

*Российская академия наук*

# **ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ**

Том 59 № 2 2019 Март–Апрель

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

*Журнал издается под руководством  
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

*Главный редактор*  
Д.С. Павлов

А.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.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, 2019  
© Редакция журнала “Вопросы  
ихтиологии” (составитель), 2019

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)

---

Подписано к печати 30.07.2018 г.	Дата выхода в свет 15.09.2018 г.	Формат 60 × 88 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	Усл. печ. л. 16.0
Тираж 24 экз.	Зак. 555а	Бесплатно	

---

Учредитель: Российская академия наук  
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-66712  
от 28 июля 2016 года 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-197-18 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,  
109028 Москва, Подкопаевский пер., 5, мезонин 1, к. 2  
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коныхин А.В.),  
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

# СОДЕРЖАНИЕ

Том 59, Номер 2, 2019

<i>Melanostigma meteori</i> sp. n. (Zoarcidae) – новый вид пелагической бельдюги с банки Метеор (Юго-Восточная Атлантика) с замечаниями о полимеризации боковых линий тела у бельдюговых рыб <i>А. В. Балужкин, М. В. Орловская</i>	127
Каспийская щиповка <i>Sabanejewia caspia</i> – давно известный, но практически не изученный вид семейства вьюновых (Cobitidae): особенности морфологии, кариотип, распространение и предполагаемые филогенетические связи <i>Е. Д. Васильева, В. П. Васильев</i>	137
Морфологическая дифференциация речных и озёрных популяций снежной форели <i>Schizopyge niger</i> (Cyprinidae) из Кашмира с использованием геометрической морфометрии <i>С. Гул, Т. Х. Шах, Б. А. Бхат, И. Ахмед, Ф. А. Бхат, М. Х. Балкхи, А. Ахад, Х. Джавид</i>	153
Морфология и вентиляция органа обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта <i>Abudefduf vaigiensis</i> (Pomacentridae) <i>Н. И. Пащенко, А. О. Касумян</i>	154
Клюворылая антимора <i>Antimora rostrata</i> (Moridae) атлантического побережья Южной Америки: обзор распределения и биологии <i>А. М. Орлов, А. М. Сытов, Н. Мари, Д. Э. Фигероа, С. А. Барбини, П. А. С. Коста, Я. Х. Марин, М. М. Минкароне</i>	162
Распределение и некоторые черты биологии двурогого бычка <i>Enophrus diceraus</i> (Cottidae) в российских водах Японского моря <i>В. В. Панченко, О. И. Пущина</i>	163
Возраст и рост пятнистого змееголова <i>Channa punctata</i> из реки Ганг <i>М. А. Хан, С. Хан, Анкита, И. Ахмед, М. Надим</i>	174
Воспроизводство тихоокеанских лососей ( <i>Oncorhynchus</i> ) в реках, впадающих в залив Терпения (Сахалин) <i>А. А. Живоглядов, Л. А. Живоглядова</i>	175
Особенности питания пескороек речной миноги <i>Lampetra fluviatilis</i> из реки Чёрная (бассейн Балтийского моря) <i>Н. В. Полякова, А. В. Кучерявый, Д. С. Павлов, И. А. Цимбалов</i>	186
Особенности формирования численности поколений северо-восточной арктической пикши <i>Melanogrammus aeglefinus</i> в условиях потепления Баренцева моря <i>А. А. Филин, А. А. Русских</i>	195
Миграции молоди рыб в зарегулированных реках. Роль экологических барьеров <i>Д. С. Павлов, В. Н. Михеев, В. В. Костин</i>	204
О популяционно-генетической изменчивости сайки <i>Boreogadus saida</i> арктических морей России <i>Н. В. Гордеева, А. В. Мишин</i>	216
Некоторые показатели обмена веществ в мышечной ткани, печени и гонадах судака <i>Sander lucioperca</i> и чехони <i>Pelecus cultratus</i> Горьковского водохранилища <i>А. А. Паюта, Е. А. Флёрова</i>	225

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новый вид <i>Eustomias</i> из вод Мадагаскара (Melanostomiidae) <i>А. М. Прокофьев</i>	234
---	-----

Первая поимка <i>Gazza dentex</i> (Leiognathidae) у побережья Ориссы (Индия) и расчёт зависимости между её длиной и массой тела <i>Дж. К. Сет, Т. К. Барик, С. С. Мишра</i>	237
Встречаемость <i>Hemitaurichthys polylepis</i> в прибрежных водах юга Центрального Вьетнама (Южно-Китайское море) <i>Д. А. Астахов, О. В. Савинкин</i>	238
О малоизвестных акулах <i>Etmopterus villosus</i> (Etmopteridae) и <i>Scymnodalatias sherwoodi</i> (Somniosidae) из Тихого океана <i>В. Н. Долганов</i>	242
Трансокеаническая миграция трёхзубой миноги <i>Entosphenus tridentatus</i> <i>Дж. Г. Мураускас, А. М. Орлов, Л. Келлер, О. А. Мазникова, И. И. Глебов</i>	248

---

---

УДК 597.5 Zoarcidae

## **MELANOSTIGMA METEORI SP. N. (ZOARCIDAE) – НОВЫЙ ВИД ПЕЛАГИЧЕСКОЙ БЕЛЬДЮГИ С БАНКИ МЕТЕОР (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АТЛАНТИКА) С ЗАМЕЧАНИЯМИ О ПОЛИМЕРИЗАЦИИ БОКОВЫХ ЛИНИЙ ТЕЛА У БЕЛЬДЮГОВЫХ РЫБ**

© 2019 г. А. В. Балужкин<sup>1</sup>, \*, М. В. Орловская<sup>1</sup>

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

\*E-mail: ichthlab@zin.ru

Поступила в редакцию 08.06.2018 г.

После доработки 08.06.2018 г.

Принята в печать 08.06.2018 г.

Описан новый вид *Melanostigma meteori* sp. n. с банки Метеор (Юго-Восточная Атлантика). Экземпляры нового вида пойманы в научно-исследовательской экспедиции АтлантНИРО (1981 г.) на глубинах 950–1000 м. Новый вид отличается от других видов меланостигм уникальным усложнением боковой линии тела, имеющей четыре серии невроматов (предорсальную, дорсолатеральную, медиолатеральную и вентральную), и оригинальной комбинацией признаков в строении головных каналов боковой линии, осевого скелета и особенностях окраски. Более подробно рассмотрено явление полимеризации боковой линии туловища, которое охватывает ряд групп высших Teleostei, включая семейство бельдюговых (Zoarcidae).

**Ключевые слова:** *Melanostigma meteori* sp. n., пелагические бельдюги, таксономия, банка Метеор, Юго-Восточная Атлантика.

DOI: 10.1134/S0042875219020036

К настоящему времени род *Melanostigma* Günther, 1881 включает девять видов, шесть из которых описаны из морских вод Южного полушария: глубоководная меланостигма *M. bathium* Bussing, 1965, желатиновая меланостигма *M. gelatinosum* Günther, 1881, нежданная меланостигма *M. inexpectatum* Parin, 1977, меланостигма Ольги *M. olgae* Balushkin et Moganova, 2017, меланостигма Харина *M. kharini* Balushkin et Moganova, 2018 и меланостигма “Витязя” *M. vitiazi* Parin, 1979 (Балушкин, Моганова, 2017, 2018).

Настоящая статья посвящена описанию нового вида пелагических бельдюг Южного полушария – *Melanostigma meteori* sp. n., обнаруженного на банке Метеор в Юго-Восточной Атлантике.

### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Рыбы типовой серии были собраны в научно-поисковой экспедиции Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО) на судне “Эврика” в 1981 г. и после окончания рейса переданы в ЗИН РАН. Здесь они были определены А.П. Андрияшевым как *Melanostigma gelatinosum* и позднее включены в каталоги коллекций бельдюговых

рыб (Zoarcidae) ЗИН РАН (Balushkin et al., 2011; Балужкин и др., 2012). Считая в настоящее время вид *M. gelatinosum* в понимании ряда авторов (McAllister, Ress, 1964; Anderson, 1986, 1988, 1990) сборным таксоном, мы в данной работе относим к нему только рыб, обитающих на юге Южной Америки (типовое обитание – Магелланов пролив).

При описании нового вида мы следовали схеме, применявшейся в предшествующих публикациях (Балушкин, Моганова, 2017, 2018). Число лучей в спинном, анальном и хвостовом плавниках и число позвонков подсчитывали по снимкам, полученным на рентгенографической установке ПРДУ-02. Терминология серий поверхностных невроматов взята из работ предшествующих авторов, уделявших специальное внимание конфигурации боковой линии тела у бельдюговых рыб (Андрияшев, 1954; McAllister, Ress, 1964; Toyoshima, 1985; Møller, 2001). В число невроматов вентральной серии включали передние невроматы, расположенные между концом темпорального канала и местом схождения вентральной и медиолатеральной серий. Жаберные тычинки и лучи в грудном плавнике подсчитывали только с правой стороны тела.

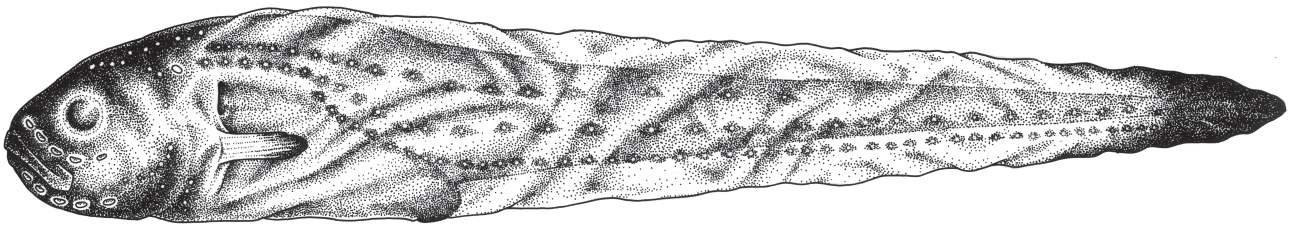


Рис. 1. Голотип *Melanostigma meteori* Balushkin et Orlovskaya sp. n. — ЗИН № 56303, *TL* 268 мм, *SL* 253 мм, “Эврика”, трал 177, Юго-Восточная Атлантика, банка Метеор, 48°02′ ю.ш. 08°24′ в.д., глубина 950–1000 м. Рисунок выполнен М.В. Орловской.

Для сравнительного анализа использованы следующие коллекции ЗИН РАН: *M. atlanticum* № 48529 — 1 экз., Атлантический океан, у о-вов Зелёного Мыса; *M. inexpectatum* № 42640 — голотип, Западная экваториальная Пацифика, Новогвинейское море, архипелаг Бисмарка; *M. olgae* №№ 56159, 45931 — 8 экз. (типовая серия); Южные Сандвичевы о-ва, Западная Антарктика; *M. pammelas* № 25871 — 1 экз., Тихий океан, зал. Монтерей; *M. vitiazii* № 44000 — голотип, море Банда; *M. kharini* ЗИН №№ 56163, 56164 — 3 экз. (типовая серия); *M. gelatinosum* № 48064 — 1 экз. Чили; *M. orientale* ZUMT 52454 — рентгенограмма голотипа, Сагамский залив, Япония. Подробные данные этикеток этих коллекционных экземпляров даны в предшествующих работах (Tomimaga, 1971; Балужкин, Моганова, 2017, 2018).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Melanostigma meteori* Balushkin et Orlovskaya sp. n. — меланостигма “Метеора”

(рис. 1)

*Melanostigma gelatinosum* (non Günther, 1881): Balushkin et al., 2011. P. 970 (part.: № 45933, 3 specimens; № 45934, 2 specimens); Балужкин и др., 2012. С. 47 (part.: № 45933, 3 экз.; № 45934, 2 экз.).

Голотип: ЗИН № 56303 — *TL* 268 мм, *SL* 253 мм, “Эврика”, трал 177, Юго-Восточная Атлантика, банка Метеор, 48°02′ ю.ш. 08°24′ в.д., глубина 950–1000 м, 23.03.1981 г., коллектор И.А. Трунов.

Паратипы: ЗИН № 45933 — 3 экз. *TL* 226, 213 и 176 мм, *SL* 206, 196 и 167 мм, “Эврика”, трал 172, Юго-Восточная Атлантика, банка Метеор, 48°03′ ю.ш. 08°14′ в.д., глубина 960–970 м, 22.03.1981 г., коллектор И.А. Трунов; ЗИН № 45934 — 1 экз. *TL* 210 мм, *SL* 198 мм, пойман вместе с голотипом.

Диагноз. Есть супратемпоральная комиссура, полная; есть пора в темпоральном канале; боковая линия тела включает четыре серии невроматов (преддорсальную, дорсолатеральную, медиолатеральную и вентральную); жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге 26–28, из них в наруж-

ном ряду 11–13, во внутреннем — 15–16; в грудном плавнике 8 лучей; позвонков 88–90, из них туловищных 21–22, хвостовых 67–69; позвонки слабо ассиметричные, длина передней части центра туловищных позвонков (в районе 5–8-го позвонков) составляет 75–85% длины его задней части; длина верхней челюсти 6.0–8.5% *SL*; верхняя губа сростается с рылом; вся голова, окончания спинного и анального плавников и хвост тёмные.

Основные счётные признаки (таблица). *D* 86 (83–85), *A* 69 (67–70), *P* 8 (8), *vert.* 21 + 68 = 89 (21–22 + 67–69 = 88–90), *C* 10 (9–10), жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге в наружном ряду 0 + 12 = 12 (0 + 11–13 = 11–13), во внутреннем — 1 + 14 = 15 (0–1 + 1 + 14–15 = 15–16), до трёх рядов мелких конических зубов у симфиза челюстей.

Тело сравнительно высокое, утончённое к концу, его максимальная высота располагается примерно на вертикали конца грудного плавника и составляет 16.0 (12.2–14.2)% *SL*. Хвостовой плавник на конце лишь слегка закруглённый. Кожа полупрозрачная, подвижная, с развитым желеобразным слоем, без чешуи. Голова небольшая, содержится 5.9 (5.8–6.6) раз в *TL*, рыльный подъём не очень крутой. Рот конечный, разрез рта слегка косой, у голотипа при взгляде снизу зубы на ргаемахиллаге не видны. Задний край верхней челюсти доходит снизу до вертикали переднего края зрачка. Одна пара ноздрей с низкими трубками, окрашенными в чёрный цвет; ноздри располагаются на середине линии между первыми порами супраорбитального и инфраорбитального каналов боковой линии. Жаберное отверстие небольшое, расположено выше верхнего края грудного плавника примерно на расстоянии в 1/2 своего вертикального диаметра. Жаберных лучей шесть. Жаберные тычинки, как правило, одновершинные, лишь иногда может появляться 2-я вершина.

Челюстные зубы конические подвижные, их размеры уменьшаются кзади; на ргаемахиллаге в два–три ряда у симфиза челюстей, далее в один ряд. Есть зубы на сошнике (шесть у голотипа) и на нёбных костях (у голотипа 13–15, первые зубы в два ряда, далее — в один).

Морфометрические признаки типовой серии *Melanostigma meteori* sp.n.

Признак	Голотип ЗИН № 56303	Паратипы			
		ЗИН № 45934	ЗИН № 45933 (3 экз.)		
			1	2	3
<i>TL</i> , мм	268	210	226	213	176
<i>SL</i> , мм	253	198	206	196	167
			В % <i>SL</i>		
<i>h</i>	14.3	11.9	11.3	10.3	11.0
<i>aA</i>	36.1	35.9	36.2	37.6	37.4
<i>pA</i>	69.5	70.2	69.5	66.2	66.9
<i>lBrA</i>	20.1	23.0	18.2	21.0	23.1
<i>lP</i>	7.0	7.5	6.2	8.3	7.4
<i>BrP</i>	1.0	1.3	1.6	1.4	1.4
<i>dBr</i>	0.4	0.6	1.3	1.1	0.3
<i>H</i>	16.0	14.2	14.0	12.7	12.2
<i>c</i>	17.7	18.3	18.1	17.4	15.9
<i>wc</i>	9.5	10.1	9.6	7.9	8.6
<i>ch</i>	11.4	11.7	11.3	10.4	9.4
<i>lmx</i>	7.6	8.5	6.0	7.3	6.4
<i>ao</i>	5.5	4.9	3.8	4.1	3.2
<i>io</i>	5.7	6.2	5.8	5.2	6.1
<i>o</i>	3.7	4.3	4.4	4.2	4.1
			Счётные признаки		
<i>D</i>	86	85	84	83	83
<i>A</i>	69	70	68	67	67
<i>P</i>	8	8	8	8	8
<i>C</i>	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10	1 + 4 + 4 = 9	2 + 4 + 4 = 10	2 + 4 + 4 = 10
<i>sp. br. ant.</i>	0 + 12 = 12	0 + 13 = 13	0 + 13 = 13	0 + 12 = 12	0 + 11 = 11
<i>sp. br. post.</i>	1 + 14 = 15	0 + 15 = 15	0 + 15 = 15	1 + 15 = 16	0 + 15 = 15
<i>CIO</i>	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5
<i>CPM</i>	5/5	5/5	5/5	5/5	5/5
<i>CSO</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>CT</i>	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1
<i>CST</i>	0	0	0	0	0
<i>vert.</i>	21 + 68 = 89	21 + 69 = 90	22 + 67 = 89	21 + 68 = 89	21 + 67 = 88
			Индексы		
<i>TL/c</i>	5.9	5.8	6.1	6.2	6.6
<i>TL/ch</i>	9.2	9.1	9.7	10.5	11.2
<i>TL/h</i>	7.3	8.9	9.7	10.5	9.6
<i>TL/aA</i>	2.9	3.0	3.0	2.9	2.8
<i>TL/lP</i>	15.0	14.1	17.7	13.1	14.3
<i>TL/lBrA</i>	5.2	4.6	6.0	5.2	4.6
<i>c/lP</i>	2.5	2.4	2.9	2.1	2.2

Окончание таблицы

Признак	Голотип ЗИН № 56303	Паратипы			
		ЗИН № 45934	ЗИН № 45933 (3 экз.)		
			1	2	3
<i>c/o</i>	4.9	4.2	4.1	4.2	3.9
<i>lBrA/c</i>	1.1	1.3	1.0	1.2	1.5

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*), *lBrA* – расстояние от заднего края жаберного отверстия до середины ануса, *lP* – 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, *c* и *wc* – длина и ширина головы, *ch* – её высота через середину глаза, *lmx* – длина верхней челюсти, *ao* – длина рыла, *io* – ширина межглазничного расстояния, *o* – продольный диаметр орбиты; *D*, *A* и *P* – число лучей в спинном, анальном и грудном плавниках; *C* – число лучей в хвостовом плавнике (лучи на *epurale* + 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 1-й жаберной дуги; *CIO*, *CPM*, *CSO*, *CT* и *CST* – число сейсмоденситивных пор соответственно в подглазничном, предкрышечно-нижнечелюстном, надглазничном, височном каналах и надвисочной комиссуре; *vert.* – число позвонков (туловищные + хвостовые).

Рентгенограмма. Позвонков до 1-го птеригофора *D* 2 (3), впереди 1-го хвостового позвонка 3 (2–3) птеригофора, поддерживающих первые лучи анального плавника. Позвонки амфицельные, с мощными невральными дугами, снабжёнными крупными сочленовными отростками (*zygapophyses*). Презигапофизы позвонка налегают сверху на постзигапофизы предшествующего позвонка. Парапофизы видны обычно с 4-го (3–4-го) позвонка. Верхние рёбра (*epipleuralia*) начинаются с 3-го (3–4-го) позвонка и заканчиваются не далее 6-го (6–9-го), нижние рёбра – с 4-го (4–5-го), последние заканчиваются не далее 6-го (7–8-го) позвонка. Суростилярным позвонком (*pu1 + u1*) слиты две гипуральные пластинки: эпаксиальная и гипаксиальная, первая несёт 4 (4) луча, вторая – 4 (4) луча хвостового плавника. *Epurale* одно, слабо окостеневающее, кость удлинённая, нависает спереди над задней частью предуростилярного позвонка (*preurale* 2), сзади она поддерживает 2 (1–2) верхних луча *C*. 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, а темпоральные каналы обеих сторон связаны супратемпоральной комиссурой. Преоперкуло-мандибулярные каналы обособлены, не имеют связи ни между собой, ни с темпоральными каналами; супраорбитальные каналы не связаны друг с другом (корональная комиссура отсутствует). В *CPM* и в *CIO* по 5 (5) пор с каждой стороны, в обоих каналах первые и последние поры мельче остальных. В *CT* и *CSO* по 1-й поре, в последнем канале это первая назальная пора (*psol1*), располо-

женная впереди и немного медиальнее ноздри. Не имеет пор *CST*.

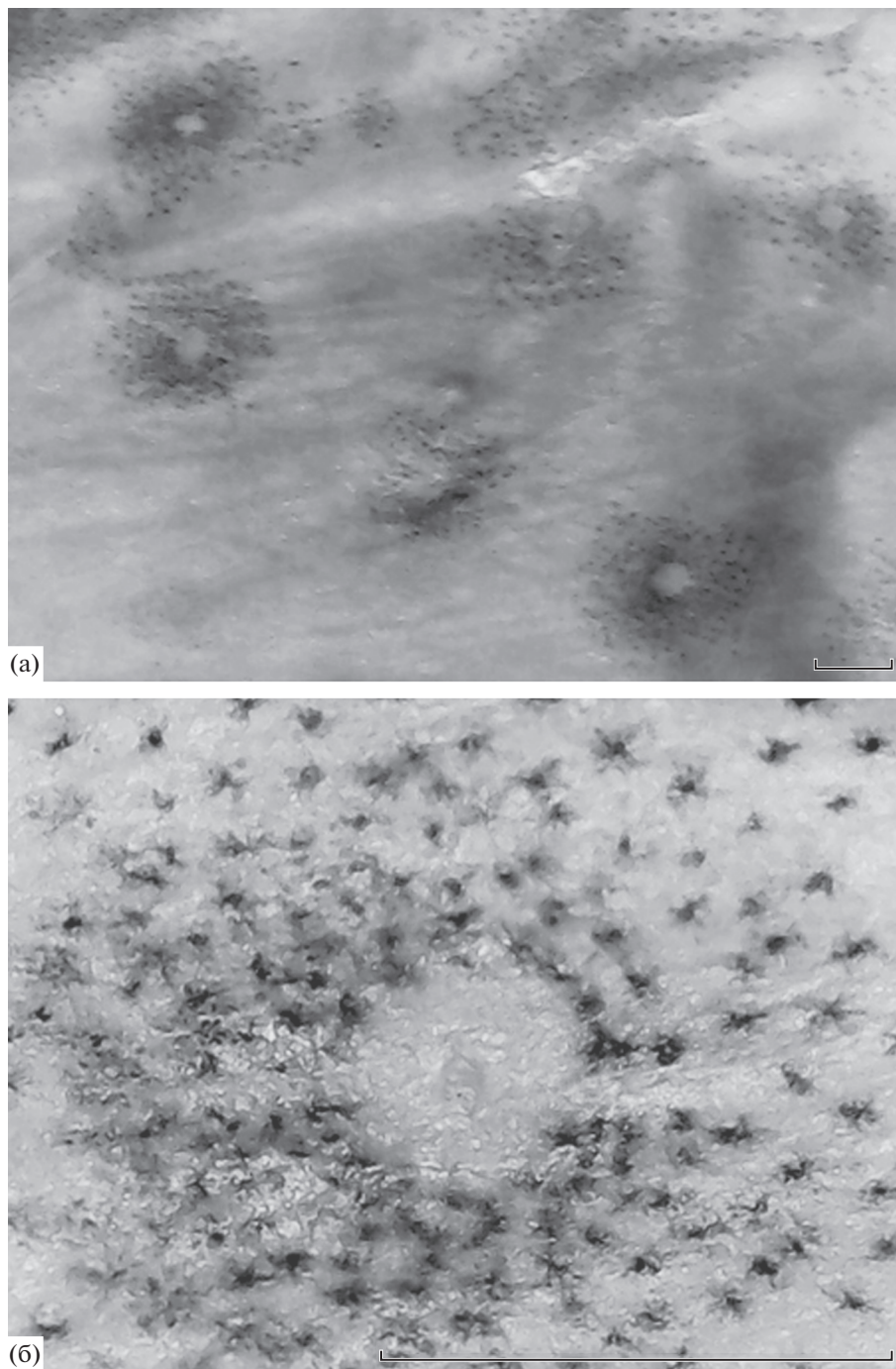
Структурные элементы каналов, изученные у паратипа № 45933 (2-й экз.): в *CSO* 4 сенса; в *CIO* 7 сенсов, из них 3 в *lacrimale* и 4 сенса, соответствующих инфраорбитальным костям, включая *infraorbitale* 5 (*dermosphenoticum*); в *CT* 2 сенса, от места сочленения которых отходят вверх 2 сенса *CST*, в *CPM* 4 сенса, все на нижней челюсти.

Боковая линия туловища имеет четыре серии поверхностных невромастов: предорсальную (*PDLL*), дорсолатеральную (*DLL*), медиолатеральную (*MLL*) и вентральную (*VLL*). Невромасты во всех сериях хорошо заметны только у голотипа и у паратипа № 45933 (1). У этих экземпляров максимальное число отчётливо видимых невромастов в *PDLL* 5 (5), в *DLL* 15 (12), в *DLL* 29 и (10 + ?), в *VLL* 54 и (36 + ?) (знак вопроса означает невозможность точного подсчёта невромастов из-за повреждения кожного покрова). На рис. 2 у голотипа показано место схождения серий *MLL* и *VLL* (а) и отдельный невромаст с частично сохранившейся куполой (б). У остальных паратипов различимы лишь небольшие участки с невромастами из разных серий, включая вентральную.

Измерения (в % *c*): *wc* 53.8 (45.0–55.0), *ch* 64.5 (59.2–63.8), *lmx* 42.9 (33.0–46.7), *ao* 31.3 (20.4–27.1), *io* 32.2 (29.5–38.5), *o* 20.6 (23.8–25.7). Измерения типовых экземпляров в % *SL* приведены в таблице.

О к р а с к а. Тело светло-коричневое, более тёмная срединная часть хорошо просвечивается сквозь полупрозрачную кожу. Рыло, верхняя и нижняя челюсти чёрные, верх головы тёмный. Трубочки ноздрей чёрные. Грудные плавники светлые, с тёмным пятном на конце. Задние участки спинного и анального плавников тёмные, хвостовой плавник чёр-





**Рис. 2.** Поверхностные невромасты туловищных серий боковой линии у голотипа *Melanostigma meteori* (левая сторона тела): а – невромасты в месте схождения медиолатеральной (сверху) и вентральной (снизу) серий, б – отдельный туловищный невромаст с частично сохранившейся купулой в центре. Масштаб: 1 мм.

ный. Ротовая и жаберная полости чёрные, включая дыхательные перепонки; жаберные дуги тёмные, но жаберные тычинки и жаберные лепестки светлые, жаберные тычинки наружного и внутреннего ряда разделены высокой кожной плёнкой тёмного цвета. Перитонеум чёрный. Чёрное окаймление у ануса.

**Этимология.** Название нового вида образовано от названия судна, на котором в 1925 г. в научной экспедиции под командованием капитана Фрица Шписа была обнаружена подводная гора Метеор. Океанографами судна, проводившими в те годы пионерские работы по измерению

глубин в Южной Атлантике, гора Метеор была отмечена близ 48° ю.ш. и 8° в.д. на глубине 560 м.

Распространение, биология. Все экземпляры нового вида были пойманы в начале осени Южного полушария (март) донным тралом на глубинах 950–1000 м. Возможно обитание *M. meteori* на подводных возвышенностях Китового хребта.

Сравнительные замечания. Новый вид отличается от других видов меланостигм уникальным усложнением боковой линии тела, имеющей четыре серии невромасов (предорсальную, дорсолатеральную, медиолатеральную и вентральную). К другим отличительным особенностям *M. meteori* в строении боковой линии следует отнести наличие полной (законченной) супратемпоральной комиссуры (*CST* прервана медиально у *M. atlanticum*, а у *M. inexpectatum*, *M. orientale* и *M. pammelas* отсутствует полностью), наличие темпоральной поры (пора отсутствует у *M. atlanticum*, *M. bathium*, *M. kharini*, *M. olgae*, *M. orientale* и *M. pammelas*), отсутствие корональной комиссуры (комиссура есть у *M. bathium*, *M. gelatinosum*, *M. orientale* и *M. pammelas*).

*M. meteori* входит в группу малопозвонковых меланостигм (*M. bathium*, *M. gelatinosum*, *M. olgae* и *M. pammelas*), число позвонков у видов которой обычно не превышает 93. В этой группе самое низкое число позвонков имеют первые два вида. По данным ряда исследований (McAllister, Ress, 1964; Bussing, 1965; Nakamura, 1986; наши данные), у *M. gelatinosum* (s.str.: юг Южной Америки) позвонков 82–85 (у голотипа 83), из них восточных 62–64 (63 у голотипа). У *M. bathium vert.* 84–88, хвостовых – 66–69 (у голотипа 18 + 66 = 84). Кроме небольшого числа позвонков эти виды отличаются от *M. meteori* окраской тела взрослых особей: типичные желатиновые меланостигмы имеют пёструю окраску верха головы и спины, а глубоководная меланостигма – светлый хвост (у *M. meteori* верх головы монотонно тёмный, бока светло-серые, без пятнышек, а хвост интенсивно тёмный, почти чёрный). Близкие к *M. meteori* значения числа позвонков имеет *M. olgae* (90–93, в среднем 91.5 против 88–90, в среднем 89.0 у *M. meteori*). Вместе с тем у *M. olgae* более крупные глаза (4.5–6.8% *SL*, содержатся 2.1–3.8 раза в *s* против 3.7–4.4% *SL* и 3.9–4.9 раза в *s* у *M. meteori*) и более светлая голова, на которой тёмная окраска присутствует только на кончике рыла и челюстях. Эти два вида сближает слабая асимметрия туловищных позвонков (подробнее об асимметрии позвонков у *Melanostigma* см.: Балужкин, Моганова, 2018).

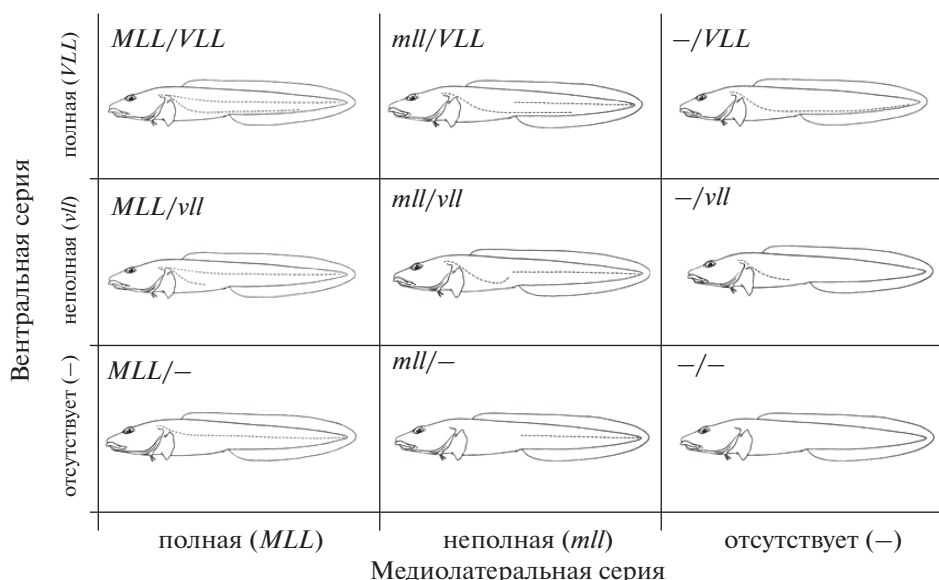
Новый вид относится к видам *Melanostigma* с небольшим числом жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге. Как и у большинства видов рода, общее число тычинок у него не превышает 30 (из

них в наружном ряду не более 14). Увеличенное общее число тычинок на 1-й жаберной дуге (33–34) имеют *M. inexpectatum* и *M. vitiazi* (Парин, 1977, 1979; наши данные).

