. становится важным фактором, влияющим в целом на экосистему Рыбинского водохранилища и на отдельные её звенья (Рыбы ..., 2015; Лазарева и др., 2018). Так, за 30-летний период (1976–2005) средняя температура поверхностного слоя воды в водоёме возросла на 3.1°C, при максимальной скорости повышения в июле – 0.7–1.2°C/10 лет (Литвинов, Рощупко, 2010). В 2000–е гг. средняя продолжительность вегетационного периода увеличилась на 20 сут (с 193 до 213) за счёт более позднего наступления ледостава (конец ноября) (Литвинов и др., 2012). На изменение климата среагировали все звенья экологических цепей водоёма и, прежде всего, первичное – фитопланктон (Девяткин и др., 2012; Литвинов и др., 2012, 2014; Минеева и др., 2016; Сахарова, Корнева, 2018). В зоопланктонном сообществе в 2004–2010 гг. зарегистрировано увеличение в 1.5–3.0 раза численности всех копепод, большинства крупных кладоцер, а также сдвиг структуры сообщества в сторону увеличения доли крупных организмов (Лазарева, Соколова, 2016). Вследствие потепления увеличилась продолжительность периода массового развития

летнего зоопланктона и сформировался мощный пик его обилия во второй половине лета. Это послужило важным фактором для успешной натурализации нового планктофага – тюльки *Clupeonella cultriventris* (Лазарева, Соколова, 2016).

Черноморско-каспийская тюлька появилась в Рыбинском водохранилище в конце 1990-х гг. Первые две фазы её натурализации (проникновение и начало воспроизводства) прошли в течение шести лет (Кияшко, Слынько, 2012). Третья фаза натурализация вселенца длилась три года (2000–2002); в течение этого периода наблюдался интенсивный рост его численности, в результате чего он стал доминирующим видом пелагиали (Рыбы ..., 2015). В эти годы тюлька стала одним из основных объектов питания всех хищных рыб в водоёме и, прежде всего, пелагического хищника – судака *Sander lucioperca* (Степанов, Кияшко, 2008). Она составляла 61% общего числа рыб-жертв судака, при этом значение двух традиционных местных видов (окуня *Perca fluviatilis* и ерша *Gymnocephalus cernuus*) в его пище уменьшилось (Герасимов и др., 2013; Иванова, Свирская, 2014). После 2003 г. популяция вселенца перешла в IV фазу развития,

когда динамика её численности приобрела колебательный характер. Межгодовые флуктуации численности были значительными: средние уловы тюльки в 2007 г., например, отличались от таковых в 2004 г. в 5.4 раза, в 2012 и 2015 гг. — в 12 раз. Но и в этот период тюлька по-прежнему сохраняла статус доминирующего вида, её доля в уловах составляла 34–78% (Герасимов и др., 2009, 2018; Кияш-ко и др., 2012).

Цель работы — изучить питание судака Рыбинского водохранилища в разных биотопах его обитания в условиях изменяющейся численности вселенца и продолжающегося потепления климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2007–2016 гг. в Рыбинском водохранилище на трёх русловых участках (Центральный, Шекснинский и Моложский плёсы) и в пойменном участке Волжского плёса. Центральный плёс представляет собой затопленное междуречье рек Шексна, Молога и Волга; Шекснинский плёс расположен в северо-западной части водохранилища в бывшей долине р. Шексна, Моложский — в северо-восточной его части вдоль русла р. Молога; Волжский — в южной части водохранилища. Русловые участки этих плёсов имеют глубину от 11 до 23–30 м; пойменный участок Волжского плёса — до 9 м (Рыбинское водохранилище ..., 1972).

На русловых участках водоёма судаков отлавливали донным (горизонтальное раскрытие 18 м, вертикальное — 2 м, ячея в кутке 22 мм) и разноглубинным (соответственно 17.3 и 1.8 м, 4 мм) тралом на глубине 10–14 м во время ежегодных осенних рейсов. Параллельно с тралением проводили гидроакустическую съёмку с целью определения обилия рыб на биотопе по методике, разработанной Юдановым с соавторами (1984). Горизонт лова определяли по данным эхолота. Всего на русловых участках выловлено 247 судаков (в Центральном плёсе 79 экз., в Шекснинском — 82, в Моложском — 86). На пойменном участке Волжского плёса, находящемся на расстоянии 500 м от затопленного русла Волги, судаков отлавливали ежегодно в марте—мае и сентябре—декабре сетями (ячея 40–80 мм), выставляемыми на глубине 5–10 м. Всего на пойме было выловлено 258 судаков.

У всех рыб измеряли стандартную длину (*SL*) и массу, определяли пол, стадию зрелости половых продуктов, возраст (Правдин, 1966); извлекали желудочно-кишечный тракт и замораживали. Камеральную обработку содержимого желудка хищника проводили по методике Фортунаковой и Поповой (1973). В пищевом комке подсчитывали число и видовой состав заглоченных рыб, их длину. Вид и размеры переваренных рыб-жертв определяли

по форме и величине глоточных зубов (для Cyprinidae) и предкрышечных костей (для Percidae) по таблицам Ковалева (1958). Всего исследовано содержимое желудков 505 судаков. Значение отдельных видов рыб в питании хищника оценивали в процентах общего числа съеденных жертв.

Отлов тюльки проводили во время тралово-акустической съёмки на тех же станциях, что и отлов судака. Численность тюльки в водоёме оценивали с помощью показателя улова на усилие исследовательского трала (экз/10 мин траления). Данные по уловам тюльки, собранные на 15 стандартных станциях, расположенных по всей акватории водоёма, суммировали и подсчитывали среднее значение показателя для водоёма в каждый год наблюдений. Плотность рыб (экз/м²) на отдельных станциях рассчитывали как по траловым уловам, так и по данным, полученным с эхолота ЕУ-500 с помощью программы Echoview 5.0 методом эхоинтеграции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика уловов тюльки (рис. 1). Вселившись в Рыбинское водохранилище, вид достиг высокой численности к 2002 г. (за 10 мин траления вылавливали в среднем 757 экз.). В течение последующих 12 лет (2003–2014) наблюдали значительные колебания уловов вселенца от 46 до 544 экз/10 мин траления. В 2015 г. была отмечена мощная вспышка численности тюльки в водоёме (1229 экз/10 мин траления), а на следующий год — её резкий спад (в 7.4 раза).

Скопления тюльки обычно имеют шаровидную форму, занимают наиболее продуктивные биотопы пелагиали, концентрируясь на горизонте 4–8 м (Рыбы ..., 2015). На эхограмме, сделанной в августе 2015 г. (рис. 2), отчётливо видны скопления тюльки, различающиеся по объёму (7.67, 27.25, 4.17 м³) и плотности (соответственно 75.83, 19.52, 28.51 экз/м²). Они находятся на расстоянии 5–10 м друг от друга. Рядом со скоплениями тюльки часто фиксировали эхоотметки крупных рыб. В годы с низкой численностью вселенца его скопления были расположены на большем расстоянии друг от друга.

Размерный и возрастной состав судака. На русловых участках водоёма встречались судаки *SL* 185–750 мм; основу улова (51.3%) составляли особи *SL* 300–499 мм (рис. 3а). Кривая распределения рыб по длине тела сильно вытянута вправо за счёт наличия крупных особей: *SL* 450–599 мм (23.4%) и ≥600 мм (6.5%). Доля мелких рыб (*SL* < 300 мм) составляла 18.8%. Размерный ряд судаков, выловленных на пойме, был менее широким — *SL* 167–600 мм — с модальным классом *SL* 350–399 мм (33.3%). На долю рыб *SL* 400–449 мм приходилось 16.7%, *SL* 300–349 мм — 24.3%. Более

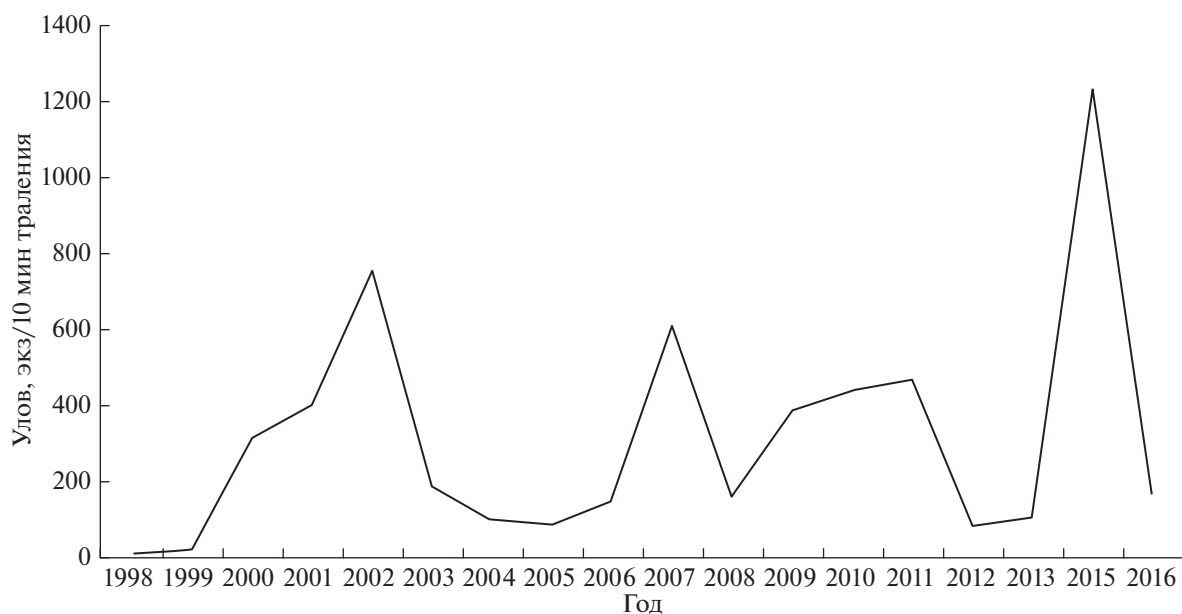


Рис. 1. Динамика уловов тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище в 1998–2016 гг.

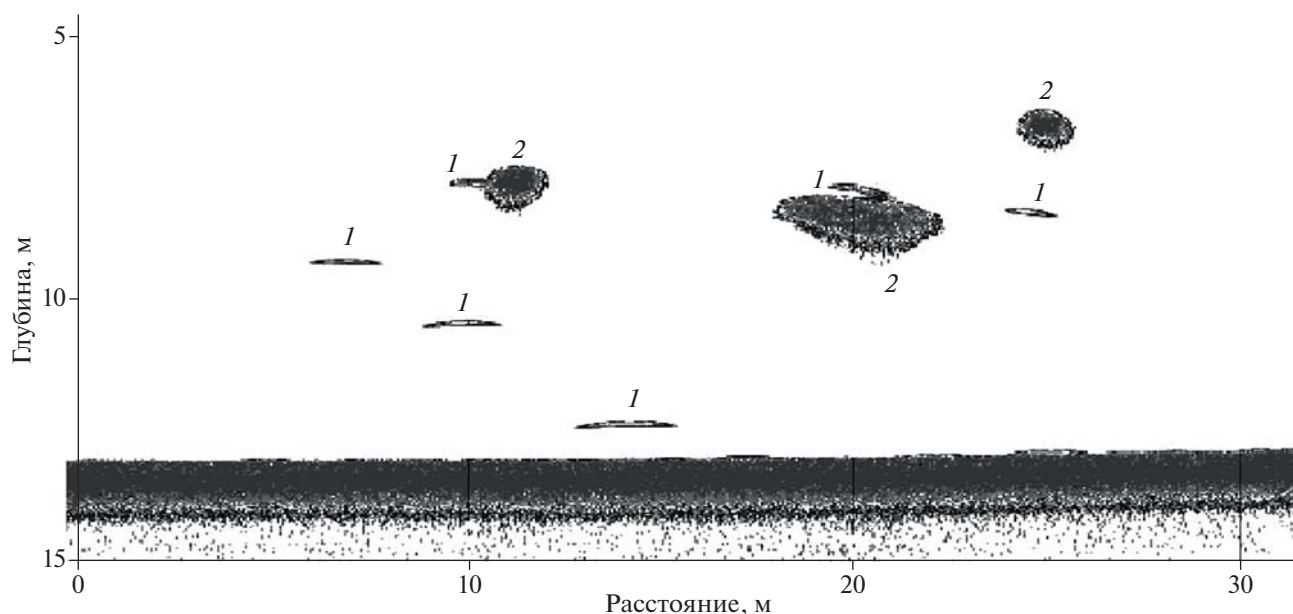


Рис. 2. Эхограмма распределения тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище в августе 2015 г.: 1 – эхо-отметки крупных рыб, 2 – скопления тюльки.

крупные хищники ($SL \geq 450$ мм) составляли в уловах всего 7.6%, а мелкие ($SL < 300$ мм) – 18.1%.

Возрастной состав судака на сравниваемых биотопах тоже различался (рис. 3б). На русловых участках отмечены особи в возрасте 1+–13+. Кривая их распределения имеет два модальных класса – 4+ (25.5%) и 8+ (17.4%). Возрастные группы 1+–3+ составляли 15.2% улова, 5+–7+ – 31.9%, 8+–11+ – 26.2%, 12+–13+ – 1.2%. На пойме

встречались судаки в возрасте 1+–10+. Кривая их распределения была одновершинной с модальным классом 4+ (32.5%). По численности здесь доминировали особи в возрасте 5+–7+ (44%), более старые рыбы составляли 3.1%, а возрастные группы 1+–3+ – 20.4% улова.

Таким образом, в выборке из русла присутствовали более крупные по размерам и старшие по возрасту рыбы, чем в выборке из поймы.

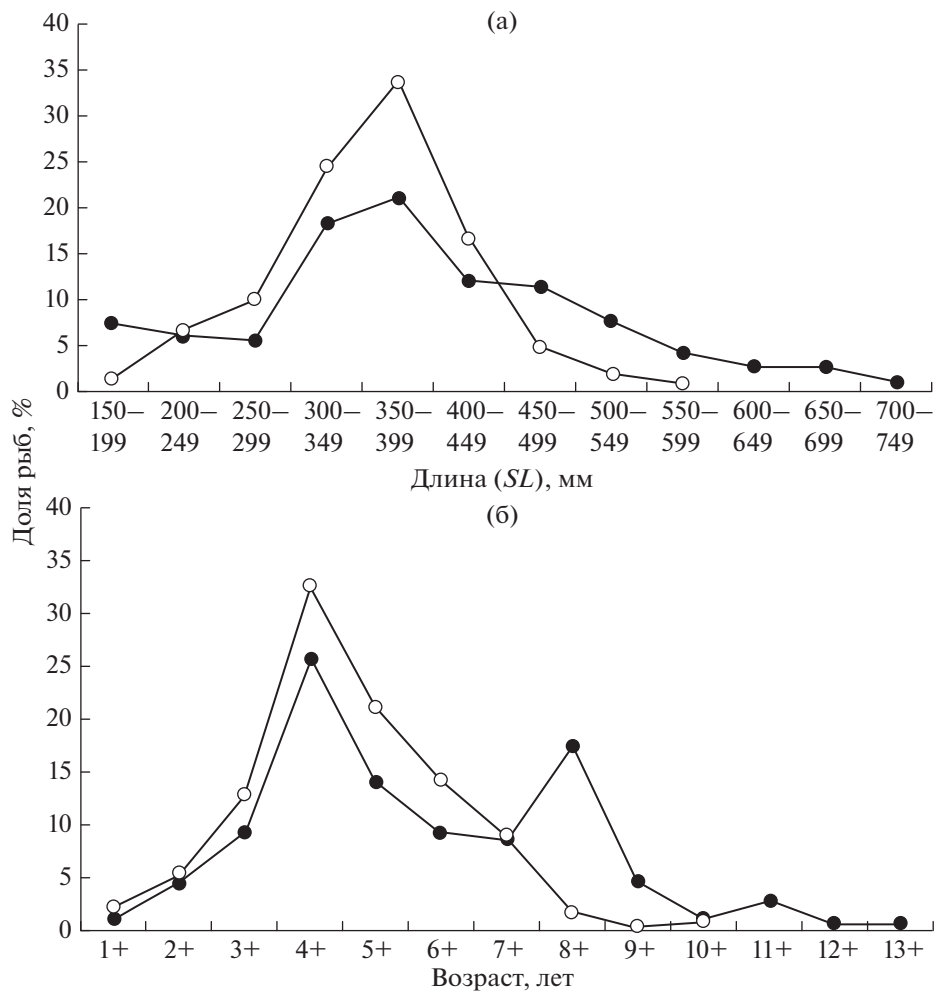


Рис. 3. Размерный (а) и возрастной (б) состав судака *Sander lucioperca* на русловых (●) и пойменных (○) участках Рыбинского водохранилища в 2007–2016 гг. Число исследованных рыб: русло – 247 экз., пойма – 258 экз.

Питание судака. Спектр питания судака Рыбинского водохранилища в 2007–2016 гг. включал 15 видов рыб: тюлька, окунь, ёрш, плотва *Rutilus rutilus*, синец *Abramis ballerus*, лещ *A. brama*, густера *Blicca bjoerkna*, чехонь *Pelecus cultratus*, карась *Carassius auratus*, уклейка *Alburnus alburnus*, молодь судака, бёрш *Sander volgensis*, щука *Esox lucius*, щиповка *Cobitis taenia*, ряпушка *Coregonus albula*.

На русловых участках водохранилища видовой состав пищи судака заметно различался. Так, в Центральном плёсе (рис. 4а) тюлька оставалась его постоянным и основным кормовым объектом (30–52% общего числа жертв) во все годы наблюдений¹, несмотря на значительные колебания её численности в уловах пелагического трала. Заметную роль в питании судака имели также два

вида местной фауны – ёрш и окунь. В Шекснинском плёсе тюлька входила в число основных кормовых объектов питания судака только в 2008, 2009 и 2016 гг. (рис. 4б). В 2011–2012 гг. потребление вселенца резко сократилось, несмотря на то, что самые высокие уловы тюльки в этом районе были зарегистрированы именно в 2011 г. На русловых участках Шексны хищники интенсивно откармливались местными видами: окунем, ершом и синцом, а лещ и плотва были второстепенными объектами питания. В Моложском плёсе (рис. 4в) тюлька вообще не встречалась в желудках судака (2008–2009 гг.) или была второстепенным объектом откорма (2011–2012 гг.). Состав его пищи характеризовался почти ежегодной сменой основных кормовых объектов: в 2008 г. доминировал окунь (63%), в 2009 г. – ёрш (75%), в 2011–2012 гг. – плотва (40–48%), в 2016 г. – ёрш (32%) и тюлька (29%).

Из приведённых на рис. 4 данных видно, что в отдельные годы численность тюльки в учётных

¹ По техническим причинам у нас отсутствуют данные по составу пищи судака в 2015 г. – во время массовой вспышки численности тюльки в водоёме.

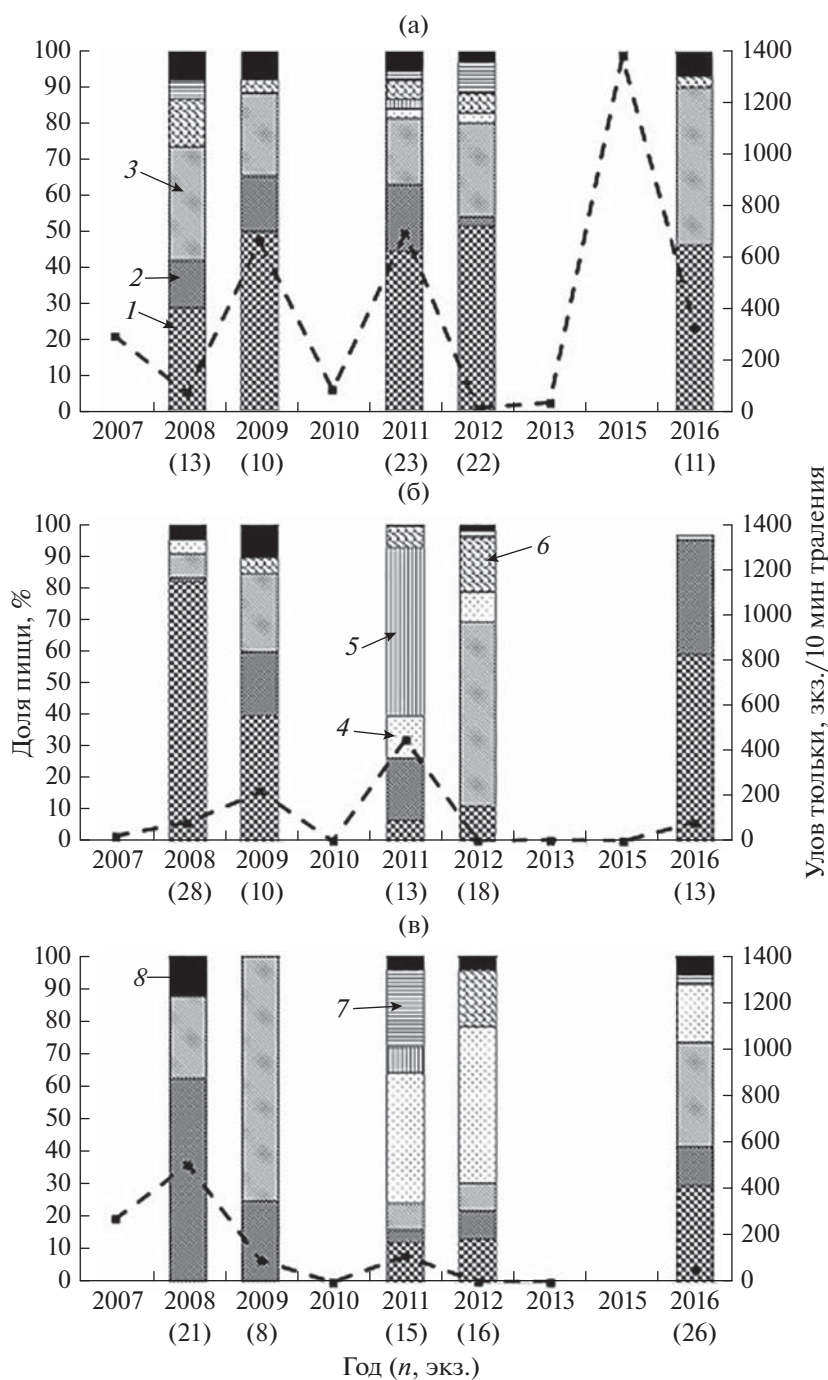


Рис. 4. Состав пищи судака *Sander lucioperca* на русловых участках Рыбинского водохранилища, осень 2007–2016 гг.: а – Центральный плёс, б – Шекснинский плёс, в – Моложский плёс; 1 – тюлька *Clupeonella cultriventris*, 2 – окунь *Perca fluviatilis*, 3 – ёрш *Gymnocephalus cernuus*, 4 – плотва *Rutilus rutilus*, 5 – синец *Abramis balerus*, 6 – лещ *A. brama*, 7 – судак, 8 – прочие виды рыб; (—■—) – уловы тюльки; *n* – число исследованных рыб.

уловах малькового трала не совпадала с её долей в рационе судака. Это свидетельствует о его избирательности по отношению к тюлке, поскольку она встречалась в желудках хищников в годы минимальных уловов и, наоборот, отсутствовала в годы относительно высокой численности. На ви-

довой состав пищи судака вспышка численности вселенца в 2015 г. продолжала оказывать влияние и на следующий год, особенно в Моложском и Шекснинском плёсах.

На пойменном участке Волжского плёса спектр питания судака более изменчивый и разнообраз-

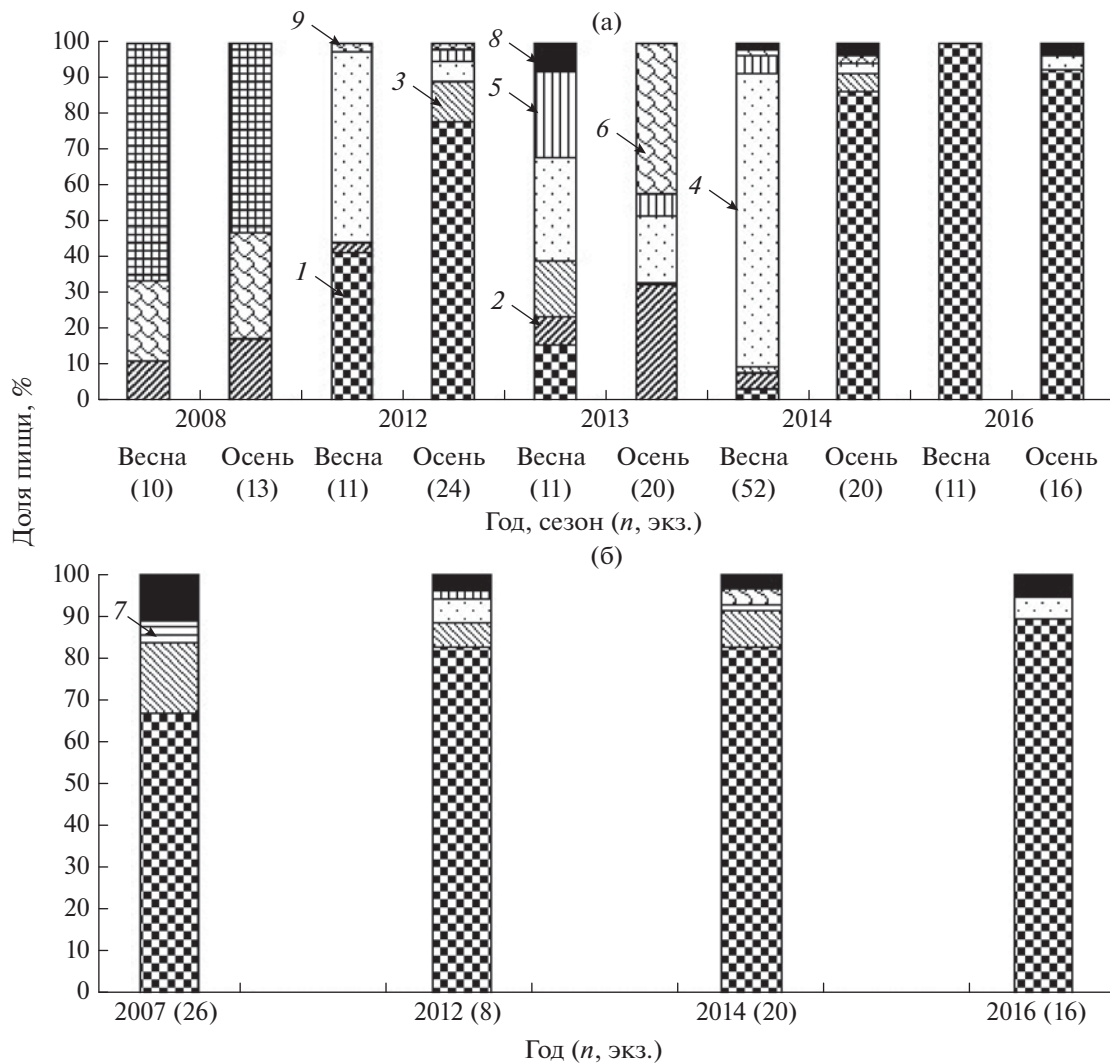


Рис. 5. Состав пищи судака *Sander lucioperca* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в весенний и осенний сезоны (а) и в декабре (б) 2007–2016 гг.; 9 – густера *Blicca bjoerkna*; 1–8 – см. на рис. 4.

ный, чем в русловых зонах водохранилища. Соотношение видов жертв в рационе судака в значительной степени зависит от обилия сеголеток того или иного вида в водоёме. По данным Столбунова (2016), в многоводные годы численность всей молоди и отдельных её видов в уловах в 1.5–2.0 раза выше, чем в маловодные; например, плотность рыб в скоплениях в многоводном 2013 г. превышала таковую в маловодном 2014 г. в 1.9 раза (3.9 против 2.1 экз/м²). В 2008 г. в связи с поздним нерестом фитофилов (акватории большинства прибрежных нерестилищ оказались незалитыми из-за низкого уровня воды в водоёме) наиболее многочисленными в стаях молоди были лещ и густера. Эти два вида и доминировали в пище судака в тот год, составляя в сумме >82%. Кроме них в его желудках встречался только окунь (рис. 5а). В многоводные годы, которые характеризуются ранним и эффек-

тивным нерестом фитофилов, спектр питания хищников был более широким: лещ, окунь, плотва, синец (2013 г.). В маловодный 2014 г. отчётливо прослеживалась сезонная смена рыб-жертв в рационе судака: весной он откармливался преимущественно на стаях плотвы, а осенью – на скоплениях тюльки, которая в это время проходила по русловому участку Волжского плёса на зимовку. Весной и осенью 2016 г. судак питался только тюлькой.

Определённый интерес представляют наши данные по питанию судака в декабре (рис. 5б). В 2007 г. пища была обнаружена в желудках 73% судаков, в 2012 г. – 75%, в 2014 г. – 100%, в 2016 г. – 92%. Среди жертв во все годы наблюдений доминировала тюлька (67–89%), преимущественно её 2-летки SL 60–80 мм; другие виды рыб имели второстепенное значение. Осенью тюлька начинает

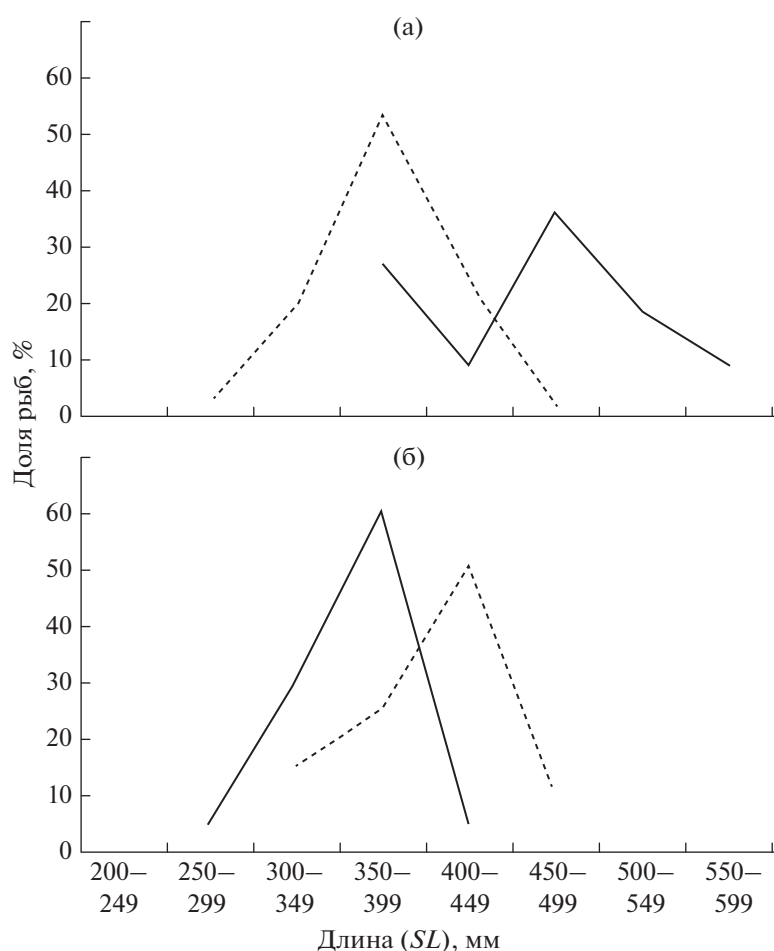


Рис. 6. Размерный состав судака *Sander lucioperca* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в многоводный 2013 (—) и маловодный 2014 (---) гг.: а — весна (соответственно 11 и 52 экз.), б — осень (20 и 20 экз.).

перемещаться к местам зимовки — в глубоководные районы речных плёсов с наличием стокового течения (Степанов, 2011). Во время перехода только к местам зимовки, а также в декабре судак откармливался на её скоплениях. Питались только преимущественно крупные судаки ($SL > 400$ мм).

Размерный состав судака в годы разной водности. Весной многоводного 2013 г. (рис. 6а) на биотопах поймы доминировали по численности (72.8%) крупные (>400 мм) и старшие ($\geq 7+$) особи судака. Эту группу составляли уже отнерестившиеся самки (56%) и самцы (44%) с половыми продуктами VI–II стадии зрелости. Все они питались, но не очень активно. В их желудках находили по одному (редко два) экземпляру плотвы (33.2%), а также ерша, синца, карася и окуня (каждый вид по 16.7%).

Молодые судаки (SL 300–400 мм, 4+–6+) в большом количестве (90%) встречались на биотопах поймы осенью 2013 г. (рис. 6б). Они начали интенсивно питаться молодью рыб в конце сентября, когда сеголетки достигли $SL \geq 30$ мм, при

этом в одном желудке хищника встречалось по пять–семь жертв. В сентябре–октябре основу их рациона составили лещ (41.8%), окунь (32.7%) и плотва (18.2%). Весной следующего 2014 г. хищники этой размерной группы откармливались преимущественно годовиками плотвы (81.5%). Размеры годовиков плотвы, в стаях которой судак выбирал жертв, варьировали от 50 до 80 мм. В основном хищники поедали рыб SL 60–70 мм (80.3%). Более мелкую (SL 50–60 мм) и крупную плотву (SL 80–100 мм) судак захватывал в меньшем количестве (соответственно 3.6 и 16.1%).

Весной маловодного 2014 г. крупных судаков ($SL > 400$ мм, $\geq 7+$) в литорали водоёма не было (из-за низкого уровня воды).

Размеры жертв судака. На русловых участках водоёма в желудках судака была обнаружена только SL 20–100 мм (рис. 7а). Чаще всего они потребляли рыб SL 40–79 мм (89%), это взрослые особи возрастом 1+–2+. Мелкими ($SL < 40$ мм, масса 1–3 г) и крупными экземплярами ($SL \geq 80$ мм, 6–10 г), достигшими предельного возраста 3+

вселенца в водохранилище (Осипов, Кияшко, 2006; Кияшко и др., 2012), судаки питались крайне редко. На пойменных участках водоёма хищники потребляли тюлька SL 40–89 мм, доминировали среди них рыбы SL 60–79 мм (67.6%). Следует подчеркнуть, что мелкие особи этого вида (сеголетки $SL < 50$ мм) встречались в пище судаков ежегодно.

На русловых участках водоёма судак питался окуном разных размерных групп (SL 30–110 мм) и возраста (от сеголеток до взрослых рыб); с увеличением размеров жертвы её доля в пище хищника плавно уменьшалась (рис. 7б). Так, рыбы SL 40–49 мм составляли 23.5% общего числа съеденных окуней, SL 50–59 мм — 15.6%, SL 80–89 мм — 10.9%. Более крупные окуни (SL 90–110 мм) встречались в пище хищника в меньшем количестве (3.1–4.7%). На пойме судак питался в основном сеголетками окуня SL 50–59 мм (45.3%) и SL 60–69 мм (24.5%), а также его двухлетками SL 90–99 мм (17%).

Длина ерша в пище судака на русловых участках варьировала в пределах 30–130 мм (рис. 7в). Чаще всего в желудках хищников встречались особи SL 40–69 мм (68.9%). Размерный ряд ерша, изъятых из желудков судака, выловленного на пойменном участке, имеет сильно выраженную правостороннюю асимметрию с модальным классом SL 40–59 мм (58.3%). Доля более крупных ершей ($SL \geq 60$ мм) в рационе хищника была в 5.4 раза меньше, чем на русле (8.4 против 45.6%).

Наиболее широкий размерный ряд у плотвы — SL 30–180 мм (рис. 7г). На русловых зонах обитания судак выбирал не только двухлеток плотвы SL 80–89 мм (16.4%), но и более крупных особей SL 120–149 мм (33.3%) в возрасте от 3+ и старше. А на пойменном участке от предпочитал (73.6%) сеголеток и годовиков плотвы SL 47–99 мм, ведущих стайный образ жизни. Модальный класс составляли особи SL 50–69 мм (42.3%), ими питался судак в литорали водохранилища. Крупные жертвы ($SL \geq 100$ мм, возраст 2+ и 3+) встречались как в русловой зоне, так и на пойме; они, как правило, находились в желудках хищников поодиночке (редко по 2 экз.). Большей частью крупные жертвы разных видов встречались в желудках судака весной (после нереста) или летом, когда активность хищников понижена.

Приведённые на рис. 7 данные показывают, что на обоих исследованных биотопах водохранилища судак предпочитает поедать относительно мелкие кормовые объекты. Среди рыб-аборигенов жертвами хищника становились рыбы младших возрастных групп (наиболее многочисленная часть их популяций): среди окунёвых преобладали сеголетки, среди карповых — годовики. В скоплениях тюльки судаки поедали преимущественно взрослых особей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Судак — пелагический хищник, обитающий в открытой зоне озёр, рек и водохранилищ, подстерегающий и преследующий добычу (Фортунова, Попова, 1973; Попова, 1979). В Рыбинском водохранилище в период климатической нормы (1960–1970 гг.) судак образовывал многочисленные скопления вдоль затопленных русел рек, в эстуарных участках речных плёсов с глубинами до 14 м (Поддубный, 1971). Его основными кормовыми объектами в те годы были молодь окуня и ёрш, которыми питались особи всех размерных групп; важную роль в питании играли также плотва и корюшка *Osmerus eperlanus* (северный вселенец). В 1960-е гг. на долю этих четырёх видов приходилось 92% общего числа съеденных рыб-жертв (табл. 1). В этот период наблюдался рост численности данных видов рыб в водоёме (Рыбы ..., 2015). Местом откорма судаков была пелагиаль Центрального и всех речных плёсов. Наиболее интенсивно питался хищник в летне-осенние месяцы (Иванова, 1966).

В годы наших наблюдений (2007–2016 гг.) первое место в рационе судака Рыбинского водохранилища заняла тюлька (35.7%), которая стала доминирующим видом в пелагических скоплениях рыб с 2002 г. (Рыбы ..., 2015). Увеличение её численности произошло на фоне заметного снижения обилия таких значимых для судака видов жертв, как ёрш и молодь окуня (Герасимов и др., 2018). И, как следствие, их доли в пище хищника сократились соответственно в три и два раза по сравнению с годами климатической нормы (табл. 1). Судак интенсивно откармливался тюлькой как на русловых, так и на пойменных участках водоёма (соответственно 39.5 и 33.9% общего числа жертв). Доля представителей местной фауны изменялась в зависимости от района его нагула: в пелагиали судак в большей степени поедает окунёвых рыб (особенно ерша), а на пойме — плотву.

Пелагиаль Центрального и эстуарии речных плёсов являются основным местом обитания и нагула особей судака старшего возраста (Рыбы ..., 2015). Тюлька в составе пищи судака русловых участков Центрального плёса встречалась ежегодно и в большом количестве (30–52% общего числа съеденных рыб). В то время как в Шекснинском плёсе она входила в число основных кормовых объектов хищника лишь трижды (в 2008, 2009 и 2016 гг.), в Моложском — один раз (в 2016 г.). В остальные годы вселенец становился второстепенным объектом откорма судаков или же вообще не встречался в спектре их питания (рис. 4). Важную роль в рационе хищников в такие годы играли рыбы-аборигены: ёрш, окунь, плотва, синец и другие.

Доля тюльки в составе пищи судаков не всегда находилась в прямой корреляции с её численно-

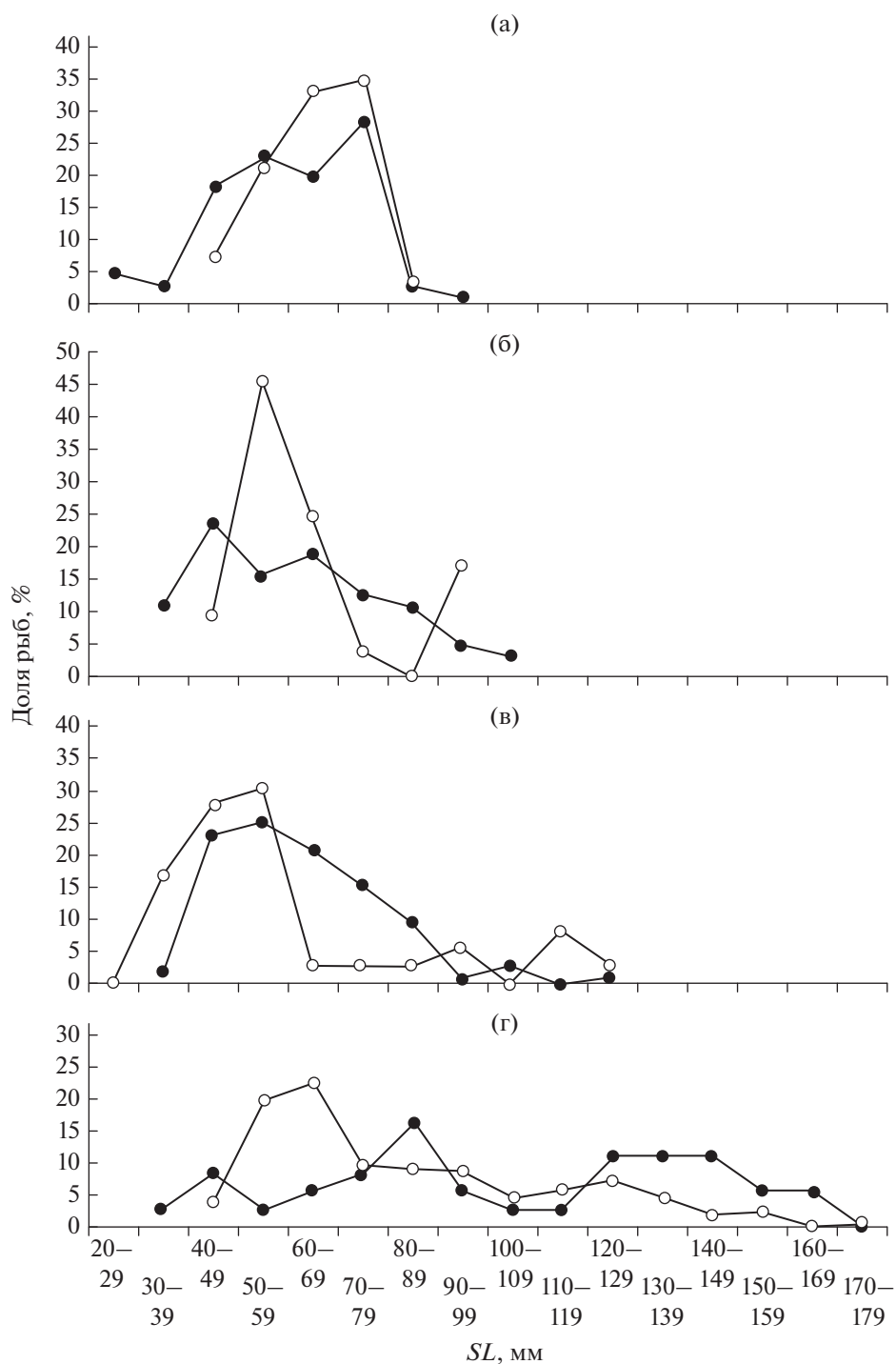


Рис. 7. Размеры (SL) жертв судака *Sander lucioperca* на русловых (—●—) и пойменных (—○—) участках Рыбинского водохранилища: а — тюлька *Clupeonella cultriventris*, б — окунь *Perca fluviatilis*, в — ёрш *Gymnocephalus cernuus*, г — плотва *Rutilus rutilus*.

стью в уловах малькового трала. Вселенец, например, встречался в желудках хищников и в годы минимальных уловов, что свидетельствует о наличии избирательности у судака по отношению к тюльке.

По мнению Карабанова (2013. С. 132) в отдельные годы в пелагиали Рыбинского водохранилища сохраняются зоны, на которых “могут нереститься тяготеющие к ним местные стада производителей”. Размножение даже незначительной

Таблица 1. Состав пищи судака *Sander lucioperca* Рыбинского водохранилища в разные периоды, % общего числа жертв

Компонент пищи	Годы наблюдений			
	1960–1962 (климатическая норма)	2007–2016 (потепление климата)		
	Весь водоём	Весь водоём	Русло	Пойма
Тюлька	–	35.7	39.5	33.9
Окунь	31.1	10.5	12.4	9.1
Ерш	28.0	13.3	24.7	5.0
Плотва	18.2	22.4	8.0	33.0
Корюшка	14.6	–	–	–
Прочие виды рыб	8.1	18.1	15.4	19.0

части тюльки в отдельных точках пелагической зоны способствует сохранению всей популяции, а также объясняет появление инвазийного вида в пище судака в разных плёсах то в одном, то в другом году. Подтверждает это предположение ежегодное наличие мелких сеголеток тюльки (*SL* 30–50 мм) в желудках судаков, выловленных в Центральном плёсе. На долю этой возрастной группы приходилось от 20 (2016 г.) до 100% общего количества тюльки, съеденной хищниками, что свидетельствует о регулярном размножении вселенца в самом глубоководном участке водоёма.

В спектре питания судака тюльку начали отмечать ещё в 1996–1999 гг., несмотря на её низкую встречаемость в уловах (Герасимов и др., 2018). В 2000–2003 г., когда вселенец достиг первого пика своей численности, он стал основным объектом питания не только судака (61% общего числа съеденных рыб), но и других хищных рыб (Степанов, Кияшко, 2008).

Тюльке как короткоциклового ранозревающего виду рыб свойственны межгодовые флуктуации численности (Никольский, 1974; Рыбы ..., 2015). Период наших наблюдений охватывает годы как с относительно небольшими, так и с очень высокими уловами тюльки в 2015 г. (рис. 1), что позволяет сопоставить соотношение отдельных видов жертв в пище судака в годы с разной численностью излюбленного кормового объекта в водоёме (табл. 2). В период невысокой численности тюльки (2007–2014 гг.) её доля в питании судака уменьшилась одновременно с ершом, но значительно увеличилась доля плотвы (30%), что свидетельствует об изменении мест нагула судака. На следующий год после самой мощной вспышки численности вселенца в Рыбинском водохранилище (в 2016 г.) в составе пищи судака доминирующая роль тюльки (60.7%) снова восстановилась; второе место занимал ёрш. Ранее временную замену тюльки в рационе судака на плотву и окуня отмечали Степанов и Кияшко

(2008) летом 2003 г., когда резко сократилась численность вселенца в водоёме. Холодная зима 2002–2003 гг. в сочетании с низким уровнем воды привели к повсеместным заморам рыб, в том числе и тюльки; только к осени восстановилась её высокая доля в пище судака за счёт многочисленного поколения 2003 г. рождения.

Пойменные биотопы водохранилища, в которых размножаются фитофильные аборигенные виды рыб, являются важным источником кормовой базы судака. Сеголетки этих видов нагуливаются в районах нереста всё лето и отходят на глубину с падением уровня воды (Столбунов, 2007, 2016). Наиболее многочисленным видом в прибрежных группировках молоди является плотва, составляющая в отдельные годы до 90% скоплений (Столбунов, 2016). Особи младших возрастных групп судака (4+–6+, *SL* 300–400 мм) интенсивно питаются сеголетками фитофильных рыб в сентябре–октябре и годовиками плотвы апреля–мае. В результате биотопы открытой и закрытой литорали стали местом откорма самой многочисленной группы рыб (58–68%) в популяции судака (рис. 3) как осенью, так и весной, независимо от уловленного режима отдельных лет. Таким образом, интенсивный откорм судака прибрежной молодью (мелкими формами плотвы, окуня и других видов), не имеющими коммерческой ценности, включает этого хищника в потребители прибрежного зоопланктона по цепочке: прибрежный зоопланктон → молодь рыб → судак (Гостев, Козловский, 1986).

Старшие возрастные группы судака (≥ 6 лет, *SL* > 400 мм) нагуливаются в пелагиали Центрального и речных плёсов, куда они возвращаются после нереста. Наибольшая интенсивность откорма рыб этой группы наблюдается с сентября по декабрь включительно, когда тюлька после окончания нагула поднимается в речные плёсы (Степанов, 2011). Для сравнения: в 1960–1970-е гг. (годы климатической нормы по: Литвинов, Ро-

Таблица 2. Состав пищи судака *Sander lucioperca* Рыбинского водохранилища в годы с разной численностью тюльки *Clupeonella cultriventris*, % общего числа жертв

Компонент пищи	Годы наблюдений			
	1996–1999	2000–2003	2007–2014	2016
	Герасимов и др., 2018	Степанов, Кияшко, 2008	Наши данные	
Тюлька	9.0	60.9	28.3	60.7
Окунь	28.0	5.3	13.0	9.7
Ёрш	2.0	27.0	14.7	18.1
Плотва	18.0	2.3	29.7	6.5
Судак	38.0	–	1.6	1.3
Прочие виды	5.0	4.5	12.7	3.7

щупко, 2010) судак интенсивно питался в августе–сентябре, в октябре–ноябре с понижением температуры воды активность его питания заметно ослабевала (Иванова, 1968). Например, в декабре 1960 г. из 127 выловленных особей питались 54 (42.5%), тогда как в декабре 2007–2016 гг. доля питавшихся рыб была существенно выше – 73–100%. Подобное явление было отмечено в эти годы и для молоди рыб (Столбунов, 2016). Потепление климата в регионе (Литвинов, Законнова, 2012; Законнова, Литвинов, 2016) привело к более поздним срокам наступления ледостава и соответственно к увеличению продолжительности вегетационного периода. Удлинение вегетационного периода в водохранилище способствует продлению откорма старших особей в популяции хищников на скоплениях вселенца даже в зимний месяц.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о расхождении в сроках и местах откорма разных размерно-возрастных групп судака в середине второго десятилетия XXI в., что позволяет виду наиболее полно использовать кормовую базу водоёма. Занимая различные пищевые ниши, отдельные группы судака используют “имеющиеся в водохранилище разнообразие местообитаний, что способствует устойчивому функционированию водных сообществ” (Герасимов и др., 2005. С. 108) в меняющихся условиях среды при продолжающемся потеплении климата в регионе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9 и № АААА-А18-118012690222-4 при частичной поддержке темы Президиума РАН № 0122-2018-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 2 / Под редакцией Решетникова Ю.С. М.: Наука, 253 с.

Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. 2005. Роль поведенческого полиморфизма в процессе внутрипопуляционной сегрегации экологических ниш у рыб // Матер. докл. Междунар. конф. “Поведение рыб”. М.: Акварос. С. 104–109.

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Стрельников А.С. 2009. Динамика пелагических скоплений рыб и изменения в составе пищи окуневых на разных этапах формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища (1950–2008 гг.) // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск. С. 142–145.

Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. 2013. Динамика структурных показателей популяции судака Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 57–68. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2018. Многолетние изменения роли местных и инвазийных видов рыб в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Там же. Т. 58. № 5. С. 507–522. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040045>

Гостев С.Н., Козловский С.В. 1986. К вопросу о роли тюльки в питании судака Куйбышевского водохранилища // Биология внутр. вод. № 69. С. 33–36.

Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Вайновский П.А. 2012. О роли фитопланктона в формировании кислородного режима в связи с климатическими вариациями // Вода: химия и экология. № 12 (54). С. 68–74.

Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 75 (78). С. 16–22. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2016-10016>

Иванова М.Н. 1966. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ЛГПИ, 17 с.

Иванова М.Н. 1968. О воздействии судака на популяции некоторых видов рыб // Тр. ИБВВ АН СССР. № 16 (19). С. 166–181.

Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2014. Динамика питания хищных рыб Рыбинского водохранилища за период 1949–2012 гг. // Матер. докл. II Всерос. конф. “Совре-

- менное состояние биоресурсов внутренних водоемов”. Т. 1. М.: Полиграф-Плюс. С. 204–212.
- Карabanов Д.П. 2013. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Науч. книга, 179 с.
- Кияшко В.И., Слынько Ю.В. 2012. Динамика структуры и состояния популяций черноморско-каспийской тюльки верхневолжских водохранилищ // Матер. докл. Всерос. конф. “Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ”. Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 117–119.
- Кияшко В.И., Карabanов Д.П., Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. 2012. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 571–580.
- Ковалев И.Н. 1958. Справочные материалы по определению веса и длины тела некоторых видов рыб Дельты Волги по нижнеглоточным и нижнечелюстным костям // Тр. Астрахан. заповедника. Вып. 4. С. 237–267.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2016. Обеспеченность пищей планктофагов в Рыбинском водохранилище в условиях потепления климата: динамика и продуктивность зоопланктона // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 74 (77). С. 77–92.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2016-10012>
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Там же. № 81 (84). С. 47–84.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10005>
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 2012. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. № 9. С. 91–96.
- Литвинов А.С., Рошупко В.И. 2010. Многолетние изменения гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Там же. № 7. С. 75–84.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. и др. 2012. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Матер. докл. Всерос. конф. “Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ”. Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 167–169.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. и др. 2014. Термический режим и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Вода: химия и экология. № 12 (78). С. 108–112.
- Минеева Н.М., Корнева Л.Г., Соловьева В.В. 2016. Влияние факторов среды на фотосинтетическую активность фитопланктона водохранилищ реки Волга // Биология внутр. вод. № 3. С. 47–56.
<https://doi.org/10.7868/S0320965216030165>
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 357 с.
- Осинов В.В., Кияшко В.И. 2006. Особенности воспроизводства тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes Clupeoidei) при вселении в пресноводные водоемы // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 574–576.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.
- Попова О.А. 1979. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 93–112.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Л.: Наука, 364 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 с.
- Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. 2018. Фитопланктон литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с разными температурным и уровнем режимом // Биология внутр. вод. № 1. С. 11–18.
<https://doi.org/10.7868/S0320965218010023>
- Степанов М.В. 2011. Морфобиологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordman) в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 23 с.
- Степанов М.В., Кияшко В.И. 2008. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* Nordman) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 86–89.
- Столбунов И.А. 2007. Особенности распределения молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Там же. № 4. С. 55–61.
- Столбунов И.А. 2016. Распределение, видовой состав и численность молоди рыб в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в разные по уровню режиму годы // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 64–69.
- Фортулатова К.Р., Попова О.А. 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М.: Наука, 298 с.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. 1984. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: Изд-во ВНИРО, 124 с.

ВЛИЯНИЕ МЕЛАТОНИНА НА ПРОЦЕССЫ ЭКЗОТРОФИИ У КАРПА *CYPRINUS CARPIO*

© 2020 г. В. В. Кузьмина¹, *, Е. А. Куливацкая¹

¹Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 06.08.2019 г.

После доработки 19.08.2019 г.

Принята к публикации 23.09.2019 г.

Впервые одновременно исследовано влияние мелатонина на начальное (питание) и центральное звено (пищеварение) экзотрофии у молоди карпа *Cyprinus carpio*. Изучено влияние внутривентральных инъекций гормона в концентрации 100 и 200 нг/г массы тела на двигательную активность и потребление пищи, а также на активность пищеварительных ферментов в слизистой оболочке кишечника и химусе. Показано, что через 5 ч после введения гормона потребление пищи и активность пищеварительных ферментов в слизистой оболочке кишечника снижаются, тогда как двигательные реакции рыб и ферментативная активность химуса существенно не изменяются. Потребление пищи значительно (в 2.2 раза) сокращается в результате введения гормона в дозе 200 нг/г массы тела. Уровень казеинопептической и гемоглобинопептической активности пептидаз и амилитической активности слизистой оболочки кишечника при этой дозе также значительно снижаются – соответственно на 27, 54 и 42% по сравнению с контролем. Введение мелатонина в дозе 100 нг/г вызывает незначительное снижение уровня ферментативной активности слизистой оболочки кишечника. Обсуждаются механизмы влияния мелатонина на процессы экзотрофии у рыб.

Ключевые слова: карп *Cyprinus carpio*, экзотрофия, пищевое поведение, пищеварение, пептидазы, слизистая оболочка кишечника, химус.