В Юго-Восточной Атлантике меланостигмы отмечены у берегов юга Африки, на Китовом хребте, на подводных возвышенностях Дискаверии и Вальдивия (Barnard, 1927; Трунов, 1979, 1981; Anderson, 1986). Все пойманные экземпляры были определены этими авторами как *M. gelatinosum*, но морфологические описания даны в очень кратком виде, не позволяющем провести их корректное сравнение с новым видом. Возможно, что меланостигмы, пойманные на Китовом хребте Труновым (1979), относились к *M. meteori*, поскольку указанное в его описании число лучей в спинном плавнике (83–89) более соответствует новому виду (83–86), чем типичной (“магеллановой”) *M. gelatinosum* (78–81, по данным: Bussing, 1965). Необходимо отметить, что очень высокие значения числа лучей в спинном и анальном плавниках (*D* 108, *A* 99), приведённые Накамурой (Nakamura, 1986) для экземпляра *M. gelatinosum* из вод Чили, без сомнения, являются ошибкой подсчёта. Такое большое число лучей в этих плавниках не соответствует числу позвонков у этого экземпляра (83) и вообще не встречается у видов *Melanostigma*.

#### О полимеризации боковых линий у бельдюговых рыб

Число и топография рядов открыто сидящих невромасов боковой линии туловища служат не только важными диагностическими признаками отдельных видов, но и используются при классификации надвидовых таксонов бельдюговых рыб (McAllister et al., 1981; Møller, Petersen, 1997). Особенно большое разнообразие в строении боковой линии на теле наблюдается у видов *Lycodes*, среди которых Андрияшев (1954) и Тойошима (Toyoshima, 1985) различали несколько устойчивых морфотипов. Эти морфотипы могут быть сведены в простую таблицу (рис. 3), учитывающую три степени развития (полное, неполное и отсутствие закладки вообще) вентральной и медиолатеральной серий (рядов) невромасов. Из девяти теоретически возможных при заданных условиях морфотипов у ликодов встречаются только шесть. Тот факт, что вентролатеральный морфотип Андрияшева и вентромидлатеральный морфотип Тойошимы (*mll/vll*) занимают в таблице одно и то же место, объясняется тем, что последний представляет собой не особый морфотип в виде одиночной серии невромасов, имеющей резкий изгиб над анусом, а является частным случаем морфотипа с двумя сериями (вентральной и медиолатеральной), которые сливаются вместе на границе туловищного и хвостового отделов тела. При более сильном разрастании медиолатеральной серии в каудоростральном направлении место её



**Рис. 3.** Морфотипы боковой линии у *Lycodes* в зависимости от степени развития на теле медиолатеральной (*MLL*) и вентральной (*VLL*) серий поверхностных невроматов: *MLL/VLL* – полный двойной\*, *double\*\**; *mll/VLL* – неполный двойной\*; *-/VLL* – полный вентральный\*, *ventral\*\**; *mll/vll* – вентролатеральный\*, *ventromidlateral\*\**; *-/vll* – неполный вентральный\*; *MLL/-* – медиолатеральный\*, *midlateral\*\** (названия морфотипов по: \* Андрияшев, 1954; \*\* Тойошима, 1985).

соединения с вентральной серией смещается вперёд, примерно до вертикали середины или задней трети лучей грудного плавника, как, например, у *Lycodes terraenovae* Collett (Møller, 1997. Fig. 2). В сравнении с ликодами у *M. meteori* из-за резкого уменьшения размеров грудного плавника обе линии соединяются сразу позади него (рис. 1). Наконец, полная (законченная) медиолатеральная серия может сливаться с вентральной серией сразу позади темпорального (посторбитального) канала, что имеет место у видов с морфотипом *MLL/VLL*. Нам не удалось определить место в таблице для антеролатерального морфотипа Тойошима (*anterolateral lateral-line pattern*: Toyoshima, 1985. Fig. 36A), поскольку остаётся до конца неясным, гомологом какой из серий (медиолатеральной или дорсолатеральной) является отходящий от головы назад короткий ряд невроматов. Показателен в этом отношении пример с *Magadanichthys scopetsi*, у которого единственный короткий передний ряд невроматов авторы вначале приняли за медиолатеральную серию (Shinohara et al., 2004), но позднее посчитали такое решение ошибочным (Shinohara et al., 2006). У нототениевых рыб (Nototheniidae) идущая вдоль средней линии тела медиальная боковая линия начинает формироваться на хвостовом стебле и разрастается кпереди (Балушкин, 1984). Поэтому передний участок этой линии никак не может у них появиться на теле раньше того, как сформируется её задний участок. Если такой тип развития свойствен бельдюговым, то в нашей таблице антеролатеральный

морфотип может быть помещён в самую нижнюю ячейку справа (*-/-*), обозначающую отсутствие обеих (*VLL* и *MLL*) серий на теле, а короткий ряд невроматов принадлежит к дорсолатеральной линии.

Кроме вентральной и медиолатеральной серий у зоарцид описаны на теле ещё две серии невроматов: дорсолатеральная и преддорсальная. К сожалению, в морфологических описаниях видов упоминания о них зачастую игнорируются (Møller, 1997). Андрияшев (1954) отмечал, что дорсолатеральная серия имеется у многих ликодов. Он подчёркивал характерную особенность этой серии – широко отставленные друг от друга невроматы, что отличает этот ряд от расположенных ниже рядов. На эту особенность обращали внимание многие исследователи бельдюговых рыб, в том числе Мак-Аллистер и Рисс (McAllister, Ress, 1964), изучавшие представителей *Melanostigma*. Надо сказать, что эти авторы впервые отметили у пелагических бельдюг наличие трёх боковых серий невроматов на теле (преддорсальной, дорсолатеральной и медиолатеральной) и включили этот признак в диагноз рода, содержащего к тому времени виды *M. gelatinosum*, *M. atlanticum* и *M. pammelas*. Большинству последующих авторов обнаружить эти серии у видов *Melanostigma* не удавалось, так что в характеристике рода была введена иная формулировка: “латеральная линия обычно отсутствует” (Anderson, 1988. P. 61). При анализе родственных связей родов семейства этот признак был оценён как

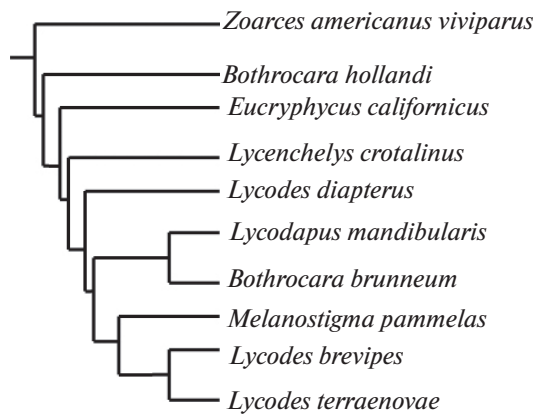


Рис. 4. Участок кладограммы из работы Бетанкура с соавторами (Betancur-R. et al., 2017, с некоторыми изменениями), показывающий филогенетические связи представителей семейства бельдюговых (Zoarcidae).

апоморфия (Anderson, 1994). В то время исключением из правила был лишь *M. vitiazi* Parin, у которого на теле были описаны многочисленные открыто сидящие невромасты. Как следует из первоописания (Парин, 1979. С. 169), эти невромасты “сосредоточены в основном вдоль средней линии тела, но имеются и над ней, а также в передней части спинного плавника”. Наше переисследование голотипа *M. vitiazi* подтвердило присутствие всех этих трёх серий: медиолатеральной, дорсолатеральной и предорсальной (Балушкин, Моганова, 2017). Открытие у *M. meteori* вентральной серии невромастов (*VLL*) естественным образом подтолкнуло нас к переисследованию туловищной боковой линии у представителей других видов рода. Тщательный просмотр типовых экземпляров видов *M. olgae* и *M. kharini* под биноклем с применением разных режимов освещения позволил всё-таки обнаружить на теле рыб как отдельные невромасты, так и небольшие участки трёх туловищных серий (*SDL*, *DLL*, *MLL*). У одного из паратипов *M. olgae* удалось даже проследить достаточно длинный отрезок медиолатеральной серии, содержащий полтора десятка невромастов.

Предорсальная серия у *M. olgae* и *M. kharini* короткая, как и у нового вида; в ней можно насчитать не более пяти невромастов. Такое же небольшое число невромастов (5–8) в этой серии имеется у ликодов комплекса “*Lycodes pallidus*”, хорошо изученных в отношении туловищных рядов невромастов (Møller, 2001). У бельдюговых эта серия может быть существенно длиннее, если её продолжением считать самый верхний ряд туловищных невромастов у *Lycodapus parviceps* Gilbert, который изображён на рисунке в работе Педена и Андерсона (Peden, Anderson, 1978. Fig. 13). Этот ряд идёт от начала спинного плавника почти до середины тела и насчитывает не менее 20 невро-

мастов. Поскольку он проходит вдоль самых оснований лучей, а у данной рыбы уже присутствуют как медиолатеральная, так и дорсолатеральная серии, то его можно с большой долей вероятности считать гомологом самой верхней боковой линии видов *Hexagrammos* (Hexagrammidae), которую Рутенберг (1962) назвал первой верхней боковой линией, и гомологом супрадорсальной боковой линии, описанной ранее у *Psilodracon beviceps* из семейства плосконосовых рыб (Bathysdracidae) (Воскобойникова, Балушкин, 1988). У стихеевых рыб (Stichaeidae) Макушок (1961) описал сходные каналы, которые проходили непосредственно вдоль основания спинного плавника. Важно отметить, что у некоторых стихеевых, как, например, у *Stichaeopsis nana* Кнер, супрадорсальный ряд начинается заметно впереди спинного плавника (Макушок, 1961. Рис. 6е), т.е. включает то место, где у бельдюговых располагаются предорсальные невромасты.

Как было показано ранее (Балушкин, 1976, 1984, 1996), полимеризация боковых линий имеет явные признаки закономерного развития (ортогенеза), осуществляясь в рамках общей для многих групп высших Teleostei тенденции к усложнению сейсмочувствительной системы туловища. На фоне преимущественно редуциционных процессов, характеризующих морфологическую эволюцию бельдюговых (утрача чешуи, парных плавников, пилорических придатков, ложных жабр, дыхательных перепонок, зубов на сошнике и нёбных костях, postcleithrum, радиалий плечевого пояса и пр.), усложнение туловищных серий невромастов является одним из немногих примеров структурных новообразований в этой группе рыб. Необходимо подчеркнуть, что закономерные явления (параллелизмы, конвергенции) не несут информации о родстве. По-видимому, в этом причина того, что молекулярно-генетические исследования показывают отсутствие взаимосвязи между конфигурацией боковой линии (морфотипом) и изменчивостью ДНК (Møller, Gravlund, 2003; Радченко, 2017). Вместе с тем количество трансформаций, накопленных анагенетически в ходе закономерных процессов (гомоплазии), должно влиять на общий уровень специализации той или иной филогенетической ветви. Эти разные уровни, или грады, по всей видимости, и выявляются в филогенетических схемах, построенных на молекулярных данных при определённом наборе включённых в анализ генов. Показательна в этом отношении кладограмма Бетанкура с соавторами (Betancur-R et al., 2017), в которой представители *Lycodes* и *Melanostigma* – родов, испытывающих наиболее глубокие изменения в строении боковой линии туловища, располагаются на вершине филогенетического древа семейства (рис. 4).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны коллектору И.А. Трунову (АтлантНИРО) за сбор и передачу в ЗИН РАН бельдюговых рыб, собранных в Юго-Восточной Атлантике, А.О. Юрцевой и М.Ю. Жукову (ЗИН РАН) за помощь в фотосъёмке рыб. Авторы признательны С.А. Евсеенко (ИО РАН) за ценные замечания при обсуждении рукописи статьи.

Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А17-117030310197-7.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрисяшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.
- Балушкин А.В. 1976. Обзор группы видов “tessellata” рода *Notothenia* с описанием нового подвида *N. canina occidentalis* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 113–117.
- Балушкин А.В. 1984. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 142 с.
- Балушкин А.В. 1996. Строение и эволюция туловищных боковых линий нототеноидных рыб (Notothenioidei, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 4. С. 437–447.
- 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.
- 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.
- 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, Срутцантоидиidae, Ptilichthyidae и Zaproridae. Подотряд Icosteioidei, семейство Icosteidae // Исследования фауны морей. Т. 71 (79). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 195 с.
- Воскобойникова О.С., Балушкин А.В. 1988. О нахождении пяти боковых линий у антарктической рыбы *Psilodrasco breviceps* // Биология моря. № 6. С. 47–52.
- Макушок В.М. 1961. Некоторые особенности строения сейсмодатированной системы северных бленниид Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces // Тр. ИО АН СССР. Т. 43. С. 225–269.
- Парин Н.В. 1977. Новый вид *Melanostigma* (Zoarcidae, Osteichthyes) – *M. inexpectatum* из западной экваториальной части Тихого океана // Там же. 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.
- Радченко О.А. 2017. Молекулярная систематика и филогения бельдюговидных рыб. М.: ГЕОС, 383 с.
- Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 3–100.
- Трунов И.А. 1979. Методические указания по определению ихтиофауны батиаля и подводных возвышенностей юго-восточной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 176 с.
- Трунов И.А. 1981. Ихтиофауна подводной банки Вальдивия (Юго-Восточная Атлантика) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 2. С. 5–64.
- Anderson M.E. 1986. Family No. 94: Zoarcidae // Smiths' 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. 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.
- Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichth. V. 60. P. 1–120.
- 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.
- Barnard K. H. 1927. A monograph of the marine fishes of South Africa. Pt. II // Ann. S. Afr. Mus. V. 21. P. 419–1065.
- Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. V. 17. P. 162–202.
- Bussing W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile Trench // Antarct. Res. Ser. V. 5. P. 219–222.
- 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. 1997. Identity of the Atlantic eelpouts *Lycodes terraenovae* Collett, 1896, *L. atlanticus* Jensen, 1902 and *L. agulhensis* Andriashev, 1959 (Pisces, Zoarcidae) // Steenstrupia. V. 22. P. 45–58.
- Møller P.R. 2001. Redescription of the *Lycodes pallidus* species complex (Pisces, Zoarcidae), with a new species from the Arctic/North Atlantic Ocean // Copeia. V. 4. P. 972–996.
- Møller P.R., Gravlund P. 2003. Phylogeny of the eelpout genus *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) as inferred from mitochondrial cytochrome *b* and 12S rDNA // Mol. Phylog. Evol. V. 26. P. 369–388.
- Møller P.R., Petersen A.E. 1997. New data on the rare eelpout *Lycodes luetkeni* (Zoarcidae) from Greenlandic and Icelandic waters // Cybium. V. 21. № 3. P. 289–296.
- Nakamura I. 1986. Zoarcidae // Important fishes trawled off Patagonia / Eds. Nakamura I., Inada T., Takeda M.,

- Hatanaka H. Tokyo: Jpn. Marine Fish. Resour. Res. Center. P. 238–243.
- 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. P. 1925–1961.
- Shinohara G., Nazarkin M.V., Chereshev I.A.* 2004. *Magadania skopetsi*, a new genus and species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Sea of Okhotsk // *Ichthyol. Res.* V. 51. P. 137–145.
- Shinohara G., Nazarkin M.V., Yabe M., Chereshev I.A.* 2006. *Magadanichthys*, a replacement name for the zoarcid fish genus *Magadania* (Actinopterygii: Perciformes), with notes on new specimens from Russia // *Species Diversity.* V. 11. P. 93–97.
- 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.
- Toyoshima M.* 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* V. 32. № 2. P. 131–243.

УДК 597.584.1.591.4/5

## КАСПИЙСКАЯ ЩИПОВКА *SABANEJEWIA CASPIA* – ДАВНО ИЗВЕСТНЫЙ, НО ПРАКТИЧЕСКИ НЕ ИЗУЧЕННЫЙ ВИД СЕМЕЙСТВА ВЬЮНОВЫХ (COBITIDAE): ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ, КАРИОТИП, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

© 2019 г. Е. Д. Васильева<sup>1, \*</sup>, В. П. Васильев<sup>2</sup>

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

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

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

Поступила в редакцию 25.04.2018 г.

После доработки 31.05.2018 г.

Принята в печать 19.06.2018 г.

Дано иллюстрированное описание особенностей внешней морфологии, окраски (с учётом изменчивости), строения черепа и кариотипа каспийской щиповки *Sabanejewia caspia*. В результате сравнительного анализа на основе исследования коллекций по близким видам и данных литературы составлен новый видовой диагноз *S. caspia*, позволяющий избежать ошибок при идентификации. Представлены подтверждённые данные по распространению вида. Обсуждается современное состояние проблемы оценки филогенетических связей *S. caspia* и видов *Sabanejewia*. Обоснованы сомнения в правильности отнесения к виду *S. caucasica* гаплотипов Генбанка AY059338 и AY059339, широко используемых в филогенетике Cobitidae.

**Ключевые слова:** каспийская щиповка *Sabanejewia caspia*, *S. caucasica*, морфология, кариотип, распространение, диагностические признаки, филогенетические отношения.

DOI: 10.1134/S0042875219020255

Среди видов щиповок (Cobitidae), включаемых в настоящее время в род *Sabanejewia* Vladykov, 1929, ранее всех была описана каспийская щиповка *S. caspia* (Eichwald, 1838). В отличие от многих других номинальных видов щиповок она всегда и всеми признавалась валидным видом и лишь перенесена из рода *Cobitis* Linnaeus, 1758, в котором была описана, в новый род *Sabanejewia*. Общеизвестность и/или обособленность ареала привели к тому, что *S. caspia* в наши дни является самым плохо изученным видом рода. До сих пор не изучен геном каспийской щиповки, хотя одним из результатов первой попытки оценить филогенетические связи в роде *Sabanejewia* на основе данных о изменчивости митохондриального генома (Pardices et al., 2003. P. 295) является заключение о том, что полученные результаты “отрицают ранее предполагаемые сестринские связи между *S. larvata* и *S. caspia*”. Этот вывод был сделан на том основании, что, как оказалось, вид *S. larvata* (De Filippi, 1859) “не является филогенетически близкородственным ни к одной из мтДНК линий *Sabanejewia*” (P. 295), выявленных в данной работе. Ещё раз надо отметить, что вида *S. caspia* в составе

этих линий нет. Не опубликован кариотип каспийской щиповки, приведена лишь его формула в тезисах конференции (Vasil'ev, Vasil'eva, 1994) и отмечено, что он включает 50 хромосом, соответствующих исходному кариотипу для всех щиповок родов *Cobitis* и *Sabanejewia* (Васильев, 1985). Более того, морфологическая изменчивость и диагностическое значение морфологических характеристик каспийской щиповки оказались плохо изученными, что привело к досадным ошибкам в идентификации разных видов щиповок каспийского бассейна и, как следствие, к ошибочным определениям ареалов.

Цель настоящей работы – изучить изменчивость внешних морфологических характеристик и пигментации каспийской щиповки на основе собственных сборов и коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ), выявить диагностические видовые признаки, впервые дать иллюстрированное описание структуры кариотипа, краниологических особенностей вида и на основе полученных данных определить границы ареала и оценить предполагаемые филогенетические связи *S. caspia*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования внешней морфологии и особенностей окраски проводили на основе выборки (36 экз.), собранной 20–21.04.1982 г. в Малом Кызылагачском заливе близ пос. Нариманабад. Помимо этой выборки изучен материал из коллекции ЗММУ (197 экз.): P-3717 – р. Хирмандали, впадающая в Кызылагачский зал. (6 экз.); P-3718 – Джильское озеро, Ленкоранская низменность, юго-западная часть Каспия (8 экз.); P-3719 – Джильское озеро (5 экз.); P-3720 – р. Кумбаши (= Гумбаши) (1 экз.); P-3721 – Иранское побережье у устья р. Нова, низовья Сефидруда (9 экз.); P-3723 – р. Кумбаши (1 экз.); P-3724 – Джильское озеро (3 экз.); P-3744 – Джильское озеро (2 экз.); P-3777 – р. Хирмандали (1 экз.); P-3779 – р. Кумбаши (1 экз.); P-15917 – Малый Кызылагачский залив (36 экз.); P-16747 – ахмаз (пресноводное озеро) в бассейне Куры у каналов АзПАС Мингечаур (2 экз.); P-16755 – ахмаз там же (6 экз.); P-16756 – Малый Кызылагачский залив (111 экз.); P-16803 – каналы АзПАС Мингечаур (5 экз.).

У всех особей из коллекционных материалов анализировали особенности окраски, форму нижней губы, относительную длину усиков, форму суборбитального шипа, наличие утолщений боков тела впереди спинного плавника (считаются характерными для самцов в роде *Sabanejewia*) и измеряли общую длину тела (*TL*). Морфометрические признаки, обычно используемые в исследованиях щиповок (Bănărescu et al., 1972; Васильева, 1984; Васильева, Позняк, 1986), изучены у 36 экз. из пробы из Малого Кызылагачского залива. У 26 экз. из этой же пробы изучена морфология черепа по ранее опубликованной методике (Васильева, 1984). Для статистического анализа характеристик использовали стандартные унивариантные методы и коэффициент различия *CD*.

Структуру кариотипа исследовали в клетках передней части почек на воздушно-сухих препаратах, приготовленных по ранее опубликованной методике (Васильев, 1978). В общей сложности было изучено 55 метафазных пластинок от 12 особей, отловленных в 1985 г. в Малом Кызылагачском заливе и в протоке, которая соединяет залив с морем. Хромосомы классифицировали по системе, предложенной Леваном с соавторами (Levan et al., 1964).

Из коллекции ЗММУ были также изучены пробы из сборов Я. Гинзбурга, исходно идентифицированные как *S. caspia*, но в результате данного исследования отнесённые к другому описанному из бассейна Каспия виду – хвалынской щиповке *Cobitis amphilekta* Vasil'eva et Vasil'ev, 2012<sup>1</sup>: P-3730 –

Малый Кызылагачский залив, против устья р. Кумбаши (2 самца); P-3780 – о. Сара (= Сары), остров у западного берега Каспийского моря, к северу от города Ленкорань (1 самец).

Ряд морфологических признаков и окраска были изучены также у других видов рода *Sabanejewia* из коллекции ЗММУ.

*S. romanica* (Văcescu, 1943): P-9429 – р. Арджеш, бассейн Дуная, Румыния (4 экз., собраны и определены П. Бэнэреску); P-9431 – р. Веда, бассейн Дуная, Румыния (4 экз., собраны и определены П. Бэнэреску); P-10291 – р. Гилонт (= Галбенэ), бассейн Дуная, Румыния (2 экз., собраны и определены П. Баческу как *Cobitis caspia*).

*S. larvata*: P-17289 – Италия, ров у д. Попола, в окрестностях Казале-Монферрато (3 экз., получены от Дж. Бальма); P-17063 – Италия, Рио-делла-Оче близ Касальграссо (7 экз., получены от Дж. Дельмастро). Для сравнительного анализа использованы также результаты предшествующих наших исследований по видам рода *Sabanejewia* (Васильева, Позняк, 1986; Васильева, Васильев, 1988; Васильева, Раб, 1992) и другие данные литературы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Внешняя морфология и окраска каспийской щиповки.* У изученных нами особей *D* II (5½) 6½ (7, 7½), *A* II 5½ (6), *P* I 7–8, *V* I (4) 4½ (5, 5½), *C* I 12 I. С учётом данных по особям из р. Кумбаши (Абдурахманов, 1962) и из вод Ирана (Державин, 1934; Coad, 2017) изменчивость меристических признаков шире: *D* II–III (5½) 6½ (7, 7½), *A* I–II 5½ (6), *P* I 6–9, *V* I (4) 4½ (5, 5½, 6½), *C* I (7–11) 12 (13) I. Тело сжато с боков; спинной плавник начинается практически на уровне начала брюшных плавников; хвостовой стебель короткий, по нижнему краю несёт хорошо развитый кожистый гребень, по верхнему краю гребень хорошо развит лишь в задней части хвостового стебля. Голова небольшая, с коротким рылом и небольшими глазами (рис. 1). Суборбитальный шип хорошо развит, двуветвистый, передняя ветвь шипа существенно короче задней (рис. 2). Все три пары усиков длинные. В выборке из Малого Кызылагачского залива у большинства особей мандибулярный усик заходил за задний край глаза (25 из 36 экз., или 69.5%), реже доходил до заднего края (11.1%) или чуть не достигал заднего края глаза (19.4%). Только в пробе P-16756, где преобладали мелкие экземпляры *TL* < 6 см, встречались отдельные особи с относительно короткими усиками: мандибулярные доходили не далее переднего края глаза. Для щиповок Ирана указывается, что задний усик у них заходит за задний край глаза (Coad, 2017). Чешуя у каспийской щиповки более или менее округлая, с большим центром и малым числом поперечных

<sup>1</sup> Ранее уже сообщалось об ошибочном отнесении к *S. caspia* ряда проб хвалынской щиповки из коллекции ЗММУ и Зоологического института РАН (Васильева, Васильев, 2012).



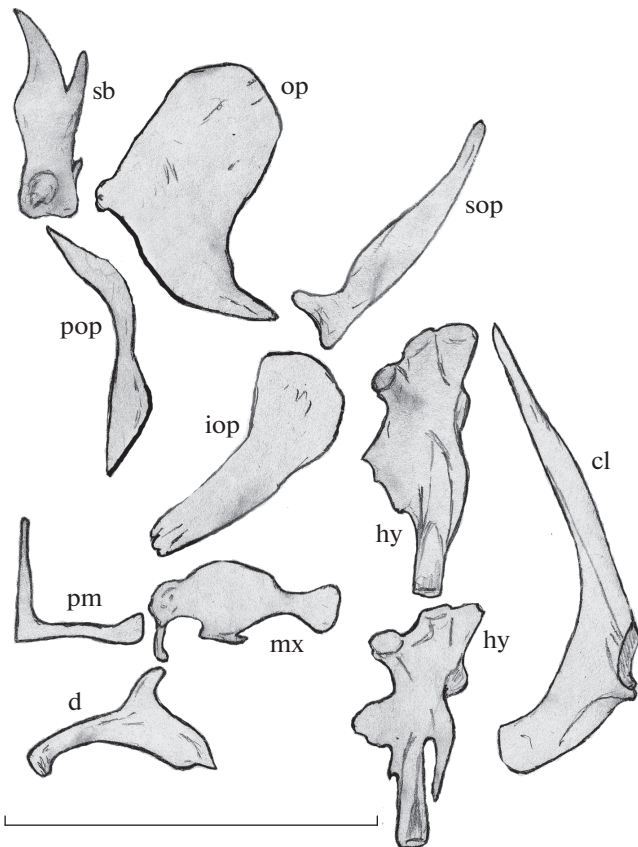


Рис. 1. Взрослая самка *Sabanejewia caspia* из Малого Кызылагачского залива (P-15917), TL 62 мм: а, б – вид сбоку и сверху; в – голова снизу; (↑) – усиковидные выросты на правой лопасти нижней губы.

бороздок (Nalbant, Bianco, 1998; настоящая работа). Нижняя губа двулопастная, на внутренней стороне каждой лопасти по два усиковидных выроста: нижний представляет собой удлинение окончания внутренней стороны губы, а верхний образован удлинением верхней складки (рис. 1в, 3). Эти “усики” обычно заметны даже невооружённым глазом (рис. 1в). В выборке из Малого Кызылагачского залива только у 2 из 41 экз. (4.9%) верхние выросты-усики не были чётко заметны на одной из губных лопастей. В то же время у всех рыб из коллекции ЗММУ, даже у молоди, губы были типичной для вида формы; выросты-усики хорошо заметны и на рисунке строения рта у каспийской щиповки в публикации Налбанта и Бьянко (Nalbant, Bianco, 1998. Fig. 23b).

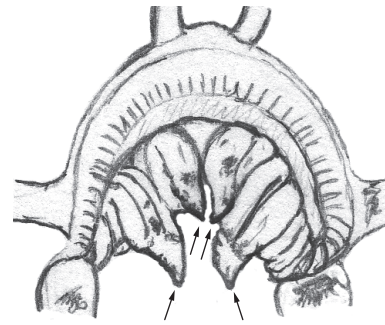
Морфометрические признаки щиповок из Малого Кызылагачского залива представлены в табл. 1. В выборке пол по данным вскрытия был определён для четырёх самцов и 14 самок; по большинству признаков различия между полученными для них средними значениями не превышают величину ошибки среднего значения у самок и только в шести случаях можно предполагать наличие достоверных различий ( $pD$ ,  $lpc$ ,  $h$ ,  $IA$ ,

$IB_1$ ,  $IB_3$ ). Однако эти различия между средними значениями у самцов и самок невелики и могут трактоваться не как половые, а как межвыборочные, тем более что выборка самцов не является репрезентативной (вследствие чего статистическое сравнение было бы некорректным). Не выявлено половых различий по данным признакам и в более многочисленной выборке каспийской щиповки из р. Кумбаши (Абдурахманов, 1962). Поэтому мы объединили всех особей из нашей выборки для сравнения с аналогичной суммарной выборкой из р. Кумбаши. Достоверные различия выявлены по 11 признакам ( $aD$ ,  $pD$ ,  $lpc$ ,  $H$ ,  $h$ ,  $IP$ ,  $IV$ ,  $c$ ,  $ao$ ,  $o$ ,  $io$ ). По большинству характеристик пределы изменчивости двух выборок существенно перекрываются, и  $CD$  не достигает формально подвидового уровня 1.28. Только по величине межглазничного расстояния различия больше ( $CD = 1.66$ ). В определённой степени это может быть связано (как, впрочем, и различия по другим пластическим признакам) с размерной изменчивостью (щиповки из р. Кумбаши существенно мельче щиповок из Малого Кызылагачского залива) и с тем, что промеры получены разными операторами.



**Рис. 2.** Строение костей черепа *Sabanejewia caspia* из Малого Кызылагачского залива: cl – cleithrum, d – dentale, hy – hyomandibulare (представлены два варианта формы), iop – interoperculum, mx – maxillare, op – operculum, pm – praemaxillare, pop – praepoperculum, sb – суборбитальный шип, sop – suboperculum. Масштаб: 0.5 см.

По всему телу каспийской щиповки разбросаны мелкие пятнышки тёмно-бурого цвета, которые сливаются в непрерывную продольную тёмную полосу, идущую вдоль средней линии бока, тёмную полосу вдоль середины спины и пятна неправильной формы, хаотично разбросанные между серединой бока и спиной и ниже середины бока (рис. 1а, 1б). У многих особей ниже полосы, идущей посредине бока, имеется вторая менее чёткая полоса; ниже этой полосы пятнышки тёмного пигмента обычно более редкие, хотя могут доходить и до средней линии брюха; чаще нижняя часть брюха не пигментирована. У основания хвостового плавника пигментные крапинки сгущаются в два нечётких краевых пятна, соединённых более узкой неровной полоской. Голова густо усыпана тёмными пятнышками, на фоне которых слабо проглядывает тёмная полоса от конца рыла до переднего края глаза. На непарных плавниках разбросанные пятнышки тёмного пигмента объединяются в неправильные поперечные ряды.



**Рис. 3.** Строение нижней губы *Sabanejewia caspia*: (↑) – усиковидные выросты на лопастях нижней губы.

В отличие от взрослых рыб у молоди каспийской щиповки ( $TL < 35$  мм из проб Р-3717, Р-3721, Р-3777, Р-3779, Р-16755, Р-16803) тёмные пятна у основания хвостового плавника обыкновенно разобщены и вдоль спины вместо единой тёмной полосы хорошо заметны разделенные светлыми участками пятна (рис. 4).