DOI: 10.31857/S004287522004013X

Мелатонин играет центральную роль в реализации суточных и годовых физиологических ритмов у рыб. Циркадианные ритмы мелатонина, формируемые чередованием света и тьмы, важны для потребления пищи, пищеварения, развития, размножения, роста, двигательной активности, пигментации кожи и других функций у рыб (Zhdanova et al., 2001; Maitra et al., 2006, 2015; Falcón et al., 2010; Zhdanova, 2011; Acuña-Castroviejo et al., 2014; Gupta, 2016; Ngasainao, Lukram, 2016). Кроме того, мелатонин является эффективным антиоксидантом, иммунологическим и антистрессовым фактором (Acuña-Castroviejo et al., 2014; Conde-Sieira et al., 2014; Gupta, 2016; Jung et al., 2016; Mondal et al., 2017).

Секреция мелатонина осуществляется в эпифизе (шишковидной железе) в течение ночи, что приводит к повышению его уровня в крови и спинномозговой жидкости по сравнению с дневным периодом. Также важное место в организации циркадных ритмов рыб занимает сетчатка (Falcón et al., 2007, 2010). Фоторецепторы эпифиза, будучи структурными аналогами колбочек сетчатки, имеют сходный состав липидов и белков каскада фототрансдукции (опсин, трансду-

цин, аррестин, циклический нуклеотид). Их электрический ответ на световые раздражители также сходен (Falcón, 1999; Maitra et al., 2006; Falcón et al., 2010). Однако молекулярные часы рыб отличаются от таковых млекопитающих большим количеством генов криптохрома. Так, у данио *Danio rerio* клонированы семь генов криптохрома, составляющих две группы: одни имеют высокое сходство с таковыми млекопитающих, другие имеют более высокое сходство с генами дрозофилы *Drosophila melanogaster* (Kobayashi et al., 2000). Кроме того, мелатонин в значительных количествах синтезируется энтерохромаффинными клетками желудочно-кишечного тракта (Lepage et al., 2005; Maitra et al., 2015; Mukherjee, Maitra, 2015) и в меньшей степени – в других органах: печени, почках, клетках крови, гонадах и жабрах рыб (Falcón et al., 2010; Ngasainao, Lukram, 2016). При этом механизм синтеза мелатонина в кишечнике и эпифизе различен даже у одного и того же вида. Секреция мелатонина в желудочно-кишечном тракте, по-видимому, связана с частотой приёма пищи (Ngasainao, Lukram, 2016).

Наиболее подробно изучено влияние мелатонина на процессы размножения, что связано с

проблемами аквакультуры (Khan, Thomas, 1996; Maitra et al., 2006, 2015; Sébert et al., 2008; Mylonas et al., 2009; Falcón et al., 2010; Badruzzaman et al., 2013; Servili et al., 2013; Alvarado et al., 2015; Aripin et al., 2015; Gupta, 2016). При этом результаты, касающиеся влияния мелатонина на массу тела и скорость роста, у рыб разных видов довольно противоречивы (Falcón et al., 2010).

В ряде исследований установлено, что приём мелатонина может вызвать снижение потребления пищи (Falcón et al., 2010; Ngasainao, Lukram, 2016). Однако экспериментальных данных, подтверждающих гипотезу о прямой роли питания и его корреляции с системой желудочно-кишечного тракта рыб, немного. Так, при изучении влияния мелатонина и его аналога 2-йодомелатонина на потребление пищи золотой рыбкой *Carassius auratus* была выявлена зависимость от фотопериода. Установлено, что интрацеребровентрикулярное введение гормона и его аналога не влияет на потребление пищи рыбой, находящейся в условиях свет : темнота (12 : 12), ни днём, ни ночью. Однако внутрибрюшинные инъекции обоих индоловых аминов значительно снижают потребление пищи через 2, 5 и 8 ч после введения как в полдень, так и в полночь (Pinillos et al., 2001). У данио растворённый в воде мелатонин также значительно снижает потребление пищи через 5 ч по сравнению с контролем (Piccinetti et al., 2010a). У лаврака *Dicentrarchus labrax* перорально введённый мелатонин влияет не только на количество потребляемой пищи, но и на селективность в отношении макронутриентов, таких как белки, углеводы и жиры (Rubio et al., 2004). Кроме того, известно о влиянии внутрибрюшинных инъекций мелатонина на потребление пищи и двигательную активность рыб, различающихся по времени пищевой активности (“дневная” золотая рыбка и “ночной” линь *Tinca tinca*). Показано, что мелатонин снижает потребление пищи у обоих видов, но его влияние на двигательную активность зависит от времени введения (светлая или тёмная фаза) и характера активности этих видов. Однократное его введение золотой рыбке снижает потребление пищи в зависимости от режима освещения на 16 и 52%, двигательную активность — на 55 и 100%. У линя однократное введение мелатонина снижает потребление пищи как в светлую, так и в тёмную фазу соответственно на 29 и 37% (Lopez-Olmeda et al., 2006).

Имеются сведения, что мелатонин влияет на активность пищеварительных ферментов у разных видов рыб, однако эти данные несопоставимы из-за использования разных доз гормона и способов его введения. Трёхкратное внутрибрюшинное введение мелатонина (25, 50 мг) в течение недели через 60 сут незначительно снижает активность пищеварительных ферментов у мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis*. Низкая

доза гормона (25 мг) практически не влияет на активность протеазы, амилазы и липазы, но под влиянием его более высокой дозы (50 мг) активность этих ферментов снижается соответственно на 13.4, 11.8 и 28.7% (Panchal et al., 2018). Семидневная диета с добавлением разных концентраций мелатонина (0.002, 0.01, 0.05%) снижает активность щелочной протеазы и амилазы в среднем отделе кишечника атлантического лосося *Salmo salar* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Magdones et al., 2018). У радужной форели *Oncorhynchus mykiss* пероральное введение мелатонина (0.2 г/кг) в течение 10 сут вызывает значительное повышение уровня мелатонина в плазме крови. При этом активность амилазы снижается в случае низкой дозы (0.04 г/кг) и повышается в случае высокой дозы (0.2 г/кг), активность протеаз возрастает также в случае более высокой дозы, а активность липазы не изменяется даже при использовании более высокой дозы гормона (Conde-Sieira et al., 2014). У лаврака ритм питания (дневной или ночной) значительно влияет на суточные паттерны пищеварительной функции (Del Pozo et al., 2012).

У молоди карпа *Cyprinus carpio* предшественник мелатонина — серотонин (5-НТ) — снижает двигательную активность и потребление пищи в условиях световой депривации по сравнению с контрольными рыбами, которым вводили 5-НТ в условиях переменной освещённости (Kuz'mina, 2018). У особей карпа, содержащихся в условиях длительной световой депривации (1 и 4 мес.), через 1 ч после введения 5-НТ двигательная активность снижается соответственно в 5.0 и 11.6 раза по сравнению с контролем. Значительное снижение потребления пищи через 1 мес. отмечено как в контроле, так и в эксперименте, через 4 мес. — только в условиях световой депривации. На основании полученных данных предполагается, что эффекты 5-НТ частично опосредованы влиянием мелатонина (Кузьмина, Гарина, 2019).

Цель работы — изучение влияния мелатонина на разные звенья экзотрофии: пищевое поведение и активность пищеварительных гидролаз (пептидаз и гликозидаз) в кишечнике карпа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Молодь карпа, выращенную в течение лета в пруду, в сентябре перевозили в лабораторию. До начала экспериментов рыб содержали в стеклянном аквариуме объёмом 200 л с проточной водопроводной водой (температура 18–20°C, pH 7.0–7.3, общая жёсткость 4.6 ммоль/л; Ca²⁺ — 3.1, Mg²⁺ — 1.5, Na⁺ — 2.0, K⁺ — 0.13, Cl⁻ — 0.08, SO₄²⁻ — 0.19 ммоль/л) при естественном освещении. Кормили два раза в неделю *ad libitum*. Корм состоял из тщательно перемешанных в 7.5%-ном растворе желатина (200

мл) филе минтая (86 г) и измельчённого корма для форели (14 г). В январе рыб перенесли в четыре стеклянных аквариума (40 л, габариты дна 30 × 60 см) с непроточной водопроводной водой и принудительной аэрацией, температура 18–20°C. Дно аквариума было чистым и не структурированным. Аквариумы были освещены люминесцентными лампами, расположенными на стене на 45 см выше аквариумов. Фотопериод составлял: 8 ч свет (450 лк) и 16 ч — темнота (0.08 лк). Фильтрацию и аэрацию воды осуществляли с использованием фильтра FAN-1 Plus (“Aquael”, Польша), замену воды — один раз в неделю.

Исследовали влияние введённого внутрибрюшинно мелатонина на пищевое поведение (опыт 1) и на активность ферментов (опыт 2). Каждый опыт включал по два варианта доз гормона (200 и 100 нг/г массы тела) и два контроля к ним. В опыте 1 первоначальная масса рыб в контрольной и в экспериментальной группах составила соответственно 5.9 ± 0.3 и 5.9 ± 0.4 г (по 5 экз. в каждой), в опыте 2 — 6.4 ± 0.3 и 6.0 ± 0.5 г (по 10 экз.). Мелатонин (“Sigma”, США) растворяли в небольшом количестве этанола и затем разбавляли солевым раствором (20 мг $\text{Na}_2\text{CO}_3/100$ мл 0.6%-ного NaCl) до конечных концентраций (200 и 100 нг/г массы тела). Опытным рыбам внутрибрюшинно вблизи брюшных плавников вводили 0.1 мл раствора мелатонина, контрольным — равный объём солевого раствора.

Рыб, предназначенных для изучения пищевого поведения, предварительно адаптировали к условиям эксперимента: в течение двух недель их кормили личинками хирономид *Chironomus* sp., которых помещали на дно возле передней стенки аквариума; затем в течение 13 сут ежедневно обучали питаться в экспериментальном аквариуме со стартовой камерой (см. ниже). После однодневного голодания рыбам внутрибрюшинно вводили мелатонин в дозе 200 нг/г массы тела и в течение 5 сут (через 5, 24, 48, 72, 96 и 120 ч после инъекции) проводили опыты по изучению его влияния на пищевое поведение. Через 2 сут после окончания 1-го варианта опыта, когда рыбы не получали пищу, этим же особям внутрибрюшинно вводили мелатонин в дозе 100 нг/г массы тела (2-й вариант), после чего в течение 2 сут (через 5, 24 и 48 ч после инъекции) регистрировали пищевое поведение.

В качестве экспериментальной модели использован бентосный тип питания рыб (Kuz'mina, 2011). Каждую рыбу поочерёдно помещали в стартовую камеру (10 × 5 × 6 см) с перфорированными прозрачными пластиковыми стенками, установленную возле задней стенки аквариума. Передняя стенка камеры может подниматься. Корм (15 замороженных личинок хирономид, средняя индивидуальная масса 39.5 мг) помещали на

дно около передней стенки аквариума. После подъёма передней стенки стартовой камеры рыба может покидать её для поиска и потребления пищи. С помощью секундомера регистрировали время выхода из стартовой камеры после поднятия передней стенки (t_1 , с) и латентное время питания (t_2 , с), т. е. период, в течение которого рыба приближалась к корму. Этот параметр обратно пропорционален скорости пищевой реакции ($1/t_2$). Также учитывали число съеденных личинок хирономид за 3 мин наблюдения (R , экз.). Тестирование каждой особи требовало ~5 мин. Обучение рыб начинали проводить в 10 ч.

Рыб, использованных для изучения влияния мелатонина на активность пищеварительных ферментов, во время периода адаптации в опыте 1 к экспериментальным условиям кормили ежедневно в 16 ч влажным кормом (5% массы тела), как указано выше. Гормон им вводили в тех же дозах и в то же время. Материал брали через 5 ч. Рыб быстро вылавливали из воды и обездвигивали, перерезая спинной мозг. Затем рассекали брюшную полость. Кишечник изымали и помещали на стекло ледяной бани, удаляли влагу фильтровальной бумагой, очищали от жира и делали продольный разрез. Химус осторожно собирали с помощью специального скребка и небольшого стеклянного шпателя. Затем слизистую оболочку кишечника осушали фильтровальной бумагой, тщательно собирали пластиковым скребком и быстро взвешивали. Аликвоту (~ 0.1 г) слизистой оболочки гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе в 9 объёмах охлаждённого раствора Рингера (3–4°C) для пойкилотермных животных (103 ммоль/л NaCl , 1.9 ммоль/л KCl , 0.45 ммоль/л CaCl_2 , 1.4 ммоль/л MgSO_4 , pH 7.4); гомогенаты разбавляли раствором Рингера в 10 раз. Конечное разведение гомогенатов составляло 1 : 99. Затем гомогенаты доводили до pH 7.4 при помощи pH-метра Basic 20 (“Crison”, Испания).

Активность пептидаз оценивали по увеличению концентрации тирозина с использованием в качестве субстрата (10 г/л) казеина (казеинолитическая активность) или гемоглобина (гемоглинолитическая активность), приготовленных на растворе Рингера. Для определения концентрации тирозина 0.5 мл субстрата и 0.5 мл гомогената инкубировали в течение 30 мин при температуре 20°C, pH 7.4. Реакцию останавливали добавлением 1 мл 0.3 N трихлоруксусной кислоты (ТХУ). Через 10 мин инкубационную смесь фильтровали с использованием бумажного фильтра. Затем смешивали 0.25 мл фильтрата, 2 мл 0.5 N NaOH , 0.25 мл 0.025 N CuSO_4 и 0.75 мл реактива Фолина, разведённого в три раза *ex tempore*. Для определения исходного содержания тирозина в пробах (фон) ТХУ прибавляли к гомогенату до добавления субстрата. Другие операции были идентич-

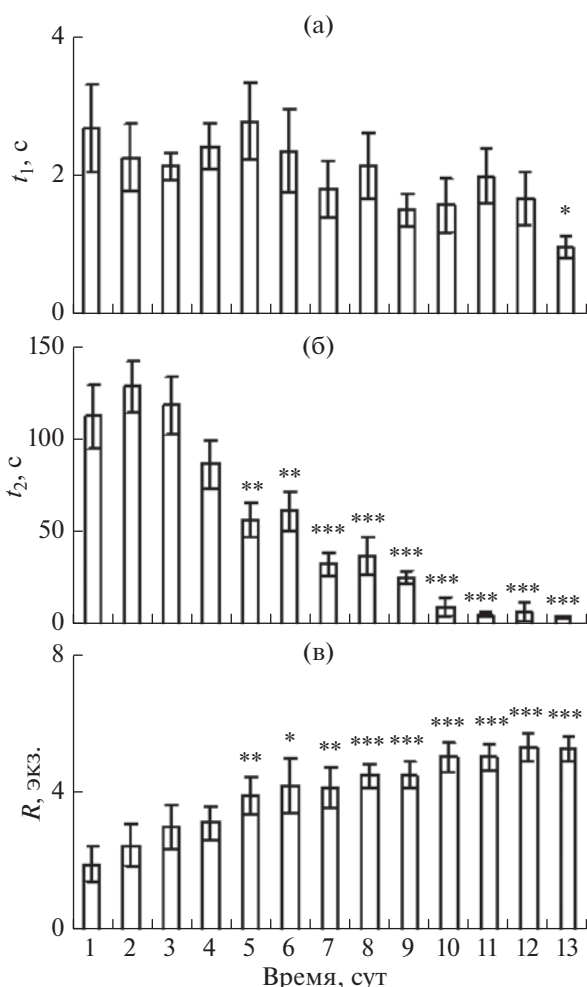


Рис. 1. Изменения параметров пищевого поведения молоди карпа *Cyprinus carpio* ($n = 10$ экз.) в течение тренировочного периода: а – время выхода рыб из стартовой камеры (t_1), б – латентное время питания (t_2), в – число потреблённых личинок хирономид за 3 мин наблюдения (R); (□) – среднее значение, (I) – ошибка среднего; отличия от первых суток наблюдения достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

ными. Концентрацию тирозина в пробах определяли через 30 мин. Активность гликозидаз (преимущественно активность α -амилазы, ЕС 3.2.1.1, глюкоамилазы, ЕС 3.2.1.3 и мальтазы, ЕС 3.2.1.20) оценивали по методу, предложенному Уголевым и Иезуитовой (1969). В качестве субстрата использовали раствор растворимого крахмала (10 г/л, рН 7.4), приготовленный на растворе Рингера. Интенсивность окраски измеряли с помощью фотокориметра КФК-2 (ЗОМЗ, Россия) при 670 нм. Активность ферментов определяли в двух повторностях с учётом фона (изначальное количество тирозина и гексов в пробе) и выражали в мкмоль/(г · мин).

Результаты статистически обработаны с использованием стандартного пакета программ (Microsoft Office 2007, приложение Excel) и представлены как

среднее значение и его ошибка. Достоверность различий оценивали с использованием критерия Стьюдента для малых выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние мелатонина на пищевое поведение рыб. Динамика t_1 в течение периода обучения рыб имела зигзагообразный характер (рис. 1а). Рыбы обычно покидали камеру в течение 2 с. Величина t_2 (рис. 1б) за 13 сут уменьшилась в 22.7 раза (от 113.4 ± 17.9 до 5.0 ± 0.4 с). Значение R (рис. 1в), напротив, увеличилось в пять раз (от 1.92 ± 0.5 до 5.24 ± 0.4 экз.).

В первом варианте опыта (доза мелатонина 200 нг/г массы тела) в течение 5 сут значения t_1 у рыб контрольной и опытной групп изменялись так же, как и в период обучения (рис. 2). Значение t_2 у контрольных рыб незначительно изменялось (от 8.1 ± 2.2 до 7.5 ± 1.9 с), а у опытных снизилось в 2.3 раза (от 9.8 ± 2.4 до 4.2 ± 0.8 с); при этом через 5 ч после введения гормона значение t_2 было выше, чем у контрольной группы рыб, всего в 1.2 раза (рис. 2в). Значение R у контрольных рыб за период наблюдений сократилось в 1.4 раза (от 6.2 ± 0.6 до 4.5 ± 1.1 экз.), а у опытных, наоборот, возросло в 1.9 раза (с 2.8 ± 1.2 до 5.3 ± 1.7 экз.); причём через 5 ч после введения мелатонина количество потребляемой пищи было меньше в 2.2 раза ($p < 0.05$), чем в контроле (рис. 2д).

Во втором варианте опыта (доза мелатонина 100 нг/г массы тела) в течение 48 ч значения t_1 и t_2 у особой контрольной группы были значительно ниже, чем в первом варианте. Значения t_1 через 5, 24 и 48 ч после введения гормона были выше, чем у контрольных рыб, соответственно в 2.0, 1.4 и 1.5 раза (рис. 2б). Значения t_2 у опытных рыб также были выше: через 5 и 48 ч после введения мелатонина соответственно в 1.6 и 1.8 раза (рис. 2г). Значение R за период наблюдений, как и в первом варианте опыта, у контрольных рыб уменьшилось в 1.4 раза (от 5.0 ± 0.6 до 3.7 ± 1.1 экз.), а у опытных повысилось в 1.4 раза (от 3.6 ± 0.4 до 5.2 ± 0.9 экз.); однако через 5 ч после введения мелатонина значение R было ниже, чем в контроле, лишь в 1.4 раза (рис. 2е).

Влияние мелатонина на активность ферментов кишечника рыб. Через 5 ч после введения дозы гормона 200 нг/г массы тела активность всех изученных ферментов в слизистой оболочке была достоверно ниже, чем у контрольных рыб: казеинолитическая и гемоглобинолитическая активности пептидаз соответственно на 27.0 и 54.4%, амилолитическая активность – на 42.2% (таблица). Через 5 ч после введения меньшей дозы (100 нг/г массы тела) пептидазная и амилолитическая активности также снижались, однако отличия от контроля были недостоверны. Влия-

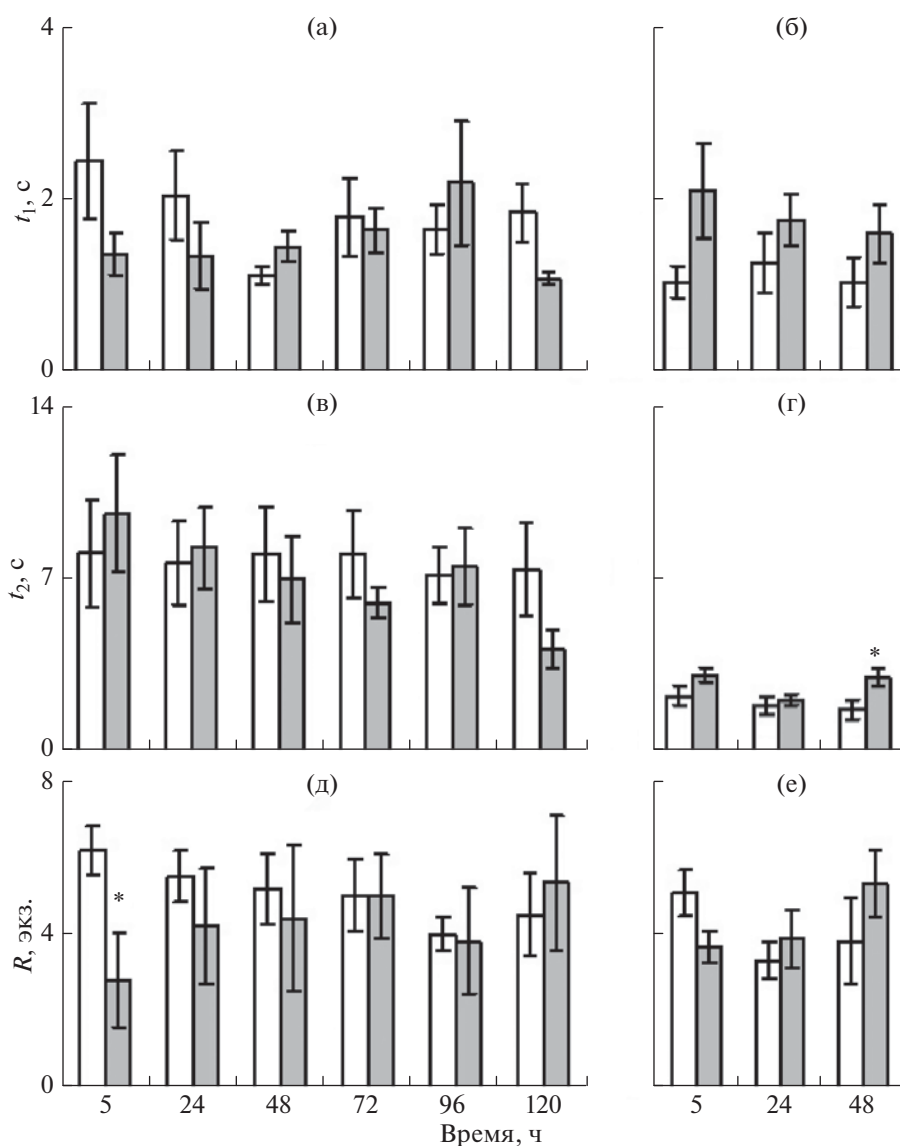


Рис. 2. Влияние введённых внутривнутрибрюшинно доз мелатонина 200 (а, в, д) и 100 (б, г, е) нг/г массы тела на пищевое поведение молоди карпа *Cyprinus carpio* ($n = 5$ экз.): а – время выхода рыб из стартовой камеры (t_1), б – латентное время питания (t_2), в – число потреблённых личинок хирономид за 3 мин наблюдения (R); (□) – контроль, (■) – опыт; ост. обозначения см. на рис. 1.

ние мелатонина на уровень ферментативной активности химуса не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные в значительной степени близки результатам изучения влияния мелатонина на потребление пищи золотой рыбкой (Pinillos et al., 2001). Мы подтвердили снижение потребления пищи у карпа через 5 ч после его введения. Во многом это может быть связано с тем, что мы использовали аналогичный метод исследования. В работе, выполненной на данио, снижение потребления пищи также наблюдали через 5 ч после

введения мелатонина (Piccinetti et al., 2010a). Все указанные виды рыб относятся к одному семейству – Cyprinidae. Не исключено, что 5 ч – время максимального влияния гормона на пищевое поведение рыб и оно характерно для многих видов.

Механизмы, опосредующие ингибирующее действие мелатонина на потребление пищи, не совсем ясны. Некоторые авторы предполагают, что этот эффект может быть связан с его седативным действием на локомоторную активность, обнаруженным у нескольких видов рыб (Zhdanova et al., 2001, 2002). Например, добавление его в воду ингибирует двигательную активность личинок данио на 50% (Zhdanova et al., 2001). Была высказана гипотеза о

Влияние введённого внутрибрюшинно мелатонина на активность ферментов слизистой оболочки кишечника и химуса молоди карпа *Cyprinus carpio*, мкмоль / (г · мин)

Активность	Доза мелатонина, нг/г массы тела			
	200		100	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
	Слизистая оболочка кишечника			
Казеинопептидазная	11.63 ± 1.15*	15.90 ± 0.58	6.61 ± 0.96	10.40 ± 1.91
Гемоглобинопептидазная	0.89 ± 0.10***	1.95 ± 0.15	1.60 ± 0.29	2.15 ± 0.19
Амилолитическая	10.00 ± 1.34**	17.34 ± 0.76	10.19 ± 0.65	12.94 ± 1.49
	Химус			
Казеинопептидазная	6.65 ± 0.72	6.66 ± 1.30		
Гемоглобинопептидазная	2.37 ± 0.20	2.25 ± 0.15		
Амилолитическая	12.63 ± 1.75	12.31 ± 1.37		

Примечание. Отличия от контроля достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

том, что мелатонин может прямо или косвенно изменять секрецию других гормонов, участвующих в контроле приёма пищи (Le Bail, Voeuf, 1997). Предполагалось, что аноректическое действие мелатонина может сочетаться с действием 5-НТ. Это предположение хорошо согласуется с данными о том, что интрацеребровентрикулярные инъекции 5-НТ оказывают аноректическое действие на золотых рыбок (De Pedro et al., 1998), а внутрибрюшинные инъекции 5-НТ вызывают снижение не только потребления пищи, но и двигательной активности у карпа (Кузьмина, Гарина, 2013). Кроме того, известно, что добавление мелатонина (10^{-12} – 100 мкмоль) в условиях *in vitro* расслабляет стимулированные ацетилхолином и 5-НТ полосу кишечника золотой рыбки. Результаты этого исследования указывают на наличие базального нитрергического тонуса в кишечнике, где мелатонин оказывает кальцийзависимое, независимое от оксида азота, расслабляющее действие на серотонинергическое и холинергическое сокращения (Velarde et al., 2011).

Поскольку хроническое введение мелатонина значительно снижает норадренергический метаболизм и вызывает изменения ряда других показателей в гипоталамусе и плазме крови золотой рыбки, было высказано предположение о том, что он частично влияет на энергетический баланс через взаимодействие с катехоламиновой системой гипоталамуса (Rubio et al., 2004). Позже было показано, что его введение особям указанного вида модулирует норадренергический метаболизм в гипоталамусе, а также снижает темп увеличения массы тела и удельную скорость роста (De Pedro et al., 2008). У карпа после введения мелатонина увеличивается концентрация дофамина в гипоталамусе, причём только в летний период, что указывает на его сезонное влияние на дофаминергическую систему (Porek et al., 2006).

Установлены взаимодействия между мелатонином и гипокретин–орексиновой системой (Zhdanova, 2011). У взрослых особей данио обнаружено значительное снижение основных орексигенных сигналов в головном мозгу под влиянием мелатонина (100 нмоль/л и 1 мкмоль/л); гормон вызывал значительное снижение экспрессии мРНК грелина (более чем в два раза), нейропептида Y (~ в четыре раза) и каннабиноидных рецепторов CB1 (~ в шесть раз) по сравнению с контролем (Piccinetti et al., 2010a). Добавление в воду эндоканнабиноидного анандамина повышает уровень мелатонина в мозгу дорады *Sparus aurata* почти в 1000 раз; при этом потребление пищи, уровни мРНК нейропептида Y и каннабиноидных рецепторов CB1 в мозгу рыб также значительно увеличиваются (Piccinetti et al., 2010b). Кроме того, мелатонин участвует в периферических цепях, регулирующих аппетит, а также в обмене веществ (Piccinetti et al., 2013).

Влияние мелатонина на активность пищеварительных ферментов исследовано меньше, чем на пищевое поведение. В отличие от мелатонина эпифиза, выделяемого в ночной период, мелатонин кишечника выделяется в дневное время (Falcón et al., 2007). Исследование его уровня у карпа показало, что независимо от времени года и суточных колебаний освещённости пик синтеза мелатонина в каждом сегменте кишечника наблюдается в середине дня (Mukherjee et al., 2014). Именно поэтому мы исследовали влияние мелатонина на активность пищеварительных ферментов в светлый период. Данные, касающиеся влияния гормона на активность пищеварительных ферментов слизистой оболочки, в основном сходны с результатами, полученными ранее. Как внутрибрюшинные инъекции мелатонина (Panchal et al., 2018), так и его пероральное введение (Conde-Sieira et al., 2014; Mardones et al., 2018) снижают активность пептидаз и гликозидаз у рыб. Отсут-

ствие влияния мелатонина на ферменты химуса подтверждает представления о том, что гормон действует паракринно в пределах границы щёточной каймы энтероцитов.

Механизм действия мелатонина на желудочно-кишечный тракт изучен в меньшей степени, чем на мозг. В то же время были предложены некоторые возможные механизмы его действия. Бубеник и Панг (Vubenik, Pang, 1994) выдвинули гипотезу, согласно которой в желудочно-кишечном тракте поддерживается равновесие благодаря существованию обратной связи между мелатонином и 5-НТ. Также предполагается, что у рыб, как и у млекопитающих, он может действовать как местный регулятор ткани желудочно-кишечного тракта, в частности, при снижении тонуса кишечника (Harlow, Weekly, 1986). Эти гипотезы могут объяснить отсутствие эффекта при его центральном введении и признать мелатонин в качестве периферического сигнала сытости (Pinillos et al., 2001). Как и в случае центральной регуляции пищевого поведения рыб, мелатонин может прямо или косвенно изменять секрецию других гормонов, участвующих в контроле потребления пищи (Le Bail, Voeuf, 1997). Наконец, важную роль может играть нервная система. Благодаря висцеральным афферентам и различным рецепторам информация о процессах в пищеварительном тракте постоянно поступает в мозг. Важно, что после приёма пищи сигналы сытости (холецистокинин, 5-НТ, бомбезин, глюкагоноподобный пептид-1, пептид YY и амилин) действуют совместно с *n. vagus* (Кузьмина, 2019). При этом наибольшее количество 5-НТ выявляется в переднем отделе кишечника рыб, а его высокая концентрация в кишечнике в основном обусловлена серотонинергическими нервными волокнами, высокая плотность которых наблюдается в стенке кишечника (Саатаño-Tubío et al., 2007).

Предполагается, что верхний сегмент желудочно-кишечного тракта, как и у млекопитающих, может выделять мелатонин в ответ на приём пищи, действующий как сигнал, регулирующий аппетит, в то время как в нижних отделах он может действовать через рецепторы для синхронизации процессов питания и пищеварения (Rubio et al., 2004). Важным сигналом для синтеза мелатонина является наличие пищи (Herrero et al., 2007). При этом у золотых рыбок уровень гормона в желудочно-кишечном тракте после кормления высокий, независимо от режима питания или случайного кормления (Vega et al., 2007). Следовательно, эффекты кишечного мелатонина могут быть реализованы в результате взаимодействия нервной системы с эндокринными сигналами сытости, которые действуют на местном и центральном уровнях.

Эти результаты подтверждают предположение о том, что мелатонин входит в сложную сеть сигналов, которые регулируют потребление пищи и играют ключевую роль в центральной и периферической регуляции аппетита (Piccinetti et al., 2010b). При этом влияние мелатонина на питание и двигательную активность может быть независимым. Влияние мелатонина на питание рыб может быть опосредовано локальным действием гормона в желудочно-кишечном тракте, а на двигательную активность может быть опосредовано через его влияние на циркадианную систему, поскольку эти эффекты в большей степени зависят от условий освещения (Lopez-Olmeda et al., 2006).

Таким образом, результаты нашего исследования указывают на сходный характер влияния мелатонина на начальное и центральное звено экзотрофии у карпа, т.е. на процессы питания и пищеварения. Через 5 ч после внутрибрюшинного введения гормона уменьшается как потребление пищи, так и активность пищеварительных ферментов в слизистой оболочке кишечника, тогда как двигательные реакции рыб и ферментативная активность химуса существенно не изменяются. Потребление пищи значительно (в 2.2 раза) сокращается в результате введения гормона в дозе 200 нг/г массы тела. Уровень казеинолитической и гемоглинолитической активности пептидаз и амилитической активности слизистой оболочки кишечника при той же дозе также значительно снижаются – соответственно на 27, 54 и 42% по сравнению с контролем. Введение гормона в дозе 100 нг/г вызывает незначительное снижение уровня ферментативной активности.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кузьмина В.В. 2019. Механизмы регуляции пищевого поведения рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 55. № 1. С. 3–13.
<https://doi.org/10.1134/S0044452919010078>
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В. 2013. Влияние периферически введенного серотонина на пищевую и двигательную активность карпа *Cyprinus carpio* L. // Биология внутр. вод. № 1. С. 73–81.
<https://doi.org/10.7868/S0320965213010087>
- Кузьмина В.В., Гарина Д.В. 2019. Пищевое поведение рыб: влияние долговременной световой депривации на эффекты серотонина у карпа *Cyprinus carpio* L. // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 55. № 6. С. 425–432.
<https://doi.org/10.1134/S0044452919030094>
- Уголев А.М., Иезутова Н.Н. 1969. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследования

- ние пищеварительного аппарата у человека. Л.: Наука. С. 169–173.
- Acuña-Castroviejo D., Escames G., Venegas C. et al.* 2014. Extrapineal melatonin: sources, regulation, and potential functions // *Cell. Mol. Life Sci.* V. 71. P. 2997–3025. <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1579-2>
- Alvarado M.V., Carrillo M., Felip A.* 2015. Melatonin-induced changes in kiss/gnrh gene expression patterns in the brain of male sea bass during spermatogenesis // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 185A. P. 69–79. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.03.010>
- Aripin S.A., Jintasatoporn O., Yoonpundh R.* 2015. Effects of exogenous melatonin in *Clarias macrocephalus* male broodstock first puberty stage // *J. Aquac. Res. Devel.* V. 6. P. 307–313. <https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000307>
- Badruzzaman M., Bapary M.A., Takemura A.* 2013. Possible roles of photoperiod and melatonin in reproductive activity via changes in dopaminergic activity in the brain of a tropical damselfish, *Chrysiptera cyanea* // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 194. P. 240–247. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.09.012>
- Bubenik G.A., Pang S.F.* 1994. The role of serotonin and melatonin in gastrointestinal physiology: ontogeny, regulation and food intake, and mutual serotonin-melatonin feedback // *J. Pineal Res.* V. 16. P. 91–99. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079x.1994.tb00088.x>
- Caamaño-Tubío R.I., Pérez J., Ferreir S., Aldegund M.* 2007. Peripheral serotonin dynamics in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 129C. P. 245–255. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2006.12.017>
- Conde-Sieira M., Muñoz J.L., López-Patiño M.A. et al.* 2014. Oral administration of melatonin counteracts several of the effects of chronic stress in rainbow trout // *Domest. Anim. Endocrinol.* V. 46. P. 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2013.10.001>
- De Pedro N., Pinillos M.L., Valenciano A.I. et al.* 1998. Inhibitory effect of serotonin on feeding behavior in goldfish: involvement of CRF // *Peptides.* V. 19. P. 505–511. [https://doi.org/10.1016/s0196-9781\(97\)00469-5](https://doi.org/10.1016/s0196-9781(97)00469-5)
- De Pedro N., Martinez-Alvarez R.M., Delgado M.J.* 2008. Melatonin reduces body weight in goldfish (*Carassius auratus*): effects on metabolic resources and some feeding regulators // *J. Pineal Res.* V. 45. P. 32–39. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2007.00553.x>
- Del Pozo A., Vera L.M., Montoya A., Sanchez-Vazquez F.J.* 2012. Daily rhythms of blood glucose differ in diurnal and nocturnal European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) undergoing seasonal phase inversions // *Fish Physiol. Biochem.* V. 106. P. 446–450. <https://doi.org/10.1007/s10695-012-9732-z>
- Falcón J.* 1999. Cellular circadian clocks in the pineal // *Prog. Neurobiol.* V. 8. P. 121–162.
- Falcón J., Besseau L., Sauzet S., Bœuf G.* 2007. Melatonin effects on the hypothalamo-pituitary axis in fish // *Trends Endocrinol. Metab.* V. 18. P. 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.tem.2007.01.002>
- Falcón J., Migaud H., Muñoz-Cueto J.A., Carrillo M.* 2010. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 165. № 3. P. 469–482. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.04.026>
- Gupta B.B.P.* 2016. Comparative endocrinology of the pineal organ: structural evolution, regulation and function // *Updates on integrative physiology and comparative endocrinology* / Eds. Haldar Ch. et al. Varanasi: Publ. Cell, Press and Publ. Division Banaras Hindu Univ. P. 297–328.
- Harlow H.J., Weekly B.L.* 1986. Effect of melatonin on the force of spontaneous contractions of *in vitro* rat small and large intestine // *J. Pineal. Res.* V. 3. P. 277–284. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.1986.tb00750.x>
- Herrero M.J., Martínez F.J., Míguez J.M., Madrid J.A.* 2007. Response of plasma and gastrointestinal melatonin, plasma cortisol and activity rhythms of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) to dietary supplementation with tryptophan and melatonin // *J. Comp. Physiol.* V. 177B. P. 319–326. <https://doi.org/10.1007/s00360-006-0131-6>
- Jung S.J., Choi Y.J., Kim N.N. et al.* 2016. Effects of melatonin injection or green-wavelength LED light on the antioxidant system in goldfish (*Carassius auratus*) during thermal stress // *Fish Shellfish Immunol.* V. 52. P. 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.03.002>
- Khan I.A., Thomas P.* 1996. Melatonin influences gonadotropin II secretion in the Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*) // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 104. P. 231–242. <https://doi.org/10.1006/gcen.1996.0166>
- Kobayashi Y., Ishikawa T., Hirayama J. et al.* 2000. Molecular analysis of zebrafish photolyase/cryptochrome family two types of cryptochromes present in zebrafish // *Gen. Cells.* V. 5. P. 725–738. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2443.2000.00364.x>
- Kuz'mina V.V.* 2011. The influence of zinc and copper on the latency period for feeding and the food uptake in common carp *Cyprinus carpio* L. // *Aquat. Toxicol.* V. 102. № 1–2. P. 73–78. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.12.018>
- Kuz'mina V.V.* 2018. Feeding behavior of fish. Influence of light deprivation on the effects of serotonin in carp *Cyprinus carpio* L. // *Adv. Biol. Earth Sci.* V. 3. № 2. P. 101–106.
- Le Bail P.Y., Boeuf G.* 1997. What hormones may regulate food intake in fish? // *Aquat. Liv. Resour.* V. 10. P. 371–379. <https://doi.org/10.1051/alr:1997041>
- Lepage O., Larson E.T., Mayer I., Winberg S.* 2005. Tryptophan affects both gastrointestinal melatonin production and interrenal activity in stressed and nonstressed rainbow trout // *J. Pineal Res.* V. 38. P. 264–271. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2004.00201.x>
- Lopez-Olmeda J.F., Madrid J.A., Sanchez Vazquez F.J.* 2006. Melatonin effects on food intake and activity rhythms in two fish species with different activity patterns: diurnal (goldfish) and nocturnal (tench) // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 144A. № 2. P. 180–187. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.02.031>
- Maitra S.K., Seth M., Chatteraj A.* 2006. Photoperiod, pineal photoreceptors and melatonin as the signal of photoperiod in the regulation of reproduction in fish // *J. Endocrinol. Reprod.* V. 10. № 2. P. 73–87.
- Maitra S.K., Mukherjee S., Hasan K.N.* 2015. Melatonin: endogenous sources and role in the regulation of fish reproduction // *Indoleamines: sources, role in biological processes and health effects* / Ed. Catalá Á. N.Y.: Nova Sci. Publ. Inc. P. 43–77.
- Mardones O., Devia E., Labbé B.S. et al.* 2018. Effect of L-tryptophan and melatonin supplementation on the sero-

- tonin gastrointestinal content and digestive enzymatic activity for *Salmo salar* and *Oncorhynchus kisutch* // *Aquaculture*. V. 482. P. 203–210.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.10.003>
- Mondal P., Hasan K.N., Pal P.K., Maitra S.K. 2017. Influences of exogenous melatonin on the oocyte growth and oxidative status of ovary during different reproductive phases of an annual cycle in carp *Catla catla* // *Triogenology*. V. 87. № 1. P. 349–359.
<https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2016.09.021>
- Mukherjee S., Maitra S.K. 2015. Gut melatonin in vertebrates: chronobiology and physiology // *Front Endocrinol*. V. 6. Article 112.
<https://doi.org/10.3389/fendo.2015.00112>
- Mukherjee S., Moniruzzaman M., Maitra S.K. 2014. Daily and seasonal profiles of gut melatonin and their temporal relationship with pineal and serum melatonin in carp *Catla catla* under natural photo-thermal conditions // *Biol. Rhythm Res*. V. 45. P. 301–315.
<https://doi.org/10.1080/09291016.2013.817139>
- Mylonas C.C., Fostier A., Zanuy S. 2009. Broodstock management and hormonal manipulations of fish reproduction // *Gen. Comp. Endocrinol*. V. 5. № 3. P. 516–534.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.03.007>
- Ngasainao M.R., Lukram I.M. 2016. A review on melatonin and its prospects in fish // *Res. Rev. J. Zool. Sci*. V. 4. № 3. P. 34–41
- Panchal R., Rani S., Poonam, Manju. 2018. A comparative study of growth, metabolism and digestive enzyme activities of pinealectomized and non-pinealectomized catfish (*Heteropneustes fossilis*) // *Int. J. Zool. Appl. Biosci*. V. 3. № 2. P. 239–244.
<https://doi.org/10.5281/zenodo.1314522>
- Piccinetti C.C., Migliarini B., Olivotto I. et al. 2010a. Appetite regulation: the central role of melatonin in *Danio rerio* // *Hormon. Behav*. V. 58. P. 780–785.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2010.07.013>
- Piccinetti C.C., Migliarini B., Petrosino S. et al. 2010b. Anandamide and AM251, via water, modulate food intake at central and peripheral level in fish // *Gen. Comp. Endocrinol*. V. 166. № 2. P. 259–267.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.09.017>
- Piccinetti C.C., Migliarini B., Olivotto I. et al. 2013. Melatonin and peripheral circuitries: insights on appetite and metabolism in *Danio rerio* // *Zebrafish*. V. 10. № 3. P. 275–282.
<https://doi.org/10.1089/zeb.2012.0844>
- Pinillos M.L., De Pedro N., Alonso-Gomez A.L. et al. 2001. Food intake inhibition by melatonin in goldfish (*Carassius auratus*) // *Physiol. Behav*. V. 72. P. 629–634.
[https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(00\)00399-1](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(00)00399-1)
- Popek W., Luszczek-Trojnar E., Drog-Kozak E. et al. 2006. Effect of melatonin on dopamine secretion in the hypothalamus of mature female common carp, *Cyprinus carpio* L. // *Acta Ichthyol. Piscat*. V. 36. P. 134–141
- Rubio V.C., Sánchez-Vázquez F.J., Madrid J.A. 2004. Oral administration of melatonin reduces food intake and modifies macronutrient selection in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.) // *J. Pineal Res*. V. 37. № 1. P. 42–47.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2004.00134.x>
- Sébert M.E., Legros C., Weltzien F.A. et al. 2008. Melatonin activates brain dopaminergic systems in the eel with an inhibitory impact on reproductive function // *J. Neuroendocrinol*. V. 20. P. 917–929.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2826.2008.01744.x>
- Servili A., Herrera-Pérez P., del Carmen Rendón M., Muñoz-Cueto J.A. 2013. Melatonin Inhibits GnRH-1, GnRH-3 and GnRH Receptor Expression in the Brain of the European Sea Bass, *Dicentrarchus labrax* // *Int. J. Mol. Sci*. V. 14. № 4. P. 7603–7616.
<https://doi.org/10.3390/ijms14047603>
- Velarde E., Alonso-Gómez A.L., Azpeleta C. et al. 2011. Melatonin effects on gut motility are independent of the relaxation mediated by the nitergic system in the goldfish // *Comp. Biochem. Physiol*. V. 159A. № 4. P. 367–371.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.01.024>
- Vera L.M., De Pedro N., Gómez-Milán E. et al. 2007. Feeding entrainment of locomotor activity rhythms, digestive enzymes and neuroendocrine factors in goldfish // *Physiol. Behav*. V. 90. P. 518–524.
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.10.017>
- Zhdanova I.V. 2011. Sleep and its regulation in zebrafish // *Rev. Neurosci*. V. 22. P. 27–36.
<https://doi.org/10.1515/RNS.2011.005>
- Zhdanova I.V., Wang S.Y., Leclair O.U., Danilova N.P. 2001. Melatonin promotes sleep-like state in zebrafish // *Brain Res*. V. 903. P. 263–268.
[https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(01\)02444-1](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(01)02444-1)
- Zhdanova I.V., Geiger D.A., Schwagerl A.L. et al. 2002. Melatonin promotes sleep in three species of diurnal nonhuman primates // *Physiol. Behav*. V. 75. P. 523–529.
[https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(02\)00654-6](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(02)00654-6)

УДК 597.586.2.591.4/9.

О НАХОЖДЕНИИ МОЛОДИ БЕЛЬДЮГОВОЙ РЫБЫ *LYCODAPUS DERMATINUS* (ZOARCIDAE) В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ КАМЧАТКИ

© 2020 г. Д. Я. Саушкина¹ *, Ю. К. Курбанов¹

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

*E-mail: melnik.d.y@kamniro.ru

Поступила в редакцию 27.11.2019 г.

После доработки 19.12.2019 г.

Принята к публикации 20.12.2019 г.

Приводятся данные об обнаружении молоди редкого вида семейства бельдюговых *Lycodapus dermatinus*. Описываются пластические и меристические признаки, особенности расположения зубов и сейсмодатчик сенсорная система головы.

Ключевые слова: *Lycodapus dermatinus*, морфология, прикамчатские воды.

DOI: 10.31857/S0042875220050112

Семейство бельдюговых (Zoarcidae) является одной из наиболее разнообразных в систематическом отношении групп рыб. В российских водах, согласно одной из последних ревизий (Парин и др., 2014), обитают около 140 видов из 25 родов. Несмотря на то что в последнее время проявляется повышенное внимание к их изучению, большинство работ посвящено лишь наиболее массовым видам данного семейства (Токранов, Орлов, 2002; Баланов и др., 2004; Бадаев, Баланов, 2006; Stevenson, Sheiko, 2009; Савельев, 2011). Также довольно скудна и ограничена информация по описанию их личинок и молоди (Matarese et al., 1989; Григорьев, 2007; Соколовский, Соколовская, 2008; Воскобойникова и др., 2012), в том числе рыб рода *Lycodapus*.

По современным представлениям род *Lycodapus* включает 13 видов; в дальневосточных водах России встречаются восемь из них — *L. derjugini*, *L. endemoscotus*, *L. fierasfer*, *L. leptus*, *L. microchir*, *L. parviceps*, *L. poecilus* и *L. psarostomatus* (Таранец, 1937; Андрияшев, 1939; Шмидт, 1950; Фёдоров, 1973а, 1973б, 2000; Peden, Anderson, 1978, 1981; Anderson, 1994; Борец, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Баланов, 2003а, 2003б; Anderson, Fedorov, 2004; Парин и др., 2014).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В мае 2018 г. при выполнении ихтиопланктонной съёмки в Кроноцком заливе в координатах 54°23'8" с.ш. 161°27'9" в.д. в улове ихтиопланктонной сети ИКС-80 (газ № 14, площадь входного отверстия 0.5 м²) с глубины 350 м был обнаружен

ранее не встречавшийся в северо-западной части Тихого океана представитель рода *Lycodapus* — *L. dermatinus*. Он является мезобентальным видом, обитающим на глубине 165–1370 м в восточной части Тихого океана от зал. Аляска до Перу (Peden, Anderson, 1978; Mecklenburg et al., 2002; Robertson et al., 2017).

Пойманный экземпляр *L. dermatinus* (рис. 1), имевший полную длину (TL) 46.2 мм и стандартную (SL) — 44.8 мм, был зафиксирован в 4%-ном формалине. Дальнейшую камеральную обработку проводили с использованием бинокулярного стереоскопического микроскопа Микромед МС-2 ZOOM при увеличении ×1. При идентификации видовой принадлежности руководствовались работами Педена и Андерсона (Peden, Anderson, 1978, 1981). Ниже приводится описание молоди данного вида, впервые обнаруженного в дальневосточных водах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тело вытянутое и сжатое с боков. Хвостовой стебель сравнительно длинный и тонкий. Хвостовой плавник слегка закруглённый, слит со спинным и анальным. Брюшные плавники отсутствуют. Грудные плавники на конце округлые, небольшие — 4.1 раза в SL; число лучей 6. Профиль головы между рылом и затылком слегка вогнут. Глаза маленькие, не выступающие над верхним профилем головы. Их диаметр укладывается 5.4 раза в длину головы. Рот конечный, со слегка наклонённой вниз челюстью. Задний край верхней челюсти доходит до вертикали, проходящей через

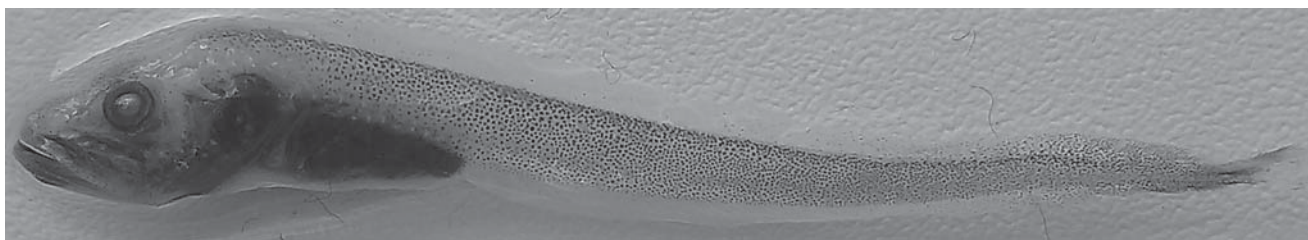


Рис. 1. *Lycodapus dermatinus*, TL 46.2 мм.

середину глаза. Нижняя челюсть немного выступает над верхней, симфизальный бугорок присутствует. Жаберные отверстия большие: их нижний край находится на вертикали середины глаза, а верхний — выше основания грудных плавников. Педен и Андерсон (Peden, Anderson, 1978) выделяют две группы видов рода *Lycodapus* — длинно- и короткотычинковые, которые различаются размерами и конфигурацией жаберных тычинок. К первой группе относятся *L. fierasfer*, *L. australis*, *L. derjugini* и *L. dermatinus*. У рассматриваемого вида жаберных тычинок 10; на конце они закруглённые, в то время как у остальных заострены. Кожный покров тонкий и прозрачный. Через него хорошо рассматривается мускулатура тела и мозг. Ноздри трубчатой формы, короткие.

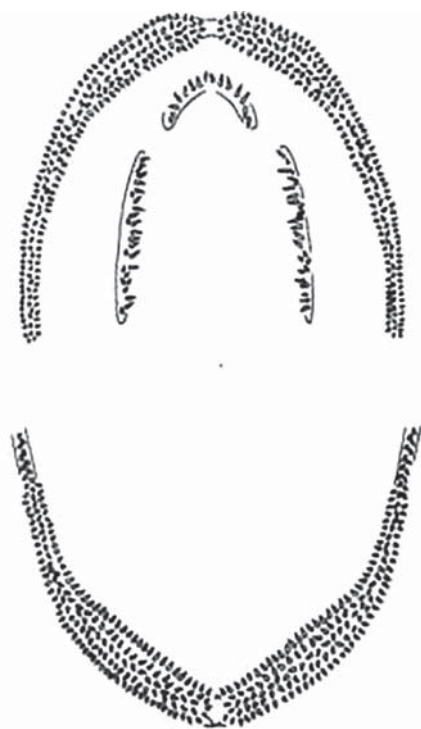


Рис. 2. Расположение зубов у *Lycodapus dermatinus* (по: Peden, Anderson, 1978).

Зубы мелкие, многочисленные (рис. 2). К сожалению, предоставить фотографии челюсти пойманного малька *L. dermatinus* не представляется возможным в связи с его маленькими размерами. На обеих челюстях зубы расположены примерно в четыре ряда, которые в конце сужаются до двух—трёх. На верхней челюсти они разделены еле заметным промежутком. На сошнике и нёбных костях также имеются зубы, которые расположены в один ряд. Сошниковых зубов восемь, они более крупные. На нёбных костях зубов по четыре с каждой стороны. Например, ликодоног Дерюгина, который, как и *L. dermatinus*, относится к длиннотычинковым видам, отличается от последнего меньшим числом зубов на нёбных костях и полным их отсутствием на сошнике. У рыб рода *Lycodapus* половой диморфизм выражен в том, что самцы имеют на обеих челюстях и сошнике клыковидные зубы, в то время как у самок они мелкие (Peden, Anderson, 1978). У рассматриваемого экземпляра зубы небольшие, что указывает о его принадлежности к самкам.

Сейсмочувствительная система головы (рис. 3) представлена в виде каналов, которые открываются ноздревидными порами, и системой свободных невромастов. В преоперкулярном (предкрышечном) и мандибулярном (нижнечелюстном) каналах по три поры (рис. 3б, 3в). В надглазничном канале две пары пор: заглазничные расположены за верхним краем орбиты (рис. 3г), а предглазничные — за ноздрями (рис. 3а). Присутствует также непарная межглазничная пора. Носовых пор по одной с каждой стороны. Вдоль всех головных каналов, основания спинного плавника и вокруг ноздрей расположены свободные невромасты. На голове они наиболее многочисленны над каналами, которые не открываются ноздревидными порами — затылочные, подглазничные и заглазничные. Боковая линия медиолатеральная (т.е. начинающаяся от верхней части жаберной крышки до конца хвоста вдоль середины тела), состоящая только из свободных невромастов.