**Сравнительные замечания.** Ранее Державин (1934. С. 113) указывал, что данное Эйхвальдом (Eichwald, 1838) описание каспийской щиповки “недостаточно ясное и не снабжено рисунком”, а более позднее описание Кесслера (Кесслер, 1877) основано на смешанном материале. На самом деле описание Кесслера также не снабжено иллюстрацией и фактически содержит лишь одну характеристику, которую можно считать диагностической: “тёмные пятнышки, расположенные по длине боковой линии или непосредственно под нею, всегда более или менее сливаются между собой в одну неразрывную полоску” (Кесслер, 1877. С. 183). При этом приведённое им число лучей в хвостовом плавнике (16–17) ясно показывает, что лучи считали у какого-то вида рода *Cobitis*, поскольку для всех видов рода *Sabanejewia* (как и для каспийской щиповки) характерно наличие не более 12 ветвистых (или 14 развитых) лучей в хвостовом плавнике. В отличие от публикации Кесслера данная Эйхвальдом (Eichwald, 1838. Р. 133) характеристика не позволяет сомневаться в том, что им была изучена именно каспийская щиповка, поскольку для вида указано несколько важных признаков: 1) наличие чёткой непрерывной тёмно-коричневой продольной полосы “*taenia longitudinalis fusca cohaerens, distincta, nec interrupta*”, 2) чёрная окраска спины “*dorsum e fusco nigroque nebulosum*”, 3) чёрное основание хвостового плавника “*caudalis basi nigra*”, 4) покрытая чёрными пятнышками голова “*caput nigromaculatum*”. В Ленкорани, откуда была описана каспийская щиповка, нет других видов семейства Cobitidae с такими характеристиками. Приведённые Эйхвальдом 15 лучей в хвостовом плавнике (т.е. 13 ветвистых) могут быть не только результатом

**Таблица 1.** Некоторые морфометрические признаки каспийской щиповки *Sabanejewia caspia* из Малого Кызылагачского залива и р. Кумбаши

Признак	Малый Кызылагачский залив (наши данные)			Р. Кумбаши (Абдурахманов, 1962)
	Самки ( $n = 14$ )	Самцы ( $n = 4$ )	Оба пола ( $n = 36$ )	Оба пола ( $n = 100$ )
<i>TL</i> , мм	60.0–79.3	55.0–69.0	55.0–79.3	39.0–58.0
	$66.1 \pm 1.61$	64.3	$64.9 \pm 0.85$	45.4
<i>SL</i> , мм	51.2–65.2	47.5–60.3	47.5–65.3	34.6–50.5
	$56.6 \pm 1.25$	55.3	$55.7 \pm 0.70$	39.3
			<i>B % SL</i>	
<i>aD</i>	48.5–53.4	48.7–52.9	46.7–53.4	48.2–55.4
	$50.2 \pm 0.40$	50.3	$50.0 \pm 0.23$	$51.5 \pm 0.07$
<i>pD</i>	41.2–45.4	43.6–47.2	41.2–47.2	39.0–44.8
	$43.8 \pm 0.35$	45.0	$44.3 \pm 0.22$	$42.0 \pm 0.09$
<i>aV</i>	47.6–52.8	48.1–51.6	47.6–52.8	–
	$50.4 \pm 0.43$	49.8	$50.1 \pm 0.21$	–
<i>aA</i>	71.9–80.9	73.9–77.9	71.9–80.9	–
	$76.6 \pm 0.70$	76.6	$76.4 \pm 0.32$	–
<i>lpc</i>	13.5–17.8	15.9–18.0	13.5–18.0	12.5–17.9
	$15.7 \pm 0.31$	16.8	$15.8 \pm 0.17$	$14.7 \pm 0.06$
<i>H</i>	13.1–20.3	14.7–16.6	13.1–20.3	14.8–20.8
	$16.6 \pm 0.65$	15.4	$16.0 \pm 0.29$	$17.4 \pm 0.09$
<i>h</i>	8.4–11.4	9.9–11.4	8.4–11.5	7.7–11.5
	$9.8 \pm 0.22$	10.7	$10.0 \pm 0.13$	$9.3 \pm 0.08$
<i>Cr</i>	6.2–10.2	6.5–8.3	6.2–10.2	–
	$8.3 \pm 0.33$	7.6	$7.9 \pm 0.16$	–
<i>Cr<sub>m</sub></i>	6.0–8.6	5.5–7.1	5.5–8.6	–
	$7.1 \pm 0.28$	6.6	$6.9 \pm 0.13$	–
<i>cr</i>	1.4–2.9	1.6–2.1	1.4–2.9	–
	$1.9 \pm 0.09$	1.8	$1.9 \pm 0.04$	–
<i>P–V</i>	28.1–34.0	28.8–32.8	28.1–34.0	27.5–34.9
	$31.3 \pm 0.53$	31.1	$31.0 \pm 0.26$	$30.5 \pm 0.12$
<i>lP</i>	15.3–19.0	15.4–18.5	15.3–19.8	13.3–18.2
	$17.2 \pm 0.26$	17.0	$17.4 \pm 0.17$	$15.6 \pm 0.06$
<i>lV</i>	12.1–14.2	11.9–14.1	11.7–14.6	10.2–14.3
	$13.0 \pm 0.17$	13.1	$13.1 \pm 0.12$	$11.9 \pm 0.08$
<i>lD</i>	7.3–9.8	6.5–10.2	6.5–10.2	7.1–9.9
	$8.4 \pm 0.22$	8.3	$8.4 \pm 0.13$	$8.1 \pm 0.07$
<i>lA</i>	6.0–9.3	7.8–9.0	6.0–9.3	5.8–9.8
	$7.3 \pm 0.28$	8.5	$7.7 \pm 0.14$	$7.4 \pm 0.05$
<i>hD</i>	12.7–15.7	13.4–15.2	12.7–15.7	12.0–16.7
	$14.0 \pm 0.23$	14.2	$14.3 \pm 0.14$	$14.3 \pm 0.14$
<i>c</i>	18.3–20.8	18.2–20.6	17.8–20.8	18.0–22.2
	$19.4 \pm 0.16$	19.1	$19.2 \pm 0.11$	$20.3 \pm 0.05$

Таблица 1. Окончание

Признак	Малый Кызылагачский залив (наши данные)			Р. Кумбаши (Абдурахманов, 1962)
	Самки ( $n = 14$ )	Самцы ( $n = 4$ )	Оба пола ( $n = 36$ )	Оба пола ( $n = 100$ )
	В % с			
$lB_1$	16.5–31.4 $20.7 \pm 1.07$	20.4–28.6 24.5	16.5–31.4 $23.2 \pm 0.69$	–
$lB_3$	22.3–40.6 $29.8 \pm 1.48$	32.4–39.6 35.4	22.3–40.6 $32.1 \pm 0.87$	–
$ao$	28.8–39.2 $35.1 \pm 0.80$	32.7–37.6 35.5	28.8–39.2 $35.6 \pm 0.39$	34.4–44.5 $39.3 \pm 0.11$
$o$	15.8–20.6 $18.0 \pm 0.45$	16.8–18.9 18.0	15.8–20.6 $18.5 \pm 0.22$	13.4–20.8 $16.3 \pm 0.12$
$po$	48.0–55.7 $52.9 \pm 0.65$	51.5–55.9 53.3	48.0–57.8 $53.5 \pm 0.39$	48.8–60.3 $54.3 \pm 0.22$
$hc$	47.8–60.6 $55.1 \pm 1.01$	51.0–63.1 54.8	47.8–63.6 $56.0 \pm 0.67$	66.0–83.0 $73.2 \pm 0.22$
$b$	5.6–9.9 $8.4 \pm 0.36$	7.1–8.9 8.3	5.6–10.8 $8.4 \pm 0.21$	–
$io$	11.7–19.6 $16.7 \pm 0.57$	15.3–19.8 17.1	11.7–20.8 $17.2 \pm 0.34$	18.8–26.2 $22.4 \pm 0.11$

Примечание. Здесь и в табл. 2:  $TL$  – общая длина тела,  $SL$  – стандартная длина тела;  $aD$ ,  $pD$ ,  $aV$ ,  $aA$  – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния;  $lpc$  – длина хвостового стебля,  $H$  – наибольшая высота тела перед спинным плавником,  $h$  – высота хвостового стебля,  $Cr$  – толщина тела перед спинным плавником,  $Cr_m$  – толщина тела на уровне спинного плавника,  $cr$  – толщина хвостового стебля,  $P-V$  – пектоцентрального расстояние,  $lP$  – длина грудного плавника,  $lV$  – длина брюшного плавника,  $lD$  – длина основания спинного плавника,  $lA$  – длина основания анального плавника,  $hD$  – высота спинного плавника,  $c$  – длина головы,  $lB_1$  – длина усиков 1-й пары,  $lB_3$  – длина мандибулярных усиков (3-я пара),  $ao$  – длина рыла,  $o$  – горизонтальный диаметр глаза,  $po$  – заглазничное расстояние,  $hc$  – высота головы на уровне середины глаза,  $b$  – расстояние между ростральными усиками,  $io$  – межглазничное расстояние. Над чертой – пределы изменчивости, под чертой – среднее значение и его ошибка,  $n$  – число исследованных особей, экз.

опечатки, как считал Державин (1934), но и результатом внутривидовой изменчивости признака, диапазон которой приведён нами выше.

Впервые рисунок каспийской щиповки был дан Державиным (1934. Abb. 10). На нём, в отличие от более поздних иллюстраций Берга (1949), основанных на разных видах (Васильева, 1995; Васильева, Васильев, 2012), прекрасно переданы особенности видовой окраски, а в характеристике вида отмечено наличие сплошной тёмной полосы не только по бокам тела, но и на спине. Однако, к сожалению, работа Державина не получила широкого признания.

Начиная с работы Кесслера (1877) наличие тёмной непрерывной полосы вдоль середины бока стало единственным или ведущим (наряду с формой суборбитального шипа) ключевым признаком для идентификации каспийской щиповки (Берг, 1916, 1949; Абдурахманов, 1962; Казанчеев, 1981; Kottelat, Freyhof, 2007; Богуцкая и др., 2013). При этом в характеристике вида Берг (1916,

1949) указывал, что на этой полосе иногда располагаются бурые пятна. На практике это приводило к тому, что за каспийскую щиповку ошибочно, как было показано нами (Васильева, 1995; Васильева, Васильев, 2012), принимали музейные экземпляры щиповок рода *Cobitis*: *C. amphilekta* и *C. melanoleuca* Nichols, 1925. У таких особей в результате хранения были утрачены пятна вдоль середины бока, но зато была видна просвечивающая тёмная прослойка соединительной ткани между спинными и брюшными мышцами. Кроме этого в статусе подвида каспийской щиповки – *Cobitis caspia romanica* Văcescu, 1943 – были описаны щиповки из р. Братья (система р. Арджеш, бассейн Дуная) в Румынии. У этих щиповок имеется тёмная полоса вдоль середины бока, но в отличие от полосы у каспийской щиповки она, как уже указывал ранее Берг (1949. С. 899), также “представляет собой не окраску покровов, а пигментацию, свойственную соединительной ткани горизонтальной перегородки”. Помимо этой полосы у румынской щиповки вдоль середины бока



Рис. 4. Молодь *Sabanejewia caspia* из низовьев Сефидруда (P-3721), TL 31.5–32.0 мм.

проходит продольный ряд из небольшого числа (8–13) узких, вертикально удлинённых пятен. Таким образом, румынская щиповка существенно отличается по окраске от каспийской, однако она формально вполне соответствует характеристикам *S. caspia* в трактовке Берга (1949).

На самом деле по общей пигментации тела на каспийскую щиповку более всего похож североитальянский вид *S. larvata*, у которого мелкие округлые многочисленные (15–27) пятна вдоль середины бока часто сливаются в одну непрерывную полосу, выше и ниже которой разбросаны небольшие пятна неправильной формы, часто образующие дополнительную продольную полосу ниже полосы, идущей вдоль середины бока (Kottelat, Freyhof, 2007; настоящая работа). На основе сходства в окраске Баческу (Văcescu, 1961) предположил близкую связь двух видов и даже в своей работе, посвящённой щиповкам Северной Италии, при характеристике *S. larvata* привёл на рисунке вид сбоку зрелой самки *S. caspia* (Fig. 2a) и вид сверху самца *S. larvata* (Fig. 2b). Однако в отличие от каспийской щиповки у многих особей *S. larvata* можно различить отдельные пятна вдоль середины бока (и нередко они не сливаются) и вдоль середины спины обыкновенно не сплошная

полоса, а крупные пятна, разделённые светлыми промежутками, хорошо заметные, по меньшей мере после спинного плавника. Это видно и на иллюстрациях в ряде публикаций (Văcescu, 1961; Cavicchioli, Guarnieri, 1969; Lodi, 1979; Kottelat, Freyhof, 2007). (Следует отметить, что обособленные пятна вдоль середины спины имеются и у *S. romaniaca*.) Кроме этого у *S. larvata* в верхней части нижней губы имеется тёмное пятно (у некоторых особей из музейных коллекций сохраняется в виде затемнения), не свойственное другим видам рода *Sabanejewia*.

Помимо наличия полосы вдоль средней линии бока для диагностики каспийской щиповки в литературе используется ещё один признак – соотношение длины передней и задней ветвей суборбитального шипа (Берг, 1949; Казанчеев, 1981; Kottelat, Freyhof, 2007; Богуцкая и др., 2013). Действительно, у каспийской щиповки передняя ветвь шипа заметно короче задней (рис. 4), однако похожую форму шипа имеют и другие виды родов *Cobitis* и *Sabanejewia*, например, *S. kubanica* Vasil'eva et Vasil'ev, 1988, *S. balcanica* (Karaman, 1922), *S. baltica* Witkowski, 1994 и симпатричная каспийской золотистая щиповка *S. aurata* (De Filippi, 1863) (Берг, 1949; Васильева, Васильев, 1988; Wit-

kowski, 1994; Nalbant, Bianco, 1998; Ludwig et al., 2001; настоящая работа).

В то же время, согласно полученным в настоящей работе данным, важным диагностическим признаком каспийской щиповки следует считать уникальное строение нижней губы с двумя усиковидными выростами на каждой губной лопасти. У других видов рода *Sabanejewia*, включая *S. romanica* и *S. larvata*, (а также у изученных видов рода *Cobitis*) нижняя губа иной формы: внутренний край каждой губной лопасти варьирует от гладкого или слабо складчатого до более или менее глубоко вырезанного; однако в верхней части лопасти никогда не бывает усиковидного выроста, и только нижний конец у некоторых видов может быть удлинён в виде очень короткого усика (Buşnitza, Băcesco, 1946; Nalbant, 1957; Bănărescu et al., 1972; Васильева, Позняк, 1986; Васильева, Васильев, 1988; Witkowski, 1994; Economidis, Nalbant, 1996; Nalbant, Bianco, 1998; настоящая работа).

В качестве дополнительных характеристик для идентификации каспийской щиповки можно использовать также относительную длину усиков, относительную длину хвостового стебля и рыла. Наиболее длинные усики среди видов рода *Sabanejewia* имеют *S. caspia*, *S. kubanica*, *S. caucasica* (Berg, 1906): у взрослых рыб мандибулярные усики доходят до заднего края глаза или далее. У *S. romanica*, *S. aurata aralensis* (Kessler, 1877), *S. baltica*, во многих популяциях *S. balcanica* усики более короткие, достигающие обычно не далее уровня середины глаза. Ещё короче усики — достигают обыкновенно не далее переднего края глаза — у *S. aurata* и *S. larvata* (Берг, 1949; Васильева, Позняк, 1986; Васильева, Васильев, 1988; Васильева, Раб, 1992; Witkowski, 1994; настоящая работа). Соответственно наблюдаются различия по длине усиков в % длины головы (табл. 2). У пяти изученных нами особей *S. larvata*  $TL$  55.0–65.5 мм  $IB_1$  9.9–12.3 (в среднем 11.0)%,  $IB_3$  15.2–21.1 (18.5)%, тогда как *S. romanica* по этим характеристикам близка к некоторым выборкам *S. balcanica*: у 6 экз.  $TL$  54.0–93.0 мм —  $IB_1$  13.1–19.3 (17.2)%,  $IB_3$  18.9–27.6 (23.0)%. Следует, однако, отметить, что длина усиков, по-видимому, в какой-то степени связана с условиями обитания видов. Ранее мы уже отмечали, что, например, у *S. aurata* самые короткоусые особи встречались в местах с быстрым течением и каменистым дном (Васильева, Васильев, 1988).

По относительной длине хвостового стебля все виды рода *Sabanejewia* достаточно чётко подразделяются на две группы. К видам с коротким хвостовым стеблем относятся всего два: каспийская щиповка (табл. 1) и *S. larvata*: у пяти изученных особей  $TL$  55.0–65.5 мм  $lpc$  14.5–16.7 (15.5)%; а рассчитанные нами значения  $lpc$  по данным литературы (Cavicchioli, Guarnieri, 1969) составили 14.7

и 15.4%. По  $lpc$  наблюдается хиатус между выборками этих двух видов и выборками *S. baltica*, *S. kubanica* Vasil'eva et Vasil'ev, 1988 и большинством выборки *S. balcanica* (табл. 2). В остальных случаях диапазоны варьирования выборочных значений каспийской щиповки и *S. larvata* лишь незначительно перекрываются с диапазонами значений других видов рода, при этом средние значения видов с коротким хвостовым стеблем, как правило, не заходят за нижнюю границу пределов варьирования признака у остальных видов, а оценки показателя  $CD$  превышают формально подвидовой уровень. Помимо видов, указанных в табл. 2, к группе щиповок с длинным хвостовым стеблем относятся *S. romanica* (у 6 экз.  $TL$  54.0–93.0 мм  $lpc$  17.6–19.5 (18.5)%), *S. vallachica* (Nalbant, 1957) (по данным Nalbant, 1957 — 16.75–21.50 (18.50)%) и *S. bulgarica* (Drensky, 1928) (по данным Nalbant, 1957 — 16.30–20.25 (17.65)%).

В меньшей степени выражены межвидовые различия у щиповок рода *Sabanejewia* по длине рыла. Тем не менее наиболее короткорылая каспийская щиповка из Малого Кызылагачского залива отличается от большинства длиннорылых видов с хиатусом или при незначительном перекрывании диапазонов значений признака  $ao$  (табл. 1, 2). У щиповок из р. Кумбаши рыло длиннее, как у *S. balcanica* р. Тиса, близкие значения признака получены нами для *S. larvata* — 35.9–42.9 (38.8)%. Все они достоверно отличаются от длиннорылых видов со средними значениями  $ao$  41.4–48.6% (табл. 2), к которым относится и *S. romanica* — 41.4–44.7 (42.3)%.

Таким образом, на основе проведённого сравнительного анализа **видовой диагноз каспийской щиповки** должен быть расширен и представлен в следующей редакции, не допускающей неоднозначную трактовку: вдоль средней линии бока проходит непрерывная продольная тёмная полоса, образованная мелкими пигментными крапинками, сплошная тёмная полоса проходит вдоль середины спины, часто имеется менее чёткая тёмная продольная полоса из мелких крапинок ниже середины бока; крупных пятен на спине и на боках тела нет (на спине могут быть только у молоди); на внутренней стороне каждой лопасти нижней губы по два усиковидных выроста: нижний образован удлинённым окончанием внутренней стороны губы, а верхний — удлинением её верхней складки; передняя ветвь суборбитального шипа заметно короче задней; усики длинные: мандибулярные у взрослых особей, как правило, заходят за задний край глаза; хвостовой стебель короткий: содержится обычно более 6 раз в  $SL$  (<18%  $SL$ ); рыло короткое, обычно составляет <40%  $c$ .

**Половой диморфизм по внешним признакам.** Для взрослых самцов многих видов рода *Sabanejewia* отмечается вздутие боков тела перед спинным и

Таблица 2. Некоторые морфометрические признаки разных видов рода *Sabanejewia* по данным литературы

Вид	SL, мм	В % с				Источник информации
		lpc	ao	lB <sub>1</sub>	lB <sub>3</sub>	
<i>S. balcanica</i> :						
– р. Лаборец (n = 13)	62.0–84.5 72.4	18.0–22.1 20.1 ± 0.33	40.6–47.4 44.4 ± 0.61	9.8–17.4 13.3 ± 0.60	16.4–22.4 19.6 ± 0.55	Васильева, Раб, 1992
– р. Тиса (n = 30)	50.0–76.0 68.5 ± 0.14	19.1–23.0 21.1 ± 0.18	33.0–46.5 39.7 ± 0.56	11.5–18.5 14.8 ± 0.16	20.0–28.6 24.0 ± 0.39	Мовчан, 1988
– р. Днестр (n = 27)	51.0–75.0 67.0 ± 0.14	18.4–22.1 20.2 ± 0.18	37.0–44.8 41.4 ± 0.43	10.0–18.7 15.5 ± 0.44	13.1–25.2 20.5 ± 0.57	То же
– р. Быстрица (n = 30)	49.0–82.0 69.2 ± 0.15	17.7–21.3 19.7 ± 0.19	35.5–46.7 42.4 ± 0.54	8.2–18.4 13.7 ± 0.38	9.1–22.1 17.3 ± 0.54	»
– р. Луква (n = 30)	58.0–77.0 69.7 ± 0.06	17.1–24.3 20.2 ± 0.20	42.8–53.8 48.4 ± 0.28	14.3–25.0 20.3 ± 0.50	22.0–35.7 28.4 ± 0.16	Опалатенко, 1974
<i>S. baltica</i> , р. Видава (n = 36)	50.4–75.6 64.5 ± 0.64	19.7–24.5 22.2 ± 0.20	35.7–48.9 44.1 ± 0.53	–	–	Witkowski, 1994*
<i>S. aurata</i> , р. Кура (n = 100)	38.0–72.0 54.1 ± 0.32	14.7–21.1 17.9 ± 0.10	36.0–52.8 43.4 ± 0.27	–	–	Абдурахманов, 1962
<i>S. kubanica</i> , р. Невинка (n = 17)	48.3–65.2 57.2	18.3–23.1 20.1 ± 0.28	41.2–51.1 45.0 ± 0.66	13.9–27.1 19.9 ± 0.71	24.2–36.3 29.2 ± 0.73	Васильева, Васи- льев, 1988
<i>S. caucasica</i> :						
– р. Сунжа (n = 15)	58.5–77.6 67.7	16.8–22.02 19.5 ± 0.4	42.0–51.3 48.6 ± 0.61	18.8–29.0 23.4 ± 0.80	25.5–34.3 29.5 ± 0.73	Васильева, Позняк, 1986
– р. Хайдон (n = 34)	44.0–91.2 76.4	16.9–28.0 19.0 ± 0.21	43.9–51.8 47.0 ± 0.29	16.7–28.9 24.3 ± 0.80	21.7–35.7 29.6 ± 1.39	То же

Примечание. \* Значения ошибки средней пересчитаны на основе среднего квадратического отклонения.

брюшными плавниками, такой тип полового диморфизма рассматривается в качестве одной из важных отличительных характеристик рода (Vladykov, 1929; Берг, 1949). Однако у разных видов половые различия выражены в разной степени. Так, по наличию вздутий зрелые самцы хорошо отличаются от самок у *S. larvata*, *S. bulgarica*, *S. vallahica*, *S. kubanica*, *S. romanica*, *S. caucasica*, в некоторых популяциях *S. balcanica* и *S. aurata* (Buşnitza, Văcescu, 1946; Nalbant, 1957; Văcescu, 1961; Васильева, Позняк, 1986; Васильева, Васильев, 1988; настоящая работа). При этом соотношение полов в выборках при определении по внешнему виду особей оказывается близким к 1 : 1. В то же время в изученной ранее популяции *S. balcanica* из р. Лаборец вздутия у самцов были выражены очень нечётко: примерно в половине случаев идентификация самцов по этому признаку не совпала с определением пола на основе вскрытия (Васильева, Раб, 1992).

У каспийской щиповки половой диморфизм выражен очень слабо. В пробе, собранной 20–21.04.1982 г. в Малом Кызылагачском заливе близ

пос. Нариманабад и в протоке, которая соединяет залив с морем, включающей 51 экз., только у одного самца (TL 69 мм) наблюдались хорошо выраженные боковые вздутия тела впереди спинного плавника (рис. 5). Другие самцы, пол которых был выявлен по результатам вскрытия, по внешним признакам визуально от самок не отличались. При этом длина тела самцов (TL) варьировала от 55 до 74 мм (самок – от 54 до 78 мм), более 30% имели гонады IV стадии зрелости (среди самок преобладали рыбы с яичниками IV–V стадий, у единичных особей (8.6%) наблюдалась остаточная икра). В музейной пробе Р-15917 (собрана в заливе в те же сроки) у 31 экз. (из 36) TL 56.5–72.5 мм явственных вздутий на боках тела не обнаружено. У одной особи TL 62 мм хорошо заметны вздутия в нижней части боков, сразу под тёмной полосой вдоль средней линии тела; эти вздутия начинаются чуть впереди окончания грудных плавников и заканчиваются на уровне начала спинного и брюшных плавников, вздутия плотные. У трёх особей TL 57, 61 и 69 мм нижняя часть боков перед началом спинного и брюшных плавников

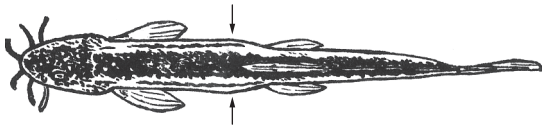


Рис. 5. Самец *Sabanejewia caspia* TL 69 мм из Малого Кызылагачского залива с выраженными вздутиями на боках тела (↑), вид сверху.

слабо выпуклая, вздутия мягкие; ещё у 1 экз. TL 62 мм хорошо заметные плотные вздутия в нижней части боков начинаются примерно от одной трети грудного плавника и заканчиваются чуть далее конца грудного плавника. В пробе P-16756 (собрана в заливе в октябре) у 103 экз. (из 111) TL 47–81 мм (преобладали рыбы TL < 6 см) никаких следов вздутий на боках тела не обнаружено. У 5 экз. TL 55–62 мм перед спинным плавником чуть просматривается слабое расширение тела с боков по сравнению с шириной на уровне плавника; расширение боков перед спинным плавником заметно со спины еще у 2 экз. TL 62 и 64 мм. У 1 экз. TL 58 мм заметны вздутия за головой (доходят до конца грудных плавников), у 1 экз. TL 63 мм вздуто все брюхо. В пробе P-3718 (Джилское озеро, апрель) у 6 экз. TL 43.0–59.5 мм нет следов вздутий на боках, но у некоторых утолщено брюхо (с икрой?), очень слабые вздутия боков у двух рыб TL 57 и 58 мм. В пробе P-16755 (ахмаз в бассейне Куры, 28 мая) у 30 взрослых рыб TL 49–57 мм вздутий нет, у 9 экз. TL 52–60 мм очень слабые вздутия на боках тела. В пробе P-16803 (каналы в районе Мингечаура, 16 мая) слабые расширения верхней части боков перед спинным плавником обнаружены у двух взрослых особей TL 49–53 мм, у других двух TL 49 и 52 мм вздутия не выражены. В пробе P-3717 (р. Хирмандали, июнь) у двух взрослых особей TL 56.5 и 61.0 мм нет вздутий, у 3 экз. TL 57–62 мм очень слабые вздутия. В пробе P-3724 (Джилское озеро, июнь) у самого крупного из 3 экз. (TL 58–68 мм) намечается очень слабое расширение перед спинным плавником. Не обнаружено вздутий на боках тела у всех шести взрослых особей TL 57–63 мм из пробы P-3721 (низовья Сефидруда, июнь), у всех 5 экз. TL 67–75 мм в пробе P-3719 (Джилское озеро, сентябрь), в пробе P-16747 (ахмаз в бассейне Куры, 16 мая, 2 экз. TL 52 и 71 мм), в пробе P-3744 (Джилское озеро, июнь, 2 экз. TL 68 и 74 мм, у мелкой особи вздутое брюхо – с икрой?), в пробах из р. Кумбаши P-3720 (июнь, 1 экз. TL 64 мм) и P-3723 (апрель, 1 экз. TL 58 мм – самка с икрой?).

При анализе полового диморфизма мы руководствовались данными Абдурахманова (1962), согласно которым самцы и самки каспийской щиповки становятся половозрелыми после достижения длины (SL) 35 мм (соответственно TL 39 мм) и нерестятся, по-видимому, в апреле. Во

всяком случае 18.04.1953 г. все изученные им рыбы SL 35–65 мм (преобладали 35–40 мм) были с развитыми половыми продуктами (была посчитана плодовитость). Среди самок щиповок, отловленных нами в Малом Кызылагачском заливе 20–21.04.1982 г. (SL > 45 мм), преобладали текущие особи с гонадами V стадии зрелости, встречались самки с яичниками VI–II стадии, более 30% самцов также были текущими, что подтверждает апрельский нерест щиповки в Ленкоранском районе Азербайджана. В разных музейных пробах, собранных в апреле, с относительно высокой численностью рыб соотношение полов у взрослых особей при определении по наличию вздутий на боках варьирует от 1 : 3 (P-3718) до 1 : 6.2 (P-15917) в пользу самок, тогда как у вскрытых рыб, отловленных 20–21.04.1982 г., соотношение полов было 23 : 28 в пользу самцов. Среди рыб, собранных 09.05.1985 г. в Малом Кызылагачском заливе для кариологического анализа (110 экз.), соотношение полов у вскрытых особей было 1 : 2.2 в пользу самок, в это время среди самок преобладали особи с остаточной икрой (VI стадия). В то же время в музейной пробе, собранной в конце мая (P-16755), соотношение полов по наличию вздутий – 1 : 3.3 в пользу самок, а в пробе, собранной в октябре (P-16756), – 1 : 13. Эти результаты свидетельствуют не в пользу реального соотношения полов и разных биотопических предпочтений самцов и самок, а в пользу слабо выраженного полового диморфизма по внешним признакам даже в нерестовый период.

Рассматривая экологические особенности каспийской щиповки, следует также отметить, что у этого вида икра визуально заметно мельче, чем у симпатричных представителей рода *Cobitis*, что согласуется с данными Абдурахманова (1962), который приводит для мелких икринок самок р. Кумбашинка средний диаметр 0.33 мм, для средних – 0.45, а для крупных – 0.85 мм. Тогда как у изученных им самок рода *Cobitis* из р. Союгулаг (приток Куры) средний диаметр мелких икринок достигал 0.78 мм, а крупных – 1.50 мм. У всех изученных нами особей каспийской щиповки из Кызылагачского залива икра была не желтоватого, как у других щиповок, а зелёного цвета.