Прижизненная окраска неизвестна. После фиксации основной фон тела жёлто-коричневый. Низ головы, межглазничное пространство, жаберная крышка, обе челюсти и брюхо серо-чёрные. На теле имеются меланофоры коричневого цвета; они

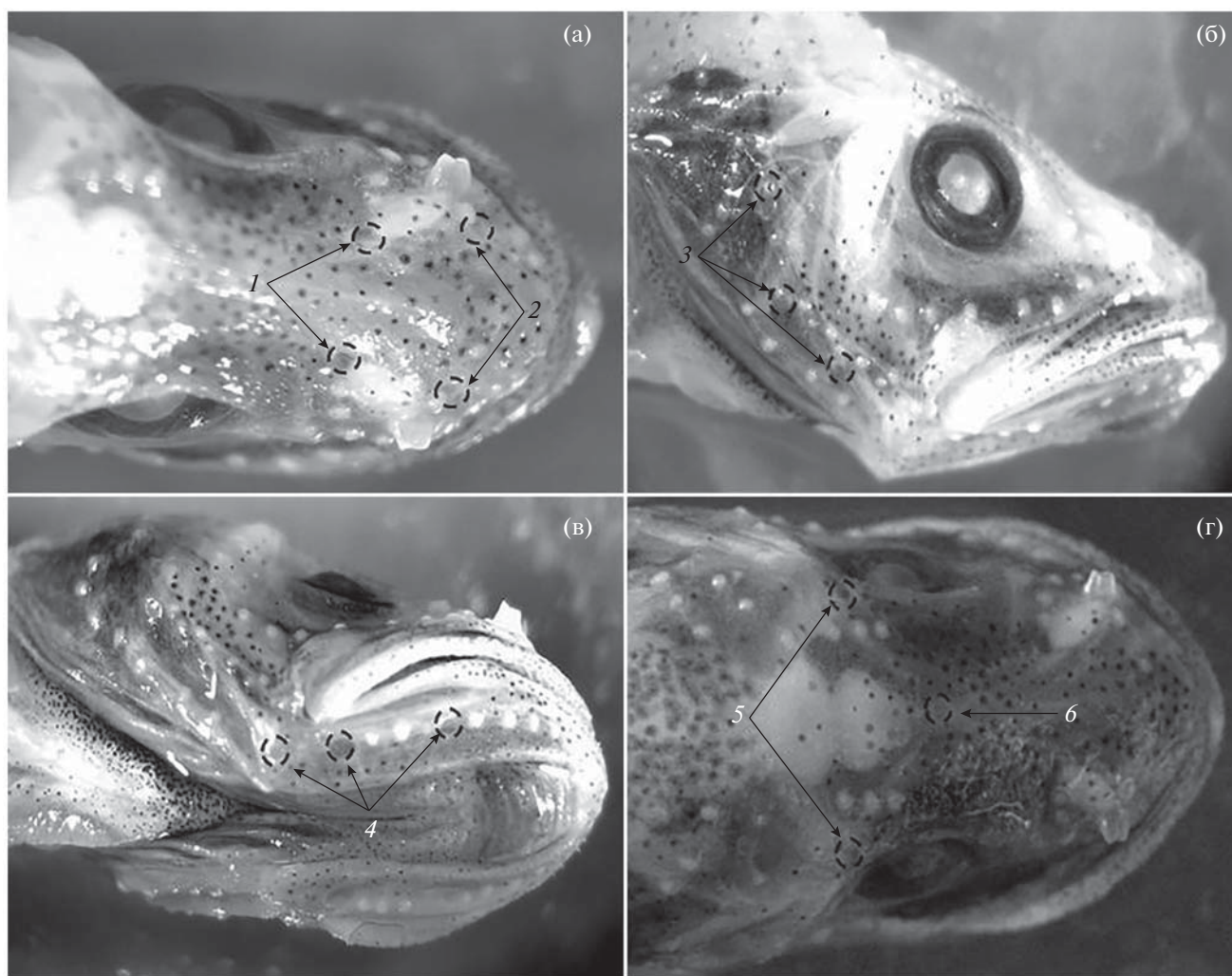


Рис. 3. Расположение пор сейсмосенсорной системы на голове *Lycodapus dermatinus*: а – предглазничные (1) и носовые (2), б – предкрышечные (3), в – нижнечелюстные (4), г – заглазничные (5) и межглазничная (6).

также расположены на рыле, предкрышках, обеих челюстях, подбородочных гребнях и на лучах плавников ближе к задней части тела. Это единственный представитель среди длиннотычковых видов, у которого на коже имеются меланофоры.

Некоторые измерения, в мм: длина головы до заднего края жаберной крышки 9.7; длина тела до вертикали, проходящей через анус, 15.8; высота головы 5.8, межглазничное расстояние 2.7, горизонтальный диаметр глаза 1.8, антедорсальное расстояние 7.9, антеанальное расстояние 14.8, длина основания спинного плавника 36.4, то же анального плавника 28.7, высота основания грудного плавника 0.9, длина грудного плавника 1.1.

Русскоязычное название для *L. dermatinus* отсутствует, в английском названии вида (looseskin eelrout) определение переводится как дряблая кожа,

что отражает его внешний вид, поэтому мы предлагаем называть его дряблокожий ликодоног.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 187 с.
- Бадаев О.З., Баланов А.А. 2006. Некоторые данные по биологии ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 122–135.
- Баланов А.А. 2003а. Дополнения к иктиофауне материкового склона юго-восточного Сахалина (Охотское море) // Вопр. иктиологии. Т. 43 № 1. С. 132–135.
- Баланов А.А. 2003б. Дополнения к иктиофауне юго-восточной части Охотского моря // Там же. Т. 43 № 4. С. 565–567.
- Баланов А.А., Земнухов В.В., Иванов О.А. 2004. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lu-*

- codes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) на материковом склоне Охотского моря // Биология моря. Т. 30. № 4. С. 279–288.
- Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Голубова Е.Ю. 2012. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря // Исследования фауны морей. Т. 68 (76). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 106 с.
- Григорьев С.С. 2007. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоёмы): атлас-определитель. Владивосток: Дальнаука, 331 с.
- 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. 2011. Фауна Lycodinae (Zoarcidae, Perciformes) Японского моря: таксономический состав, распределение, биология, история формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 20 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 224 с.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополового *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликоидов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Фёдоров В.В. 1973а. Ихтиофауна материкового склона Берингова моря и некоторые аспекты её происхождения и формирования // Изв. ТИНРО. Т. 87. С. 3–41.
- Фёдоров В.В. 1973б. Список рыб Берингова моря // Там же. Т. 87. С. 42–71.
- Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районов Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных 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. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. V. 60. 120 p.
- Anderson M.E., Fedorov V.V. 2004. Family Zoarcidae Swainson 1839 eelpouts // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fishes. V. 34. P. 1–58.
- Matarese A.C., Kendall A.W.Jr., Blood D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes // US Dept. Commer. NOAA Tech. Rept. NMFS 80. 652 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Peden A.E., Anderson M.E. 1978. A systematic review of the fish genus *Lycodapus* (Zoarcidae) with descriptions of two new species // Can. J. Zool. V. 56. № 9. P. 1925–1961. <https://doi.org/10.1139/z78-262>
- Peden A.E., Anderson M.E. 1981. *Lycodapus* (Pisces: Zoarcidae) of Eastern Bering Sea and nearby Pacific Ocean, with three new species and revised key to the species // Ibid. V. 59. № 4. P. 667–678. <https://doi.org/10.1139/z81-096>
- Robertson D.R., Angulo A., Baldwin C.C. et al. 2017. Deep-water bony fishes collected by the B/O Miguel Oliver on the shelf edge of Pacific Central America: an annotated, illustrated and DNA-barcoded checklist. Auckland: Magnolia Press, 125 p.
- Stevenson D.E., Sheiko B.A. 2009. Clarification of the *Lycodes diapterus* species complex (Perciformes: Zoarcidae), with comments on the subgenus *Furcimanus* // Copeia. № 1. P. 125–137. <https://doi.org/10.1643/CI-08-069>

НАХОДКИ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* НА ЮГЕ ДАЛЬНОГО ВОСТОКА: К ВОПРОСУ ОБ АРЕАЛЕ ВИДА В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

© 2020 г. А. Л. Антонов¹, К. В. Кузицин², *, И. В. Костомарова³

¹Институт водных и экологических проблем Дальневосточного отделения РАН – ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск, Россия

²Московский государственный университет, Москва, Россия

³Государственный природный заповедник “Ботчинский”, Советская Гавань, Хабаровский край, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.2019 г.

После доработки 09.12.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

Сообщается о поимке 23.05.2018 г. половозрелого самца микижи *Parasalmo mykiss* в устье р. Матвеевка (приток р. Ботчи, материковое побережье Татарского пролива). Обобщены данные о случаях отлова особей этого вида в реках бассейнов Японского и Охотского морей. Обсуждаются возможные причины проникновения микижи в р. Ботчи.

Ключевые слова: микижа *Parasalmo mykiss*, южная граница ареала, Приморье.

DOI: 10.31857/S004287522005001X

Микижа *Parasalmo mykiss* имеет обширный репродуктивный ареал в Северной Америке от Аляски до Калифорнии (Behnke, 1992, 2002), но в Азии он приурочен в основном к водоёмам Камчатки (Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001). Известна также удалённая краевая пресноводная популяция на Шантарских о-вах в Охотском море (Алексеев, Свириденко, 1985; Груздева и др., 2015). В литературе имеется ряд указаний, что единичные экземпляры микижи изредка попадают в реки материкового побережья Охотского моря (Берг, 1948), лимане Амура, в реках Приморского края и в р. Саранная на о-ве Беринга (Гребницкий, 1897; Суворов, 1912 – цит. по: Берг, 1948; Кагановский, 1949; Савваитова, Максимов, 1967; Золотухин, 2002). Однако подавляющее большинство таких находок относятся к 1940–1960-м гг., при этом нет свидетельств о существовании самовоспроизводящихся популяций за пределами Камчатки и Шантарских о-вов.

Микижа – пластичный и легко адаптирующийся к разнообразным местным условиям вид, быстро формирующий систему локальных адаптаций, особую генетическую и популяционную структуру (Behnke, 2002; Sloat et al., 2014), что делает её одним из наиболее эффективных потенциально инвазивных видов, особенно в связи с масштабными изменениями климата (Quinn, Myers, 2004; Satterthwaite et al., 2009; Benjamin et al.,

2013). В конце XX–начале XXI вв. стало накапливаться всё больше сообщений о поимках микижи на юге Дальнего Востока. В связи с этим целью настоящего сообщения является обобщение имеющейся информации по поимкам микижи в этом регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Впервые о поимке одного экземпляра микижи (“камчатской сёмги”) в лимане Амура упоминает Берг (1948): “30 сентября 1938 г. в южной части Амурского лимана, у мыса Джаоре была отловлена половозрелая самка (вес 4470 г, длина по Смитту (*FL*) 68.3 см; стадия зрелости III, плодовитость 8200 икринок, возраст 6+)” (Кагановский, 1949. С. 200–201). Позже об этой находке сообщил и Никольский (1956); по его мнению, эта особь должна была метать икру весной 1939 г. После этих сообщений последовал длительный перерыв, когда о поимках микижи в Амурском лимане, в реках Приморья и Сахалина не сообщалось вовсе. Новые свидетельства о нахождении микижи в открытой части Японского моря появились только в конце XX века. Так, в 1990-е гг. во время морского промысла тихоокеанских лососей были добыты 3 экз. этого вида в северо-западной и центральной частях Японского моря. В июне 1996 г. в точке с координатами 43°26′ с.ш. и 136°57′ в.д. была отловлена самка, предположи-

тельно сбежавшая с рыбоводного завода Южной Кореи или Японии (Золотухин, Романов, 1998); 24.05.1998 г. в точке с координатами 41°43' с.ш. 135°55' в.д. была поймана микижа с абсолютной длиной (*TL*) 57.0 см, а 17.05.2000 г. в точке с координатами 41°34' с.ш. 135°21' в.д. — немного более крупная особь *FL* 61.5 см и массой 2850 г (Барабанщиков, 2014). В XXI в. стали поступать сведения о находении микижи в реках бассейна Японского моря, впадающих в Уссурийский залив на юге Приморского края. Так, осенью 2012 г. в устье р. Артёмовка был пойман половозрелый самец с выраженным брачным нарядом, а весной 2013 г. в реках Шкотовка и Суходол — несколько неполовозрелых особей микижи массой ~ 300 г (Барабанщиков, 2014).

Южнее Амурского лимана, на материковом побережье Татарского пролива, до настоящего времени был известен всего один случай отлова микижи — две особи в брачном наряде были пойманы 09.05.1999 г. ставной сетью в устье р. Тумнин (Золотухин, 2002). Вероятно, об этой же находке упоминается и в статье Алексева с соавторами (2004). Устье р. Тумнин находится на 450 км южнее м. Джаоре, где была поймана проходная микижа в 1938 г. (Кагановский, 1949; Никольский, 1956).

В нашем распоряжении имеется ещё одно свидетельство о находке микижи на материковом побережье Татарского пролива. Она была поймана 23.05.2018 г. рыболовом-любителем В.А. Косоговским на учебную снасть в устье р. Матвеевка близ пос. Гроссевичи (Советско-Гаванский район Хабаровского края), примерно в 200 км южнее устья р. Тумнин и почти на 1000 км севернее Уссурийского залива, в 12 км от границы Ботчинского государственного природного заповедника. Координаты места отлова 47°58'52" с.ш. 139°31'53" в.д. (рис. 1). Ранее какой-либо информации о встречах этого вида в р. Ботчи и в целом в Советско-Гаванском районе не поступало.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Это был половозрелый самец (*TL* 78 см, масса 5.5 кг, половые железы V стадии зрелости) с выраженным брачным нарядом (рис. 2). Спина зеленовато-оливкового цвета, на боках тела и жаберных крышках розовая полоса, низ головы, жаберные лучи и нижняя челюсть светлые, брюхо серое. Пятна на спине округлые или овальные, редкие, они не доходят до боковой линии, в передней части тела пятна X-образные и далеко не заходят ниже боковой линии. Грудные, брюшные и анальный плавники бурые с красным оттенком. Жировой плавник серый, неокаймлённый, с размытыми тёмными пятнами. Хвост тёмно-серый, на нём правильные ряды тёмных пятен, средние лучи хвостового плавника блёклого серебристого оттенка, нижние неветвистые лучи светлые, хорошо отличимые от остальной части хвоста, на них нет тёмных пятен.

По длине и пропорциям тела и окраске выловленный самец в полной мере соответствует описанию проходной микижи (Савваитова и др., 1973; Behnke, 1992, 2002; Павлов и др., 2001; Черешнев и др., 2002; Дорофеева, 2003) и с высокой долей вероятности является проходным.

Река Матвеевка имеет длину ~ 13 км, берёт начало на юго-западном склоне горы Еловая (610 м; восточные отроги хребта Сихотэ-Алинь), впадает слева в эстуарий (лиман) р. Ботчи примерно в 200 м от его выхода в б. Гроссевичи. На большей части р. Матвеевка представляет собой типичный для побережья Татарского пролива малый горный водоток. Лишь на самом нижнем участке (~2 км) на приморской равнине она меандрирует и имеет медленное течение. Русло на этом участке распадается на несколько протоков, дно сложено галькой и гравием; долина заболоченная, с участками тундроподобной растительности (“марь”). Левый рукав лимана р. Ботчи, куда впадает р. Матвеевка, имеет почти прямое русло с галечным дном и берегами (длина ~ 600 м, ширина до 100 м, глубина ~2 м); вода в нём солоноватая; выражены невысокие приливы и отливы. В р. Ботчи, бо́льшая часть бассейна которой входит в состав Ботчинского заповедника, обитают более 20 видов рыб (Аднагулов, Олейников, 2011); наиболее обычны горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, сима *O. masou*, южная мальма *Salvelinus curilus*, кунджа *S. leucomaenis*, краснопёрки *Tribolodon* spp., подкаменщики *Cottus* spp.; встречаются сахалинский таймень *Parahucho perryi* и жёлтопятнистый хариус *Thymallus flavomaculatus*. В р. Матвеевка видовой состав беднее — здесь нет кеты, хариуса, тайменя.

Кроме этого, известно о ещё одной находке микижи в южной части Амурского лимана: в октябре 2001 г. шесть крупных половозрелых особей микижи, всего вероятнее, проходных, были обнаружены в улове рыболова в низовьях р. Чоме (~40 км к югу от м. Джаоре). Эти экземпляры имели более яркую окраску, более высокое тело и более крупные размеры, чем рыбы шантарской популяции (личное сообщение В.Б. Козловского¹).

Таким образом, можно заключить, что в начале XXI в. участились поимки микижи в реках Татарского пролива, Амурского лимана и юга Приморья. При этом если в середине XX века поимки половозрелых рыб отмечались только в осеннее время, то сейчас они регистрируются и осенью, и весной, причём в весеннее время отмечены крупные проходные половозрелые производители. Причины появления микижи в южной части Дальневосточного региона России не ясны. Некоторые авторы связывают появление

¹ Бывший руководитель комитета по экологии Николаевского района Хабаровского края, несколько лет работал на о-ве Большой Шантар и хорошо знает микижу из рек этого острова.

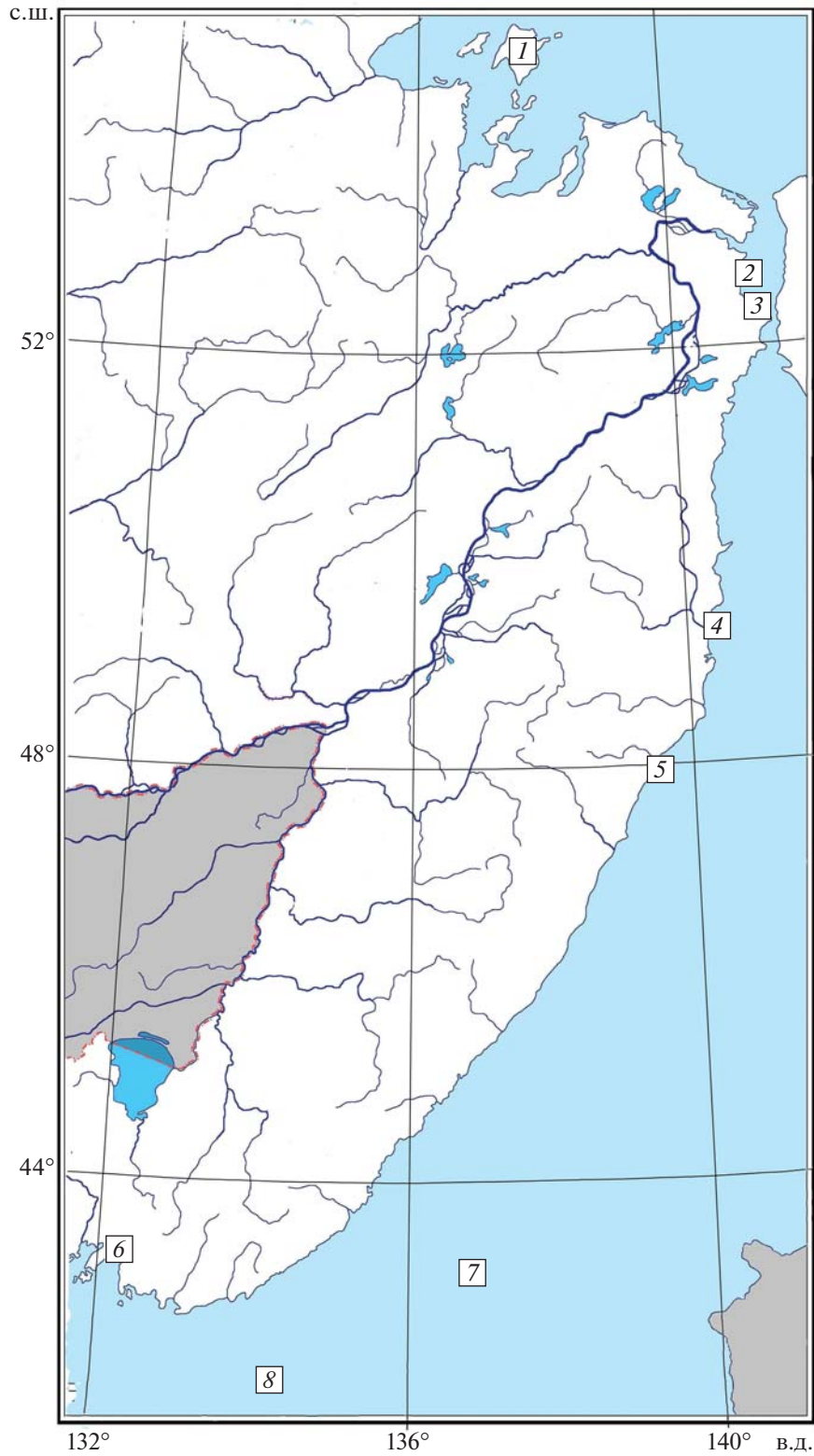


Рис. 1. Места обитания и поимок микижи *Parasalmo mykiss* на юге Дальнего Востока: 1 – о. Большой Шантар; 2 – Амурский лиман, м. Джаоре; 3 – низовья р. Чоме, бассейн лимана Амура; 4 – устье р. Тумнин, 5 – р. Матвеевка, 6 – реки Уссурийского залива; 7 – Японское море, июнь 1996 г.; 8 – Японское море, май 1998 и 2000 гг.



Рис. 2. Проходная микижа *Parasalmo mykiss* р. Ботчи (поймана 23 мая 2018 г. в устье р. Матвеевка), абсолютная длина тела 78 см, масса тела 5.5 кг, самец, половые железы V стадии зрелости (фото В.А. Косоговского).

микижи в реках Южного Приморья с активным развитием марикультуры радужной форели в Японии, Южной Корее и Китае, а начиная с 2005 г. и в России (Барабанщиков, 2014). По мнению этого автора, обнаруженные в реках Уссурийского залива особи микижи могут иметь заводское происхождение². Известно, что в Китае и Южной Корее, где этот вид давно является объектом аквакультуры, он как инвазивный отмечен в реках на побережье Жёлтого моря (Lutaenko et al., 2013). Кроме того, не исключена и нелегальная интродукция искусственной радужной форели (Барабанщиков, 2014). Тем не менее исключать инвазию искусственно выращенных рыб нельзя, так как есть указание на поимку в 2018 г. микижи на северо-восточном побережье Сахалина в р. Лангери (Кириллова, Кириллов, 2019), хотя ранее её на Сахалине не обнаруживали (Dyldin, Orlov, 2016). Микижа, пойманная в р. Лангери, имела облик, характерный для резидентных особей или рыб садкового выращивания (Е.А. Кириллова, личное сообщение и фотография). В то же время особи, обнаруженные в реках материкового побережья Татарского пролива и лимана Амура, в отличие от рыб из Японского моря и рек Уссурийского залива имеют иные размеры, пропорции тела и окраску, всего вероятнее, принадлежат к проходной форме и не связаны с распространением искусственно выращенной радужной форели. В Хабаровском крае микижу несколько лет выращивают на Анюйском

лососёвом рыбноводном заводе (от устья Амура вверх > 700 км); но, по сообщению директора завода А.В. Романова, “убегание” рыб с завода исключено; другие рыбноводные заводы удалены на значительное расстояние от мест находок. Также маловероятным представляется стрейнг микижи из популяции Шантарских о-вов, в которой отсутствуют типично-проходные особи (Груздева и др., 2015). В связи с этим нельзя исключить, что поимки проходной микижи в реках материкового побережья Татарского пролива и лимана Амура могут быть связаны с существованием малых природных популяций в некоторых реках региона.

Одним из необходимых факторов существования популяции микижи в азиатской части репродуктивного ареала является наличие тундровых притоков или тундровых участков рек, где в весеннее время складывается благоприятный температурный режим, необходимый для успешного нереста и инкубации икры (Савваитова и др., 1975; Кузищин и др., 2008; Павлов и др., 2008). Именно в таких реках – Оленьей и Средней – существуют небольшие популяции микижи на о-ве Большой Шантар (Груздева и др., 2015). Реки тундрового типа встречаются и южнее, в том числе к югу от Амурского лимана. В низовьях рек Тумнин и Ботчи есть участки марей – тундроподобных заболоченных ландшафтов с покровом из сфагновых мхов и вересковых кустарников; перед впадением в море образуются спокойные участки и лиманы, что делает вероятным воспроизводство и устойчивое существование микижи в этих реках.

² В частности, с Рязановского экспериментального рыбноводного завода, расположенного в 100 км южнее устьев рек Артёмовка, Шкотовка и Суходол.

Не исключено также, что возникновение и существование малых популяций микижи в реках материкового побережья Татарского пролива может быть обусловлено крупномасштабными климатическими изменениями в Северной Пацифике. В последние 80–90 лет в регионе было несколько климатических сдвигов, оказавших влияние на структуру океанических экосистем (Mantua, Hare, 2002; Overland et al., 2008; Заволокин, 2015). В конце XX–начале XXI вв. произошло повышение температуры воды по всей северной части Тихого океана, что привело, в частности, к смещению в северном направлении нагульной части ареала почти всех видов лососей, особенно в западной части Тихого океана (Welch et al., 2000; Myers et al., 2007, 2016; Irvine et al., 2009; Abdul-Aziz et al., 2011). В связи с этим представляется вероятным, что на фоне устойчивого роста температуры поверхностных морских вод зона нагула и пути миграций азиатской проходной микижи Камчатки также могли измениться. Часть проходной микижи Камчатки нагуливается и зимует в районе южных Курильских о-вов (Коваленко и др., 2005). Поэтому не исключено, что с конца XX в. в результате изменений температурного режима прикурильских вод и южной части Охотского моря произошло расширение зоны зимнего нагула проходной микижи в этих районах и больше рыб стало зимовать тут, не уходя далеко в Тихий океан. В связи с этим есть вероятность того, что часть проходной микижи могла и может попадать в прибрежные материковые районы, заходить в реки и основывать новые природные популяции. Тем самым в начале XXI в. может иметь место проникновение микижи в новые места обитания, вызванное естественными причинами — крупномасштабными сдвигами климата, прежде всего, за счёт расширения зоны зимнего нагула в южной части Охотского моря.

Однако не исключена и другая ситуация: популяции микижи в реках Северного Приморья, как и на Шантарских о-вах, являются древним реликтом, сохранившимся в пределах более широкого плейстоценового ареала, включавшего Приморье и низовья Амура (Алексеев и др., 2004; Груздева и др., 2015). Возможно, популяции микижи в этом районе существовали в течение всего последнего ледникового периода, но находились на крайне низком уровне численности. А в настоящее время, когда наблюдается потепление поверхностных вод Северной Пацифики, эти популяции, особенно их проходная компонента, оказались в более благоприятной ситуации и наращивают численность.

Полученный материал позволяет предполагать, что в экосистемах и рыбных сообществах рек Северного Приморья могут произойти изменения, связанные с появлением и/или ростом численности в них локальных малых популяций микижи. Происхождение и филогенетические отношения

особей из рек юга Дальнего Востока, камчатских и шантарской популяций неясны; для выяснения ситуации необходим дальнейший мониторинг и установление родственных отношений разных географических группировок с помощью молекулярно-генетических методов. Кроме того, необходимы дальнейшие исследования особенностей распространения и биологии микижи в рыбных сообществах рек лимана Амура и Северного Приморья.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность жителю пос. Гросевичи В.А. Косоховскому за информацию и фото микижи; В.В. Бойко, А.Ю. Олейникову и М.Б. Скопцу (ИБПС ДВО РАН) — за фото рыб из р. Средняя (Большой Шантар); В.Б. Козловскому — за информацию о поимке микижи в р. Чоме, а также Е.В. Барабанщикову (ТИНРО) за информацию и консультации по разведению микижи в бассейне Японского моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аднагулов Э.В., Олейников А.Ю. 2011. Список позвоночных животных заповедника “Ботчинский” и его охранной зоны // Амур. зоол. журн. Т. 3. № 1. С. 88–99.
- Алексеев С.С., Свириденко М.А. 1985. Микижа *Salmo mykiss* Walbaum (Salmonidae) Шантарских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 68–73.
- Алексеев С.С., Груздева М.А., Скопец М.Б. 2004. Ихтиофауна Шантарских островов // Там же. Т. 44. № 1. С. 42–58.
- Барабанщиков Е.И. 2014. О поимках микижи *Parasalmo mykiss* на юге Приморского края // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 188–190.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Груздева М. А., Пичугин М. Ю., Кузищин К. В. и др. 2015. Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (Salmoniformes: Salmonidae) Шантарских островов: структура популяций, фенетическое и генетическое разнообразие // Биология моря. Т. 41. № 6. С. 403–417.
- Дорофеева Е.А. 2003. *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) — микижа // Атлас пресноводных рыб России. Т. 1 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука. С. 92–95.
- Заволокин А.В. 2015. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.
- Золотухин С.Ф. 2002. Анадромные рыбы российского материкового побережья Японского моря и современный статус их численности // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 801–818.
- Золотухин С.Ф., Романов Н.С. 1998. Случай поимки тихоокеанской форели *Parasalmo mykiss* в Японском море в экономической зоне России // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 418–419.
- Кагановский А.Г. 1949. О нахождении семги *Salmo peshinensis* Pallas в Амурском лимане // Изв. ТИНРО. Т. 31. С. 200–201.

- Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2019. Современный состав ихтиофауны р. Лангери (северо-восток о-ва Сахалин) // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 8. С. 39.
- Коваленко С.А., Шубин А.О., Немчинова И.А. 2005. Распределение и биологическая характеристика микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) в прикурильских водах Тихого океана и в Охотском море // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 70–80.
- Кузицин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // Там же. Т. 48. № 1. С. 50–61.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососевых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 42–49.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1967. К систематике камчатской микижи *Salmo mykiss* Walbaum // Вестн. МГУ. Сер. биол. № 4. С. 14–24.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во ВоронежГУ, 120 с.
- Савваитова К.А., Мина М.В., Максимов В.А. 1975. Эволюционные аспекты экологии размножения лососей рода *Salmo* в некоторых водоёмах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 1. С. 21–31.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В. и др. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Abdul-Aziz O.I., Mantua N.J., Myers K.W. 2011. Potential climate change impacts on thermal habitats of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and adjacent seas // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. P. 1660–1680. <https://doi.org/10.1139/f2011-079>
- Behnke R.J. 1992. Native trout of Western North America // Amer. Fish. Soc. Monogr. V. 6. 275 p.
- Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North America. N.Y.: Free Press, 359 p.
- Benjamin J.R., Connolly P.J., Romine J.G., Perry R.W. 2013. Potential effects of changes in temperature and food resources on life history trajectories of juvenile *Oncorhynchus mykiss* // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. № 1. P. 208–220. <https://doi.org/10.1080/00028487.2012.728162>
- Dyldin Yu.V., Orlov A.M. 2016. Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: an annotated list with taxonomic comments: 2. Cyprinidae–Salmonidae families // J. Ichthyol. V. 56. № 5. P. 656–693. <https://doi.org/10.1134/S0032945216050040>
- Irvine J.R., Macdonald R.W., Brown R.J. et al. 2009. Salmon in the Arctic and how they avoid lethal low temperatures // NPAFC Bull. № 5. P. 39–50.
- Lutaenko K.A., Furota T., Nakayama S. et al. 2013. Atlas of marine invasive species in the NOWPAP Region. Beijing: Nowpap Dinrac, 190 p.
- Mantua N.J., Hare S.R. 2002. The Pacific decadal oscillation // J. Oceanogr. V. 58. P. 35–44. <https://doi.org/10.1023/A:1015820616384>
- Myers K.W., Klovach N.V., Gritsenko O.F. et al. 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmon in the open ocean, interannual changes, and oceanographic conditions // NPAFC Bull. № 4. P. 159–177.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A. et al. 2016. Pacific salmon and steelhead: life in a changing winter ocean // Ibid. № 6. P. 113–138
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. 2008. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions // Progr. Oceanogr. V. 77. P. 92–102. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.03.016>
- Quinn T.P., Myers K.W. 2004. Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited // Rev. Fish Biol. Fish. V. 14. № 4. P. 421–442. <https://doi.org/10.1007/s11160-005-0802-5>
- Satterthwaite W.H., Beakes M.P., Collins E.M. et al. 2009. Steelhead life history on California's Central Coast: insights from a state-dependent model // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 138. P. 532–548. <https://doi.org/10.1577/T08-164.1>
- Sloat M.R., Fraser D.J., Dunham J.B. et al. 2014. Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines // Rev. Fish Biol. Fish. V. 24. № 3. P. 689–707. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9344-z>
- Welch D.W., Ward B.R., Smith B.D., Everson J.P. 2000. Temporal and spatial responses of British Columbia steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations to ocean climate shifts // Fish. Oceanogr. V. 9. P. 17–32.

О ПЕРВОЙ НАХОДКЕ ПОЛОСАТОЩЁКОГО НОСАТОГО БЫЧКА *RHINOGOBIUS SIMILIS* (GOBIIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И РЕЗУЛЬТАТАХ ЕГО *COI*-ГЕНОТИПИРОВАНИЯ

© 2020 г. С. В. Шедько*

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН –
ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Россия

*E-mail: shedko@biosoil.ru

Поступила в редакцию 05.12.2019 г.

После доработки 27.12.2019 г.

Принята к публикации 13.01.2020 г.

Сообщается о поимке *Rhinogobius similis* в оз. Хасан, расположенном на юго-западе Приморского края (42°26'57" с.ш. 130°36'31" в.д.). Дано краткое морфологическое описание. Секвенирован фрагмент митохондриального гена *COI*, проведено сравнение с гаплотипами из других частей ареала вида.

Ключевые слова: полосатощёкий носатый бычок *Rhinogobius similis*, ареал, морфология, *COI*-штрих-кодирование.

DOI: 10.31857/S0042875220050124

До настоящего момента считалось, что в российских водах Дальнего Востока обитают два вида носатых бычков рода *Rhinogobius*: бычок Линдберга *R. lindbergi* и приморский носатый бычок *R. sowerbyi* (Пинчук, 1992; Васильева, 2007; Bogutskaya et al., 2008; Парин и др., 2014).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В коллекции рыб, собранной автором накидной сетью и сачком 09–11.10.2019 г. в оз. Хасан, расположенном на юго-западе Приморского края (42°26'57" с.ш. 130°36'31" в.д.), среди прочих оказалось четыре вида бычков (Gobiidae): большеголовый дальневосточный бычок *Gymnogobius urotaenia* (10 экз. *SL* 61–69 мм), бычок Таранца *G. taranetzi* (1 экз. *SL* 45 мм), короткопёрый трёхзубый бычок *Tridentiger brevispinis* (8 экз. *SL* 22–48 мм) и бычок, идентифицированный как новый для вод России полосатощёкий носатый бычок *Rhinogobius similis*¹ (4 экз. *SL* 20.0, 20.5, 45.7 и 48.3 мм).

В попытке установить происхождение *R. similis* из оз. Хасан у трёх особей было проведено секвенирование фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы I (*COI*). Фрагмент гена *COI* получали методом полимеразной цепной реакции с помощью праймеров FishF1 и FishR1 (Ward et al., 2005) при условиях, рекомендованных их разработчиками. Секвени-

рование ампликонов проводили в оба конца теми же праймерами с помощью набора BigDye Terminator v. 3.1 (“Applied Biosystems”, США) согласно протоколу изготовителя. Продукты разгоняли на автоматическом лазерном генетическом анализаторе Нанофор-05 (“Синтол”, Россия) из приборной базы ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН. В качестве сравнительного материала использованы последовательности *COI* полосатощёкого носатого бычка, полученные в других работах (Kim et al., 2011; Jeon et al., 2012; Chen et al., 2015; Yamasaki et al., 2015; Shen et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведена краткая морфологическая характеристика изученных экземпляров полосатощёкого носатого бычка из оз. Хасан (рис. 1), а также изложены результаты проведённого генотипирования.

Описание составлено по 2 экз. (самец и самка) стандартной длиной (*SL* – от конца рыла до основания лучей хвостового плавника) 45.7 и 48.3 мм на следующие сутки после спиртовой фиксации (рис. 1б).

D1 VI; *D2* I 8; *A* I 8, I 9; *P* 18, 19; *V* I 5; предорсальных чешуй (перед *D1*) 13, 12; чешуя крупная, ктеноидная, спереди немного (на 1.5 диаметра зрачка) не доходит до заднего края орбиты; чешуй вдоль бока тела 28, 30; чешуй в поперечном ряду от начала *D2* к анальному 8. По числу предорсальных

¹ До недавней ревизии (Suzuki et al., 2016) этот вид был известен под названием *R. giurinus*.



Рис. 1. Полосатощёкий носатый бычок *Rhinogobius similis* (самка *SL* 48.3 мм) из оз. Хасан в живом виде сразу после поимки (а) и через 1 сут после фиксации 95%-ным спиртом (б).

чешуй эти бычки хорошо отличаются от двух других видов этого рода из российских вод — *R. lindbergi* (предорсальные чешуи отсутствуют) и *R. sowerbyi* (предорсальных чешуй 8–11).

Измерения, в % *SL*: длина головы (*c*) 32.4, 31.3; расстояние от конца рыла до начала *D1* 39.4, 40.8; то же до начала *D2* 61.1, 59.6; то же до начала анального плавника 57.8, 60.0; длина грудного плавника 24.9, 25.3; длина брюшного плавника (брюшной присоски) 21.9, 21.7; расстояние от начала брюшного плавника до начала анального (*VA*) 27.4, 26.9; высота тела 21.9, 19.7; высота хвостового стебля 12.3, 11.4; длина хвостового стебля 28.4, 25.9; длина полового сосочка 3.5, 2.9. Длина брюшного плавника, в % *VA* — 80.0, 80.8. В % *c*: высота головы у затылка 48.6, 51.7; длина рыла 36.5, 35.8; горизонтальный диаметр глаза 18.9, 17.9; длина верхней челюсти 46.6, 39.7; межглазничное расстояние 18.9, 23.2.

Сейсмочувствительная система характерна для *R. similis* типа — с несколькими вертикальными рядами открыто сидящих невроматов на щеках (Suzuki et al., 2016. Fig. 6), выделяющего этот вид среди всех остальных видов носатых бычков.

Окраска. Общий фон тела светло-коричневый (рис. 1а). Бурая полоса от глаза к верхней челюсти. Через всю щеку, снизу вверх наискосок, три–пять бурых полос шириной в 1/2 зрачка глаза. Широкое тёмное пятно за жаберной крышкой. Жёлтое пятно в основании грудного плавника; в его верхней части узкая тёмная полоса. По боку

тела шесть–семь размытых тёмных пятен. Вытянутое по вертикали пятно в основании хвостового плавника. Хвостовой и оба спинных плавника исчерчены рядами тёмных пятен.

Всего у трёх особей *R. similis* из оз. Хасан выявлено два гаплотипа гена *COI* (последовательности депонированы в Genbank под номерами доступа MN734805–MN734807), различающихся одной нуклеотидной позицией. В филогенетической сети *COI*-гаплотипов *R. similis* (рис. 2), которая построена с помощью метода TCS (Clement et al., 2000), реализованного в программе PopART (Leigh, Bryant, 2015), гаплотипы *R. similis* из оз. Хасан (HS1 и HS2) оказались в одной кладе с гаплотипом KM610882, найденным в р. Нуцзян из китайской провинции Юннань (Chen et al., 2015). Для р. Нуцзян *R. similis* является интродуцентом, завезённым вместе с рядом видов рыб из других (каких — точно не известно) районов Китая. Не исключено, что присутствие в оз. Хасан *R. similis* также является результатом широко распространённой в Китае практики перевозок коммерчески выгодных видов рыб и зарыбления ими всех мало-мальски пригодных озёр и водохранилищ². В километре от оз. Хасан на запад, за сопкой, на левом берегу р. Туманная, уже на территории Китая, имеются несколько небольших (шириной не более 200 м) озёр, в которых, по наблюдению сотрудников пограничной заставы в пос. Хасан, производится

² В прошлом веке здесь находили лишь два вида бычков — *G. urotaenia* и *G. taranetzi* (Таранец, 1936).

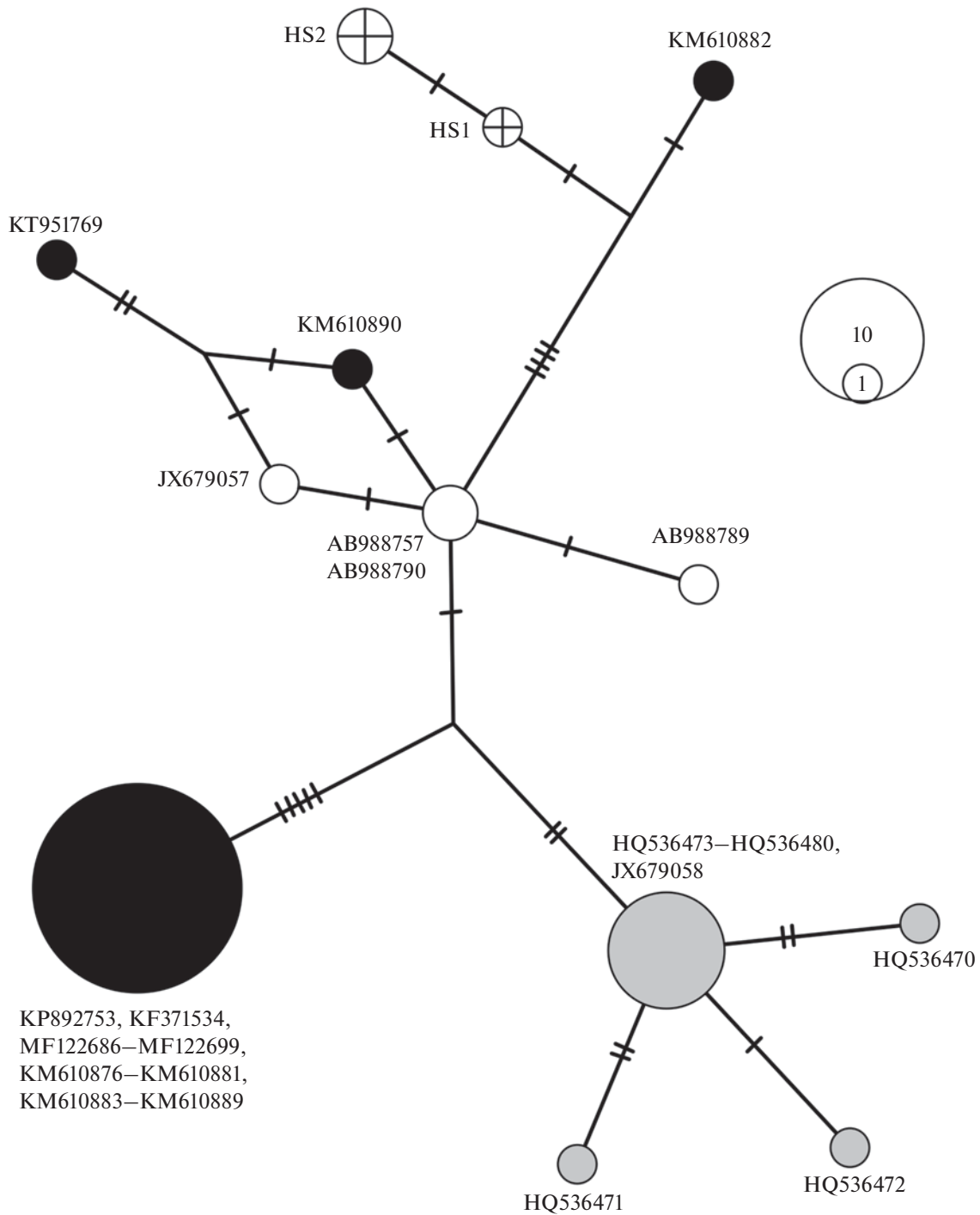


Рис. 2. Филогенетическая сеть гаплотипов *COI*, выявленных у *Rhinogobius similis* из разных локальностей: (⊕) – оз. Хасан, (●) – реки Янцзы и Нуцзян (Китай), (●) – юг Корейского п-ова, (○) – о-ва Чеджу, Хонсю, Окинава; (|) – нуклеотидные замены.

коммерческое прудовое выращивание рыб. Разливы р. Туманная вследствие подъема уровня воды в периоды случающихся мощных тайфунов могут приводить к её соединению с оз. Хасан (в норме это озеро площадью 2.23 км², изолирован-

ное). В эти периоды сбжавшие из прудов рыбы могут расселяться не только по р. Туманная, но и попадать в оз. Хасан. С другой стороны, нельзя исключить и то, что для оз. Хасан, как и для бассейна р. Туманная, *R. similis* является нативным

видом. По данным Мори (Mori, 1936), *R. similis*³ распространён по всему япономорскому побережью Корейского п-ова до р. Туманная включительно. Решить вопрос о статусе (нативный вид или натурализовавшийся интродуцент) *R. similis* из оз. Хасан и р. Туманная мог бы анализ генетических характеристик других популяций этого вида с территории Северной Кореи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен Ю.Н. Журавлеву (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) за организацию поездки и помощь при сборе материала; И.Л. Мирошниченко и Г.А. Немковой (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) – за помощь в секвенировании ДНК.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено в рамках государственной темы № АААА-А17-117062710083-0. Полевые работы выполнены при финансовой поддержке Программы “Приоритетные научные исследования в интересах комплексного развития Дальневосточного отделения РАН”, проект № 18-4-040.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д.* 2007. Бычки рода *Rhinogobius* (Gobiidae) Приморья и водоемов Средней Азии и Казахстана. I. Морфологическая характеристика и таксономический статус // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 6. С. 733–742.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пинчук В.И.* 1992. О фауне бычков (Gobiidae) Приморья и Сахалина // *Вопр. ихтиологии*. Т. 32. Вып. 4. С. 30–36.
- Таранец А.Я.* 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // *Тр. ЗИН АН СССР*. Т. 4. Вып. 2. С. 483–540.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al.* 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // *Ichthyol. Explor. Freshwat.* V. 19. № 4. P. 301–366.
- Chen W., Ma X., Shen Y. et al.* 2015. The fish diversity in the upper reaches of the Salween River, Nujiang River, revealed by DNA barcoding // *Sci. Rept.* V. 5. № 17437. <https://doi.org/10.1038/srep17437>
- Clement M., Posada D., Crandall K.A.* 2000. TCS: A computer program to estimate gene genealogies // *Mol. Ecol.* V. 9. № 10. P. 1657–1659. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.01020.x>
- Jeon H.-B., Choi S.-H., Suk H.Y.* 2012. Exploring the utility of partial cytochrome c oxidase subunit 1 for DNA barcoding of gobies // *Anim. Syst. Evol. Divers.* V. 28. № 4. P. 269–278. <https://doi.org/10.5635/ASED.2012.28.4.269>
- Kim S., Koo H., Kim J.-H. et al.* 2011. DNA chip for species identification of Korean freshwater fish: a case study // *Bio-Chip J.* V. 5. № 1. P. 72–77. <https://doi.org/10.1007/s13206-011-5111-6>
- Leigh J.W., Bryant D.* 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* V. 6. № 9. P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Mori T.* 1936. Studies on the geographical distribution of freshwater fishes in Chosen // *Bull. Biogeogr. Soc. Jpn.* V. 6. № 7. P. 35–61.
- Shen Y., Hubert N., Huang Y. et al.* 2019. DNA barcoding the ichthyofauna of the Yangtze River: insights from the molecular inventory of a mega-diverse temperate fauna // *Mol. Ecol. Resour.* V. 19. № 5. P. 1278–1291. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12961>
- Suzuki T., Shibukawa K., Senou H., Chen I.-S.* 2016. Redescription of *Rhinogobius similis* Gill 1859 (Gobiidae: Gobiionellinae), the type species of the genus *Rhinogobius* Gill 1859, with designation of the neotype // *Ichthyol. Res.* V. 63. № 2. P. 227–238. <https://doi.org/10.1007/s10228-015-0494-3>
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al.* 2005. DNA barcoding Australia’s fish species // *Philos. Trans. Roy. Soc. London.* V. 360B. № 1462. P. 1847–1857. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>
- Yamasaki Y.Y., Nishida M., Suzuki T. et al.* 2015. Phylogeny, hybridization, and life history evolution of *Rhinogobius* gobies in Japan, inferred from multiple nuclear gene sequences // *Mol. Phylog. Evol.* V. 90. P. 20–33. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.012>

³ В данной работе указан под названием *R. giurinus*.

УДК 597.55 Zanclohrhynchinae

ПЕРВАЯ НАХОДКА *ZANCLORHYNCHUS CHERESHNEVI* (CONGIOPODIDAE) В АКВАТОРИИ АРХИПЕЛАГА КРОЗЕ, ЮЖНЫЙ ОКЕАН

© 2020 г. М. Ю. Жуков*

Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: mzhukov@zin.ru

Поступила в редакцию 05.02.2020 г.

После доработки 07.02.2020 г.

Принята к публикации 07.02.2020 г.

Описана первая находка *Zanclohrhynchus chereshevi* от архипелага Крозе. Ранее была известна только типовая серия этого вида от архипелага Принс-Эдуард.

Ключевые слова: шипорыл Черешнева *Zanclohrhynchus chereshevi*, новая находка, Южный океан.

DOI: 10.31857/S0042875220050148

Шипорылы рода *Zanclohrhynchus* населяют банки и шельфы субантарктических островов индоокеанского сектора Южного океана, а также вершины подводных гор Антарктическо-Южнотихоокеанского поднятия (Южно-Центральная Пацифика). Род и номинативный вид описаны по результатам экспедиции на корвете “Челленджер” от о-вов Кергелен (Günther, 1880). Внутри семейства шипорылы хорошо отличимы присутствием шипов на голове, не заходящим на голову спинным плавником, отсутствием ветвистых лучей в плавниках и разделёнными спинными плавниками. Род долгое время оставался монотипическим, и лишь в 2016 г. был описан второй вид – *Z. chereshevi* (Балушкин, Жуков, 2016).

До настоящего времени вид был известен только по типовой серии от архипелага Принс-Эдуард. Среди неразобранных коллекций ЗИН был обнаружен 1 экз. этого вида от о-вов Крозе, который был пойман в одном трале с 3 экз. *Z. spinifer*. Описанию этого экземпляра посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Измерения выполнены по методике, ранее использованной при описании новых таксонов шипорылов (Балушкин, Жуков, 2016; Жуков, Балушкин, 2018; Жуков, 2019). Приведённые значения длины шипов представляют среднее с двух сторон головы. Четвёртый луч первого спинного плавника у исследуемого экземпляра сломан, для расчёта индекса вооружения рыбы за его длину взято среднее арифметическое длин четвёртых лучей типовой серии. Скелет изучен по рентгеновским снимкам, полученным на установке ПРДУ-02.

Сравнительный материал: *Zanclohrhynchus chereshevi*: ЗИН № 56046 – голотип *TL* 252 мм, *SL* 200 мм, научно-промысловое судно (НПС) “Аэлита”, архипелаг Принс-Эдуард, 46°55′ с.ш. 37°58′ в.д., глубина 170 м, 18.01.1968 г., донный трал, коллекторы А.И. Карпенко, Г.С. Воля; ЗИН № 45674 – паратипы, 4 экз., *TL* 209–251 мм, *SL* 165–203 мм, пойманы вместе с голотипом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Материал: ЗИН № 56517 – *TL* 239 мм, *SL* 190 мм, НПС “Аэлита”, ст. 41, о-ва Крозе, 45°52′ ю.ш. 49°54′ в.д., глубина 230 м, 25.01.1968 г., коллекторы А.И. Карпенко, Г.С. Воля.

Описание (рис. 1, таблица). Окраска тела после фиксации в формалине и хранения в спирту коричнево-жёлтая. Сейсмоденситометрическая система соответствует общей для рода схеме (Жуков, Балушкин, 2018. Рис. 1), инфраорбитальный канал без разрыва по поре *pio*₃, пора на *dermosphenoticum* *pio*₇ затянута соединительной тканью. Заглазничные шипы *sPI* (Жуков, 2019. Рис. 2) редуцированы до бугорков. Трубочатых чешуй боковой линии 13 справа, 11 слева. Плевральных рёбер 9 (с 8-го по 16-й позвонок), последнее редуцировано, находится на 1-м позвонке хвостового отдела. Эпиплевральных рёбер 11 (с 6-го по 17-й), заходят на два хвостовых позвонка. В 1-м спинном плавнике 9 колючих лучей, во 2-м – 13 мягких. В анальном плавнике 12 мягких лучей, в грудных – по 9. Брюшные плавники содержат по одному колючему и пяти мягких лучей. Позвонков 35, включая уростиль, из них 15 туловищных, 20 хвостовых. Формула лучей хвостового плавника 5 + 12 + 1 = 18



Рис. 1. Шипорыл Черешнева *Zanclorhynchus chereshevi* – ЗИН № 56517, SL 190 мм (фото Киоджи Фудживара).

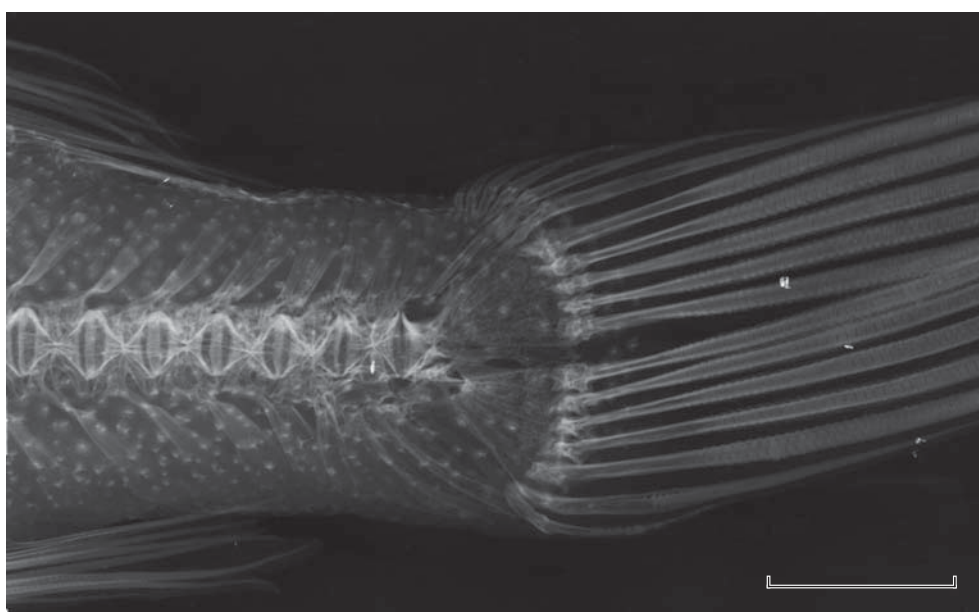


Рис. 2. Рентгенограмма хвостового плавника шипорыла Черешнева *Zanclorhynchus chereshevi*, ЗИН № 56517. Масштаб: 10 мм.

(рис. 2) идентична ранее описанной у голотипа (Балушкин, Жуков, 2016). Первый предуростилярный позвонок сложный, образован слиянием двух позвонков, что широко распространено внутри рода (Zhukov, 2018a; Жуков, 2019). Ниже 2-й эпуралии лежит пара уроневральных

ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаруженный экземпляр шипорыла Черешнева идентифицирован по определительной таблице видов и подвидов рода *Zanclorhynchus* (Жуков, 2019). Выход за диапазон значений длины 1-й колючки следует считать следствием малой вы-

борки, ранее было известно только типовая серия из 5 экз. Отсутствие париетального шипа (Zhukov 2018b. Fig. 6), малая максимальная высота тела и низкий индекс вооружённости позволили однозначно определить найденный экземпляр как *Z. chereshevi*. Симпатричное обитание *Z. chereshevi* с подвидом *Z. spinifer armatus*, относящимся к полиморфному виду *Z. spinifer*, облегчает видовое определение: у шипорыла Черешнева индекс вооружённости 10.2–13.2 (11.3) против 16.7–29.7 (23.2) у шипорыла вооружённого.