*Краниологическая характеристика каспийской щиповки.* По общему строению черепа и числу костей каспийская щиповка принципиально не отличается от изученных ранее видов родов *Sabanejewia* и *Cobitis* (Васильева, 1984; Васильева, Позняк, 1986; Васильева, Васильев, 1988), однако обнаруживает заметную дивергенцию в пропорциях ряда костных структур. Череп у каспийской щиповки невысокий и относительно узкий, теменное отверстие и отверстие на боковых затылочных костях маленькие; operculum и praeperculum относительно широкие, suboperculum сужается к заднему концу; высота praemaxillare, как



**Таблица 3.** Некоторые краниологические признаки каспийской щиповки *Sabanejewia caspia* из Малого Кызылагачского залива

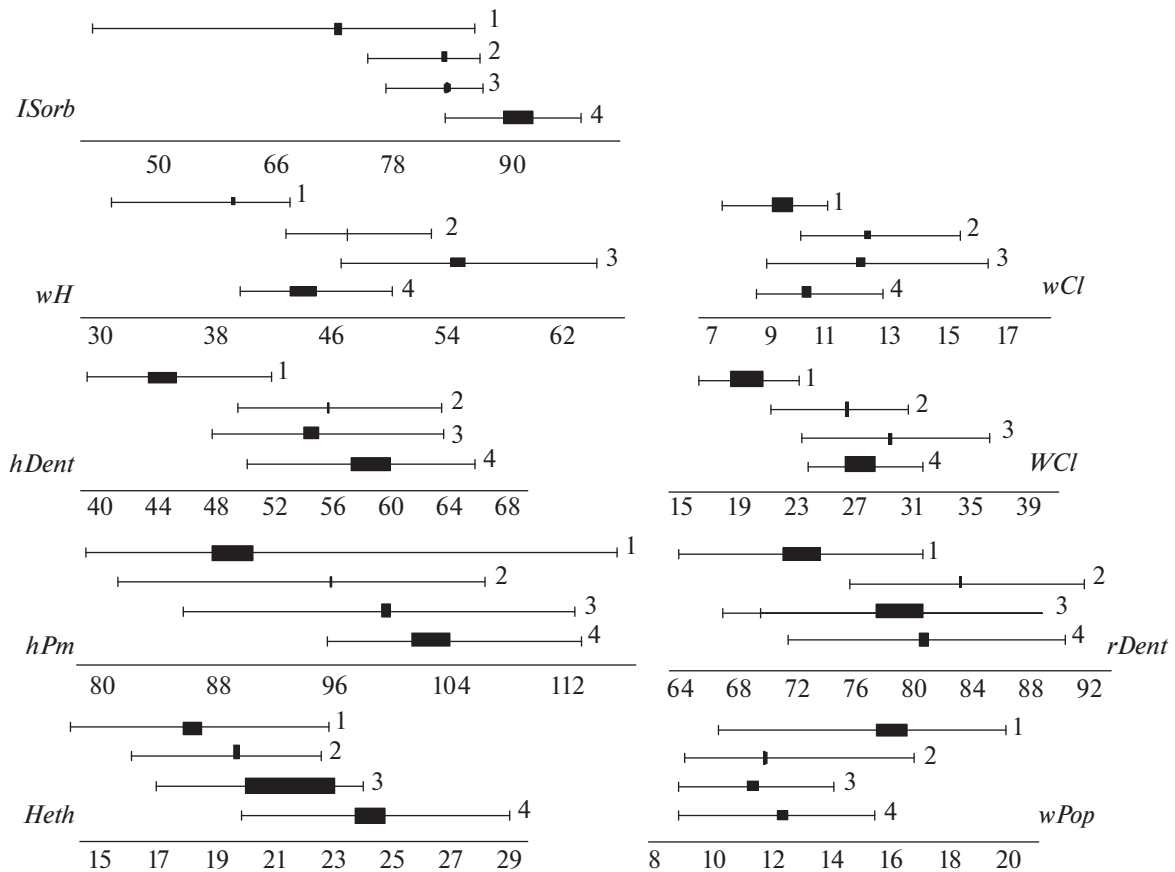
Признак	Самки ( $n = 14$ )		Самцы ( $n = 12$ )	
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$
$TL$ , мм	54.0–78.0	$67.5 \pm 1.95$	50.0–74.0	$65.1 \pm 1.84$
	В % длины основания черепа			
$H_{\max}$	26.8–31.8	$29.5 \pm 0.37^*$	24.4–35.4	$31.1 \pm 0.81^*$
$Heth$	15.5–21.7	$17.9 \pm 0.58^*$	14.4–22.8	$18.3 \pm 0.69^*$
$sSph$	25.6–34.1	$30.2 \pm 0.70^*$	27.8–35.7	$31.4 \pm 0.83$
$sPt$	33.3–39.8	$35.5 \pm 0.54^*$	33.3–41.4	$37.4 \pm 0.68^*$
$sEth$	20.2–28.2	$23.2 \pm 0.56^*$	21.7–25.3	$23.5 \pm 0.36$
$Lf1$	14.0–22.7	$18.4 \pm 0.74^*$	19.5–27.4	$22.2 \pm 0.67$
$Lf2$	2.3–8.9	$6.7 \pm 0.52^*$	3.3–8.9	$7.0 \pm 0.49$
	В % длины кости			
$hOp$	43.9–56.7	$48.8 \pm 0.92$	43.1–52.9	$48.6 \pm 0.82$
$lOp$	75.4–90.1	$83.8 \pm 1.20$	75.8–85.7	$81.3 \pm 0.73$
$h1/h2Iop$	52.6–73.7	$63.6 \pm 1.87$	44.4–76.8	$59.4 \pm 2.93$
$wPop$	10.1–20.1	$15.6 \pm 0.66$	14.1–19.9	$16.7 \pm 0.54$
$rPop$	16.2–25.0	$19.5 \pm 0.81^*$	18.1–26.1	$22.4 \pm 1.13^*$
$hPm$	78.6–115.3	$90.9 \pm 2.75^*$	79.8–98.4	$87.7 \pm 1.93$
$hDent$	41.3–51.8	$45.4 \pm 0.86^*$	39.0–46.7	$43.2 \pm 0.61$
$rDent$	66.7–80.4	$73.3 \pm 1.42^*$	63.7–77.1	$70.7 \pm 1.46$
$wH$	33.7–42.8	$39.0 \pm 0.74^*$	30.8–43.1	$39.3 \pm 0.98$
$lH$	48.0–65.9	$57.2 \pm 1.47^*$	52.6–64.4	$57.7 \pm 1.20$
$h1/h2Mx$	52.6–93.6	$75.9 \pm 2.51$	58.6–87.9	$75.0 \pm 2.46$
$b/aSorb$	31.9–68.0	$54.1 \pm 3.40$	45.0–72.9	$57.1 \pm 2.65$
$lSorb$	41.0–86.4	$72.5 \pm 2.92^*$	53.9–78.7	$72.8 \pm 1.92$
$sSorb$	14.8–23.9	$20.5 \pm 1.15^*$	16.5–24.3	$20.1 \pm 0.81$
$wCl$	7.3–10.4	$9.1 \pm 0.21$	8.3–10.8	$9.8 \pm 0.23$
$WCl$	15.9–20.2	$18.3 \pm 0.40$	16.7–22.9	$20.3 \pm 0.56$

Примечание. lim – пределы изменчивости,  $M \pm m$  – среднее значение и его ошибка,  $n$  – число исследованных особей, экз.;  $TL$  – общая длина тела;  $H_{\max}$  – максимальная высота черепа,  $Heth$  – высота его передней части,  $sSph$  – ширина черепа на уровне sphenotica,  $sPt$  – то же на уровне pterotica,  $sEth$  – то же на уровне ethmoidalia lateralia,  $Lf1$  – длина теменного отверстия,  $Lf2$  – длина отверстия на occipitale laterale;  $hOp$ ,  $lOp$  – высота и длина переднего края operculum,  $h1/h2Iop$  – отношение высоты передней части interoperculum к высоте задней части;  $wPop$ ,  $rPop$  – ширина и расстояние до отростка праеoperculum;  $hPm$  – высота праемахилларе,  $hDent$ ,  $rDent$  – высота и расстояние до конца отростка dentale;  $wH$  – ширина hyomandibulare,  $lH$  – длина его передней части,  $h1/h2Mx$  – отношение высоты отростка maxillare к высоте кости,  $b/aSorb$  – отношение расстояния до бокового выроста к расстоянию от выроста до конца передней ветви суборбитального шипа,  $lSorb$  – расстояние до вершины передней ветви,  $sSorb$  – глубина вырезки у основания передней ветви суборбитального шипа,  $wCl$  – ширина верхней части cleithrum,  $WCl$  – его максимальная ширина; \*число исследованных особей меньше  $n$ .

правило, ниже его длины; dentale очень низкое, его восходящий отросток несколько сдвинут в переднюю часть кости; hyomandibulare и cleithrum узкие, окончание передней ветви суборбитального шипа далеко не доходит до конца задней ветви (рис. 2, табл. 3). На левой глоточной кости обнаружено от 6 до 12 зубов, модальное число зубов лежит в интервале 8–10 (44%), на правой кости – от 6 до 13 зубов, чаще всего встречалось 9 (20%) или 12 (25%) зубов. У самцов по сравнению с самками достоверно больше средние значения  $Lf1$ ,

$wCl$ ,  $WCl$  и меньше  $hD$ , однако различия эти невелики.

Среди изученных ранее видов рода *Sabanejewia* от каспийской щиповки по краниометрическим индексам в наибольшей степени отличается *S. caucasica*: в общей сложности достоверные различия выявлены по 16 признакам; по шести из них различия достигают значительной величины:  $CD$  превышает формально подвидовой уровень 1.28 между самками по индексам  $Heth$  (1.34),



**Рис. 6.** Пределы изменчивости (—) и диапазон средних значений (■) некоторых краниологических индексов у разных видов щиповок рода *Sabanejewia*: 1 – *S. caspia*, 2 – *S. aurata aralensis*, 3 – *S. kubanica*, 4 – *S. caucasica*; *ISorb* – расстояние до вершины передней ветви, *wH* – ширина hyomandibulare, *hDent* – высота dentale, *hPm* – высота praemaxillare, *Heth* – высота передней части черепа, *wCl* – ширина верхней части cleithrum, *WCl* – его максимальная ширина, *rDent* – расстояние до конца отростка dentale, *wPop* – ширина праеорперкулум.

*hDent* (1.49), *WCl* (2.55), между самцами – *wPop* (1.39), *hPm* (1.39), *hDent* (3.80), *ISorb* (1.90), *WCl* (2.85). Диапазоны изменчивости двух видов по этим характеристикам перекрываются слабо, а в некоторых случаях наблюдается хиатус (рис. 6). В меньшей степени выражена дивергенция между каспийской щиповкой и *S. kubanica*. Достоверные различия между видами выявлены по 13 индексам, по пяти из них *CD* превышает 1.28 (сравнивались только самки, поскольку выборка самцов кубанской щиповки нерепрезентативна): *rPop*, *hDent*, *wH*, *wCl*, *WCl* (*CD* соответственно 1.53, 1.43, 2.35, 1.27, 2.42), хиатус наблюдается по двум признакам. Ещё ниже уровень дивергенции между каспийской щиповкой и *S. aurata aralensis*: достоверные различия выявлены по 11 индексам, по четырём из них *CD* превышает уровень 1.28 при сравнении суммарной выборки аральской щиповки с самками каспийской (*hDent* – 1.44, *wH* – 1.53, *wCl* – 1.38, *WCl* – 1.89) и с самцами (*hDent* – 2.01, *rDent* – 1.37, *wH* – 1.29, *WCl* – 1.27).

Выявленные краниологические различия свидетельствуют о высоком уровне дивергенции каспийской щиповки от других видов рода. Ранее нами было проведено сравнение по краниологическим индексам аральской и кубанской щиповок (Васильева, Васильев, 1988). Большинство авторов считают аральскую щиповку синонимом *S. aurata* (Froese, Pauly, 2017; Eschmeyer et al., 2018), самостоятельный видовой статус кубанской щиповки, исходно описанной в качестве подвида *S. aurata*, подтверждён генетическими исследованиями (Perdices et al., 2003). Между изученными выборками этих двух видов хотя и были выявлены достоверные различия по восьми краниометрическим признакам, однако уровень этих различий не высок: *CD* < 1.28, поэтому формально их можно рассматривать не как межвидовые, а как межпопуляционные. Слабая дивергенция по краниологическим признакам наблюдается и между некоторыми видами рода *Cobitis* (Васильева, Васильев, 1988).

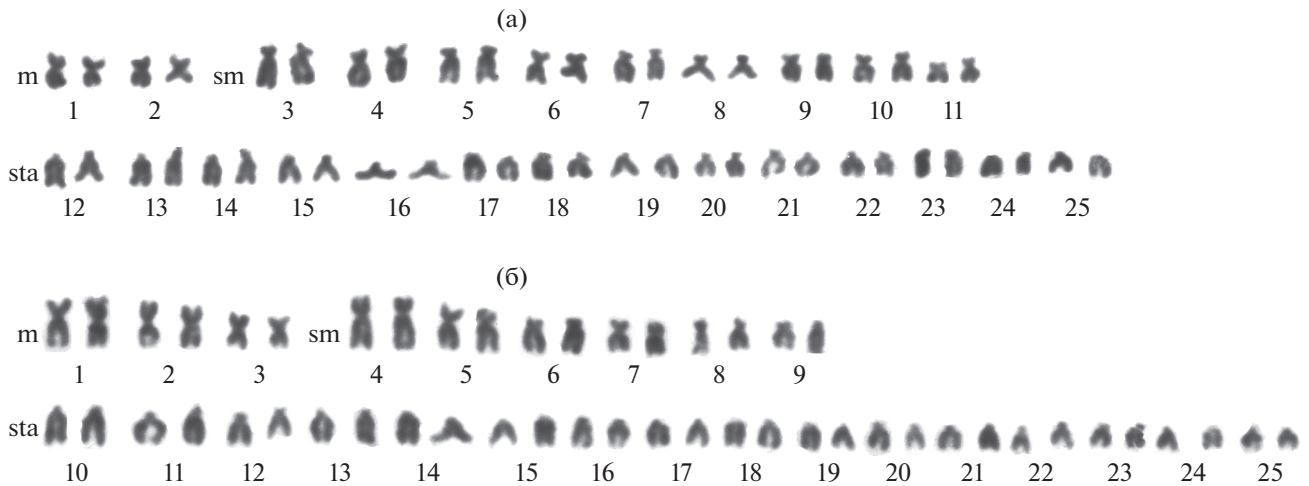


Рис. 7. Кариотип каспийской щиповки *Sabanejewia caspia* из Малого Кызылагачского залива (а) и *S. aurata* из р. Кура (б): m – мета-, sm – субмета-, sta – субтело- и акроцентрические хромосомы.

**Структура кариотипа каспийской щиповки.** Кариотип каспийской щиповки включает в диплоидном наборе 50 хромосом, из которых две пары метацентрические, 9 пар субмета- и 15 пар субтело- и акроцентрические (рис. 7а). Характерные особенности кариотипа: 1) длина четырёх метацентрических хромосом относительно небольшая, эти хромосомы заметно меньше или равны длине больших плеч первых субметацентрических хромосом; 2) все хромосомы заметно меньше, чем у других видов родов *Sabanejewia* и *Cobitis*. В последнем роде только *C. melanoleuca* Nichols, 1925 имеет заметно меньшие размеры хромосом, чем другие виды рода. Измерение количества ДНК на клетку показало, что у этого вида содержание ДНК на клетку примерно на 20% меньше, чем у других видов рода *Cobitis* (Васильев и др., 1999). Важно отметить, это указывалось нами и ранее (Васильева, Васильев, 1988), что среди изученных видов рода *Sabanejewia* подобная структура кариотипа характерна только для *S. larvata* (Lodi, Marchionni, 1980). Число и морфологию метацентрических хромосом можно рассматривать в качестве маркерных признаков для *S. caspia* и *S. larvata*. Для сравнения на рис. 7б представлен изученный нами кариотип *S. aurata* из р. Куры (близ Ахалдабо) с тремя парами метацентрических хромосом. Среди других видов рода *Sabanejewia* две пары метацентрических хромосом имеет только *S. balcanica* из р. Лаборец (бассейн Тисы, Словакия) (Васильева, Раб, 1992), но это не мелкие, как у *S. caspia*, а достаточно крупные (особенно первая пара) хромосомы. Более детальный сравнительный анализ кариотипов по раскладкам хромосом *S. caspia* (рис. 7а) и *S. larvata* (Lodi, Marchionni, 1980) показывает, что эти виды отличаются по числу субметацентрических хромосом: у первого вида таких хромосом десять пар, у второго – восемь. Таким

образом, в кариологическом отношении два вида, *S. caspia* и *S. larvata*, образуют компактную и обособленную от других видов группу в роде *Sabanejewia*.

**Распространение каспийской щиповки.** Ранее (Васильева, 1995) уже было показано, что все указания на обитание каспийской щиповки в северной части Каспийского моря (Берг, 1949; Абдурахманов, 1962; Казанчеев, 1981) основаны на ошибочной видовой идентификации. Подтверждённым музейными коллекциями и опубликованными исследованиями следует считать ареал вида в бассейне Юго-Западного и Южного Каспия от низовьев Куры до Баболя (= Бабуля) (Державин, 1934; Абдурахманов, 1962; Васильева, 1995; Сoad, 2017; настоящая работа). Кесслер (1877) считал каспийскую щиповку солоноватоводным видом и уверенно отмечал её лишь в Каспийском море, ставя под вопрос наличие в Куре. Абдурахманов (1962), наоборот, считал, что это пресноводная рыбка, обитает в стоячих и медленно текущих водах с водной растительностью – в придаточных водоёмах нижнего течения Куры (озёра Шильян, Аджикабул, Ахчала), в р. Кумбашинка, впадающей в Малый Кызылагачский залив. К пресным водоёмам относятся все пробы каспийской щиповки из Ирана с конкретными локалитетами (Сoad, 2017) и все пробы в коллекции ЗММУ (Малый Кызылагачский залив, хотя и имеет морское происхождение, давно отделён от моря искусственной дамбой и фактически превращён в замкнутый пресноводный водоём).

**Филогенетические связи каспийской щиповки** впервые на основе классических морфологических исследований попытался оценить Баческу (Băcescu, 1943), описав, как уже отмечалось выше, в статусе её подвида щиповку из Румынии – ны-

не самостоятельный вид *S. romanica*. В то же время Бэнэреску (Bănărescu, 1989, 1990) считал близкородственным *S. caspia* североитальянский вид *S. larvata*, приводя эту пару видов в качестве примера географического викаризма. В качестве сестринских видов рассматривали их также Налбант и Бьянко (Nalbant, Bianco, 1998). Проведённый в настоящей работе сравнительный анализ морфологических характеристик этих трёх видов не даёт оснований для их сближения, в то же время кариологические данные свидетельствуют в пользу филогенетического родства *S. caspia* и *S. larvata*.

Первая (и единственная) попытка оценки филогенетических связей каспийской щиповки с использованием молекулярно-генетического анализа была осуществлена, как уже отмечалось выше, при полном отсутствии материалов для исследования этого вида (Perdices et al., 2003). Отсутствие данных по каспийской щиповке, чьё распространение существенно расширяет современный ареал *Sabanejewia* в азиатском направлении, позволяет сомневаться не только в корректности оценки филогенетических отношений в пределах рода в целом, но и выделения базальных линий и постулирования “монофилетичности” конгломерата из “балтийского, кавказского и каспийских видов” (Perdices et al., 2016. P. 11). В состав этой монофилетичной группы вошли признаваемые авторами в статусе самостоятельных видов *S. baltica*, *S. kubanica*, *S. aurata*, а также предкавказская щиповка *S. caucasica* — ещё один вид рода, с которым связаны досадные ошибки в идентификации, приводящие к неверной оценке видового ареала, на которых мы считаем необходимым остановиться в настоящей работе.

Описание *S. caucasica* было составлено по экземпляру ЗИН 8560, для которого указан локалитет “Saagdan, Gr. Laba-Fluss, oberer Kuban-FL, Kubansk-Gebiet, N. Kaukasus” (Berg, 1906. P. 37). Соответственно этой этикетке он был собран в р. Сагдан (= Загедан) — притоке верхнего течения Большой Лабы, системы р. Кубань (бассейн Чёрного моря). Кроме этого в описании упомянуты шесть рыб, полученных из ЗММУ, которых ранее Берг (1899) определил как “*S. aurata*”. Это щиповки из рек Челдырка, Камбилеевка, Аргун, относящихся к бассейну Терека. Берг (Berg, 1906) отмечает, что эти особи не отличаются от экземпляра ЗИН 8560, по одной из них был сделан рисунок в первоописании. Таким образом, типовой локалитет предкавказской щиповки охватывает бассейн как Чёрного, так и Каспийского морей, а типовая серия должна включать 2 экз., один из которых теоретически может быть опознан по рисунку (сделанному в натуральную величину) из 6 рыб, присланных из ЗММУ<sup>2</sup>. На упомянутом рисунке чётко представлена характерная для *S. caucasica* окраска (Берг, 1949. С. 896—897): “тело покрыто

многочисленными бурыми пятнышками. Больших чёрных пятен вдоль середины боков нет (выделение наше. — Авторы)”. Такая окраска не обнаружена до сих пор ни у какого другого вида щиповок данного рода и является основным диагностическим признаком предкавказской щиповки, в ареал которой Берг (1949) включал реки Каспийского бассейна (Кума, Терек, Сулак, Шура-озень) и бассейн верхнего течения Кубани. На основании музейных экземпляров и собственных сборов мы подтвердили распространение вида в бассейнах Терека (приток Сунжи, р. Хайдон, р. Челдырка) и Кумы (р. Подкумок и отводные каналы р. Золка) и дали подробную морфологическую характеристику вида, включая особенности строения костей черепа, и ряд сведений по экологии (Васильева, Позняк, 1986). Все заключения работы сделаны на основе конкретных проб ЗММУ: P-2244, P-2850, P-15908—P-15910. В то же время во всех последующих публикациях (фаунистических или краснокнижных списках) ни одно из упоминаемых предкавказской щиповки не обосновывается какими-либо фактическими данными. Более того, в популярной монографии Коттеля и Фрейхофа (Kottelat, Freyhof, 2007), где ареал предкавказской щиповки фантастически расширился, полностью захватив западное и южное побережья Каспийского моря (от Кизлярского залива до ирано-туркменской границы), на фотографии “*Sabanejewia caucasica*, Самур” (P. 325, вторая фотография сверху, фото А. Насеки) на самом деле изображён вид *S. aurata* с характерным для него рядом крупных пятен вдоль середины бока и с тёмной полосой мелких крапинок, идущих от рыла через глаз, также не свойственной *S. caucasica*. Эта же фотография приведена для *S. caucasica* и Богуцкой с соавторами (2016. Фото 16). И более того, что особенно удручает, она долгое время была размещена на популярном сайте FishBase (Froese, Pauly, 2017), вводя в заблуждение широкие круги пользователей.

До этой фотографии никаких упоминаний о наличии предкавказской щиповки в р. Самур (как и в других водоёмах к югу от Сулака) не было. Берг (Berg, 1906) подчёркивал, что изученные им особи данного вида не относятся к бассейну Куры; на необходимость подтверждения конкретным материалом включения Ирана в ареал вида указывает и Коэд (Coad, 2017). В этой связи следует подчеркнуть, что ранее мы отмечали сходство биотопов, занимаемых *S. caucasica* и *S. aurata*, случаи совместного обитания которых неизвестны (Васильева, Позняк, 1986), а в бассейне р. Кура и в водоёмах Ирана подтверждено распространение *S. aurata*. После публикации фотографии

<sup>2</sup> Следует заметить, что в коллекции ЗММУ эти рыбы никогда не числились, о чём ошибочно указано на сайте Калифорнийской академии наук (Eschmeyer et al., 2018).

А. Насеки Самур также следует включить в ареал *S. aurata*.

В связи с изложенным выше и полученными Пердисес с соавторами (Perdices et al., 2003) результатами правильность отнесения к виду *S. caucasica* двух экземпляров щиповок, чьи гаплотипы обозначены исходно как 257, 260 МО и затем помещены в Генбанк под № АУ059338 и АУ059339, вызывает серьезные сомнения. На филогенетических деревьях, построенных на основе данных по изменчивости митохондриального генома, в пределах общей клады *S. aurata*–*S. caucasica*–*S. baltica*–*S. kubanica* гаплотипы предкавказской щиповки объединяются в общую группу с гаплотипами золотистой щиповки из бассейна Каспия и р. Риони, в то время как *S. baltica* и *S. kubanica* образуют две самостоятельных подклады с высоким уровнем поддержки. Этот результат свидетельствует в пользу принадлежности изученных проб АУ059338 и АУ059339 к виду *S. aurata*, к сожалению, ваучерные экземпляры, по-видимому, не сохранились. Поскольку упомянутые гаплотипы достаточно часто используются в филогенетических реконструкциях вьюновых в качестве репера *S. caucasica* (Perdices et al., 2003, 2016; Bartoňová et al., 2008; Vuj et al., 2008), несомненно, следует повторно изучить генотип данного вида на основе фиксированных ваучерных особей, доступных для верификации. Совершенно необходимы также генетические исследования каспийской щиповки с фиксацией ваучерных экземпляров в музейных коллекциях. А пока, до проведения таких исследований, к сожалению, следует констатировать, что филогенетические связи *S. caspia*, как и филогенетические отношения всех видов рода *Sabanejewia*, остаются дискуссионными.

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия проводятся при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00130), а изучение биоразнообразия и обработка депонированных музейных коллекций – при поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029) в рамках гостемы АААА-А16-116021660077-3.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 407 с.  
 Берг Л.С. 1899. Данные по ихтиофауне Кавказа // Изв. Кавказ. музея. Т. 1. Вып. 3. С. 1–36.  
 Берг Л.С. 1916. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Тип. т-ва Рябушинских, 563 с.  
 Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.  
 Богдацкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.; М.: Т-во науч. изд. КМК, 543 с.

Васильев В.П. 1978. Хромосомный полиморфизм у смирды – *Spicara smarisc* (Pisces, Centranchidae) // Зоол. журн. Т. 57. № 8. С. 1276–1278.

Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 300 с.

Васильев В.П., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Васильева Е.Д. 1999. Содержание ДНК в клетках форм однополо-двуполого комплекса щиповок рода *Cobitis* и щиповки Лютера *C. lutheri* (Cobitidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 355–361.

Васильева Е.Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Там же. Т. 24. Вып. 1. С. 43–53.

Васильева Е.Д. 1995. Об отсутствии каспийской щиповки *Sabanejewia caspia* (Cobitidae) в бассейне северного Каспия // Там же. Т. 34. № 6. С. 839–840.

Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1988. Исследование внутривидовой структуры *Sabanejewia aurata* (Cobitidae) с описанием нового подвида *S. aurata kubanica* subsp. nov. // Там же. Т. 28. Вып. 2. С. 192–212.

Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2012. *Cobitis amphilekta* sp. nova – новый вид щиповки (Cobitidae, Cypriniformes) из бассейна Каспийского моря // Там же. Т. 52. № 2. С. 177–183.

Васильева Е.Д., Позняк В.Г. 1986. Морфологическая характеристика предкавказской щиповки *Sabanejewia caucasica* (Berg) (Cobitidae) // Там же. Т. 26. Вып. 3. С. 402–409.

Васильева Е.Д., Раб П. 1992. Золотистая щиповка *Sabanejewia aurata* (Cobitidae) реки Лаборец // Там же. Т. 32. Вып. 2. С. 176–181.

Державин А.Н. 1934. Пресноводные рыбы южного побережья Каспия // Тр. Аз. отд. Закавказ. филиала АН СССР. Сект. зоология. Т. 7. С. 91–126.

Казанчеев Е.Н. 1981. Рыбы Каспийского моря. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 167 с.

Кесслер К. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-каспийско-понтийской области // Тр. Арало-Касп. эксп. Вып. 4. 360 с.

Мовчан Ю.В. 1988. Вьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, игловые, гамбузиевые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибневые // Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вып. 3. Киев: Наук. думка, 367 с.

Опалатенко Л.К. 1974. К морфобиологической характеристике вьюновых (Cobitidae) верхнего Днестра // Вестн. зоологии. № 6. С. 56–62.

Băcescu M.C. 1943. Deux poissons nouveaux pour la faune de la Roumanie: *Cobitis aurata balcanica* Karaman et *Cobitis caspia romanica* n. spp. // Bull. Secti. Sci. Acad. Roumaine. Bucaresti. V. 26. № 2. P. 133–141.

Băcescu M. 1961. Contributo allo studio dei *Cobitis* dell'Italia settentrionale // Estrato dall'archivio di oceanografia e limnologia. V. 12. F. 2. P. 185–189.

Bănărescu P.M. 1989. Vicariant patterns and dispersal in European freshwater fishes // Spixiana. V. 12. № 1. P. 91–103.

Bănărescu P. 1990. Zoogeography of fresh waters. V. 1. General distribution and dispersal of freshwater animals. Wiesbaden: Aula-Verlag, 511 p.

- Bănărescu P., Nalbant T.T., Chelmu S.* 1972. Revision and geographical variation of *Sabanejewia aurata* in Romania and the origin of *S. bulgarica* and *S. romanica* (Pisces, Cobitidae) // *Annot. Zool. Bot. Bratislava*. V. 75. P. 1–49.
- Bartoňová E., Papoušek I., Lusková V. et al.* 2008. Genetic diversity and taxonomy of *Sabanejewia balcanica* (Osteichthyes: Cobitidae) in the waters of the Czech Republic and Slovakia // *Folia Zool.* V. 57. № 1–2. P. 60–70.
- Berg L.S.* 1906. Beschreibung einiger kaukasischer Fische // *Bull. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg. Sér. 5*. V. 24. № 1–2. P. 35–39.
- Buj I., Podnar M., Mrakovčić M. et al.* 2008. Morphological and genetic diversity of *Sabanejewia balcanica* in Croatia // *Folia Zool.* V. 57. № 1–2. P. 100–110.
- Buşnita Th., Băcesco M.* 1946. *Cobitis bulgarica* Drensky un poissons nouveau pour la faune de la Roumanie // *Notationes Biologicae*. V. 4. № 1–3. P. 125–135.
- Cavicchioli G., Guarnieri P.* 1969. Conferma della presenza in Italia di *Cobitis (Sabanejewia) larvata* de Filippi (Osteichthyes, Cobitidae) // *Natura*. V. 60. F. 3. P. 176–184.
- Coad B.* 2017. Freshwater fishes of Iran. Cobitidae to Cyprinodontidae. (<http://www.briancoad.com/Species%20Accounts/Cobitidae%20to%20Cyprinodontidae.htm>)
- Economidis P.S., Nalbant T.T.* 1996. A study of the loaches of the genera *Cobitis* and *Sabanejewia* (Pisces, Cobitidae) of Greece, with description of six new taxa // *Trav. Mus. Nat. Hist. Natur. Grigore Antipa*. V. 36. P. 295–347.
- Eichwald C.E.* 1838. Faunae Caspii maris primitiae // *Bull. Soc. Imp. Naturalistes de Moscou*. V. 11. P. 125–174.
- Eschmeyer W.N., Fricke R., van der Laan R.* (eds.). 2018. Catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2018)
- Froese R., Pauly D.* (eds.). 2017. FishBase. World Wide Web electronic publication. ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Version 10/2017).
- Kottelat M., Freyhof J.* 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Levan A., Fredga A., Sandberg A.* 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas*. V. 52. № 2. P. 201–220.
- Lodi E.* 1979. Osservazioni intorno a *Sabanejewia larvata* (De Fil.) e alle sue relazioni con gli altri Cobitidi italiani (Pisces, Cypriniformes) // *Bull. Mus. Zool. Univ. Torino*. № 6. P. 135–144.
- Lodi E., Marchionni V.* 1980. Chromosome complement of the masked loach *Sabanejewia larvata* (De Fil.) (Pisces, Osteichthyes) // *Caryologia*. V. 33. № 4. P. 435–440.
- Ludwig A., Bohlen J., Wolter C., Pitra C.* 2001. Phylogenetic relationships and historical biogeography of spined loaches (Cobitidae, *Cobitis* and *Sabanejewia*) as indicated by variability of mitochondrial DNA // *Zool. J. Linnean Soc.* V. 131. P. 381–392.
- Nalbant T.* 1957. *Cobitis aurata vallahica*, eine neue Unterart des Balkan-Steinpeitzgers (Pisces, Cobitidae) // *Senckenbergiana Biologica*. V. 38. № 3/4. P. 209–212.
- Nalbant T.T., Bianco P.G.* 1998. The loaches of Iran and adjacent regions with description of six new species (Cobitoidea) // *Ital. J. Zool.* V. 65. Suppl. P. 109–123.
- Perdices A., Doadrio I., Economidis P.S. et al.* 2003. Pleistocene effects on the European freshwater fish fauna: double origin of the cobitid genus *Sabanejewia* in the Danube basin (Osteichthyes: Cobitidae) // *Mol. Phylogen. Evolution*. V. 26. P. 289–299.
- Perdices A., Bohlen J., Šlechtová V., Doadrio I.* 2016. Molecular evidence for multiple origins of the European spined loaches (Teleostei, Cobitidae) // *PLoS ONE*. V. 11. № 1. P. 1–18. (<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0144628>)
- Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D.* 1994. The karyological diversity in spined loaches from genera *Cobitis* and *Sabanejewia* // VIII Congr. Europ. Ichthyol. "Fishes and their environment". Oviedo, Spain. P. 67.
- Vladykov V.D.* 1929. Sur un nouveau genre de Cobitides: *Sabanejewia* // *Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Sér. 2*. V. 1. № 1. P. 85–90.
- Witkowski A.* 1994. Morphological characteristics of *Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1865) from the Odra River basin, with description of a new subspecies (Teleostei: Cypriniformes: Cobitidae) // *Zool. Abhandl. Staat. Mus. Tierkunde Dresden*. Bd. 48. № 3. P. 23–51.