Обнаружение *Z. chereshevi* в акватории архипелага Крозе было ожидаемым. Оба архипелага (Принс-Эдуард и Крозе) относятся к одному зоо-

Морфометрические признаки *Zanclorhynchus chereshevni*

Признак	ЗИН № 56517		ЗИН № 45674, 56046, 56517 (6 экз.)	
	мм	% SL	мм	% SL
<i>TL</i>	239		209.0–252.0 (233.8)	
<i>SL</i>	190		165.0–203.0 (187.8)	
<i>h</i>	31.5	16.6	31.5–38.8 (34.6)	16.6–20.4 (18.5)
<i>H</i>	46.0	24.2	41.8–49.6 (46.4)	22.8–27.8 (24.8)
<i>aD1</i>	59.2	31.2	54.9–64.5 (59.0)	30.0–34.7 (31.5)
<i>aD2</i>	128.9	67.8	111.2–130.2 (122.3)	61.8–67.8 (65.2)
<i>hD1</i>	46.1	24.3	36.9–46.1 (41.5)	18.2–24.3 (22.2)
<i>hD2</i>	30.6	16.1	20.8–30.6 (27.7)	11.2–16.1 (14.7)
<i>D1–D2</i>	24.6	12.9	4.5–24.6 (11.0)	2.7–12.9 (5.8)
<i>aA</i>	138.2	72.7	120.6–153.6 (138.0)	70.8–75.7 (73.5)
<i>hBr</i>	17.0	8.9	14.3–19.5 (16.3)	7.0–9.8 (8.7)
<i>IP</i>	56.5	29.7	51.3–61.2 (57.0)	27.6–32.7 (30.4)
<i>IV</i>	45.6	24.0	37.5–47.9 (43.7)	20.2–25.6 (23.3)
<i>P–V</i>	31.7	16.7	27.6–33.6 (30.4)	15.0–17.0 (16.2)
<i>IC</i>	47.2	24.8	44.3–52.6 (47.7)	24.1–26.8 (25.4)
<i>lcp</i>	27.1	14.3	25.4–29.8 (27.5)	12.5–17.0 (14.7)
<i>hcp</i>	15.8	8.3	15.1–17.8 (16.2)	8.0–9.2 (8.7)
<i>c</i>	62.2	32.7	59.4–71.3 (62.9)	31.6–36.5 (33.5)
<i>cH</i>	40.6	21.4	40.6–44.3 (42.8)	21.4–25.9 (22.9)
<i>ch</i>	29.9	15.7	29.9–34.8 (31.6)	15.2–20.5 (16.9)
<i>lmx</i>	11.6	6.1	11.6–15.8 (14.1)	6.1–8.4 (7.5)
<i>lmd</i>	26.3	13.8	24.8–28.3 (26.3)	13.3–15.2 (14.0)
<i>io</i>	10.4	5.5	8.5–10.4 (9.4)	4.8–5.5 (5.0)
<i>ao</i>	22.2	11.7	21.5–28.3 (23.5)	11.6–14.2 (12.5)
<i>o</i>	13.8	7.3	12.9–15.0 (13.8)	6.6–9.0 (7.4)
<i>lsSTII</i>	12.6	6.6	9.1–12.6 (10.3)	4.6–6.6 (5.5)
<i>lsCI</i>	9.3	4.9	4.3–9.3 (6.1)	2.1–4.9 (3.2)
<i>lsIOIII</i>	3.4	1.8	2.4–4.8 (3.4)	1.2–2.6 (1.8)
<i>lsSOI</i>	1.9	1.0	1.3–2.7 (1.9)	0.7–1.5 (1.0)
<i>lsSOIII</i>	2.2	1.2	2.1–3.4 (2.5)	1.0–1.9 (1.3)
<i>hD1₁</i>	15.5	8.2	9.9–15.5 (11.5)	5.1–8.2 (6.2)
<i>hD1₂</i>	42.7	22.5	23.6–42.7 (30.5)	13.5–22.5 (16.2)
<i>hD1₃</i>	46.1	24.3	36.9–46.1 (41.5)	18.2–24.3 (22.2)
<i>hD1₄</i>	–	–	32.6–41.6 (36.2)	17.2–22.6 (19.1)
<i>hD1_{2–4}</i>	122.0	64.2	100,7–122,0 (107,8)	51,7–64,2 (57,5)
<i>I_{ar}</i>		13.2		10.2–13.2 (11.3)

Примечание. За скобками – пределы варьирования, в скобках – среднее значение. Обозначения признаков: *TL* – абсолютная длина, *SL* – стандартная длина, *h* – высота тела у начала анального плавника, *H* – максимальная высота тела (на уровне 3-й колючки 1-го спинного плавника), *aD1* и *aD2* – антедорсальные расстояния, *hD1* и *hD2* – наибольшая высота 1-го и 2-го спинного плавника, *D1–D2* – расстояние между концом 1-го и началом 2-го спинных плавников, *aA* – антеанальное расстояние, *hBr* – высота жаберной щели, *IP* и *IV* – длина грудного и брюшного плавников, *P–V* – пектоцентрального расстояние, *IC* – длина хвостового плавника, *lcp* и *hcp* – длина и высота хвостового стебля, *c* – длина то же через середину глаза, *lmx* и *lmd* – длина верхней и нижней челюстей, *io* – ширина межглазничного расстояния (минимальное расстояние, измеряемое на вертикали переднего края глаза), *ao* – длина рыла, *o* – продольный диаметр орбиты, *lsSTII* – длина шипа на 2-м сенсе темпорального канала, *lsCI* – длина клейтрального шипа, *lsIOIII* – длина шипа на 3-м сенсе инфраорбитального канала, *lsSOI* и *lsSOIII* – длина шипов на 1-м и 3-м сенсах супраорбитального канала, *hD1₁–hD1₄* – длина (высота) первых колючек *D1*; *hD1_{2–4}* – сумма длин (высот) 2-го, 3-го и 4-го лучей *D1*, *I_{ar}* – индекс вооружённости.

географическому округу Марион-Крозе Кергеленской подобласти Южного океана (Андрияшев, 1964, 1986). Принс-Эдуард и Крозе обладают сходными гидрологическими характеристиками, расположены между субантарктическим (САФ) и полярным фронтом антарктического циркумполярного течения (АЦТ) (Belkin, Gordon, 1996). Для овов Принс-Эдуард показана возможность бимодальности САФ, в этом случае архипелаг находится между двумя ветвями данного фронта (Гин-

збург и др., 2002; Kostianoy et al., 2004), такая же возможность показана и для архипелага Крозе (Moore et al., 1999; Гинзбург и др., 2002). Севернее архипелагов формируется региональное образование – фронт Крозе, один из самых мощных фронтов Мирового океана, образованный слиянием фронта Агульяс, субтропического и субантарктического фронтов (Belkin, Gordon, 1996; Романов 1999). Сформировавшийся фронт с высокими скоростями течения, вероятно, способствует переносу

как личинок шипорылов, так и взрослых особей на дрейфующих островках из оторванных штормами бурых водорослей *Macrocystis*, так называемых келпов. Расстояние между архипелагами ~ 2000 км. Возможность распространения биоты матами водорослей в пределах АЦТ указана во многих публикациях (Smith, 1898; Андрияшев, 1964, 1975, 1979; Аверинцев, 1972, 1980; Смирнов, 1978, 1982, 1990; Егорова, 1982; Грузов, 1985), а данные о встрече шипорылов в келпах (Waite, 1916; Hureau, 1985) подтверждают возможность распространения шипорылов таким способом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен коллекторам А.И. Карпенко и Г.С. Воле. Также автор выражает признательность А.В. Балушкину (ЗИН РАН) за ценные замечания в ходе работы над рукописью и Киоджи Фудживара (Kyoji Fujiwara, Kagoshima University) за фотографию описываемого экземпляра.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверинцев В.Г. 1972. Донные многощетинковые черви *Eggantia* Антарктики и Субантарктики по материалам Советской Антарктической экспедиции // Исследования фауны морей. Т. 11 (19). С. 188–293.
- Аверинцев В.Г. 1980. Роль дрейфующих скоплений водорослей в расселении донных полихет // Биология моря. № 1. С. 80–83.
- Андрияшев А.П. 1964. Обзор фауны рыб Антарктики // Результаты биологических исследований Советских антарктических экспедиций (1955–1958). Исследования фауны морей. Т. II (X). № 2. С. 335–386.
- Андрияшев А.П. 1975. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Тез. докл. Всесоюз. конф. по биологии шельфа. Владивосток. С. 13–15.
- Андрияшев А.П. 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. С. 117–138.
- Андрияшев А.П. 1986. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 153. Морфология и распространение рыб Южного океана. С. 9–45.
- Балушкин А.В., Жуков М.Ю. 2016. Политипия рода *Zanclorhynchus* (Zanclorhynchinae: Congiopodidae): описание нового вида *Z. chereshevi* sp. n. из индоокеанского сектора Антарктики // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 6. С. 627–634. <https://doi.org/10.7868/S0042875216060023>
- Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Делиль Б., Франкиньоль М. 2002. Исследование фронтов южной части Индийского океана с помощью спутниковых температурных данных // Исследование Земли из космоса. № 5. С. 1–11.
- Грузов Е.Н. 1985. Южный океан. Биология. Гл. 6 // Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука. С. 343–364.
- Егорова Э.Н. 1982. Моллюски моря Дейвиса // Исследования фауны морей. Т. 26 (34). Результаты биологических исследований Советских антарктических экспедиций. Вып. 7. 144 с.
- Жуков М.Ю. 2019. Два новых подвида шипорылов (*Zanclorhynchus*, Scorpaeniformes: Congiopodidae) из индоокеанского сектора Южного океана // Тр. ЗИН РАН. Т. 323. № 4. С. 541–557. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.4.541>
- Жуков М.Ю., Балушкин А.В. 2018. Описание нового подвида *Zanclorhynchus spinifer heracleus* subsp. nov. (Zanclorhynchinae: Congiopodidae) с хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 98–106. <https://doi.org/10.7868/S0042875218010113>
- Романов А.В. 1999. Основные фронты Индийского сектора Южного океана и их влияние на распределение гидробионтов: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. Керчь: ЮГНИРО, 19 с.
- Смирнов И.С. 1978. Ризоиды плавающих водорослей приантарктических вод южного полушария как фактор переноса сублиторальных беспозвоночных // Тез. докл. III симп. “Теоретические и методологические основы комплексного изучения и освоения шельфов”. Ленинград. С. 179–181.
- Смирнов И.С. 1982. Фауна плавающих ризоидов макрофитов из Субантарктики и Патагонского шельфа // Исследования фауны морей. Т. 28. С. 108–109.
- Смирнов И.С. 1990. Фауна змеехвосток (Echinodermata: Ophiuroidea) Южного океана и влияние течения Западных ветров на распространение офиур // Океанологические исследования Южного океана. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 165–188.
- Belkin I.M., Gordon A.L. 1996. Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania // J. Geophys. Res. V. 101. № C2. P. 3675–3696. <https://doi.org/10.1029/95JC02750>
- Günther A. 1880. Report on the shore fishes. Scientific results of the voyage of H.M.S. “Challenger” during the years 1873–1876 // Challenger Repts. Zool. V. 1. № 6. P. 1–82
- Hureau J.-C. 1985. Congiopodidae // FAO species identification sheets for fishery purposes. Southern Ocean (Fishing areas 48, 58 and 88). V. 2 / Eds. Fischer W., Hureau J.-C. Rome: FAO. P. 278–279.
- Kostianoy A.G., Ginzburg A.I., Frankignoulle M., Delille B. 2004. Fronts in the Southern Indian Ocean as inferred from satellite sea surface temperature data // J. Mar. Syst. V. 45. P. 55–73. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.09.004>
- Moore J.K., Abbott M.R., Richman J.G. 1999. Location and dynamics of the Antarctic Polar Front from satellite sea surface temperature data // J. Geophys. Res. V. 104. № C2. P. 3059–3073. <https://doi.org/10.1029/1998JC900032>
- Smith E.A. 1898. On a small collection of marine shells from New Zealand and Macquarie Island with descriptions of new species // Proc. Malacol. Soc. V. 3. № 1. P. 20–25.
- Waite E.R. 1916. Fishes // Austral. Antarctic Exped. Sci. Rept. Ser. V. 3. № 1. P. 1–93.
- Zhukov M. Yu. 2018a. Some characteristic features of the axial skeleton of *Zanclorhynchus* (Zanclorhynchinae: Congiopodidae) off Crozet Islands, Southern Ocean // J. Aquac. Mar. Biol. V. 7. № 3. P. 172–175. <https://doi.org/10.15406/jamb.2018.07.00204>
- Zhukov M. Yu. 2018b. The redescription of topology of cranial spines with their relationship to seimosensory system in genus *Zanclorhynchus* (Zanclorhynchinae: Congiopodidae), Southern Ocean // Ibid. V. 7. № 6. P. 297–301. <https://doi.org/10.15406/jamb.2018.07.00224>

УДК 597.58.591.9

ПЕРВАЯ ПОИМКА РЫБЫ-ЕДИНОРОГА *EUMECICHTHYS FISKI* (LORPHOTIDAE) В ЗОНЕ КАНАРСКОГО АПВЕЛЛИНГА С ЗАМЕЧАНИЯМИ ПО ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

© 2020 г. Е. И. Кукуев¹ *, О. Ю. Краснобородько¹, В. П. Павлов¹, В. С. Сухорукова¹

¹Атлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии—АтлантНИРО, Калининград, Россия

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

Поступила в редакцию 30.12.2019 г.

После доработки 23.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Документируется первая поимка рыбы-единорога *Eumecichthys fiski* у берегов Северо-Западной Африки в зоне Канарского апвеллинга. Это также первая поимка этого вида в восточной части Атлантического океана. Дается краткое описание вида и сведения о его распространении в водах Мирового океана. Предлагается возможная схема трансокеанического дрейфа по системе течений из Северо-Западной Атлантики.

Ключевые слова: рыба-единорог *Eumecichthys fiski*, трансокеанический дрейф, Канарский апвеллинг, распространение.

DOI: 10.31857/S0042875220040128

Род *Eumecichthys* (Lophotidae) включает единственный вид *E. fiski*, известный по очень редким поимкам в тропических и субтропических водах Мирового океана. Впервые вид был описан по взрослой особи от побережья Южной Африки — Калк-Бей у м. Доброй Надежды (Günther, 1890). В Атлантике *E. fiski* был известен только в западной части к северу от Флориды (Гольфстрим), у побережья Бразилии и Южной Африки (м. Доброй Надежды), а в Индо-Пацифике — в Мозамбикском проливе, у берегов Индии, в центральной части Тихого океана у Гавайских о-вов, в южной части Японского моря и у берегов Австралии (Линдберг, Легеза, 1965; Парин, Похильская, 1968; Masuda et al., 1984; Heemstra, 1986; Figueiredo et al., 2002; Hoese et al., 2006). Самая крупная из описанных особей достигала длины 1500 мм (Robins, Rey, 1986). В ноябре 2019 г. у побережья Северо-Западной Африки в зоне Канарского апвеллинга был пойман экземпляр *E. fiski*. В сообщении приводится его описание и рассматривается возможный путь трансокеанического дрейфа по системе течений из Северо-Западной Атлантики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В экспедиции сейнера-траулера морозильного (СТМ) “АТЛАНТНИРО” у побережья Марокко 14.11.2019 г. в координатах 22°57' с.ш., 17°17' з.д. в ночное время над глубинами 680–705 м в слое

0–100 м был пойман экземпляр *E. fiski* общей длиной (TL) 2100 мм и массой 3.6 кг (рис. 1а). В этот же трал (№ 155) было поймано ~ 50000 экз. миктофид (доминировал *Diaphus dumerilii*), 80 экз. кубоголовов *Cubiceps gracilis* (Nomeidae), 8 экз. гемпиловой рыбы *Nealotus tripes* (Gempylidae), 1 экз. *Manducus maderensis* (Gonostomatidae), 2 экз. *Scopelosaurus* sp. (Notosudidae) и рыба-меч *Xiphius gladius* (Xiphiidae). Экземпляр *E. fiski* доставлен в АтлантНИРО, где был обследован.

Условия среды в районе поимки оценивали на основе данных, собранных 07–18.11.2019 г. в ходе выполнения комплексной съёмки с борта СТМ “АТЛАНТНИРО”. Гидрологические станции выполняли от поверхности до дна или до глубины 1000 м с отбором проб воды на стандартных горизонтах с помощью океанологического комплекса SeaBird Electronics (США), включающего CTD-профилограф SBE 19plusV2 и пробоотборник SBE 32. Содержание растворённого в воде кислорода определяли методом Винклера (Руководство ..., 2003). Возможный маршрут переноса объекта исследования в системе течений на верхней границе мезопелагиали (~220 м) строили на основе среднемесячных модельных данных о характере циркуляции Мирового океана (зональная и меридиональная компоненты течений U и V) (СMEMS, 2019). Оценивали возможные среднемесячные траектории и дистанции переноса объекта на акватории Северной Атлантики между 0°–60° с.ш. 0°–90° з.д. Ди-

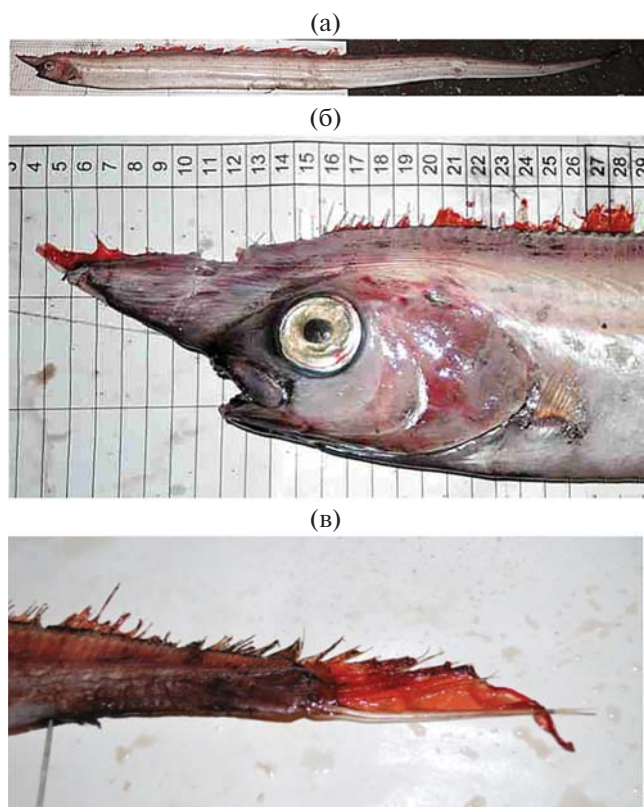


Рис. 1. Рыба-единорог *Eumecichthys fiski* TL 2100 мм (14.11.2019 г., 22°57' с.ш., 17°17' з.д.): а – общий вид, б – голова, в – хвостовая часть.

станцию и траекторию сноса рассчитывали в обратном порядке — от точки поимки объекта в водах Марокко к исходной точке начала его дрейфа в начале каждого месяца. За траекторию дрейфа принималась кривая, проходящая через точки акватории с наиболее высокими величинами скоростей течений (стрезжи). Дистанцию сноса за месяц рассчитывали как произведение средней скорости потока в пределах выделенной траектории (в м/с) на 2592000 (число секунд в 30 сут).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описание изученного экземпляра E. fiski. Тело сильно удлинённое, лентообразное, выступающее рыло, брюшные плавники отсутствуют (рис. 1а). Наибольшая высота тела (11 см) укладывается в длину тела 19 раз в *TL*, длина головы (20 см) — 10.5 раза в *TL* (таблица). Спинной плавник начинается колючим лучом (обломан) на самом конце рыла (рис. 1б), за ним следуют мягкие лучи, достигающие до хвостового плавника; всего в спинном плавнике 382 луча, из них 12 на верхней поверхности рыла до вертикали глаза. Спинной и хвостовой плавники практически не разделены промежутком. Нижний луч хвостового плавника утол-

щён в виде удлинённого шипа, его длина ~5 см (рис. 1в). Анальный плавник рудиментарный, расположен недалеко от заднего конца тела. Перед анальным плавником расположена своеобразная клоака с выходящим в неё чернильным мешком (после поимки рыбы из клоаки обильно выделялась чернильная жидкость). Диаметр глаза (3 см) укладывается 6.6 раза в длине головы (с) и составляет 15% с. Длина рыла (10 см) укладывается в длину головы 2 раза и составляет 50% с; длина рострума (8 см) — 40% с. На 1-й жаберной дуге 12 жаберных тычинок. Мелкие острые зубы имеются на верхней и нижней челюстях, на сошнике и нёбных костях. Окраска тела однотонно-серебристая без заметных вертикальных полосок. Непарные плавники красные. Наш экземпляр полностью соответствует описанию голотипа, его пропорции соответствуют возрастной изменчивости (Парин, Похильская, 1968. Таблица), но отличается более коротким рострумом и рылом, большим числом лучей в спинном и анальном плавниках и отсутствием видимых поперечных полосок. Следует отметить, что у нашего экземпляра, в отличие от большинства известных, в хорошо сохранившемся хвостовом плавнике нижний луч удлинён, отделён от остальных перепонкой и имеет вид шипа (рис. 1в). По размерам (*TL* 2100 мм) он превосходит все когда-либо пойманные особи. Это также первая поимка вида в восточной части Атлантического океана, включая Северо-Западную Африку.

Условия среды в месте поимки и возможная траектория дрейфа E. fiski. Океанологический режим морской экосистемы Канарского течения формируется сложным сочетанием водных масс, в котором наряду с водными массами местного происхождения (поверхностные и апвеллинговые, прибрежные и океанические) значительную роль играют сильно трансформированные адвективные водные массы, поступающие в район в системе подповерхностных и глубинных течений Атлантики как с севера (воды Северной Атлантики), так и с востока (средиземноморские воды) и с юга (южно-атлантические и антарктические воды) (Emery, Meincke, 1986; Valdés, Déniz-González, 2015). Течения Канарской морской экосистемы (поверхностные и подповерхностные) являются частью единого многоуровневого циркуляционного процесса, развивающегося в северной части Атлантического океана. В своей северной части поток Канарского течения стыкуется с юго-восточными ветвями Северо-Атлантического течения, которое, в свою очередь, берёт начало в потоках Гольфстрима (Бурков, 1980). Таким образом, есть предпосылки для существования единого миграционного пути из западной в восточную часть Северной Атлантики.

Учитывая, что *E. fiski* мезопелагический вид, мы рассматриваем условия среды на нижнем горизонте траления (100 м). На рассматриваемом

Некоторые морфометрические признаки рыбы-носорога *Eumecichthys fiski* из разных районов Мирового океана

Признак	Марокко	Тихий океан		Тихий и Индийский океаны			
	Наши данные	Matsubara, 1939	Abe, 1954	Парин, Похильская, 1968			
<i>TL</i> , мм	2100	881	752	678	—	—	—
<i>SL</i> , мм	2050	851	728	647	207	58	59
				В % <i>SL</i>			
<i>c</i>	9.7	10.9	10.8	10.6	11.0	12.9	12.8
<i>Lr</i>	3.9	5.4	4.8	4.7	4.0	3.2	3.3
<i>ao</i>	4.8	6.3	6.0	5.8	5.0	4.6	4.7
<i>o</i>	1.4	1.5	1.3	1.4	1.9	3.1	2.9
<i>H</i>	5.36	3.1	3.1	3.3	3.8	6.3	5.9
				Меристические признаки			
<i>D</i>	382	315	310	317	297	315	314
<i>A</i>	9	5	5	7	7	5	5
<i>C</i>	12	-	13	12	12	12	12
<i>P</i>	13	13	14	14	14	14	14

Примечание. *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина, *c* – длина головы, *Lr* – длина рострума (до начала верхней челюсти), *ao* – длина рыла (до вертикали переднего края глаза), *o* – диаметр глаза, *H* – высота тела; *D*, *A*, *C*, *P* – число лучей в спинном, анальном, хвостовом и грудном плавниках.

участке материкового склона и внешнего шельфа Марокко между м. Раймас (23°10' с.ш.) и м. Барбас (22°20' с.ш.) на горизонте 100 м отмечалось вторжение на шельф Марокко потока относительно тёплой (>18.2°C) высокосолёной (>36.15‰) океанической воды (рис. 2а, 2б) с высокой концентрацией растворённого кислорода (>4.0 мл/л) (рис. 2в). По своим термохалинным характеристикам воды на этом участке были ближе к трансформированным восточным североатлантическим центральным водным массам (ENACW – Eastern North Atlantic Central Water), которые характеризуются диапазоном температуры 8–18°C, солёности – 35.2–36.7‰ (Emery, Meincke, 1986). Район зарождения этой водной массы – Западно-Европейская котловина. Также существует вероятность того, что это воды из западного сектора Северной Атлантики – западные североатлантические центральные водные массы (WNACW – Western North Atlantic Central Water), принесённые сюда потоками северной части субтропического антициклонического круговорота Северной Атлантики. Характеристики WNACW близки к ENACW: температура – 7–20°C, солёность – 35.0–36.7‰. Граница между ENACW и WNACW на широте м. Барбас условно проходит по 40° з.д. (Emery, Meincke, 1986).

Скорости течений на участках предполагаемой траектории дрейфа объекта исследования в пери-

од с мая по ноябрь 2019 г. варьировали в пределах 0.1–1.0 м/с (рис. 2г) и в среднем составили: в мае – 0.8, в июне – 0.4, в июле–августе – 0.2, в сентябре–октябре – 0.2, в ноябре – 0.4 м/с. Исходя из этого, ежемесячная дистанция сноса объекта могла составлять от 400 до 1900 км. За 7 мес. суммарная покрытая дистанция дрейфа объекта из района действия Гольфстрима в южную часть атлантической рыболовной зоны Марокко составила ~5800 км (рис. 3а).

В водах Западной Атлантики *E. fiski* встречался в уловах у восточного побережья США в зоне действия Гольфстрима (рис. 3б) (Froese, Pauly, 2019). Будучи вовлечённой в интенсивный поток Гольфстрима, особь *E. fiski* теоретически могла быть вынесена в Северную Атлантику и далее по системе южных ветвей Северо-Атлантического течения могла проникнуть в открытые воды Северо-Восточной Атлантики. Существующая здесь система течений предполагает разные возможные миграционные пути.

Предполагаемая траектория дрейфа *E. fiski* характеризуется значительным меандрированием, особенно в районе восточнее 55° з.д., на участке юго-восточных ветвей Северо-Атлантического течения (рис. 3а). Сильное меандрирование является следствием влияния на течения в этом районе процессов вихреобразования. Фактически пред-

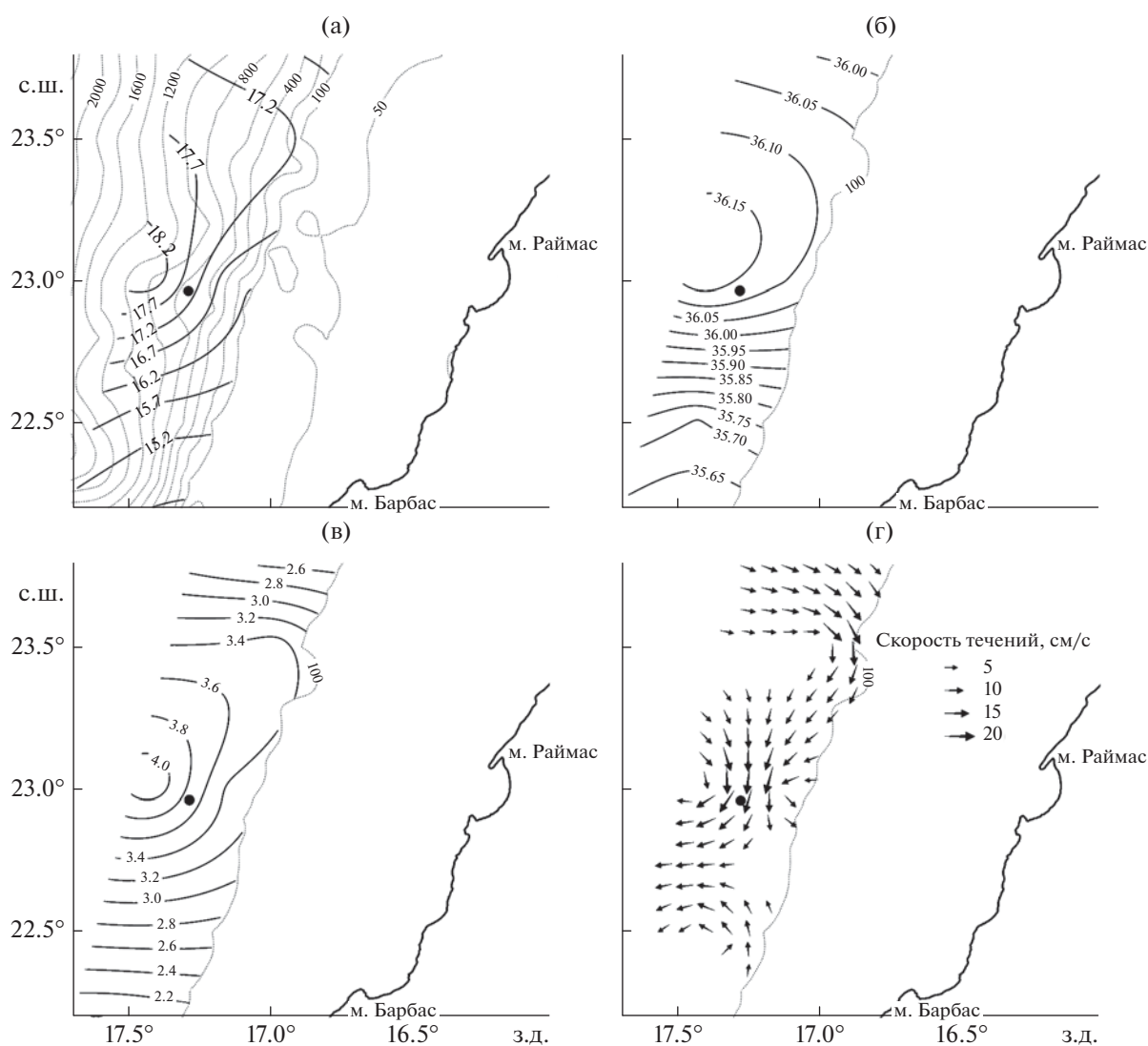


Рис. 2. Условия среды на глубине 100 м в районе поимки рыбы-единорога *Eumecichthys fiski*, по данным океанологической съёмки СТМ “АТЛАНТНИРО” 07–18.11.2019 г.: а – температура, °С; б – солёность, ‰; в – содержание растворённого кислорода, мл/л; г – скорость и направление течений; (●) – место поимки, (···) – изобаты.