УДК 597.08

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РЕЧНЫХ И ОЗЁРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СНЕЖНОЙ ФОРЕЛИ *SCHIZOPYGE NIGER* (CYPRINIDAE) ИЗ КАШМИРА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ<sup>#</sup>

© 2019 г. С. Гул<sup>1</sup>, Т. Х. Шах<sup>1</sup>, \*, Б. А. Бхат<sup>1</sup>, И. Ахмед<sup>1</sup>, Ф. А. Бхат<sup>1</sup>,  
М. Х. Балкхи<sup>1</sup>, А. Ахад<sup>1</sup>, Х. Джавид<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Рыбохозяйственный факультет Шер-э-Каширского университета сельскохозяйственных наук и технологий,  
Джамму и Кашмир, Индия

\*E-mail: [tasaduqs@gmail.com](mailto:tasaduqs@gmail.com)

Поступила в редакцию 17.08.2018 г.

После доработки 10.10.2018 г.

Принята в печать 15.10.2018 г.

Для выявления популяционного статуса *Schizopyge niger* (Heckel, 1838) в озере Дал и реке Джелам был использован метод геометрической морфометрии. Всего из двух названных локальностей было исследовано 180 особей. Для построения сети на поверхности тела рыб были выбраны 12 точек, 30 различных дистанций между которыми получали с цифровых изображений с помощью компьютерных программ tpsDig2 и PAST. Преобразованные измерения упомянутых дистанций анализировали с помощью метода анализа главных компонент, где первая компонента объясняет 78.43% общей вариации, в то время как вторая и третья компоненты объясняют соответственно 4.62 и 2.91% общей вариации. Высокая нагрузка компоненты связана с признаками, которые относятся преимущественно к передней части тела, средней части спины и голове. Двумерный график главных компонент 1, 2 чётко указывает на разделение двух популяций. Перекрестная проверка результатов анализа показывает, что правильно классифицированы 100% рыб как в озере Дал, так и в реке Джелам.

**Ключевые слова:** *Schizopyge niger*, геометрическая морфометрия, озеро Дал, река Джелам, Кашмир.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020085

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

## МОРФОЛОГИЯ И ВЕНТИЛЯЦИЯ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ У ИНДО-ТИХООКЕАНСКОЙ РЫБЫ-СЕРЖАНТА *ABUDEFDUF VAIGIENSIS* (POMACENTRIDAE)

© 2019 г. Н. И. Пащенко<sup>1, \*</sup>, А. О. Касумян<sup>1, 2</sup>

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

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

\*E-mail: visitgrusha@gmail.com

Поступила в редакцию 18.11.2017 г.

После доработки 11.01.2018 г.

Принята в печать 28.02.2018 г.

Методом световой микроскопии изучено строение органа обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*. Единое обонятельное отверстие (ноздря) у рыбы-сержанта крупное, обонятельная розетка стреловидного типа располагается на медиальной стенке сравнительно большой по объёму обонятельной полости. Число складок в розетке относительно небольшое, их своеобразная форма связана с упорядочением потоков воды в органе обоняния. К обонятельной полости примыкают два вентиляционный мешка – крупный лакримальный и небольшой этмоидальный. Предложена схема вентиляции органа обоняния. Прослежено изменение основных морфологических структур органа обоняния с увеличением длины тела рыб.

**Ключевые слова:** рыба-сержант *Abudefduf vaigiensis*, орган обоняния, обонятельная розетка, обонятельные складки, вентиляционный мешок, вентиляция органа обоняния.

DOI: 10.1134/S0042875219010132

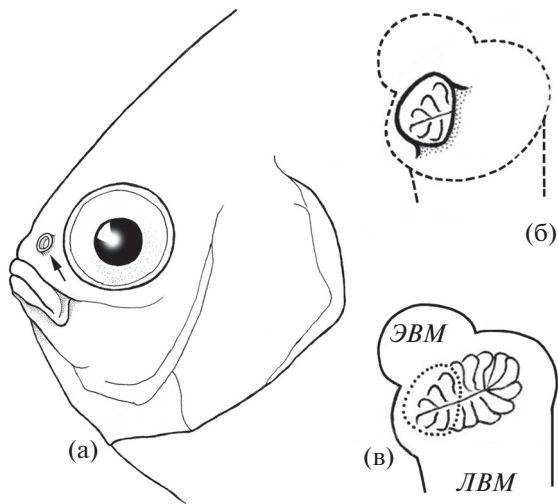
В последние годы значительно возрос интерес к изучению биологии морских тропических рыб, особенно видов, входящих в состав экосистем коралловых рифов – прибрежных сообществ, которые характеризуются крайне большим биологическим разнообразием, структурной сложностью и высокой продуктивностью. Особое внимание уделяется выяснению механизмов пространственной ориентации обитающих здесь рыб. Установлено, что эти рыбы способны успешно возвращаться к своим домашним участкам после перемещения и выпуска вдали от них (Ogden, Buckman, 1973; Margnane, 2000). Хоминг основан, по-видимому, на рецепции и импринтинге запахов (Døving et al., 2006; Dixon et al., 2008, 2014). Слух и обоняние, обладающие большой дистантностью, обеспечивают, как полагают, ориентацию и расселение молоди. У многих рыб коралловых рифов икра и ранние личинки почти сразу после вылупления выносятся течениями в открытый океан, откуда после достижения определённого возраста молодь мигрирует к родным участкам береговой зоны (Gerlach et al., 2007). Считается, что ключевое значение в определении молодью нужного направления миграции, принадлежит слуховой рецепции, однако выбор биотопов для поселения и перехода к территориальному или оседлому обра-

зу жизни, скорее всего, происходит благодаря химическим сигналам, воспринимаемым обонянием (Atema et al., 2002). Сведения о структурных и функциональных характеристиках обонятельной системы рыб коралловых рифов отрывочные.

Представители помацентровых рыб (Pomacentridae) – одни из наиболее многочисленных обитателей коралловых рифов тропической и субтропической зон Мирового океана. К числу широко распространённых видов этого семейства относятся многочисленные представители рода *Abudefduf*, некоторые из которых являются типичными компонентами ихтиофауны коралловых рифов Южно-Китайского моря у берегов Южного Вьетнама.

Цель настоящей работы заключалась в изучении макроморфологии органа обоняния индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*. В непосредственные задачи входило получение данных о строении, размерах и расположении основных структур органа обоняния и изменении этих показателей с увеличением длины тела рыб.





**Рис. 1.** Индо-тихоокеанская рыба-сержант *Abudedefduf vaigiensis*: а — голова рыбы, (→) — ноздря; б — ноздря и складки обонятельной розетки, (---) — обонятельная полость, этмоидальный вентиляционный мешок и начало лакримального вентиляционного мешка; в — обонятельная розетка, (...) — ноздря, ЭВМ — этмоидальный вентиляционный мешок, ЛВМ — лакримальный вентиляционный мешок (частично).

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Особей рыбы-сержанта отловили сетными орудиями на коралловых рифах зал. Нячанг (Южно-Китайское море) и доставили живыми в лабораторию Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, СРВ). После измерения абсолютной длины тела (*TL*) рыб фиксировали в 10%-ном формалине. Препарирование, исследование морфологии органа обоняния и рисунки выполнены под бинокулярным микроскопом МБС-1. Для определения размеров структур органа обоняния использовали окулярный микрометр. Наблюдения за потоками воды в органе обоняния выполнены при механической имитации движения челюстей на фиксированных препаратах с использованием взвеси чёрной китайской туши. Всего морфологическому исследованию подвергнуты 78 ювенильных и половозрелых особей *TL* 36–155 мм.

**РЕЗУЛЬТАТЫ**

**Морфология органа обоняния.** Органы обоняния у рыбы-сержанта располагаются впереди и медиальнее глаз, в непосредственной к ним близости (рис. 1а). Каждый орган представлен близкой к сферической по форме обонятельной полостью, окружённой скелетной капсулой и имеющей эпидермальную крышу (рис. 1б). В ростральной части обонятельная полость открывается наружу одним обонятельным отверстием — непарной нозд-

рём (рис. 1б). Ноздря округлая, слабо расширена спереди и слегка вытянута назад. Её тонкие края выступают над окружающей поверхностью головы, образуя короткую трубку. Ноздря ведёт к овальной стреловидной обонятельной розетке, располагающейся на боковой (медиальной) поверхности обонятельного мешка (рис. 1в). От центра вентральной поверхности обонятельной полости отходит лакримальный вентиляционный (аксессуарный) носовой мешок (рис. 2). Размеры овального отверстия, ведущего в этот мешок, в 1.7–2.0 раза больше размеров ноздри. По объёму лакримальный вентиляционный мешок больше, чем обонятельная полость. Вход во второй вентиляционный мешок, этмоидальный, расположен непосредственно над обонятельной розеткой, сам мешок вытянут в ростральном направлении, по размерам он существенно меньше лакримального мешка. Оболочка вентиляционных мешков состоит из плотной соединительной ткани, выстилающей межкостные полости.

Обонятельная розетка состоит из центральной складки (септы) и симметрично примыкающих к ней первичных боковых складок (рис. 3, 4). Септа расширена в центральной части и плавно сужается в ростральном и каудальном направлениях. Её ростральный конец свободный и имеет ту же форму, что и концы боковых складок в передней части розетки. У одной из исследованных особей септа не имела свободного конца в ростральной части и плавно соединялась со стенкой обонятельного мешка. Толщина всех складок одинакова (~75–80 мкм). Складки в ростральной части розетки мелкие, плоские, с небольшим закруглённым свободным дистальным концом (рис. 3а). У складок, расположенных каудальнее, дистальная часть свободная, с утолщённым краем, от которого с каждой стороны складки перпендикулярно её плоскости отходит боковая лопасть. Обе лопасти начинаются от основания складки, где они прикреплены к стенке обонятельной полости и, постепенно сужаясь, тянутся по краю складки примерно до середины её длины. В дистальной части толщина складки достигает 300–400 мкм (суммарно с боковыми лопастями) (рис. 4). Чем каудальнее расположена складка, тем она крупнее, тем толще её дистальная свободная часть и тем сильнее складка изогнута к центру розетки. Вторичная складчатость на всех складках отсутствует.

Число боковых складок с разных сторон розетки и общее число складок в розетках левого и правого органов обоняния у одной и той же особи может различаться на 1–2 шт. У одной из исследованных рыб число складок в розетках различалось на 4 шт. Такие несоответствия встречаются у 6–7% особей. Число обонятельных складок у сходных по длине рыб также может варьировать (таблица).

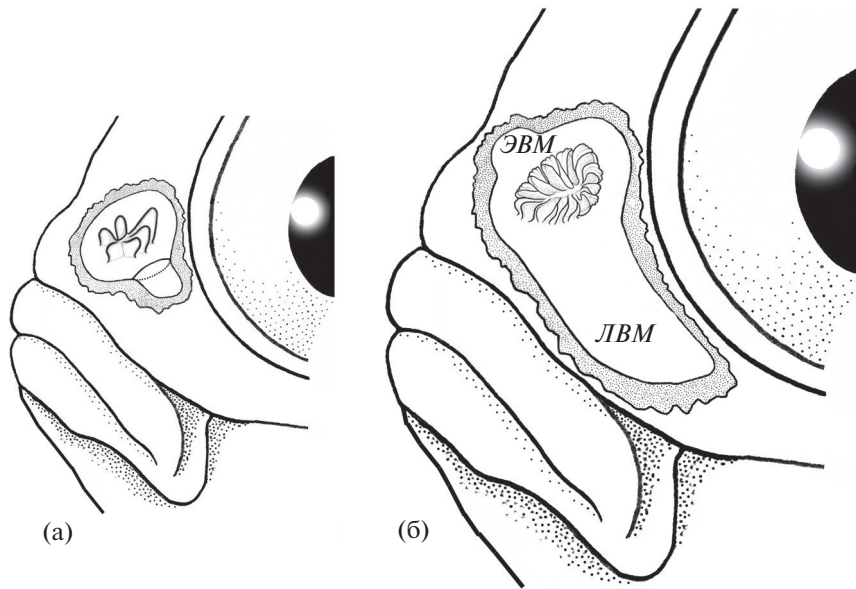


Рис. 2. Лакримальный вентиляционный носовой мешок у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* TL 36 мм (а) и TL 75 мм (б); обозначения см. на рис. 1.

**Онтогенетические изменения органа обоняния.**

У относительно мелких рыб ( $TL < 55$  мм) обонятельное отверстие эллипсовидное и имеет пологие края. У более крупных рыб ( $TL > 60$  мм) ноздря приобретает дефинитивную форму в виде короткой трубки с краями, возвышающимися над окружающими тканями.

По мере роста рыб увеличивается число обонятельных складок. Они возникают в виде небольших утолщений в роstralной части обонятельной розетки, располагающихся, как правило, симметрично с обеих сторон от септы. У некоторых исследованных рыб отмечена асинхронность в формировании закладок очередной пары боковых складок. У ювенильных особей ( $TL 35-45$  мм) все складки, даже в каудальной части розетки, плоские и прямоугольные по форме, ещё не утолщены в дистальной части и не имеют боковых лопастей.

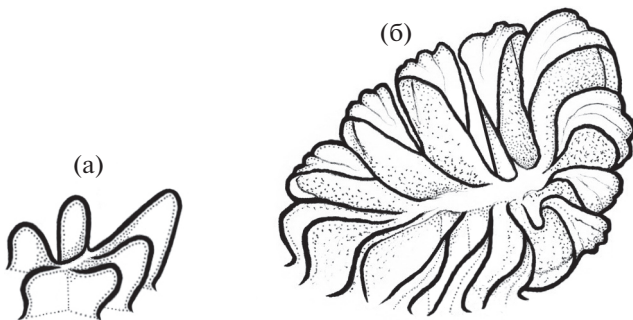


Рис. 3. Обонятельная розетка у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* TL 36 мм (а) и TL 75 мм (б).

У более крупных рыб ( $TL > 45$  мм) у каудальных складок в местах прикрепления к носовой полости возникают утолщения — зачатки крыльев. По мере роста рыб складки увеличиваются в размерах, их дистальная часть становится свободной, длиннее и постепенно приобретает направленный к центру розетки изгиб, характерный для взрослых особей.

Лакримальный вентиляционный мешок замечен уже у самых мелких из исследованных особей (рис. 2а). Этмоидальный носовой мешок становится различимым у рыб начиная с  $TL 40-45$  мм. Дефинитивную форму вентиляционные мешки

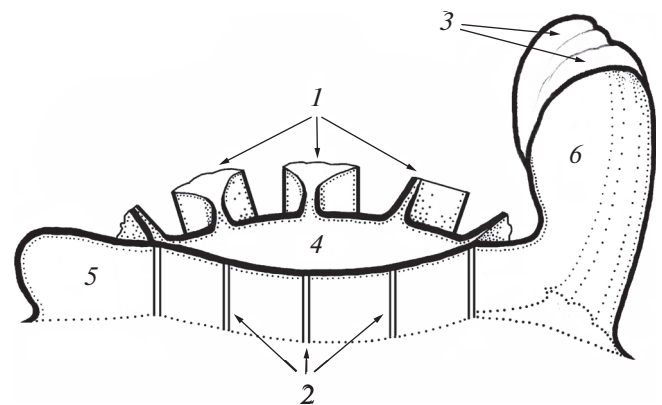


Рис. 4. Центральная обонятельная складка (септа) у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*: 1 — основания боковых складок, 2 — места их прикрепления к септе, 3 — боковые лопасти, 4–6 — центральная, роstralная и каудальная части септы.

Некоторые морфологические показатели особей индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* разного размера

Длина (TL), мм	Nof, шт.	<i>o</i>	<i>Lon</i>	<i>Won</i>	<i>Lor</i>	<i>Wor</i>	В % TL			Число рыб, экз.
		мм					<i>o</i>	<i>Lon</i>	<i>Lor</i>	
36–40	5–9	4.1	0.30	0.23	0.75	0.63	10.75	0.80	1.99	4
41–50	7–9	4.5	0.34	0.25	0.79	0.63	10.30	0.77	1.80	4
51–60	9–13	5.3	0.50	0.31	0.94	0.76	9.72	0.90	1.71	13
61–70	9–13	5.9	0.56	0.39	1.08	0.86	8.91	0.83	1.60	10
71–80	11–15	6.5	0.69	0.48	1.18	0.94	8.27	0.89	1.51	8
81–90	11–15	6.7	0.74	0.57	1.28	1.01	7.57	0.84	1.45	9
91–100	13–15	7.2	0.83	0.64	1.40	1.08	7.48	0.86	1.45	4
101–110	13–15	7.5	0.95	0.68	1.33	1.13	6.92	0.88	1.22	4
111–120	13–17	7.8	1.00	0.67	1.67	1.20	6.47	0.83	1.39	3
121–130	13–19	8.1	1.00	0.79	1.74	1.40	6.36	0.78	1.35	8
131–140	15–19	8.8	1.06	0.90	1.80	1.52	6.36	0.76	1.30	5
141–150	13–19	9.3	1.32	1.04	1.92	1.48	6.26	0.91	1.29	5
151–155	14	10.2	1.30	0.80	1.60	1.50	6.58	0.84	1.03	1

Примечание. *Nof* – число обонятельных складок, *o* – диаметр глаза, *Lon* – длина ноздри, *Won* – ширина ноздри, *Lor* – длина обонятельной розетки, *Wor* – ширина обонятельной розетки.

приобретают у рыб TL 55–60 мм (рис. 2б); при этом из-за формирования крупного лакримального мешка расположение обонятельной розетки постепенно меняется с первоначально вентромедиального на медиальное.

**Вентиляция органа обоняния.** Эксперименты, выполненные на фиксированных препаратах, позволили выяснить, что принудительные движения челюстей вызывают заметный ток воды сквозь ноздрию: при раскрывании челюстей вода поступает внутрь обонятельной полости, при их закрывании – выходит наружу. Это происходит из-за изменения объёма вентиляционных мешков в результате смещений костей черепа, окружающих эти мешки. Поступающая в обонятельную полость вода попадает в центр обонятельной розетки, располагающейся непосредственно под ноздрей. Сталкиваясь с септой, расширенной в средней своей части, и попадая в пространство между основаниями складок, вода уходит вверх вдоль широких боковых крыльев складок, которые расправляются под действием потока. Затем вода проходит между складками и попадает в расширяющийся лакримальный вентиляционный мешок. При закрывании челюстей и сокращении объёма вентиляционного мешка выходящий из лакримального мешка поток воды следует главным образом вдоль стенок обонятельной полости. Под его действием боковые лопасти складок опускаются, дистальная свободная часть складок проникает к центру обонятельной розетки, и вода беспрепятственно выходит из обонятельной полости наружу. Схема потоков воды в органе обо-

няния, вызванных изменениями объёма лакримального мешка, приведена на рис. 5. Оценить участие этмоидального мешка в вентиляции не удалось.

### ОБСУЖДЕНИЕ

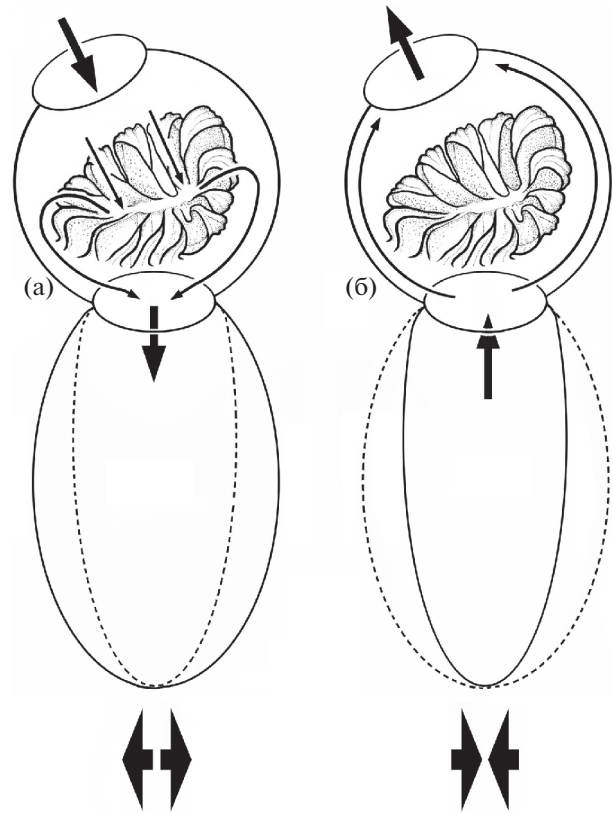
Индо-тихоокеанская рыба-сержант, как и остальные представители семейства помацентровых, относится к относительно малочисленной группе рыб с монотремным органом обоняния, т.е. к тем, у которых имеется не два, а лишь одно обонятельное отверстие. Кроме помацентровых в эту группу входят представители колюшковых (*Gasterosteidae*), саргановых (*Belonidae*), полурыловых (*Hemiramphidae*), такие виды как бельдюга *Zoarces viviparus*, липарис *Liparis montaquii* и некоторые другие (Døving, 1986; Zeiske et al., 1992; Kasumyan, 2004). Как у большинства рыб этой группы, обонятельное отверстие у рыбы-сержанта крупное.

Внутреннее устройство органа обоняния у рыбы-сержанта имеет ряд особенностей. К ним относится сравнительно большой размер обонятельной полости. Обонятельная розетка, располагающаяся на медиальной стенке полости, занимает относительно небольшую часть её объёма, значительно меньшую, чем, например, у карповых (*Cyprinidae*), сомовых (*Siluridae*), угрёвых (*Anguillidae*) и многих других рыб. Эта особенность органа обоняния рыбы-сержанта не соответствует представлению о том, что число и форма обонятельных складок зависят от объёма обо-

нятельной полости рыб. Тесное расположение этих структур в пределах ограниченного пространства, наблюдающееся у многих рыб, рассматривается в качестве адаптации, увеличивающей сенсорную оснащённость органа (Zeiske, 1973, 1974).

Обонятельная розетка у рыбы-сержанта относится к стреловидному типу (к типу G по: Yamamoto, 1982); она состоит из центральной складки (септы) и симметрично расположенных и похожих на неё боковых складок. Такие розетки наиболее широко распространены среди рыб, они имеются, например, у многих пелагических и других подвижных рыб (Gooding, 1963; Iwai, Nakamura, 1964; Yamamoto, Ueda, 1979; Mana et al., 1998; Mana, 2000; Mana, Kawamura, 2002), к которым можно отнести и рыбу-сержанта. Но в отличие от большинства рыб со стреловидной розеткой, например, от карповых, у рыбы-сержанта роstralный конец центральной складки свободный. Как и у других рыб, размеры и форма боковых складок у рыбы-сержанта закономерно меняются в rostrocaudальном направлении. Складки не имеют вторичной складчатости и покрыты обонятельным эпителием, в котором, по данным электронно-микроскопического исследования, сенсорные участки хаотично разделены зонами несенсорного эпителия, образованного мерцательными клетками (Yamamoto, Ueda, 1979). Сравнение с одноразмерными особями других видов рыб с таким же типом розетки показывает, что по числу обонятельных складок рыба-сержант уступает многим из них, например, карповым. Так, у данио *Danio rerio*, горчача *Rhodeus sericeus amarus* и сазана *Cyprinus carpio* длиной около 40 мм имеется 9–15 складок, у белого амура *Stenopharyngodon idella*, толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, сазана и голяна *Phoxinus phoxinus* длиной 80–85 мм – 15–17 складок (Пашенко, Касумян, 2017). У таких же по размеру рыб-сержантов число складок равно соответственно 5–9 и 11–15 (таблица). У белого амура, леща *Abramis brama*, сазана и синца *Abramis balerus*, а также у лабео *Labeo bata*, пунтиусов *Puntius sarana* и *P. sophora* длиной 16–18 см в обонятельной розетке складок 25–33, т.е. значительно больше, чем у близких по длине рыб-сержантов (Девицина, Эль-Аттар Эль-Саид, 1987; Ghosh, Chakrabarti, 2010, 2013, 2014; Пашенко, Касумян, 2015, 2017). Различия ещё сильнее, если сравнивать с обыкновенным аргусом *Scatophagus argus* (Perciformes), имеющим при длине тела 9–11 см 41–45 складок в розетке (Chakrabarti, Ghosh, 2011), тогда как у рыбы-сержанта их всего 13–15 по нашим данным или 12 – по данным ранее выполненной работы (Yamamoto, Ueda, 1979).

**Возрастные изменения.** У молоди рыбы-сержанта обонятельная розетка первоначально находится на вентромедиальной поверхности обонятельной полости, но затем она начинает занимать



**Рис. 5.** Схема вентиляции обонятельной полости индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudejduf vaigiensis* при поступлении воды в обонятельную полость (а) и выходе из неё наружу (б); (→) – направление движения воды в обонятельной полости; (→) – потоки воды в обонятельную полость, в лакримальный вентиляционный мешок и выход из них; (↕), (---) – расширение и сжатие полости вентиляционного носового мешка. Этмоидальный вентиляционный мешок не изображён.

положение на её медиальной стенке. Происходит это в результате изменений размеров и формы обонятельной полости, происходящих из-за развития крупного лакримального вентиляционного мешка, входное отверстие в который находится на её дне.

В онтогенезе рыбы-сержанта увеличивается число обонятельных складок, причём, как и у многих видов, этот процесс протекает более динамично в раннем возрасте и с ростом рыб замедляется, но не прекращается (рис. 6). Сходная динамика присуща рыбам, у которых, как и у рыбы-сержанта, отсутствует вторичная складчатость на обонятельных складках. У рыб, имеющих вторичную складчатость, количество первичных складок по достижении определённых размеров тела стабилизируется и впоследствии не изменяется (Døving, Kasumyan, 2008). Новые складки у рыбы-сержанта образуются в роstralной части розетки, как и у многих других рыб (Пашенко, Касу-

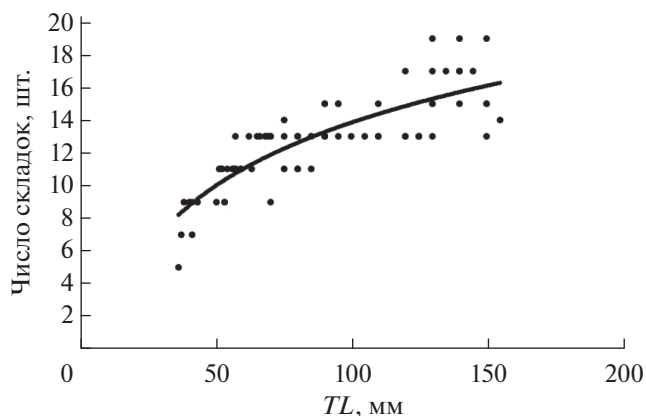


Рис. 6. Зависимость числа складок в обонятельной розетке от длины (TL) особи индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*.

мян, 2017). С ростом рыб изменяются не только абсолютные, но и относительные размеры обонятельных структур (таблица).

**Вентиляция органа обоняния.** Ещё одна отличительная особенность органа обоняния у рыбы-сержанта — это наличие вентиляционных мешков. Рецепторные элементы в них отсутствуют, основное назначение мешков заключается в вентиляции обонятельной полости (Kasumyan, 2004). Способ обмена воды в органе обоняния за счёт вентиляционных мешков называют циклосматией (Døvling, 1986). Считается, что они чаще всего встречаются у рыб, ведущих малоподвижный образ жизни или населяющих водоёмы со стоячей водой, например, у камбалообразных (Pleuronectiformes), многопёровых (Cladistia), двоякодышащих (Dipnoi) и ряда других. Однако в этом правиле имеется много исключений, например, вентиляционные мешки имеются у лососёвых (Salmonidae) и сельдевых (Clupeidae), а также у таких рыб, как большая корифена *Coryphaena hippurus*, полосатый тунец *Katsuwonus pelamis*, большеглазый тунец *Thunnus obesus* и полосатый марлин *Tetrapturus audax*, обладающих высокими скоростными качествами (Gooding, 1963; Mana, Kawamura, 2002; Kasumyan, 2004). Обладание вентиляционными мешками относит рыбу-сержанта к числу примеров, не подтверждающих общее правило. Рыба-сержант населяет коралловые рифы, где приливно-отливные течения особенно хорошо выражены, и держится в толще воды. По расположению и размерам лакримального вентиляционного мешка рыба-сержант похожа на обыкновенного опаха *Lampris guttatus* — обитателя океанической пелагиали, у которого, однако, орган обоняния, в отличие от рыбы-сержанта, дитремного типа (Mana, Kawamura, 2002).

Крупный лакримальный вентиляционный мешок совместно с обонятельными складками, имеющими у рыбы-сержанта особую структуру,

взаимно дополняют друг друга и образуют эффективно работающий вентиляционный аппарат. Важное значение формы складок и морфологии обонятельной полости в упорядочении потоков воды в органе обоняния отмечается и для других монотремных рыб, таких как колюшковые (Theisen, 1982). Функционирование вентиляционных мешков тесно связано с ритмичными дыхательными движениями челюстного аппарата рыб. При раскрытии рыбами рта кости, окружающие вентиляционный мешок, слегка расходятся и снижают давление на него. Увеличиваясь в объёме, мешок увлекает в обонятельную полость новую порцию воды. При закрытии челюстей происходят обратные процессы, и вода выводится наружу. Считается, что благодаря такому механизму обеспечивается вентиляция органа обоняния у таких рыб, как тунцы и марлины, когда они перемещаются с низкой скоростью или не двигаются (Gooding, 1963; Mana, 2000).

Изменения, происходящие в макроморфологии органа обоняния по мере роста рыбы-сержанта, повышают эффективность вентиляции. У ранней молоди рыбы-сержанта, когда складки морфологически ещё не сформированы, а вентиляционные мешки развиты недостаточно, вентиляция обонятельной полости происходит, по-видимому, за счёт внешнего потока, создающегося при плавании рыб или течения воды, и/или благодаря функции многочисленных мерцательных клеток (изосматия). Именно таким образом осуществляется вентиляция органа обоняния у молоди многих видов рыб (Пашенко, Касумян, 2015, 2017). Но с ростом рыб у складок, располагающихся в каудальной части обонятельной розетки, становится всё более развитой дистальная часть, она утолщается, здесь формируются боковые лопасти, упорядочивающие потоки воды. Вода несёт в себе химические сигналы, поэтому оптимизация водообмена у поверхности обонятельного эпителия, где расположены обонятельные сенсорные структуры, важна для получения рыбами запаховой информации. Следует отметить, что с возрастом у рыбы-сержанта увеличиваются абсолютные и относительные размеры непарной ноздри, что, по-видимому, также приводит к облегчению поступления воды в орган обоняния.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты настоящего исследования показывают, что орган обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта морфологически хорошо развит. Характерными особенностями органа обоняния, впервые обнаруженными у помацентровых рыб, являются наличие вентиляционных мешков и своеобразная форма обонятельных складок, объединённых в стреловидную розетку. Есть все основания полагать, что циклосматия, несомненно,

является важной морфофункциональной адаптацией, обеспечивающей надёжное получение помацентровыми рыбами разносторонней информации, передающейся запахами. Известно, что помацентровые рыбы с помощью обоняния способны определять присутствие хищников, партнёров по виду, различать коралловые колонии и определять их состояние, запоминать и находить домашние участки на рифе (Arvedlund et al., 1999; McCormick, Manassa, 2008; Coppock et al., 2013, 2016a, 2016b; Manassa et al., 2013). Многочисленные представители семейства помацентровых являются типичными обитателями коралловых рифов. Большинство из них относятся к дневным рыбам, переживающим тёмное время суток в укрытиях, например, среди ветвей коралловых колоний. Здесь же некоторые из помацентровых рыб находят убежище и в светлое время суток при возникновении угрозы или атаках хищников. Несмотря на практически полную неподвижность в тесных укрытиях, которые представляют узкие пространства в глубине колоний склерактиниевых кораллов, помацентровые рыбы благодаря цикломатии сохраняют возможность улавливать значимые для них запахи, что, несомненно, важно для их успешного выживания.

Сбор материала осуществлён при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра. Экспериментальная часть работы, обработка первичных данных, анализ результатов и подготовка статьи проведены благодаря поддержке гранта РФФИ “Депозитарий” (№14–50–00029).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Девизица Г.В., Эль-Амтар Эль-Саед А.Б. 1987. Морфометрическое исследование обонятельного и зрительного анализаторов у трех видов карповых рыб // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. С. 9–16.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2015. Сканирующая электронная микроскопия формирования органа обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 6. С. 692–712.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae) // Там же. Т. 57. № 1. С. 96–111.
- Arvedlund M., McCormick M.I., Fautin D.G., Bildsøe M. 1999. Host recognition and possible imprinting in the anemonefish *Amphiprion melanopus* (Pisces: Pomacentridae) // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 188. P. 207–218.
- Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs // Ibid. V. 241. P. 151–160.
- Chakrabarti P., Ghosh S.K. 2011. Histological and ultrastructural studies of the olfactory epithelium of spotted butter fish *Scatophagus argus* (Linnaeus) // Folia Morphol. V. 70. № 2. P. 74–79.
- Coppock A.G., Gardiner N.M., Jones G.P. 2013. Olfactory discrimination in juvenile coral reef fishes: response to con-
- specifics and corals // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 443. P. 21–26.
- Coppock A.G., Gardiner N.M., Jones G.P. 2016a. Sniffing out the competition? Juvenile coral reef damselfishes use chemical cues to distinguish the presence of conspecific and heterospecific aggregations // Behav. Processes. V. 125. P. 43–50.
- Coppock A.G., Gardiner N.M., Jones G.P. 2016b. Olfactory responses of coral-reef fishes to coral degradation and crown-of-thorns (*Acanthaster planci*) // Mar. Freshw. Res. V. 67. P. 605–611.
- Dixon D.L., Jones G.P., Munday P.L. et al. 2008. Coral reef fish smell leaves to find island homes // Proc. Roy. Soc. London. B. Biol. Sci. V. 275. P. 2831–2839.
- Dixon D.L., Jones G.P., Munday P.L. et al. 2014. Experimental evaluation of imprinting and the role innate preference plays in habitat selection in a coral reef fish // Oecologia. V. 174. P. 99–107.
- Døving K.B. 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progr. Sens. Physiol. V. 6. P. 39–104.
- Døving K.B., Kasumyan A.O. 2008. Chemoreception // Fish larval physiology / Eds. Finn R.N., Kapoor B.G. Enfield: Sci. Publ. P. 331–394.
- Døving K.B., Stabell O.B., Östlund-Nilsson S., Fisher R. 2006. Site fidelity and homing in tropical coral reef cardinalfish: are they using olfactory cues? // Chem. Senses. V. 31. P. 265–272.
- Gerlach G., Atema J., Kingsford M.J. et al. 2007. Smelling home can prevent dispersal of reef fish larvae // PNAS. V. 104. P. 858–863.
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2010. Histological and scanning electron microscopic organization and functional aspects of the olfactory epithelium of the freshwater minor carp, *Puntius sophore* (Hamilton) // Proc. Zool. Soc. V. 63. P. 115–119.
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2013. Studies on the morphology of the olfactory organ in the freshwater teleost, *Labeo bata* (Hamilton) // Mesopot. J. Mar. Sci. V. 28. № 2. P. 163–174.
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2014. Structural characterization of the olfactory epithelium of freshwater olive barb, *Puntius sarana* (Hamilton, 1822) // Int. J. Aquat. Biol. V. 2(3). P. 147–154.
- Gooding K.B. 1963. The olfactory organ of the skipjack, *Katsuwonus pelamis* // FAO. Fish Rept. V. 6. P. 1621–1631.
- Iwai T., Nakamura I. 1964. Olfactory organs of tunas with special reference to their systematic significance // Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ. V. 7. P. 1–8.
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Mana R.R. 2000. Structural features of the olfactory system of bigeye tuna, (*Thunnus obesus*) and striped marlin, (*Tetrapturus audax*) in connection with pelagic mode of life // Proc. 51-st Annual Tuna Conference. Lake Arrowhead, California. P. 30.
- Mana R.R., Kawamura G. 2002. Olfactory organs of two pelagic teleost fish – opah (*Lampris guttatus*) and dolphin fish (*Coryphaena hippurus*) // South Pacific Study. V. 22. № 2. P. 53–64.
- Mana R.R., Anraku K., Kawamura G. 1998. The olfactory organs of representative large pelagic and demersal fish // Jpn. J. Taste Smell Res. V. 5. P. 597–600.

- Manassa R.P., Dixon D.L., McCormick M.I., Chivers D.P.* 2013. Coral reef fish incorporate multiple sources of visual and chemical information to mediate predation risk // *Anim. Behav.* V. 86. P. 717–722.
- Marnane M.J.* 2000. Site fidelity and homing behaviour in coral reef cardinalfishes // *J. Fish Biol.* V. 57. P. 1590–1600.
- McCormick M.I., Manassa R.P.* 2008. Predation risk assessment by olfactory and visual cues in a coral reef fish // *Coral Reefs.* V. 27. P. 105–113.
- Ogden J.C., Buckman N.S.* 1973. Movements, foraging groups, and diurnal migrations of the striped parrotfish *Scarus croicensis* Bloch (Scaridae) // *Ecology.* V. 54. P. 589–596.
- Theisen B.* 1982. Functional morphology of the olfactory organ in *Spinachia spinachia* (L.) (Teleostei, Gasterosteidae) // *Acta Zool. Stockh.* V. 63. P. 247–254.
- Yamamoto M.* 1982. Comparative morphology of fish olfactory organ in teleosts // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier. P. 39–59.
- Yamamoto M., Ueda K.* 1979. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. X. Perciformes, Beryciformes, Scorpaeniformes, and Pleuronectiformes // *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo.* V. 14. P. 273–297.
- Zeiske E.* 1973. Morphologische untersuchungen am Geruchsorgan von Zahnkarpfen. (Pisces, Cyprinodontoida) // *Z. Morph. Tiere.* V. 74. P. 1–16.
- Zeiske E.* 1974. Morphologische und Morphometrische untersuchungen am Geruchsorgan, oviparer Zahnkarpfen (Pisces) // *Ibid.* V. 77. P. 19–50.
- Zeiske E., Theisen B., Breucker H.* 1992. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system // *Fish chemoreception* / Ed. Hara T.J. London: Chapman and Hall. P. 13–39.

УДК 597.08

## КЛЮВОРЫЛАЯ АНТИМОРА *ANTIMORA ROSTRATA* (MORIDAE) АТЛАНТИЧЕСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЮЖНОЙ АМЕРИКИ: ОБЗОР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И БИОЛОГИИ<sup>#</sup>

© 2019 г. А. М. Орлов<sup>1, 2, 3, 4, 5, \*</sup>, А. М. Сытов<sup>1</sup>, Н. Мари<sup>6</sup>, Д. Э. Фигероа<sup>7</sup>,  
С. А. Барбини<sup>7</sup>, П. А. С. Коста<sup>8</sup>, Я. Х. Марин<sup>9</sup>, М. М. Минкароне<sup>10</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

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

<sup>3</sup>Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

<sup>4</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия

<sup>5</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН, Махачкала, Россия

<sup>6</sup>Национальный институт исследований и разработок в области рыболовства (INIDEP),  
Мар-дель-Плата, Аргентина

<sup>7</sup>Институт морских и прибрежных исследований, Национальный университет Мар-дель-Плата,  
Мар-дель-Плата, Аргентина

<sup>8</sup>Федеральный университет штата Рио-де-Жанейро, Рио-де-Жанейро, Бразилия

<sup>9</sup>Национальное управление водных ресурсов (DINARA), Монтевидео, Уругвай

<sup>10</sup>Федеральный университет Рио-де-Жанейро, Макаэ, Бразилия

\*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 31.10.2018 г.

После доработки 31.10.2018 г.

Принята в печать 05.11.2018 г.

На основании опубликованных и неопубликованных материалов представлены многолетние данные по пространственному и батиметрическому распределениям, предпочитаемым придонным температурам, длине и массе клюворылой антиморы *Antimora rostrata*, пойманной у атлантического побережья Южной Америки. Данный вид наиболее часто встречался в водах Южной Аргентины, где уловы были существенно выше, чем в водах Бразилии. Клюворылая антимора отмечена на глубинах от 97 до 2162 м при среднем значении 1279 м. Большая часть особей (65.1%) поймана на глубинах от 700 до 1300 м, что близко к данным из других частей видового ареала. Придонные температуры в местах поимок рассматриваемого вида составляли 2.18–4.20°C при среднем значении 2.93°C. Общая длина рыб в уловах донных тралов составляла 9–61 см при среднем значении 34.84 см. Основа уловов по численности (85.5%) была представлена рыбами с длиной 25–45 см. Масса тела проанализированных рыб была от 70 до 1380 г при среднем значении 437.5 г. Уменьшение частоты встречаемости клюворылой антиморы от Южной Аргентины к Северной Бразилии и полное отсутствие её поимок в Центрально-Западной Атлантике может быть связано с различными путями колонизации рассматриваемым видом тихоокеанского и атлантического побережий Южной Америки.

**Ключевые слова:** клюворылая антимора *Antimora rostrata*, пространственное распределение, батиметрия, улов на единицу усилия, придонная температура, зоогеография, Юго-Западная Атлантика.

DOI: 10.1134/S0042875219020152

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



УДК 597.585.1.591.5

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ДВУРОГОВОГО БЫЧКА *ENOPHRYS DICERAUS* (COTTIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2019 г. В. В. Панченко<sup>1</sup>, \*, О. И. Пушина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр — ТИНРО-центр, Владивосток, Россия

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

Поступила в редакцию 16.04.2018 г.

После доработки 25.06.2018 г.

Принята в печать 25.06.2018 г.

В российских водах Японского моря двурогий бычок *Enophrys diceraus* в течение года встречается на глубинах от 4 до 605 м при температуре от  $-1.4$  до  $+16.8^{\circ}\text{C}$ . Летом концентрируется в диапазоне глубин 30–90 м при  $7.3$ – $2.1^{\circ}\text{C}$ , зимой — 200–380 м при стабильной слабоположительной температуре. Осенью его нерестовые, а весной нагульные миграции направлены в сторону берега. У материкового побережья основные скопления формируются на юге (зал. Петра Великого) и в центральных областях, у островного — в южной части Сахалина. В северной части Татарского пролива скоплений не образует. В Японском море двурогий бычок достигает больших, чем в северных морях, размеров — длины 38 см и массы более 1 кг. Максимальные размеры присуши самцам. В северо-западной части Японского моря двурогий бычок является бентофагом-полифагом: молодь питается в основном двустворчатыми моллюсками, амфиподами и полихетами, взрослые особи — иглокожими (преимущественно офиурами) и моллюсками. Выявленная региональная и сезонная изменчивость состава пищи, по-видимому, обусловлена особенностями кормовой базы. В апреле–августе суточный рацион рыб длиной 11–30 см в среднем составляет 1.1% массы тела, снижаясь по мере их роста с 2.6 до 0.9%. Биомасса двурогого бычка в российских водах Японского моря в последние годы варьирует в пределах 5–7 тыс. т. Основная часть запаса сосредоточена у материкового побережья.

**Ключевые слова:** двурогий бычок *Enophrys diceraus*, распределение, плотность концентраций, размеры, состав пищи, суточный рацион, биомасса, Японское море.

DOI: 10.1134/S0042875219020176

Двурогий бычок *Enophrys diceraus* — широкобorealный вид; вдоль азиатских берегов Тихого океана распространён от северного побережья п-ова Корея до южной части Чукотского моря, в тихоокеанских водах Камчатки, Курильских о-вов, вокруг Хоккайдо, вдоль американских — до Юго-Восточной Аляски, включая Алеутские о-ва (Mori, 1952; Неелов, 1979; Сон Ён Хо, 1986; Линдберг, Красюкова, 1987; Kim, Yoon, 1992; Amaoka et al., 1995; Борец, 2000; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Фадеев, 2005; Парин и др., 2014; Eschmeyer, 2018; Froese, Pauly, 2018). В российских водах Японского моря является обычным или массовым видом (Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007). Несмотря на обширный ареал двурогого бычка, данные по его биологии весьма ограничены. Целенаправленные исследования проводились только у охотоморского побережья Камчатки (Токранов, 2013) и в зал. Петра Великого Японского моря (Соколовский, Соколовская, 1999; Панченко, 2005; Пушина и др., 2016). В других публикациях по

Японскому морю содержатся лишь отрывочные сведения о его распределении и питании (Вдовин, Зуенко, 1997; Калчугин, 1998; Ким Сен Ток, 2001, 2004; Пушина, 2005; Соломатов, 2008; Панченко, Зуенко, 2009; Панченко и др., 2016).

Цель настоящей работы — на основе обобщения всех имеющихся у авторов данных охарактеризовать распределение, размерно-половую структуру, питание и состояние запасов двурогого бычка в российских водах Японского моря.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы донных траловых съёмок и контрольных тралений, проведённых ТИНРО-центром в российских водах Японского моря в разные сезоны 1981–2017 гг. Проанализированы данные 12313 тралений на глубинах от 2 до 935 м, из них 6954 сопровождалось измерением температуры придонного слоя воды. Большая часть тралений ниже 5-метровой изобаты выполнена донными тралами с мягким

грунтропом, длиной верхней подборы от 20 до 69 м (горизонтальное раскрытие от 13 до 38 м) и ячеей в кутце от 10 до 30 мм со скоростью 1.5–4.5 (в среднем 2.7) узлов. На меньших глубинах основным орудием лова был модифицированный в ТИПРО-центре бим-трал (Вдовин и др., 2009) с ячейей в кутце 10 мм и горизонтальным раскрытием 3 м; скорость траления 1.3–3.4 (2.4) узла. Для получения сравнимых результатов при использовании тралов разных конструкций уловы рыб пересчитывали на плотность по формуле:  $P = B/S$ , где  $P$  – плотность, кг/км<sup>2</sup>;  $B$  – улов, кг;  $S$  – площадь траления, км<sup>2</sup>.

Деление на гидрологические сезоны проводили по классификации Зуенко (1994): зимний период – январь–февраль, весенний – март–апрель, летний – июнь–сентябрь, осенний – ноябрь–декабрь; май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь – между летним и осенним. Поскольку характер распределения донных рыб в мае ближе к таковому весной, а в октябре – к лету (Соломатов, 2008), май мы относим к весеннему сезону, а октябрь – к летнему.

Анализ пространственного распределения двурого бычка выполнен с помощью программного пакета CHARTMASTER методом сплайн-аппроксимации. Всего измерили абсолютную длину ( $TL$ ) 38795 особей, из них 8014 с определением пола; индивидуально взвесили 1546 экз. Материал на питание (332 желудка) собирали в водах Приморья в апреле–августе. Обработку проб вели в соответствии с Методическим пособием (1974). Величину суточного рациона оценивали методом Новиковой (1949) в модификации Чучукало и Напазакова (1999) путём определения продолжительности переваривания исходной (восстановленной) массы кормовых организмов в зависимости от температуры придонного слоя воды. Средние величины и соотношение компонентов рациона вычислены с учётом биомассы отдельных размерных групп бычка и их вклада в общее потребление.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В северо-западной части Японского моря двурогий бычок относится к элиторально-сублиторальной группировке рыб, обитающих в пределах всего шельфа и проникающих в верхний отдел материкового склона (Соломатов, 2008). По нашим наблюдениям, в течение года он встречается в диапазоне глубин 4–605 м, а возможно, и глубже. Однако нахождение этого вида ниже 605 м требует дополнительного подтверждения, поскольку здесь всем тралениям, в которых он отмечался, предшествовали работы на меньших глубинах. В связи с сильным развитием шипов на голове двурогий бычок зачастую застревает в трале,

при этом обладает высокой живучестью. Отдельные его особи могут остаться незамеченными, и при коротких промежутках между тралениями в следующем улове их можно ошибочно принять за свежепойманных.

Диапазон обитания двурого бычка наиболее узок в летний период (рис. 1). В это время он встречался в пределах 9–380 м при температуре воды 16.8–0.1°C, но основная масса рыб избегала чрезмерно прогреваемого мелководья, придерживаясь глубин 30–90 м со средней температурой 7.3–2.1°C (рис. 1в). По данным Токранова (2013), в северной части ареала, на западнокамчатском шельфе, батиметрическое распределение этого вида в летний период отличается: максимальная глубина обнаружения не превышает 80 м, его концентрации отмечаются на глубинах от 11 (минимальная глубина исследований) до 40 м; встречается при придонной температуре от 0.2 до 11.4°C (возможно, в неохваченном исследованиями прогреваемом прибрежье – и при большей), основные скопления формируются при температуре свыше 6°C.

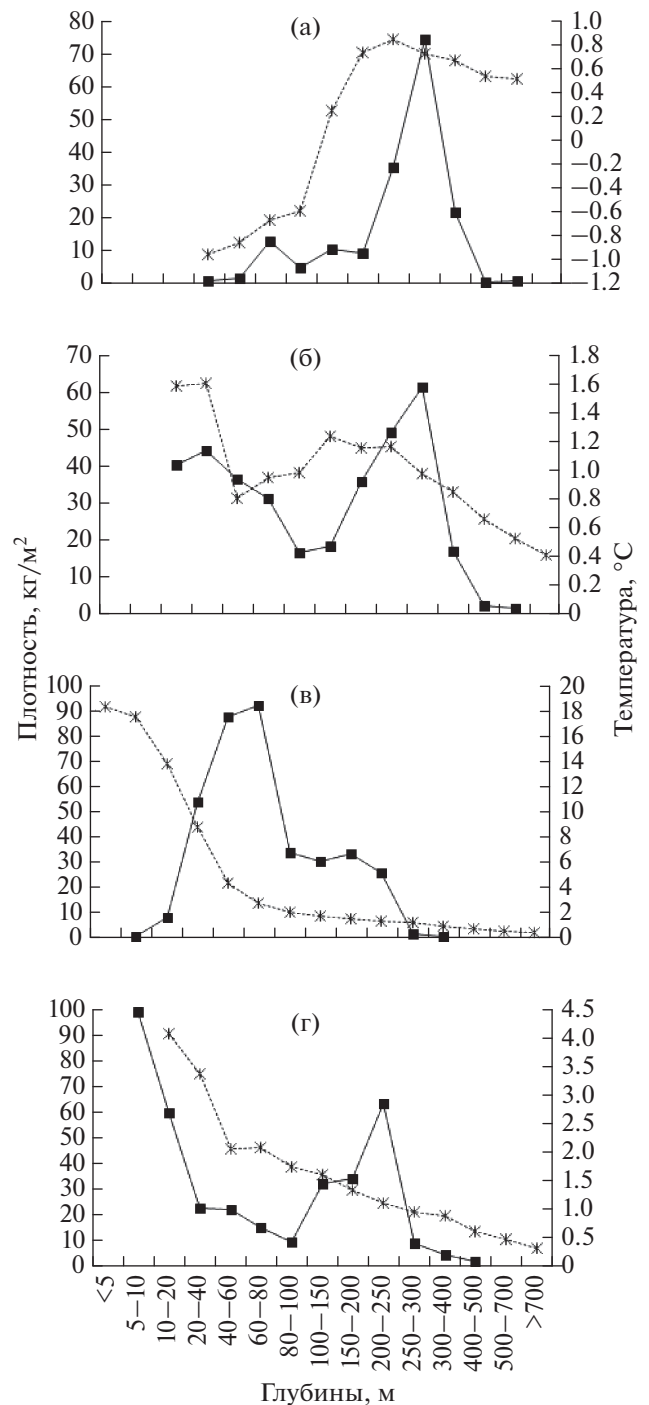
В осенний период диапазон обитания бычка расширяется как в сторону глубоководной, так и мелководной зон: в траловых уловах он встречался в пределах 6–439 м (рис. 1г) при температуре от –0.3 до +7.2°C. По данным Соколовского и Соколовской (1999), осенью двурогий бычок проникает и на меньшие глубины: в зал. Петра Великого преднерестовые особи регулярно присутствовали в уловах ставных сетей, выставленных на глубине 2–5 м, в конце октября–ноябре (позднее исследования из-за ледостава не проводили) при температуре от 8.6°C в начальный период наблюдений до 1.7°C – в конечный. Мы здесь в ноябре также обнаружили преднерестовую самку в сетном улове на глубине 4 м при придонной температуре 8.4°C. В этом месяце начинается нерест двурогого бычка: во второй половине ноября в зал. Петра Великого на глубине 7 м при температуре воды около 3°C мы наблюдали самца, охраняющего кладку икры нескольких самок (Панченко, 2005), а в Северном Приморье в середине ноября на глубине около 20 м при придонной температуре 4.9°C – отнерестившихся особей. Следовательно, образование наиболее плотных скоплений рыб в диапазоне 5–20 м обусловлено нерестовыми подходами (рис. 1г). С возрастанием глубины вплоть до 100-метровой изобаты уловы падали, после чего стали повышаться и достигли максимума в диапазоне глубин 200–250 м, где, видимо, начинали формироваться зимовальные скопления.

В зимний период двурогий бычок концентрировался в верхнем отделе материкового склона, в основном на глубинах 200–380 м при стабильной слабopоложительной температуре воды (рис. 1а). В целом температурный диапазон его встречае-

мости в январе–феврале варьировал от  $-1.4$  до  $+1.6^{\circ}\text{C}$ , а наиболее глубоководная пойма отмечена на 538 м. Не исключено, что зимой он обитает и ниже, где репрезентативные данные за этот период у нас отсутствуют. На минимальных обследованных в январе–феврале глубинах (20–40 м), где температура воды опускается до отрицательных значений, плотность двурогого бычка была самой низкой. Между тем некоторая часть его особей может зимовать и на меньших глубинах в районе нерестилищ, поскольку нерестовое поведение двурогого бычка включает охрану самцами кладок икры (Панченко, 2005), а вылупление личинок происходит в весенний период (Соколовский, Соколовская, 1999).

В марте–мае, по нашим данным, нижняя граница обитания двурогого бычка составляет не менее 605 м (рис. 1б). В период весенних миграций выделялись две батиметрические зоны его концентраций: одна располагалась в верхнем отделе материкового склона на глубинах зимовки, вторая – в верхнем отделе шельфа. В последней наиболее высокие уловы отмечались на глубине 15–30 м, где температура воды весной постепенно повышалась, достигая в мае  $7.6^{\circ}\text{C}$ , хотя среднее сезонное значение здесь составило лишь  $1.6^{\circ}\text{C}$ . Наибольшие уловы двурогого бычка отмечались при температуре свыше  $3^{\circ}\text{C}$ . Таким образом, в шельфовой зоне концентрации рыб в весенний период располагались на меньших глубинах, чем в летний. Однако минимальная глубина обнаружения двурогого бычка весной была большей, чем летом (12 против 9 м). Отсутствие бычка в наших сборах выше 12-метровой изобаты, скорее всего, связано с малым числом выполненных здесь тралений, так как известно, что весной в зал. Петра Великого двурогогий бычок поедает икру тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Вдовин, Зуненко, 1997; Новиков и др., 2002), нерест которой протекает в основном на глубинах до 6 м (Амброз, 1931; Посадова, 1985). На наш взгляд, проникновению бычка в мелководную зону способствует благоприятный для него гидрологический фон: в апреле придонная температура в заливе на глубине 3–7 м составляет  $\sim 5.7^{\circ}\text{C}$ , в мае –  $\sim 10.8^{\circ}\text{C}$  (Панченко, 2002).

Пространственное распределение двурогого бычка в российских водах Японского моря (рис. 2) отличается неоднородностью, что хорошо видно на примере летнего периода (рис. 2в). В это время наибольшие его концентрации формировались на широком шельфе юга района, в западной и центральной частях зал. Петра Великого. С продвижением в северо-восточном направлении плотность вида снижалась: за исключением небольшого пятна повышенной биомассы в районе  $43^{\circ}$ – $44^{\circ}$  с.ш. вдоль материкового побережья значительных концентраций не наблюдалось. На большей части примыкающей к островному побережью ак-



**Рис. 1.** Средние плотности двурогого бычка *Enophrys dicerca* (—■—) и температурный режим (—×—) в разных диапазонах глубин в российских водах Японского моря по сезонам: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень.

ватории Татарского пролива плотность рыб была минимальной и только южнее  $48^{\circ}$  с.ш. отмечались области высокой населённости.

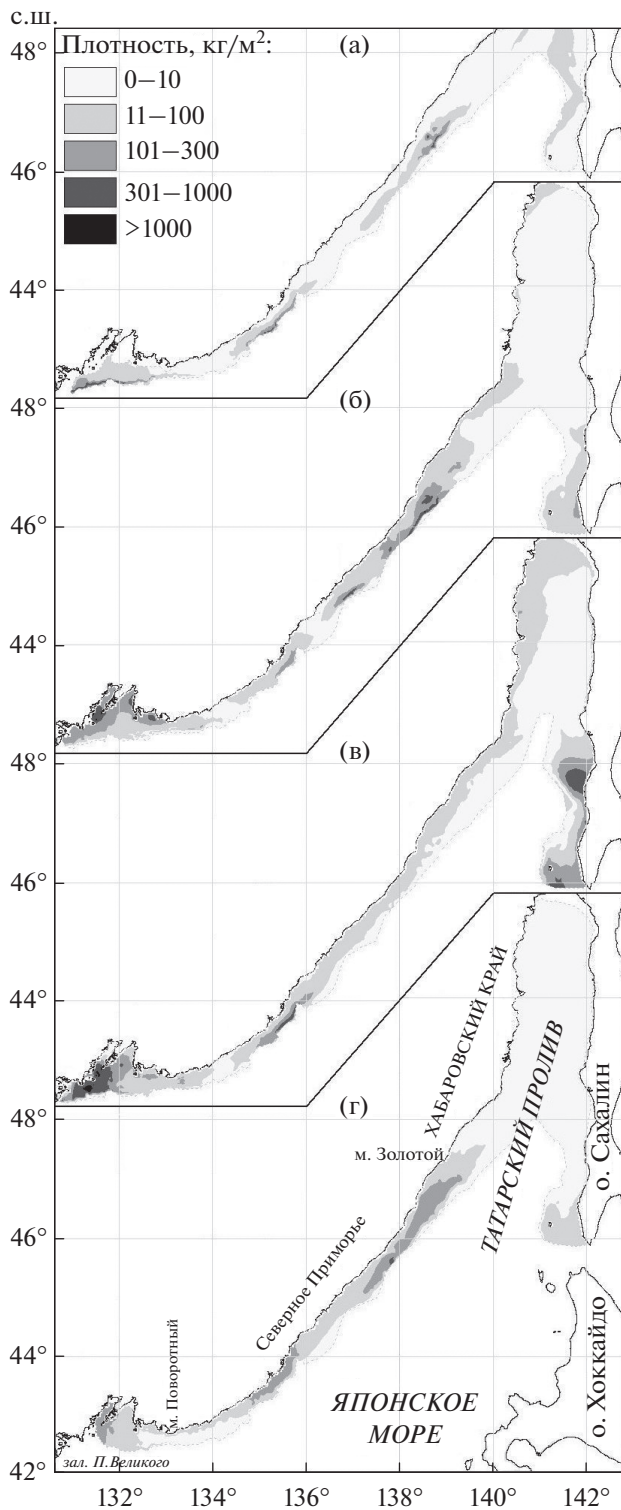


Рис. 2. Пространственное распределение двурогого бычка *Enophrys dicercaus* в российских водах Японского моря по сезонам: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень.

К сожалению, мы не располагаем репрезентативными данными о распределении двурогого бычка в западной части зал. Петра Великого в

осенний период, но, судя по его концентрации в прилегающих водах залива (рис. 2г), можно предположить, что в ноябре–декабре здесь сохраняется высокая плотность вида. В южной части Северного Приморья концентрации бычка располагались в том же районе, что и летом, но были смещены на меньшие глубины вследствие подходов половозрелых особей на нерестилища. В центральной части материковой акватории наблюдались более плотные по сравнению с летом скопления двурогого бычка, образующиеся, видимо, в результате его миграций из северных и центральных районов Татарского пролива. Для этой области Японского моря характерен субарктический тип вертикальной структуры вод с пониженными значениями температуры и солёности (Зуенко, 2008), неблагоприятными для обитания многих видов гидробионтов, в том числе таких представителей семейства рогатковых, как красный *Alcichthys elongatus* и длинношипый *Taurocottus bergii* бычки (Панченко и др., 2011, 2015). Очевидно, что и в январе–феврале плотность двурогого бычка на большей части Татарского пролива остаётся минимальной, однако подтвердить это эмпирическими данными (ввиду отсутствия здесь работ в зимний период) не представляется возможным. На остальной обследованной акватории пространственное распределение вида зимой было сходным с таковым осенью, отличаясь только смещением рыб в более глубоководную мористую зону (рис. 2а).

С весенним прогревом вод, когда рыбы перемещаются к местам летнего нагула, плотность двурогого бычка в центральной части материкового побережья ещё оставалась высокой, хотя одновременно происходило постепенное её увеличение в водах Хабаровского края и у островного побережья Татарского пролива (рис. 2б). Высокие плотности отмечались и на юге российских вод, в зал. Петра Великого, однако здесь в отличие от летнего сезона двурогий бычок распределялся равномерней: не отмечалось выраженное ядро плотности в западной части залива, зато в восточной уловы достигали более высоких значений, чем летом.

По мнению Фадеева (2005), наибольших размеров ( $TL$  32 см и масса 760 г) двурогий бычок достигает в южной части ареала – в зал. Петра Великого. По нашим данным, максимальные размеры его здесь и в прилегающих районах Северного Приморья ещё выше – до 38 см (Панченко, 2005; Панченко и др., 2016). Для исследованной выборки особей  $TL$  3.5–35.5 см и массой ( $W$ ) 2–900 г связь между длиной и массой двурогого бычка описывается степенной зависимостью  $W = 0.0286TL^{2.9019}$ ,  $R^2 = 0.9545$  (рис. 3), согласно которой масса рыб максимального размера (38 см) составляет 1.1 кг.

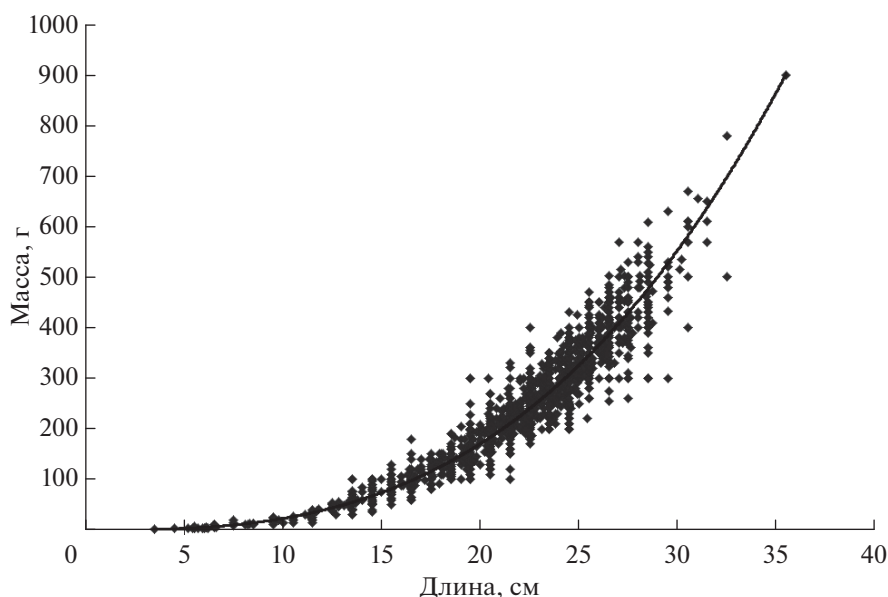


Рис. 3. Зависимость между длиной ( $TL$ ) и массой двурогого бычка *Enophrys dicerca* в российских водах Японского моря.