полагаемая траектория дрейфа объекта пролегает по смежным перифериям мезомасштабных вихрей субтропических широт Северной Атлантики. На таких участках траектории скорости течений были невысокими (<0.2 м/с), упаковка вихрей плотная, поэтому в их пределах высока вероятность перехода переносимого течениями объекта из одного потока в другой. Поэтому предложенную траекторию переноса можно рассматривать лишь как один из возможных вариантов, но далеко не единственный. С учётом движения по меандрам общая протяжённость маршрута дрейфа может достигать 9000 тыс. км, а длительность дрейфа около года. Показателем длительности дрейфа также могут быть необычно крупные размеры пойманного экземпляра.

Судя по сопутствующим видам в улове, среди которых доминировали океанические мезопелагические тропико-субтропические виды, и гидрологической ситуации, имел место заток океанических вод в шельфово-склоновую зону Канарского апвеллинга (рис. 2). Можно также предположить, что поимка в водах Марокко макропланктонного *E. fiski*, известного ранее только в Северо-Западной Атлантике в зоне Гольфстрима, связана с его длительным дрейфом в струях течений Северной Атлантики в направлении с запада на восток по предполагаемому маршруту (рис. 3а). Подобный дрейф (перенос) был показан на примере личинок камбал семейства *Bothidae* рода *Bothus* (Евсеевко, 2008) и атлантического гипероглифа *Hyperogliphe perciformis*, основной ареал которого нахо-

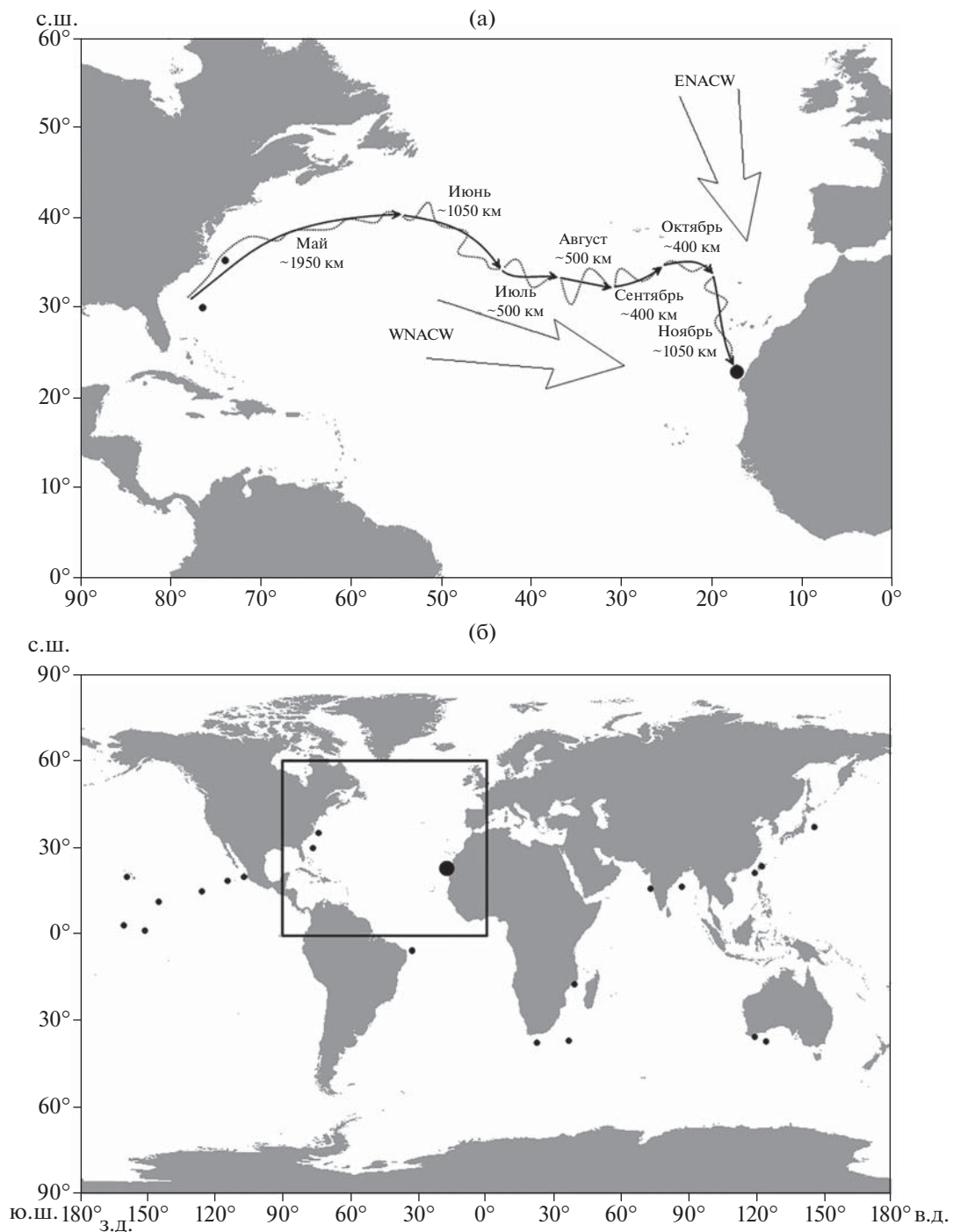


Рис. 3. Предполагаемый маршрут переноса течениями в верхней части мезопелагиали (~ 220 м, по данным: CMEMS, 2019) пойманной у берегов Марокко особи из Западной в Восточную Атлантику в мае–ноябре 2019 г. (а) и места поимок рыбы-единорога *Eumecichthys fiski* в водах Мирового океана (б) по данным литературы (Froese, Pauly, 2019) (•) и нашим (●); (···) – меандры течений, (⇒) – генеральные направления адвекции восточных (ENACW) и западных (WNACW) центральных водных масс (пояснения см. в тексте).

дится в Западной Атлантике, а молодь дрейфует под куполами медуз и также входит в состав биоценоза океанского плавника (Федоряко, 1982, 1985; Вилер, 1983; Karrer, 1986). Так как все поим-

ки *E. fiski* связаны с контурами крупных течений (рис. 3б), можно также предположить, что все-светный ареал этого вида обусловлен его способностью к дрейфу в струях тёплых течений и носит

тропико-субтропический характер в водах Мирового океана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурков В.А. 1980. Общая циркуляция Мирового океана. Л.: Гидрометеоздат, 253 с.
- Вилер А. 1983. Определитель рыб морских и пресных вод северо-европейского бассейна. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 432 с.
- Евсеев С.А. 2008. Распределение и пути дрейфовых миграций личинок трех видов камбал рода *Bothus* (Bothidae) в открытых водах северной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 825–843.
- Линдберг Г.У., Лезега М.И. 1965. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2. М.: Наука, 394 с.
- Парин Н.В., Похильская Г.Н. 1968. О возрастной изменчивости редкой океанической рыбы *Eumecichthys fiski* (Pisces, Lophotidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 6 (53). С. 1015–1021.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. 2003. М.: ВНИРО, 202 с.
- Федоряко Б.И. 1982. Аннотированный список рыб, встречающихся с дрейфующим плавником // Малоизученные рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 110–118.
- Федоряко Б.И. 1985. Биоценоз океанского плавника: условия существования и прикладное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО АН СССР, 24 с.
- Abe T. 1954. New, rare or unrecorded fishes from Japanese waters. IV. Records of rare fishes of the families Lophotidae, Nomeidae and Icosteidae // Jpn. J. Ichthyol. V. 3. P. 90–95.
- СМЕМС. 2019. Copernicus Marine Environment Monitoring Service. (http://marine.copernicus.eu/services-portfolio/access-to-products/?option=om_csw&view=details&product_id=GLOBAL_ANALYSIS_FORECAST_PHY_001_024. Version 12/2019)
- Emery W.J., Meincke J. 1986. Global water masses: summary and review // Oceanol. Acta. V. 9. № 4. P. 383–391.
- Figueiredo J.L., Santos A.P., Yamaguti N. et al. 2002. Peixes da zona econômica exclusiva da Região Sudeste-Sul do Brasil: Levantamento com rede de meia água. São Paulo: EDUSP, 244 p.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 08/2019).
- Günther A. 1890. Description of a new species of deep sea fish from the Cape (*Lophotes fiski*) // Proc. Zool. Soc. London. P. 224–247.
- Heemstra P.C. 1986. Lophotidae // Smiths' Sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Berlin: Springer-Verlag. P. 402–403.
- Hoesel D.F., Bray D.J., Paxton J.R., Allen G.R. 2006. Fishes // Zoological catalogue of Australia. V. 35 / Eds. Beasley O.L., Wells A. Melbourne: CSIRO Publ. P. 1473–2178.
- Karrer C. 1986. The occurrence of the barrel-fish, *Hyperoglyphe perciformis* (Teleostei, Perciformes, Stromateoidei) in the Mediterranean Sea and off Portugal // Cybium. V. 10. № 1. P. 77–83.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press, 437 p.
- Matsubara K. 1939. Studies on the deep-sea fishes of Japan. XI. On an imperfectly known ribbon-fish, *Eumethichthys fiski* (Günther), with a supplement to the genus *Eumethichthys* // Bull. Biogeogr. Soc. V. 9. P. 193–199.
- Robins C.R., Ray G.C. 1986. A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Boston: Houghton Mifflin Co., 354 p.
- Valdés L., Déniz-González I. (eds.). 2015. Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem // IOC Tech. Ser. № 115. Paris: UNESCO, 383 p.

ОБ ОБНАРУЖЕНИИ НЕРЕСТИЛИЩА ЩИТОНОСНОГО СКАТА *BATHYRAJA PARMIFERA* В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2020 г. В. В. Панченко¹ *, Д. В. Антоненко²

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

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

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

Поступила в редакцию 23.09.2019 г.

После доработки 30.09.2019 г.

Принята к публикации 30.09.2019 г.

Впервые сообщается об обнаружении нерестилища щитоносного ската *Bathyrāja parmifera* в северо-западной части Японского моря в координатах 42°21'1" с.ш. 131°16'6" в.д., на глубине 216–224 м при придонной температуре 1.0°C. На нерестилище обнаружены производители и яйцевые капсулы.

Ключевые слова: щитоносный скат *Bathyrāja parmifera*, самец, самка, нерестилище, яйцевая капсула, эмбрион, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875220050069

Скаты подотряда *Rajoidae* широко распространены в северной части Тихого океана. Щитоносный скат *Bathyrāja parmifera* – широкобореальный, преимущественно приазиатский вид (Долганов, 1999; Mecklenburg et al., 2002; Парин и др., 2014). В российских водах Японского моря он является монодоминантным видом скатов, на долю которого приходится >90% биомассы обитающих здесь представителей подотряда (Вдовин и др., 2004; Соломатов 2004; Соколовский и др., 2007).

В настоящем сообщении впервые приводятся данные по обнаруженному в северо-западной части Японского моря нерестилищу щитоносного ската.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили данные, собранные авторами при выполнении учётной траловой съёмки на научно-исследовательском судне ТИНРО “Бухоро” 18.06–09.08.2007 г. у материкового побережья Японского моря (рисунок). Проведено 214 ловов донным тралом ДТ/ТМ-27.1/24.4 м на глубинах 12–623 м. Всего в период исследований отмечено и промерено (полная длина – *TL*) 278 особей щитоносного ската. Из массового улова яйцевых капсул скатов была взята выборка (250 шт.) для определения доли пустых капсул и оболочек, содержащих развивающихся

эмбрионов. Карта распределения построена с помощью программы Surfer.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В северо-западной части Японского моря щитоносный скат отмечается в широком диапазоне глубин от 40 до 830 м, однако в шельфовой зоне обитает лишь незначительная часть особей (Антоненко и др., 2007). В период наших исследований он встречался от 105 до 618 м – глубины, близкой к максимальной из исследованных.

В середине июня на траверзе п-ова Гамов в одном тралении помимо рыб и беспозвоночных было отмечено массовое присутствие капсул скатов. Постановка трала на грунт осуществлена в координатах 42°21'1" с.ш. 131°16'6" в.д., выборка – 42°22'2" с.ш. 131°17'7" в.д. (рисунок). Глубина на месте траления варьировала от 216 м в начале до 224 м в конце. За 30 мин лова было поймано ~76 тыс. капсул, 10% из которых содержали яйца с развивающимися эмбрионами.

Несомненно, что тралением у п-ова Гамова был охвачен район массового нереста щитоносного ската. Об этом свидетельствует массовость обнаруженных яиц, схожесть их с литературными характеристиками капсул этого вида (Ebert, 2005; Hoff, 2019) и нахождение на нерестилище производителей щитоносного ската. Во время трале-

ния были пойманы семь взрослых особей: два самца TL 110 и 115 см и пять самок TL 96–118 см, а также неполовозрелый самец длиной 52 см. Половая зрелость самцов этого вида наступает при TL 79.5–91.6 см, самок – 80.9–94.5 см (Долганов, 1998; Ebert, 2005; Орлов, 2006). По данным Хоффа (Hoff, 2008), нерест щитоносного ската проходит преимущественно в летний период, что объясняет нахождение производителей на нерестилище во время выполнения съёмки.

На нерестилище плотность капсул с эмбрионами составила 190 тыс. шт/км². В Беринговом и северной части Японского моря отмечены нерестилища и с более высокой концентрацией развивающихся в яйцевых оболочках эмбрионов скатов рода *Bathyraja*, хотя на разных участках этот показатель может сильно варьировать, а нерестилища могут быть локализованы на ограниченных площадках (Hoff, 2010; Hunt et al., 2011). Высокая плотность яиц на нерестовых участках скатов в этих районах обусловлена одновременным развитием генераций нескольких лет. В восточной части берингоморских вод инкубационный период щитоносного ската длится 3.5 года, в связи с чем на нерестилище одновременно развиваются три когорты эмбрионов (Hoff, 2008).

Длительность инкубационного периода обусловлена температурным режимом вод. У разных видов североатлантических скатов, развивающихся при относительно высокой температуре, он варьирует от 2 до 8 мес. (Wourms, 1977). Так, у *Raja egg-lanteria* в экспериментальных условиях при постоянной температуре 20°C потомство вылупляется в среднем через 12 недель (Luer et al., 2007). При слабopоложительной температуре эмбрионы развиваются гораздо медленней. У глубоководного ската *B. spinosissima*, нерестящегося среди вулканических источников Галапагосского рифа, период инкубации при температуре 2.7–2.8°C длится, по-видимому, более 4 лет (Salinas-de-León et al., 2018). На нерестилище щитоносного ската в восточной части Берингова моря, где развитие эмбрионов продолжается 3.5 года, температура несколько выше. За 14-месячный период наблюдений она варьировала в пределах 4.1–5.0°C (в среднем 4.4°C) (Hoff, 2008). Столь высокая температура глубоководной части моря обусловлена непрерывным поступлением относительно тёплых тихоокеанских вод (Хен, 1988). На обнаруженном нами в северо-западной части Японского моря нерестилище щитоносного ската температура воды была ниже (1.0°C), что подразумевает более продолжительный период инкубации. Следует отметить, что в другом районе Японского моря, у западного побережья Хоккайдо, на расположенном на близкой глубине (245–271 м) нерестилище ската Смирнова *B. smirnovi*, которого иногда рассматривают синонимом щитоносного ската (Долганов, Королев, 2006), температурный фон со-

ответствует отмеченному нами у материкового побережья на нерестилище щитоносного ската: в июле 1.3, в течение года 0.9–2.1°C (Hunt et al., 2011). Подобный годовой градиент температуры характерен для глубин >200 м и в северо-западной части Японского моря (Зуенко, 2008).

Район нахождения обнаруженного нами нерестилища, известный под названием Гамовские свалы, обладает сложным для проведения работ изрезанным скалистым рельефом. В связи с этим на других изобатах в районе нерестилища была найдена возможность для выполнения только одного траления на глубине 300–340 м (рисунок) при придонной температуре воды 0.8°C длительностью 25 мин. В улове здесь была отмечена только одна особь щитоносного ската TL 104 см и единичные оболочки пустых капсул. Остаётся неясным, были они отложены в этом месте или же перенесены течениями или орудиями лова с расположенного на меньшей глубине нерестилища. В любом случае очевидно, что массового нереста скатов в этом месте не происходит.

Обращает на себя внимание полное отсутствие на нерестилище молоди скатов. Минимальный размер отмеченных на других участках особей щитоносного ската составлял, как правило, не менее 24 см (исключение – одна особь TL 22 см), хотя в северо-западной части Японского моря встречается его молодь $TL \geq 17$ см (Антоненко и др., 2007). Отсутствие мальков можно связать с отсутствием во время проведения работ массового вылупления. Вероятно, в водах Японского моря мальки щитоносного ската, как и на других участках ареала, выходят из яйцевых капсул в основном в холодный период года. Например, в восточной части Берингова моря массовое вылупление щитоносного ската приурочено к осенне-зимнему периоду (Hoff, 2008). Места же концентраций вылупившихся мальков и подрастающей молоди не совпадают (Hoff, 2016).

В выполненных в последующие годы нескольких траловых съёмках подобных массовых поимок капсул скатов не наблюдалось, хотя их некоторое количество в уловах в районе расположения нерестилища присутствовало в каждой съёмке. Площадь нерестилища может быть небольшой. По данным подводных наблюдений, концентрации яиц скатов могут тянуться на дне узкой полосой, в непосредственной близости от которой могут присутствовать лишь единичные капсулы (Hunt et al., 2011). Охватить тралением такой участок сложно, учитывая снос трала течениями, характерными для Гамовских свалов. К тому же в дальнейшем для уменьшения риска нанести ущерб популяции время траления в районе расположения нерестилища скатов, как правило, сокращалось в 1.5–2.0 раза.

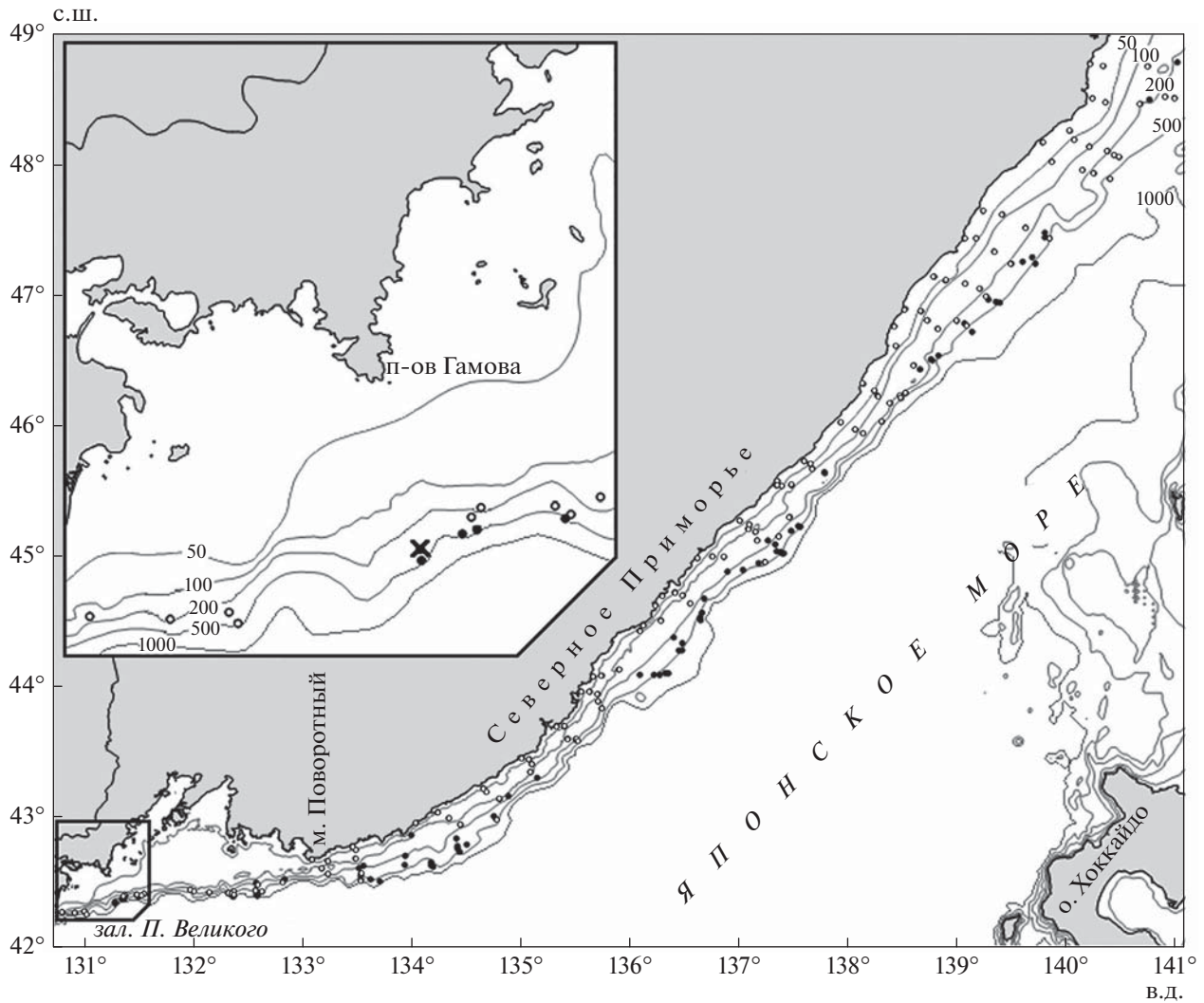


Рис. 1. Пространственное распределение щитоносного ската *Bathyraja parmifera* в северо-западной части Японского моря в июне–августе 2007 г.: (○) – траления без улова вида, (●) – траления с уловом вида, (×) – траление на нерестилище, (—) – изобаты.

В работах Хоффа (Hoff, 2009, 2010), основанных на большом временном отрезке данных по нерестилищам нескольких видов из разных районов, показано, что скаты рода *Bathyraja* стабильно используют для нереста одни и те же участки в течение многих лет. О стабильности расположения нерестового участка с благоприятными для развития эмбрионов факторами среды пишет Хант с соавторами (Hunt et al., 2011). Местом нереста скатов обычно служат покрытые мягким грунтом или каменистые участки подводных хребтов, расположенные в высокопродуктивных зонах и имеющие циркуляцию водных масс, благоприятную для развития в яйцевых капсулах эмбрионов. Очевидно, подобной зоной является обнаруженная нами в районе Гамовских свалов площадка. Для этого из-

резанного скалистого района характерны высокие концентрации гидробионтов, в частности, ценного в промысловом отношении вида – гребенчатой креветки *Pandalus hypsinotus* (Кобликов, Корнейчук, 2015). О стабильности обнаруженного нами нерестилища щитоносного ската свидетельствует массовое присутствие пустых оболочек яиц, среди которых находились как довольно свежие, хорошо сохранившиеся, так и старые, покрытые обрастателями разлагающиеся капсулы.

Наши данные подтверждают имеющиеся в литературе сведения об использовании щитоносным скатом для нереста расположенные в высокопродуктивных зонах участки подводных хребтов. Более детальная типизация расположения нерестилищ требует дальнейших исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В., Пущина О.И., Соломатов С.Ф. 2007. Распределение и некоторые черты биологии щитконосного ската *Bathyraja parmifera* (Rajidae, Rajiformes) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 311–319.
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. 2004. Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 168–190.
- Долганов В.Н. 1998. Размножение скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // Там же. Т. 124. С. 425–428.
- 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., Королев М.Р. 2006. О валидности скатов группы “parmifera” рода *Bathyraja* (Rajidae, Rajoidei) // Изв. ТИНРО. Т. 147. С. 179–182.
- Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.
- Кобликов В.Н., Корнейчук И.А. 2015. Состояние запасов и перспективы промысла глубоководных креветок в водах Приморья // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 1. С. 96–106.
- Орлов А.М. 2006. К обоснованию промысловой меры дальневосточных скатов (сем. Rajidae) на примере массовых западноберингоморских видов // Тр. ВНИРО. Т. 146. Методические аспекты исследований рыб морей Дальнего Востока. С. 252–264.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соломатов С.Ф. 2004. Характеристика ихтиофауны морских вод северного Приморья (Японское море) // Изв. ТИНРО Т. 138. С. 205–219.
- Хен Г.В. 1988. Сезонная и межгодовая изменчивость вод Берингова моря и её влияние на распределение и численность гидробионтов: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- 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>
- Hoff G.R. 2008. A nursery site of the Alaska skate (*Bathyraja parmifera*) in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. V. 106. № 3. P. 233–244.
- Hoff G.R. 2009. Embryo developmental events and the egg case of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert) and the Alaska skate *Bathyraja parmifera* (Bean) // J. Fish Biol. V. 74. P. 483–501.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02138.x>
- Hoff G.R. 2010. Identification of skate nursery habitat in the eastern Bering Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 403. P. 243–254.
<https://doi.org/10.3354/meps08424>
- Hoff G.R. 2016. Identification of multiple nursery habitats of skates in the eastern Bering Sea // J. Fish Biol. V. 88. № 5. P. 1746–1757.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12939>
- Hoff G.R. 2019. Where do baby skates come from? (https://www.afsc.noaa.gov/Education/pdfs/Eggcase_brochure.pdf)
- Hunt J.C., Lindsay D.J., Shahalemi R.R. 2011. A nursery site of the golden skate (Rajiformes: Rajidae: *Bathyraja smirnovi*) on the Shiribeshi Seamount, Sea of Japan // Mar. Biodiv. Rec. V. 4. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1017/S1755267211000728>
- Luer C.A., Walsh C.J., Bodine A.B., Wyffels J.T. 2007. Normal embryonic development in the clearnose skate, *Raja eglanteria*, with experimental observations on artificial insemination // Environ. Biol. Fish. V. 80. P. 239–255.
<https://doi.org/10.1007/s10641-007-9219-4>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Salinas-de-León P., Phillips B., Ebert D. et al. 2018. Deep-sea hydrothermal vents as natural egg-case incubators at the Galapagos Rift // Sci. Rept. V. 8. № 1. Article № 1788.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-20046-4>
- Wourms J.P. 1977. Reproduction and development of chondrichthyan fishes // Amer. Zool. V. 17. P. 379–410.