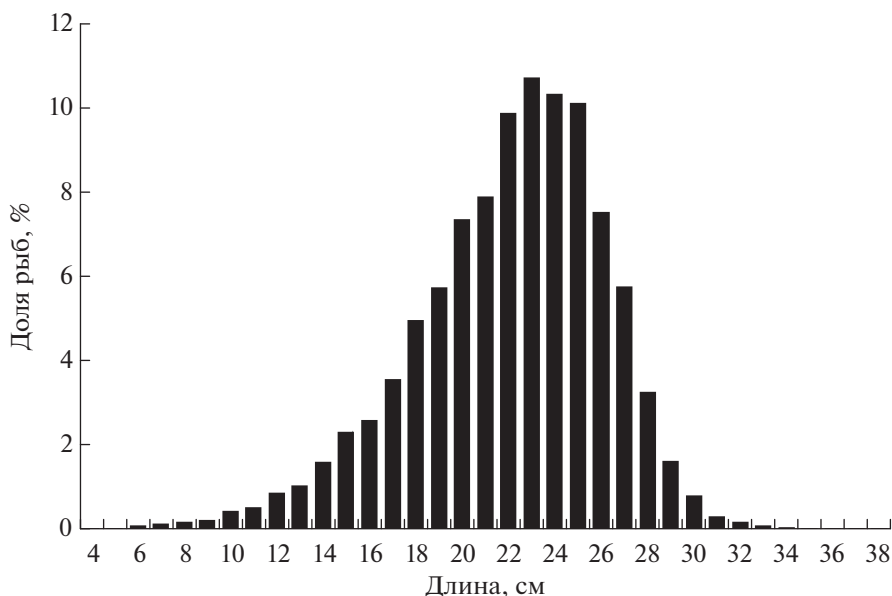


Рис. 4. Размерный состав ( $TL$ ) двурогого бычка *Enophrys dicerca* в уловах донного трала в российских водах Японского моря.

Среди бычков  $TL < 23$  см доля пойманных особей каждого размерного класса поступательно возрастает, по мере дальнейшего увеличения размеров она снижается (рис. 4). С ростом рыб их численность в результате смертности уменьшается, отмеченная для двурогого бычка  $TL < 23$  см обратная зависимость объясняется снижением уловистости тралящих орудий лова с уменьшением размеров рыб. Уменьшение же доли учтённых

особей двурогого бычка  $TL > 23$  см объективно отражает падение их численности в результате элиминации старших размерно-возрастных групп.

Как было показано ранее (Панченко, 2005), в зал. Петра Великого самцы двурогого бычка достигают большей длины, чем самки, хотя в целом доля самок в популяции этого вида несколько выше. Наши исследования, охватившие и другие районы Японского моря, подтвердили эти зако-

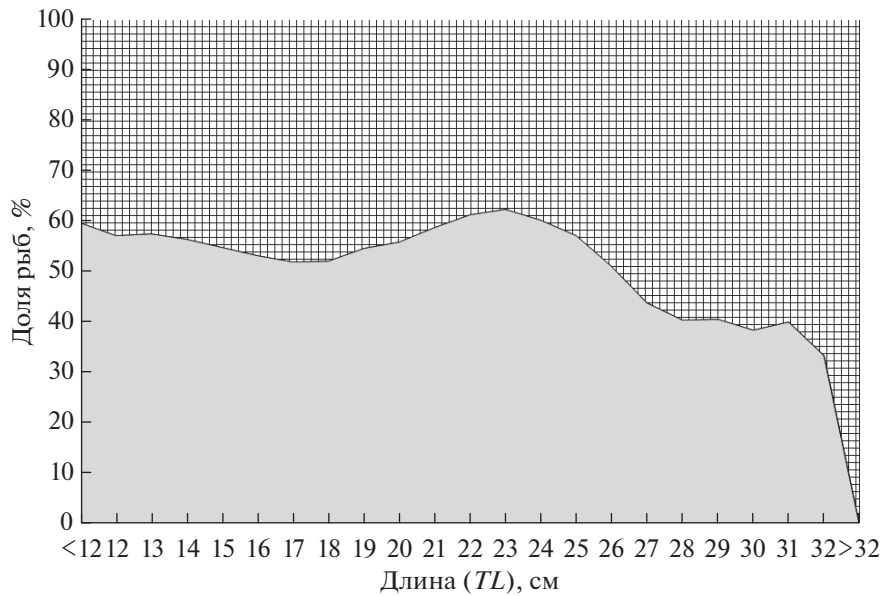


Рис. 5. Соотношение размерных групп самцов (■) и самок (■) двурогого бычка *Enophrus diceraus* в российских водах Японского моря.

номерности (рис. 5). Следует отметить, что с ростом бычка соотношение полов в его размерных классах постоянно меняется. Среди мелких неполовозрелых особей доля самок несколько выше, после чего численность самцов постепенно возрастает, и среди рыб  $TL$  17–18 см соотношение полов примерно равное. В репродуктивной части популяции двурогого бычка ( $TL > 18$  см) численность самцов, напротив, снижается, но по достижении  $TL$  23 см вновь возрастает, и среди рыб  $TL > 32$  см самки не встречаются. Уменьшение доли самок среди относительно крупных особей обусловлено наступлением у них этапа старения (и, соответственно, возрастания естественной смертности) при меньших, чем у самцов размерах. Изменения же в соотношении полов среди рыб меньших размеров можно связать с различиями в темпах роста самцов и самок на предшествующих этапах жизненного цикла.

Сведения по трофологии двурогого бычка немногочисленны и порой противоречивы. Одни авторы характеризуют его как бентофага, предпочитающего офиур (Ophiuroidea) (Fujita et al., 1995), многощетинковых червей (Polychaeta) и амфипод (Amphipoda) (Токранов, 2016), другие — как эврифага, использующего помимо бентоса гидроидных медуз (Hydrozoa) (Чучукало, 2006), икру и молодь рыб (Табунков, Чернышева, 1985; Новиков и др., 2002). Ким Сен Ток (2001) отмечает, что зимой на материковом склоне Юго-Западного Сахалина бычок питается исключительно офиурами, но в то же время объединяет его с потребителями амфипод, эвфаузиид (Euphausiacea), креветок (Pandalidae, Crangonidae) и кальмаров (Gonatidae).

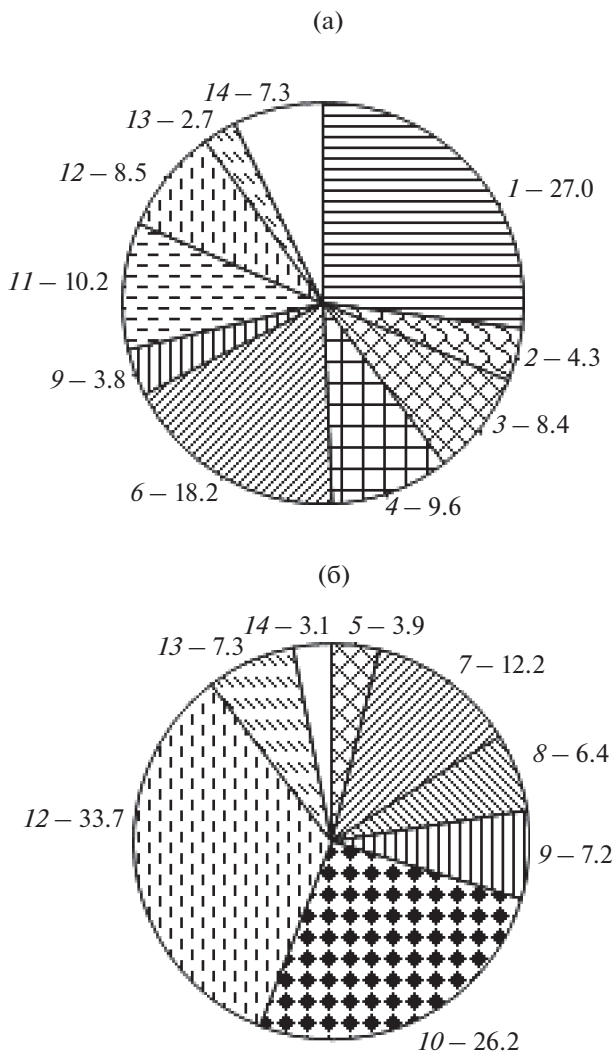
Результаты наших исследований показали, что в северо-западной части Японского моря двурогий бычок является бентофагом-полифагом. В весенне-летний период более 80% его рациона формируют представители самых массовых групп донных беспозвоночных — иглокожих (офиуры, молодь морских ежей Echinoidea), двустворчатых моллюсков (Bivalvia) и полихет, причём с ростом рыб потребление ими червей и моллюсков сокращается, а иглокожих (особенно офиур *Ophiura sarsi*) возрастает (таблица). Из других компонентов корма наиболее значительную роль в питании бычка играют ракообразные: амфиподы входят в состав основной пищи его молоди  $TL$  11–15 см, а декаподы (раки-отшельники Paguridae и молодь обыкновенного краба-стригуна *Chionoecetes opilio*) существенно дополняют рацион взрослых особей.

Соотношение и таксономический состав ведущих групп кормовых организмов в желудках двурогого бычка в зал. Петра Великого и в водах Северного Приморья заметно различаются (рис. 6). Если в первом районе 27.0% массы пищи рыб приходится на полихет, 22.0% — на двустворчатых моллюсков (с доминированием *Yoldia pseudonotabile*), 21.4% — на офиур (главным образом, *Amphiodia rossica* и *O. sarsi*) и 18.0% — на декапод (раков-отшельников, молодь краба-стригуна), то во втором доля иглокожих (за счёт *O. sarsi* и молоди палевого морского ежа *Stroglyocentrotus pallidus*) достигает 67.2%, двустворчатых моллюсков (преимущественно молоди бело-розового гребешка *Chlamys chosonica* и *Serripes notabilis*) — 25.8%, а полихеты и декаподы составляют соответственно всего 1.6 и 3.9%. Перечисленные различия в пита-

Состав пищи двурого бычка *Enophrys diceraus* в северо-западной части Японского моря (апрель–август), % массы

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см				В среднем
	11–15	16–20	21–25	26–30	
Polychaeta	24.3	21.8	14.1	0.8	11.7
<i>Aphrodita australis</i>	—	3.7	1.1	—	1.3
<i>Arctonoe vittata</i>	—	2.7	—	—	0.6
<i>Nereis</i> sp.	—	7.5	—	—	1.7
<i>Euphrosyne hortensis</i>	—	4.2	—	—	0.9
<i>Lumbrineris</i> sp.	2.3	—	—	—	+
Cirratulidae gen. sp.	7.5	—	—	—	+
<i>Pherusa plumosa</i>	—	1.4	3.2	—	1.8
Ampharetidae gen. sp.	—	0.7	1.3	0.3	0.9
Sabellidae gen. sp.	—	0.3	7.7	—	3.6
Polychaeta varia	14.5	1.3	0.8	0.5	0.9
Echiurida	—	3.3	1.0	1.7	1.7
Amphipoda	27.3	3.2	0.6	—	1.1
<i>Anonyx lilljeborgi</i>	27.2	0.1	0.1	—	0.2
Amphipoda varia	0.1	3.1	0.5	—	0.9
Decapoda	0.9	14.7	7.4	9.1	9.4
<i>Pandalus prensor</i>	0.9	2.7	—	—	0.6
<i>Pagurus anomalus</i>	—	4.2	—	—	0.9
<i>P. brachiomastus</i>	—	—	0.6	1.0	0.6
<i>P. pubescens</i>	—	—	3.0	7.2	3.6
<i>Chionoecetes opilio</i>	—	7.8	3.8	0.9	3.7
Loricata	2.6	1.3	—	—	0.3
Gastropoda	0.6	—	1.5	0.5	0.9
Bivalvia	35.0	26.6	21.0	27.2	24.4
<i>Nucula</i> sp.	7.4	0.1	0.9	—	0.5
<i>Yoldia pseudonotabile</i>	6.8	23.9	4.1	—	7.2
<i>Chlamys chosenuca</i>	—	—	2.9	19.4	7.4
<i>Parvamussium alaskensis</i>	—	—	—	6.9	2.2
<i>Clinocardium ciliatum</i>	—	1.4	3.5	—	1.9
<i>Serripes groenlandicus</i>	20.3	0.1	0.5	—	0.4
<i>S. notabilis</i>	—	—	8.4	—	3.9
Bivalvia varia	0.5	1.1	0.7	0.9	0.9
Echinoidea	3.3	10.3	19.3	14.9	15.9
<i>Strogilocentrotus intermedius</i>	3.3	2.5	—	—	0.6
<i>S. pallidus</i>	—	7.8	19.3	14.9	15.3
Ophiuroidea	6.0	16.6	33.0	45.8	33.2
<i>Ophiopholis aculeata</i>	3.3	4.1	1.3	5.0	3.1
<i>Amphiodia rossica</i>	—	3.0	7.3	—	4.0
<i>Ophiura maculata</i>	1.7	3.1	—	1.9	1.3
<i>O. sarsi</i>	—	1.6	24.2	38.9	23.7
Ophiurae varia	1.0	4.8	0.2	—	1.1
Ascidiae	—	—	2.0	—	0.9
Прочие	—	2.2	0.1	—	0.5
Средний суточный рацион, % массы тела	2.6	1.8	1.1	0.9	1.1
Число желудков, шт.	33	103	133	63	332
Доля пустых желудков, %	36.4	36.9	48.9	34.9	41.3

Примечание. “+” — доля компонента &lt; 0.1%, “—” — компонент отсутствует.



**Рис. 6.** Состав пищи (% массы) двурогого бычка *Enochrys diceraus* в весенне-летний период в зал. Петра Великого (а) и в водах Северного Приморья (б): 1 – Polychaeta, 2 – Echiurida, 3 – Paguridae, 4 – *Chionoecetes opilio*, 5 – Decapoda, 6 – *Yoldia pseudonotabile*, 7 – *Chlamys chosonica*, 8 – *Serripes notabilis*, 9 – остальные Bivalvia, 10 – Echinoidea, 11 – *Amphiodia rossica*, 12 – *Ophiura sarsi*, 13 – остальные Ophiuroidea, 14 – прочие.

нии бычка связаны, очевидно, с региональными особенностями его кормовой базы. По данным литературы (Шунтов, 2001; Надточий, Галышева, 2012), при сходных величинах средней биомассы макрозообентоса на глубине до 300 м в зал. Петра Великого ( $338.4 \text{ г/м}^3$ ) и в водах Северного Приморья ( $358.0 \text{ г/м}^3$ ) концентрация полихет на единицу площади в первом районе в 2.3 раза превышает таковую во втором; средняя биомасса двустворчатых моллюсков различается менее значительно (в 1.3 раза), а иглокожих находится практически на одном уровне. Однако в заливе свыше 60% последних слагают не используемые рыбами голо-

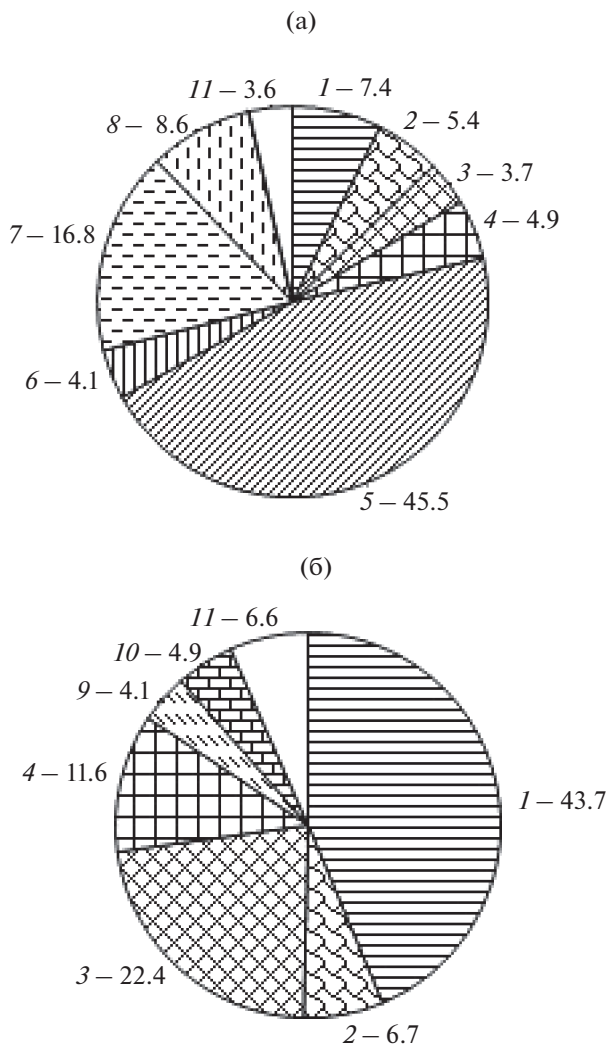
турии (Holothuroidea) и морские звёзды (Asteroidea) (Надточий, Галышева, 2012), тогда как у побережья Северного Приморья (судя по приведённому в работе Шунтова (2001) списку наиболее массовых видов) преобладают офиуры и морские ежи. Что касается отсутствия здесь молоди краба-стригуна в желудках рыб, то его можно объяснить в целом более низкой, чем в зал. Петра Великого, численностью этого вида севернее м. Поворотный (Слизкин, Кобликов, 2013).

Наряду с размерно-возрастной и региональной у двурогого бычка хорошо выражена сезонная изменчивость состава пищи, обусловленная, по-видимому, особенностями его распределения и биотопическими различиями состава бентоса. Например, в зал. Петра Великого весной, когда основная масса бычка придерживается северо-восточных участков шельфа (рис. 2б), в рационе его взрослых особей доминируют двустворчатые моллюски (49.6%) и офиуры (27.1%) (рис. 7а). В летние месяцы, после смещения основных концентраций рыб в юго-западный и центральный районы залива (рис. 2в), где биомасса моллюсков на порядок меньше (Надточий, Галышева, 2012), главной пищей бычка становятся полихеты (43.7%) и декаподы (34.0%) (рис. 7б).

Летом в зал. Петра Великого среди массовых представителей рогатковых двурогий бычок отличается самой низкой интенсивностью питания (Пущина и др., 2016). Слабая кормовая активность этого вида в нагульный период ранее была отмечена в зал. Терпения (Табунков, Чернышева, 1985) и на западнокамчатском шельфе, где в июле суточный рацион особей  $TL$  10–20 см оценён ориентировочно в 1.4% массы тела (Чучукало, 2006). По нашим расчётам, в северо-западной части Японского моря в апреле–августе суточный рацион двурогого бычка составляет в среднем 1.1%, снижаясь по мере роста рыб с 2.6 до 0.9% (таблица). Значительной сезонной динамики интенсивности питания бычка в исследованный период не наблюдается, хотя величина рациона взрослых особей  $TL$  16–30 см в апреле–мае несколько выше, чем в июне–августе (соответственно 1.4 и 1.0%).

По данным учётных траловых съёмок ТИНРО-центра, в последние 10 лет биомасса двурогого бычка в российских водах Японского моря (расчитанная с использованием коэффициента уловистости 0.5) варьирует в пределах 5–7 тыс. т. Основная часть запаса сосредоточена у материкового побережья, однако доля его в межгодовом и сезонном аспектах меняется. О современном состоянии запасов можно судить по съёмке 2015 г., когда в весенне-летний период последовательно обследовались все участки российских вод Японского моря: зал. Петра Великого, побережье Северного Приморья, Хабаровского края и Запад-





**Рис. 7.** Состав пищи (% массы) двурогого бычка *Euphrys diceraus* TL 16–30 см в зал. Петра Великого в апреле–мае (а) и июне–августе (б): 1 – Polychaeta, 2 – Echiurida, 3 – Paguridae, 4 – *Chionoecetes opilio*, 5 – *Yoldia pseudonotabile*, 6 – остальные Bivalvia, 7 – *Amphiodia rossica*, 8 – *Ophiura sarsi*, 9 – Ophiuroidea, 10 – Ascidiidae, 11 – прочие.

ного Сахалина. В этот период учтено 6.76 тыс. т двурогого бычка, что, на наш взгляд, объективно отражает современное состояние его запасов в российских водах Японского моря.

**ВЫВОДЫ**

1. В российских водах Японского моря двурогий бычок в течение года встречается на глубинах от 4 до 605 м при температуре от –1.4 до +16.8°C. Летом концентрируется в диапазоне глубин 30–90 м при 7.3–2.1°C, зимой – 200–380 м при стабильной слабоположительной температуре. Осенью его нерестовые, а весной нагульные миграции направлены в сторону берега. У материкового по-

бережья основные скопления формируются на юге (зал. Петра Великого) и в центральных областях, у островного – в южной части Сахалина. В северной части Татарского пролива скоплений не образует.

2. В Японском море, на юге ареала, двурогий бычок достигает больших, чем в северных морях, размеров – длины 38 см и массы более 1 кг. Максимальные размеры присущи самцам. Среди молоди доля самок выше, с приближением половой зрелости соотношение полов выравнивается, самки TL > 32 см не встречаются.

3. В северо-западной части Японского моря двурогий бычок является бентофагом-полифагом: молодь питается в основном двустворчатыми моллюсками, амфиподами и полихетами, взрослые особи – иглокожими (преимущественно офиурами) и моллюсками. Выявленная региональная и сезонная изменчивость состава пищи, по-видимому, обусловлена особенностями кормовой базы. В весенне-летний период величина суточного рациона особей TL 11–30 см в среднем составляет 1.1% массы тела, снижаясь по мере роста рыб с 2.6 до 0.9%.

4. Биомасса двурогого бычка в российских водах Японского моря в последние годы варьирует в пределах 5–7 тыс. т. Основная часть запаса сосредоточена у материкового побережья.

**БЛАГОДАРНОСТИ**

Авторы выражают признательность сотрудникам ТИНРО-центра А.Н. Вдовину, С.Ф. Соломатову, П.В. Калчугину, М.И. Бойко, Д.В. Измятинскому, Д.В. Антоненко и М.С. Стрельцову за помощь в сборе материала, а также В.А. Надточему и Р.И. Власенко за определение видовой принадлежности моллюсков.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

Амброс А.И. 1931. Сельдь (*Clupea harengus pallasii* С. V.) залива Петра Великого. Биологический очерк // Изв. ТИНРО. Т. 6. 313 с.

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

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

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

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

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

- Калчугин П.В. 1998. Распределение рогатковых (Cottidae) у северного Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 82–88.
- Ким Сен Ток. 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.
- Ким Сен Ток. 2004. Сезонные особенности вертикальной структуры ихтиоценов западносахалинского шельфа и островного склона // Там же. Т. 44. № 1. С. 77–88.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Надточий В.А., Галышева Ю.А. 2012. Современное состояние макробентоса залива Петра Великого // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Издат. дом ДВФУ. С. 129–174.
- Неелов А.В. 1979. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб. Л.: Наука, 207 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Новикова Н.С. 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вестн. МГУ. № 9. С. 107–111.
- Панченко В.В. 2002. Сезонное распределение бычков рода *Muohosephalus* (Cottidae) в прибрежной зоне залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 64–69.
- Панченко В.В. 2005. Сезонное распределение двурогого бычка *Enophrus diceraus* (Cottidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 31. № 5. С. 323–328.
- Панченко В.В., Зуенко Ю.И. 2009. Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 4 (40). С. 750–763.
- Панченко В.В., Пущина О.И., Антоненко Д.В. и др. 2011. Распределение и некоторые черты биологии красного бычка *Alcichthys elongatus* (Cottidae) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 2. С. 195–204.
- Панченко В.В., Пущина О.И., Милованкин П.Г., Нуждин В.А. 2015. Распределение и некоторые черты биологии длинношипного бычка Берга *Taurocottus bergii* (Cottidae) в северо-западной части Японского моря // Там же. Т. 55. № 3. С. 313–322.
- Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Там же. Т. 56. № 3. С. 264–283.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Посадова В.П. 1985. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 22–29.
- Пущина О.И. 2005. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 142. С. 246–269.
- Пущина О.И., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В., Будникова Л.Л. 2016. Питание и пищевые отношения массовых видов рогатковых (Cottidae, Pisces) зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Там же. Т. 184. С. 186–203.
- Слизкин Ф.Г., Кобликов В.Н. 2013. Динамика биологических параметров, распределение и некоторые вопросы прогнозирования состояния запасов краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в южной части подзоны Приморье // Там же. Т. 175. С. 26–41.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 1999. Ранний онтогенез двурогого бычка *Enophrus diceraus* (Cottidae) из вод залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 2. С. 273–277.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соломатов С.Ф. 2008. Состав и многолетняя динамика донных ихтиоценов северного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Сон Ён Хо. 1986. О распределении рыб в прибрежных водах Восточного моря // Тр. Вонсан. ин-та рыб. хоз-ва Восточ. моря. № 1. С. 132–150.
- Табунков В.Д., Чернышева Э.Р. 1985. Питание промысловых видов рыб в заливе Терпения // Изв. ТИНРО. Т. 110. С. 98–104.
- Токранов А.М. 2013. Особенности распределения и размерные показатели четырех малоизученных видов рогатковых рыб (Cottidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 4. С. 430–441.
- Токранов А.М. 2016. Трофические группировки рогатковых рыб (Cottidae) в прикамчатских водах // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Морские биологические исследования: достижения и перспективы”. Т. 2. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 182–185.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.
- Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 483 с.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В. 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости пере-

- варивания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.* 2000. Глава 1. Класс Cephalospidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий / Под ред. Моисеева Р.С., Токранова А.М. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шунтов В.П.* 2001. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 580 с.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M.* 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.
- Eschmeyer W.N.* 2018. Catalog of fishes. Version 03/2018. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>)
- Froese R., Pauly D.* (eds.). 2018. Fishbase. World Wide Web electronic publication. Version 02/2018. ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org))
- Fujita T., Kitagawa D., Okuyama Y. et al.* 1995. Diets of the demersal fishes on the shelf off Iwate, northern Japan // Mar. Biol. V. 123. № 2. P. 219–233.
- Kim I.-S., Yoon C.-H.* 1992. Synopsis of the Family Cottidae (Pisces: Scorpaeniformes) from Korea // Korean J. Ichthyol. V. 4. № 1. P. 54–79.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Mori T.* 1952. Check-list of the fishes of Korea // Mem. Hyogo Univ. Agric. V. 1. № 3. P. 1–228.

УДК 597.08

## ВОЗРАСТ И РОСТ ПЯТНИСТОГО ЗМЕЕГОЛОВА *CHANNA PUNCTATA* ИЗ РЕКИ ГАНГ<sup>#</sup>

© 2019 г. М. А. Хан<sup>1</sup>, \*, С. Хан<sup>1</sup>, Анкита<sup>1</sup>, И. Ахмед<sup>1</sup>, М. Надим<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Алигархский мусульманский университет, Алигарх, Индия

\*E-mail: khanmafzal@yahoo.com

Поступила в редакцию 15.10.2018 г.

После доработки 06.11.2018 г.

Принята в печать 22.11.2018 г.

Настоящее исследование было предпринято с целью определения возраста и роста пятнистого змееголова *Channa punctata* в реке Ганг на основании изучения проб от 390 особей в период с августа 2016 по июль 2017 гг. С этой целью извлекали и очищали каждый из трёх отолитов (lapillus, asteriscus и sagitta), которые использовали для выявления годовых колец. На основании наличия хорошо выраженных колец и легкости распознавания для оценки возраста были выбраны сагитты (как целые, так и срезы). Для подготовки и изучения возрастных структур (отолиты и чешуя) применялись стандартные процедуры. Чередующиеся непрозрачные и полупрозрачные полосы, присутствующие на возрастных структурах, интерпретировали как годовые кольца. Среди трёх методов, использованных для оценки возраста, срезы отолитов показали самый высокий процент сходства (92.4%) у разных операторов и наименьшие значения ошибки (2.68) и коэффициента вариации (2.36). Оценки возраста по срезам отолитов были использованы для расчёта уравнения роста Бергаланффи ( $L_t = 31.5 (1 - e^{-0.29(t + 1.06)})$ ). Наблюдённые и рассчитанные значения длины рыб существенно не различались. Таким образом, срезы отолитов могут быть использованы для точной оценки возраста, а также для расчёта различных возрастных параметров популяции *C. punctata*, населяющей реку Ганг.

**Ключевые слова:** точность оценки возраста, отолиты, река Ганг, чешуя, уравнение роста Бергаланффи.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020115

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

УДК 597.553.2.574.3.639.3.053.7

## ВОСПРОИЗВОДСТВО ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ (*ONCORHYNCHUS*) В РЕКАХ, ВПАДАЮЩИХ В ЗАЛИВ ТЕРПЕНИЯ (САХАЛИН)

© 2019 г. А. А. Живоглядов<sup>1,2, \*</sup>, Л. А. Живоглядова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства – АзНИИРХ, Ростов-на-Дону, Россия

<sup>2</sup>Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

\*E-mail: taurosiff@mail.ru

Поступила в редакцию 24.01.2017 г.

После доработки 02.06.2018 г.

Принята в печать 29.10.2018 г.

Оценены условия воспроизводства тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в реках, впадающих в зал. Терпения. Описаны различия между реками северной и западной частей исследуемого района по морфологии русла, фаунистическому составу водной биоты и преобладающему виду лососей. В реках северного участка (бассейн р. Поронай и оз. Невское), имеющих как горно-предгорные, так и равнинные типы русел, воспроизводство горбуши *O. gorbusha* находится на низком уровне. В реках западного участка, имеющих выраженный горный характер и сравнительно бедную ихтиофауну, сосредоточено воспроизводство горбуши зал. Терпения. Приведены данные по динамике численности покатыков и производителей. Величина пропуска производителей горбуши в реки зал. Терпения, необходимая для устойчивого воспроизводства, оценена в пределах 3.63–10.42 млн экз.

**Ключевые слова:** горбуша *Oncorhynchus gorbusha*, кета *O. keta*, воспроизводство, характеристики нерестилищ, зал. Терпения, о. Сахалин.

DOI: 10.1134/S0042875219020267

В конце XIX–начале XX вв. зал. Терпения являлся одним из основных промысловых районов Сахалина (Шмидт, 1905). В реках и на побережье залива добывали исключительно лососей рода *Oncorhynchus* преимущественно кету *O. keta*, тогда как другие промысловые районы Сахалина были местами смешанного, сельдево-лососёвого, промысла.

История изучения пресноводной ихтиофауны и тихоокеанских лососей бассейна зал. Терпения довольно продолжительная (Таранец 1937а, 1937б; Линдберг, 1953; Воловик и др., 1972; Гриценко и др., 1987; Никифоров, Гришин, 1989; Сафронов, Никифоров, 1995; Никифоров и др., 1997; Сафронов и др., 2000; Гриценко, 2002). В силу большой рыбохозяйственной значимости вопрос регулирования промысла лососей и оптимального заполнения нерестовых рек Сахалина производителями затрагивали в разное время многие исследователи (Таранец, 1939; Леванидов, 1964; Воловик, 1967; Рухлов, 1968; Риккер, 1971; Воловик и др., 1972; Голованов, 1982; Гриценко и др., 1987, 1989; Ким, Антонов, 2002; Ефанов, 2003; Антонов, 2005). Ретроспективный анализ работ по данной проблеме приведён в работе Макеева (2010), который отмечает, что величина заполнения, рекомендуемая исследователями в качестве оптимальной

для рек Сахалина, варьирует в довольно широких пределах (0.3–2.0 экз/м<sup>2</sup> нерестовой площади), различаются и подходы к определению величины заполнения. Так, одни исследователи (Wickett, 1958; Иванков, Андреев, 1972) считают, что при оптимальной величине заполнения должен обеспечиваться наибольший выход молоди с единицы площади нерестилищ, другие (Семко, 1939; Таранец, 1939; Рухлов, 1968) отталкиваются от средней площади нерестового гнезда лососей и площади нерестилища, необходимой для одной самки. Нам представляется наиболее чётко сформулированным определение Гриценко с соавторами (1987. С. 116), которые за оптимальную принимают величину, “ниже которой выживание (икры и личинок) уменьшается из-за слабой их (нерестилищ) мелиорированности, а превышение оптимума снижает выживаемость вследствие перекопок ранее устроенных бугров и попадания мёртвой икры в гнёзда к живой”. При этом авторы указывают, что для рек, имеющих различные характеристики и протекающих по разным географическим районам, значение оптимума будет отличаться.

К настоящему моменту в СахНИРО накоплен большой объём материалов о сроках подходов, величине и динамике уловов, биологических показателей тихоокеанских лососей Сахалинской обла-

сти, включая зал. Терпения (Каев, 2008, 2009; Каев и др., 2010). Несмотря на значительный массив данных, приведённых в указанных публикациях, они имеют преимущественно описательный характер и относятся к отдельно взятым видам. Сравнительно подробно выполнен анализ приуроченности крупных стад кеты к основным артезианским бассейнам и водоносным комплексам Сахалина (Иванков, 1993; Каев, 2001). Для горбуши *O. gorbusha* попытки анализа связей между продуктивностью нерестилищ и абиотическими условиями предприняты на ограниченном материале (Каев, 2007, 2011а; Живоглядоев и др., 2013). Между тем для эффективного управления промыслом очевидна необходимость анализа экосистемных связей тихоокеанских лососей в многовидовом аспекте с привлечением данных как по биотической, так и по абиотической составляющей среды (Шунтов, 2010, 2016; Фельдман и др., 2016). Без этого трудно понять причину различий в потенциале воспроизводства разных промысловых районов и рек разных типов, выделить закономерности и перейти к обоснованному определению ёмкости нерестовых площадей и величин заполнения нерестовых рек Сахалина. Такая ситуация осложняет управление промыслом и напрямую влияет на точность прогнозирования величины рекомендуемого вылова лососей (Золотухин, 2003; Заварина, 2008; Шунтов, 2010).

Цель работы — на основании многолетних данных мониторинга тихоокеанских лососей побережья зал. Терпения, материалов по морфологии, гидрологии, донным сообществам и составу ихтиофауны текучих вод выявить места наиболее эффективного воспроизводства массовых видов лососей, описать основные фоновые характеристики, определить численность производителей, необходимую для устойчивого воспроизводства в реках данного района.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу статьи положены данные, собранные при непосредственном участии авторов, а также фондовые материалы СахНИРО и Сахалинрыбвода за 1978–2014 гг. Все работы проведены в соответствии с принятыми в Сахалинской области методами (Инструкция ..., 1987; Каев, 2011б; Методические рекомендации ..., 2013). Данные по статистике промысла лососей ставными неводами собраны в районе г. Поронайск и в западной части побережья зал. Терпения (прибрежье Макаровского городского округа). Учёт мигрирующих производителей в реках Поронай, Лазовая, Лесная, Макарова и определение эффективности нереста лососей (выживаемость особей эмбрионально-личиночных стадий, численность пополнения) выполнены на базе Смирныховской, Поронайской и Макаровской контрольно-наблюда-

тельных станций и биостанции СахНИРО. В некоторые годы помимо пеших обходов для учёта производителей проводили аэровизуальное обследование.

Статистический анализ данных выполнен стандартными методами (Плохинский, 1961; Правдин, 1966; Лакин, 1980).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Фоновая характеристика района исследований.* Побережье зал. Терпения простирается от м. Терпения на востоке до м. Тихий на западе. Акватория восточного побережья Сахалина находится под сильным влиянием холодного Восточно-Сахалинского течения, вследствие чего разрушение ледового покрова у берегов зал. Терпения начинается довольно поздно — в I декаде мая (Ресурсы ..., 1973; Гриценко и др., 1987). Исследуемый район в орографическом отношении можно разделить на две части (рис. 1): северный участок, включающий бассейны р. Поронай и оз. Невское и прилегающие реки (от м. Терпения до р. Гастелловка), и западный участок, включающий реки Макаровского городского округа (до р. Тихая).

Северный участок расположен в пределах Тымь-Поронайской низменности, заполненной аллювиальными и морскими отложениями и имеющей средневысотный горно расчленённый рельеф, который прорезан рядом широких аккумулятивно-эрозионных террас (Атлас ..., 1967). Тымь-Поронайская низменность представляет собой плоскую, интенсивно заболоченную равнину протяжённостью 300 км при ширине от 5–6 км на севере до 90 км на юге. Наиболее значимым водоток бассейна зал. Терпения является Поронай — самая протяжённая река Сахалина (350 км), во многом определяющая облик местных водных систем. Этот водоток берёт начало на высоте 820 м на западных склонах горы Невельского (Восточно-Сахалинские горы) и протекает по широкой заболоченной долине между Восточно-Сахалинскими и Западно-Сахалинскими горами (Ресурсы ..., 1973). Общая площадь нерестилищ в бассейне Поронай составляет 4.65 км<sup>2</sup>, в том числе 1.76 км<sup>2</sup> в основном русле Поронай, а 2.89 км<sup>2</sup> распределены по притокам, среди которых наиболее значимы Житница и Орловка; подавляющее большинство нерестилищ являются горбушёвыми (Гриценко и др., 1987). На северном побережье зал. Терпения восточнее устья р. Поронай расположено самое большое на Сахалине оз. Невское (площадь водного зеркала 178 км<sup>2</sup>). С северной стороны в озеро впадают крупные реки Рукутама и Оленья (Атлас ..., 1967; Сафронов и др., 2008), которые имеют большое значение для воспроизводства горбуши, кеты и кижуча *O. kisutch* (суммарная площадь нерестилищ около 1.22 км<sup>2</sup>). Общая

площадь нерестилищ северного участка (включая 0.33 км<sup>2</sup> в малых реках, не относящихся к бассейнам Пороная и оз. Невское) составляет 6.2 км<sup>2</sup>.

Рельеф западного участка определяется Западно-Сахалинскими резко расчленёнными горами (хребтами Камышовым, Западно-Лисянским, Жданко и другими), является низкогорным и относится к альпинотипному классу (Казиков, Генсиоровский, 2007). Реки западного побережья зал. Терпения (Макаровский городской округ) имеют значительно меньшую протяжённость по сравнению с Поронаям и относятся к горно-предгорному типу. Долины рек узкие, уклоны русел значительные. Грунты галечные, в верхнем течении — крупногалечные, на порожистых участках преобладают валуны и скальные обнажения (Рухлов, 1982; Гриценко и др., 1987). Самая протяжённая река данного участка — Макарова (длина 97 км, площадь бассейна 589 км<sup>2</sup>) — берёт начало на западном склоне Западно-Лисянского хребта, в северной его части. Ширина наиболее крупных рек составляет 40–60 м, малых рек не превышает 40 м. Речная сеть развита хорошо (коэффициент густоты речной сети 1.81 км/км<sup>2</sup>) и по территории распределена сравнительно равномерно. Среднезвешенные уклоны рек Макарова, Нитуй, Лазовая и Гастелловка составляют 5.2–9.9‰ (Казиков, Генсиоровский, 2007). Общая площадь нерестилищ западного участка — 1.3 км<sup>2</sup>. Суммарная нерестовая площадь рек зал. Терпения составляет около 7.5 км<sup>2</sup>.

Основу донных сообществ ритрали рек Сахалина формируют амфибиотические насекомые (Лабай и др., 2015). Для участков горного типа в верховьях притоков Пороная характерен видовой комплекс с доминированием *Hexatoma* sp. (15 таксонов). В среднем течении притоков преобладает сообщество с доминированием веснянок *Skwala contracta* (36 видов и групп беспозвоночных). Характерным для приустьевых участков является летний комплекс бокоплавов *Eogammarus kygi*, осенью сменяющийся на комплекс *E. barbatus*, насчитывающий до 58 таксонов донных беспозвоночных (Живоглядова и др., 2012).

Ихтиофауна бассейна р. Пороная (Тынь-Поронаянский фаунистический район) представлена 33 видами рыб и рыбообразных из 12 семейств (Никифоров и др., 1997; Сафронов, Никифоров, 2003). Рыбы, населяющие реки и озёра бассейна р. Пороная, имеют разное происхождение. В целом для бассейна Пороная отмечено значительное преобладание бореального комплекса с добавлением древнего верхнетретичного (Сафронов, 2000). Ихтиофауна Пороная имеет ряд черт, сближающих её с ихтиофауной р. Амур, на основании этого Никифоров с соавторами (1997) полагают, что в относительно недавнем геологиче-

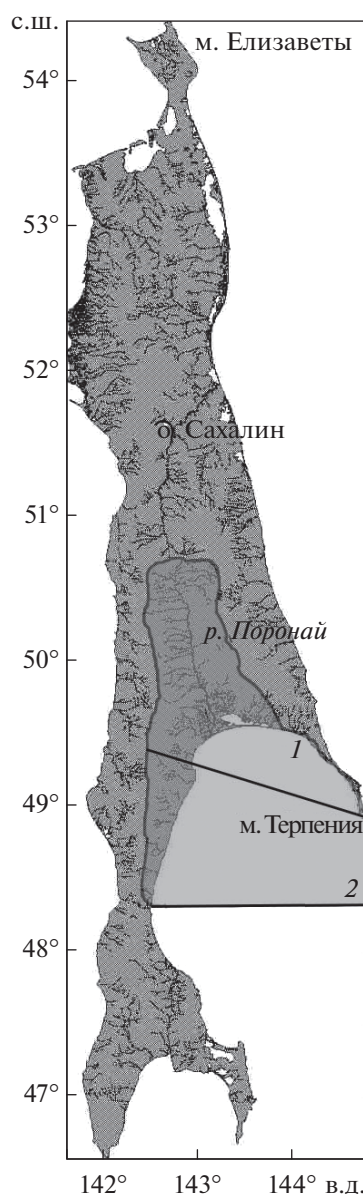


Рис. 1. Промысловый район зал. Терпения о-ва Сахалин (■): северный (1) и западный (2) участки.

ском прошлом бассейн Пороная являлся частью бассейна Палеоамура.

В верховье Пороная основу рыбных сообществ составляют ручьевая форма и молодь проходной формы мальмы *Salvelinus malma*, кунджа *S. leucomaenis* и молодь симы *O. masou* (Никифоров и др., 1997). Основу сообществ рыб равнинной части русла р. Пороная составляют представители семейств карповых (Cyprinidae) и лососёвых (Salmonidae). В весенний период в сообществах рыб Пороная доминируют пресноводные (амурский язь *Leuciscus waleckii*, амурская щука *Esox richertii*) и проходные виды (обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, крупночешуйная

краснопёрка *Tribolodon hakonensis*, сахалинская краснопёрка *T. ezoe*), летом по массе и численности преобладают тихоокеанские лососи (в основном, горбуша и кета), в осенний период практически на всём протяжении равнинной части русла Пороная доминирует типично пресноводный вид — *L. waleckii* (Живоглядов и др., 2011).

Ихтиофауна западного участка (юго-восточный фаунистический район) включает 25 видов рыб и рыбообразных (Никифоров, 2001). На значительном протяжении рек горно-предгорного типа встречаются всего два–четыре вида рыб. В пределах горной зоны ручьёв (общая протяжённость русла менее 10 км) и малых рек (с длиной русла не более 100 км) доминирует ручьевая форма мальмы; субдоминанты сообщества — молодь симы и кунджа. Предгорную зону малых рек населяет сообщество кунджи и сибирского гольца *Barbatula toni* с тремя субдоминантами — сахалинским тайменем *Parahucho perryi*, подкаменщиком *Cottus* sp. и сахалинской девятииглой колюшкой *Pungitius tymensis*. Предгорный участок ручьёв населён сообществом сибирского усатого гольца; субдоминанты — сахалинская девятииглая колюшка, китайская колюшка *P. sinensis*, молодь симы и дальневосточных краснопёрок, пресноводный дальневосточный бычок *Gymnogobius urotaenia* (Живоглядов, 2014).

**Тихоокеанские лососи.** В прибрежье зал. Терпения мигрируют четыре вида тихоокеанских лососей — горбуша, кета, кижуч и сима. Наиболее ранняя анадромная миграция отмечена для симы: её производители заходят в реки во второй половине мая, нерестовый ход продолжается до начала августа. Горбуша, воспроизводящаяся в реках зал. Терпения, имеет сложную популяционную структуру и представлена тремя популяционными (темпоральными) группировками — япономорской (наиболее ранней по срокам хода), тихоокеанской (охотоморской) летней и тихоокеанской (охотоморской) осенней (Гриценко и др., 1989). Вследствие этого сроки нерестового хода горбуши зал. Терпения весьма продолжительны — с июня до середины сентября. Первые гонцы япономорской группировки горбуши в бассейне р. Пороная и прилегающих реках появляются рано, начало нерестового хода отмечено в I–II декадах мая. Данную темпоральную группу горбуши нередко отмечают в реке вместе с первыми производителями симы. В нечётные годы ход япономорской группировки начинается раньше, чем в чётные, что справедливо и для других темпоральных группировок горбуши. Япономорская группировка является самой малочисленной. Рунный ход и, соответственно, наибольшие уловы горбуши зал. Терпения приходится на конец июля — I декаду августа (период летней межени), основой рунного хода и промысла является осенняя группировка. Завершается нерестовый ход горбуши в сен-

тябре, в период осеннего повышенного стока. В реках, впадающих в зал. Терпения, воспроизводятся две формы кеты — летняя (малочисленная в современный период) и осенняя (в последние годы численность находится на сравнительно высоком уровне). Летняя форма кеты мигрирует в Пороной с I декады июня по III декаду августа, осенняя — с конца августа по конец октября. Позднее других видов на нерест идёт кижуч, его производители подходят к рекам в октябре–ноябре.

Скат молоди горбуши с рек бассейна зал. Терпения длится с конца мая по начало июля, при этом большая часть молоди обычно скатывается в две первые декады июня. Сроки массового ската мальков горбуши варьируют, но в основном миграция начинается в начале мая и заканчивается в конце июня. Скат молоди кеты происходит с начала мая по начало августа (Гриценко и др., 1987). Покатники симы отмечаются с первых чисел июля по начало августа, серебрянки кижуча — с конца июня до начала августа (Никифоров и др., 1997).

Промысел тихоокеанских лососей в прибрежье зал. Терпения ведут преимущественно ставными и закидными неводами. С 1876 по 1885 гг. на Сахалине вылавливали 2000–3000 т лососей в год, к 1900-му г. уловы увеличились до 4240 т, в дальнейшем по мере роста населения интенсивность промысла возросла (Шмидт, 1905). В 1899–1901 гг. зал. Терпения занимал первое место в лососёвом промысле, здесь промышленляли в основном кету — до 87% общего вылова данного вида на Сахалине. Уловы горбуши в зал. Терпения были примерно равны уловам на Юго-Восточном Сахалине — соответственно 45 и 43% общего вылова этого вида (Рухлов, 2007).

Численность горбуши подвержена периодическим колебаниям, особенно велика разница между поколениями чётных и нечётных лет (Воловик, 1967; Рухлов, 1982; Гриценко и др., 1989). В анализируемый период (1965–2014 гг.) на побережье зал. Терпения в нечётные годы вылавливали от 0.590 до 56.604 тыс. т, в чётные — от 0.003 до 19.583 тыс. т рыбы. Средний объём вылова горбуши в нечётные годы (14.39 тыс. т) превышал таковой в чётные (4.32 тыс. т) в 3.3 раза (рис. 2).

Горбуше р. Пороная (северный участок) присуще чередование периодов доминирования особей нечётных лет с периодами, когда доминирование исчезает во время подъёмов численности поколений чётных лет (Гриценко и др., 1987). С 1980-х гг. по настоящее время практически постоянно преобладают поколения нечётных лет, рост численности поколений чётных лет существенно меньше. Площадь нерестилищ западного участка по сравнению с северным в 4.7 раза меньше (1326 против 6206 тыс. м<sup>2</sup>), при этом его доля в общем вылове горбуши на акватории зал. Терпения в 2000–2014 гг. была выше: в нечётные годы



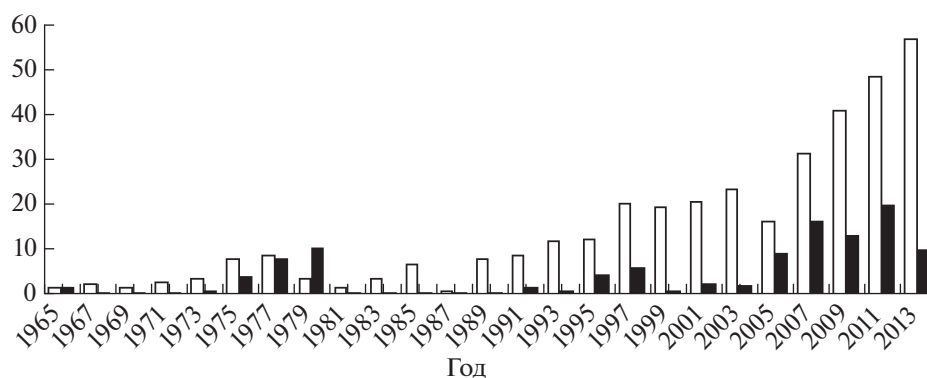


Рис. 2. Динамика уловов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в зал. Терпения в чётные (■) и нечётные (□) годы (1965–2014), тыс. т.

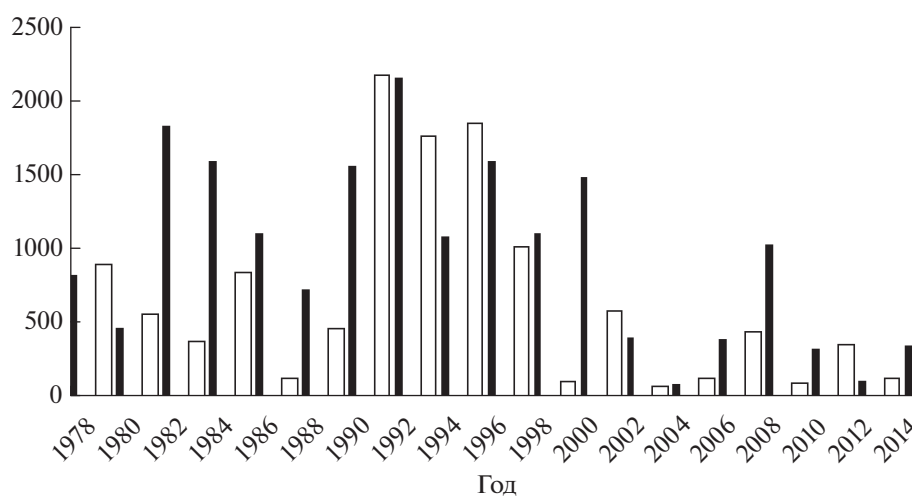


Рис. 3. Численность покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* чётных и нечётных поколений, мигрировавшей из рек бассейна зал. Терпения в 1978–2014 гг., млн экз.; обозначения см. на рис. 2.

на его побережье приходилась половина (до 52.7%), а в чётные — почти 3/4 (до 70.7%) уловов.

Численность мигрирующей молоди до 2002 г. рассчитывали по наиболее продуктивным притокам Пороная (ручьи Березовый и Холодный, левобережные притоки I порядка), что приводило к существенному завышению оценок численности пополнения. После 2002 г. в дополнение к этому начали оценивать объём ската молоди из менее продуктивного правобережного притока (р. Орловка) и определять общую величину пополнения на основании осреднённых данных (по правобережным и левобережным притокам), а также привлекать данные по рекам западного побережья залива (Каев, 2011а). В результате этого итоговые оценки численности мигрировавшей в море молоди снизились и стали более реалистичными (рис. 3). В период 2003–2014 г. урожай молоди горбуши линии чётных лет варьировал в пределах 73.50–1481.06 (в среднем 513.80) млн экз.,

нечётных — 66.1–575.8 (252.14) млн экз., т.е. в нечётные годы численность пополнения была в два раза меньше.

Считается, что амурская и сахалинская летняя кета имеют общее происхождение, это представление основывается на том, что реки о-ва Сахалин в прошлом входили в систему Палеоамура (Лапшина и др., 2012). В настоящее время осенняя форма кеты преобладает по численности над летней и в Амуре, и в Поронае, тогда как ещё в 1950-е гг. летняя форма была гораздо более многочисленной (Двинин, 1952). В современный период летняя кета в сравнительно небольших количествах (в 2014 г. её уловы достигли 2432 т, что свидетельствует о сравнительно высокой численности, в предыдущий период уловы находились на уровне 1000–1600 т) фигурирует в статистике в качестве прилова при специализированном промысле горбуши.

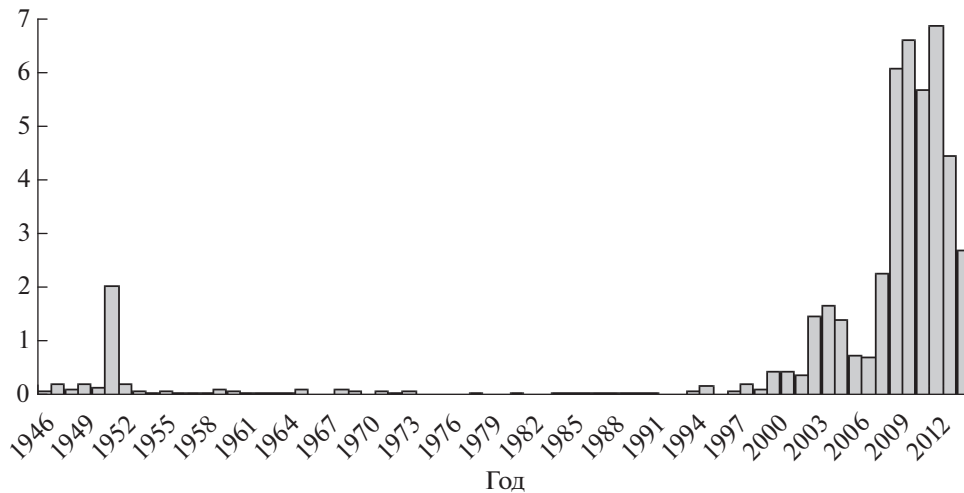


Рис. 4. Динамика уловов кеты *Oncorhynchus keta* в зал. Терпения в 1946–2014 гг., тыс. т.

Осенняя кета, воспроизводящаяся в реках зал. Терпения, относится к локальной группировке бассейна р. Поронай (Иванков, 1972, 1993; Каев, 2001). До 1951 г. численность осенней кеты естественного воспроизводства в р. Поронай находилась на сравнительно высоком уровне. В 1950–1960-х гг. её численность существенно снизилась, и осенняя кета практически утратила промысловое значение, что связано с воздействием молевого лесосплава и японского дрефтерного промысла (Гриценко и др., 1987). До начала XXI в. запасы осенней кеты на побережье зал. Терпения были невелики, её специализированный промысел в водах залива не вели. В небольшом количестве (до 50 т) её вылавливали в качестве прилова при промысле горбуши, в основном у рыболовных заграждений лососёвых рыболовных заводов (ЛРЗ) в притоках Пороная – Житница и Буюклинка. В 2003 г. отмечен существенный рост возврата рыб в эти реки. В настоящее время промысел кеты в водах зал. Терпения основан на осенней форме заводского воспроизводства (Каев, Игнатьев, 2006, 2015). Уловы за последние 10 лет (2004–2014 гг.) составляют в среднем 3.554 (максимальный 6.896) тыс. т, тогда как в 1946–1999 гг. – 0.780 тыс. т (рис. 4). Рост уловов связан как с усовершенствованием технологий искусственного воспроизводства, так и с изменением условий нагула лососей в Северной Пацифике (Кляшторин, Любушин, 2005; Котенев и др., 2014).

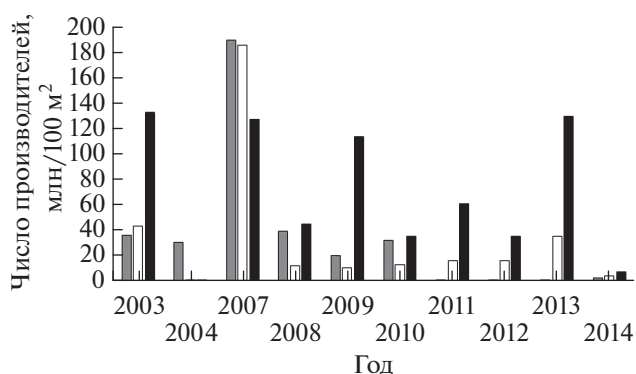
На побережье зал. Терпения (от м. Терпения до м. Тихий включительно) насчитывается 39 нерестовых рек, общая площадь нерестилищ в них составляет около 7.5 км<sup>2</sup>, что превосходит количество нерестилищ северо-восточного побережья Сахалина (6.02 км<sup>2</sup>) и является наибольшим по величине нерестовым фондом среди промысловых районов Сахалинской области. Наиболее

значимые нерестовые водотоки района сосредоточены в бассейне р. Поронай – более 67% нерестовой площади бассейна зал. Терпения. Площадь нерестилищ в Поронае с учётом притоков (4.65 км<sup>2</sup>) почти в четыре раза превышает нерестовые площади горбуши в Тыми, второй по протяжённости реке Сахалина.

В бассейне Пороная воспроизводилось крупнейшее на Сахалине стадо горбуши, его численность в разные годы варьировала от сотен тысяч до нескольких миллионов особей. За годы наблюдений (1963–2014 гг.) в реки зал. Терпения заходило 0.21–16.69 (5.9) тыс. рыб. Самые малочисленные заходы отмечены в периоды падения запаса в конце 1960-х (1966, 1968), начале 1970-х (1970, 1972), в 1984 и 2000 гг.

Нерестилища горбуши начинаются в основном русле Пороная на расстоянии примерно 80 км от устья. Основные нерестовые площади расположены по руслу Пороная от устья р. Житница до верховьев (сплошные площади нерестилищ заканчиваются примерно в 200 км от устья), а также в крупнейших притоках (Житница, Орловка, Вальза, Матросовка и др.). До организации лесосплава (до 1950-х гг.) значительное количество горбуши заходило в реки Онорка и Северная Хандаса. В целом горбуша заходит или заходила практически во все реки бассейна Пороная, исключая реки тундрового типа.

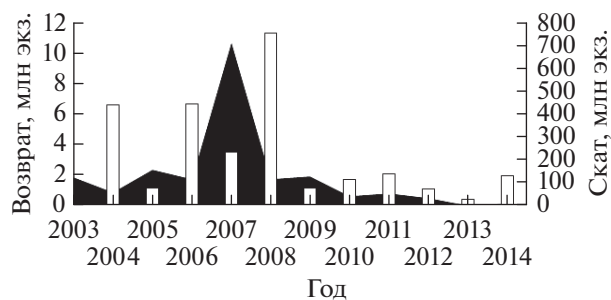
Нерестилища рек зал. Терпения эксплуатируются горбушей неравномерно. По данным Гриценко с соавторами (1987), левобережные притоки верхнего течения бассейна Пороная наряду с реками юго-восточного побережья острова в прошлом веке принадлежали к наиболее интенсивно используемым на Сахалине. В таких водотоках, как Вальза, Житница, ключи Холодный и Берёзовый (левобережные притоки Пороная I порядка),



**Рис. 5.** Заполнение производителями горбуши *Oncorhynchus gorbusha* нерестилищ основного русла (■), правобережных (▣) и левобережных (■) притоков верхнего течения р. Поронай в 2003–2014 гг.

в 1960–1970-х гг. при заходах высокочисленных поколений горбуши 1.5–2.0-кратное превышение нормативной плотности заполнения нерестилищ (220 экз/100 м<sup>2</sup> (Рухлов, 1968)) было вполне обычным явлением. Сравнимая по интенсивности эксплуатация нерестилищ отмечена на Сахалине только на участке юго-восточного побережья от пос. Фирсово до протоки Красноармейская (оз. Тунайча) – в реках Фирсовка, Очепуха, Симау и Анна. По данным СахНИРО и Сахалинрыбвода, в 2004–2014 гг. средние показатели заполнения нерестилищ в левобережных притоках Пороная составили 68.7 (0.4–220.0) экз/100 м<sup>2</sup>, тогда как в правобережных притоках и основном русле Пороная соответственно 32.4 (0.2–200.0) и 35.0 (0.3–190.0) экз/100 м<sup>2</sup>. В период до 2010 г. на нерестилищах ручьёв Березовый и Холодный отмечали случаи переполнения нерестилищ, аналогичные таковым в 1960–1970-х гг. Однако площадь высокопродуктивных нерестилищ притоков левого берега Пороная по сравнению с таковой основного русла и более протяжённых правобережных притоков (Орловка, Онорка и др.) невелика, поэтому, несмотря на более высокие средние показатели заполнения левобережных нерестилищ (рис. 5), они вносят сравнительно небольшой вклад в общую продуктивность данной водной системы.

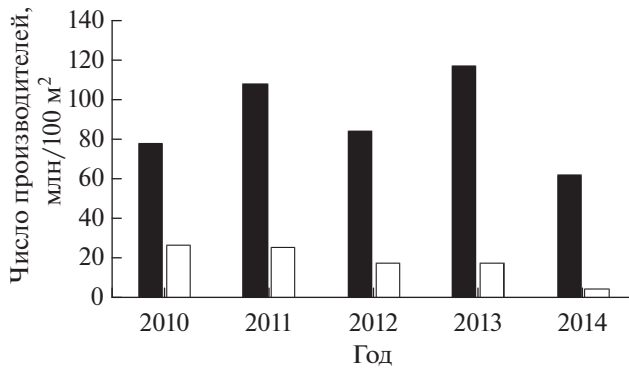
Низкий возврат горбуши в бассейн Пороная обусловлен высокой смертностью молоди при миграции по протяжённому руслу реки и значительным незаконным промыслом, развитым в этом районе. Даже при массовых заходах горбуши возврат производителей дочернего поколения сравнительно невелик. Так, в 2007 г. наблюдался массовый заход производителей горбуши на нерестилища Пороная и его притоков – 10.7 млн экз.; средние показатели заполнения нерестилищ достигли рекордных величин – 193 экз/100 м<sup>2</sup>. Воз-



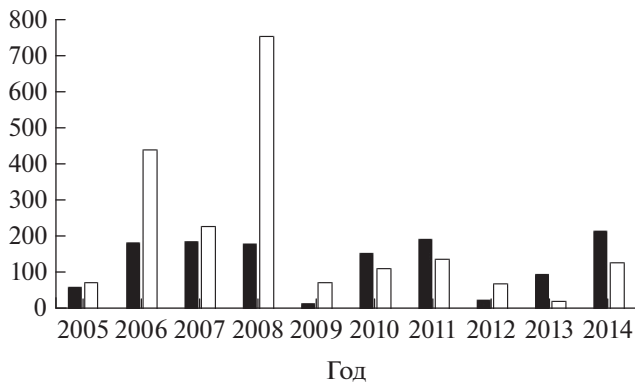
**Рис. 6.** Динамика численности скатывающейся из рек молоди (■) и заходящих на нерест производителей (□) горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в бассейне р. Поронай в 2003–2014 гг.

врат в цикличном 2009 г., несмотря на феноменально высокие показатели заполнения нерестилищ родительским поколением, находился на низком уровне и составил, по разным оценкам, 1.6–1.9 млн экз. при средних показателях заполнения 34.5 экз/100 м<sup>2</sup> (рис. 6). Это заставляет отнести бассейн Пороная к районам неустойчивого воспроизводства горбуши. Кроме того, вызывают серьёзную тревогу экстремально низкие средние показатели заполнения нерестилищ Пороная в последние годы (рис. 7). По личному сообщению А.В. Захарова (СахНИРО), начиная с 2011 г. интенсивность эксплуатации нерестилищ существенно снизилась и отмечено прогрессирующее заиливание нерестовых площадей. Эта ситуация свидетельствует о крайне неблагоприятных условиях воспроизводства горбуши в бассейне Пороная в настоящее время. Для восстановления численности стада горбуши р. Поронай и поддержания её на должном уровне необходимо существенно усилить контроль за незаконным промыслом, а также ввести ограничение либо временный запрет промышленного лова данного вида в зал. Терпения (как минимум, в устье Пороная).

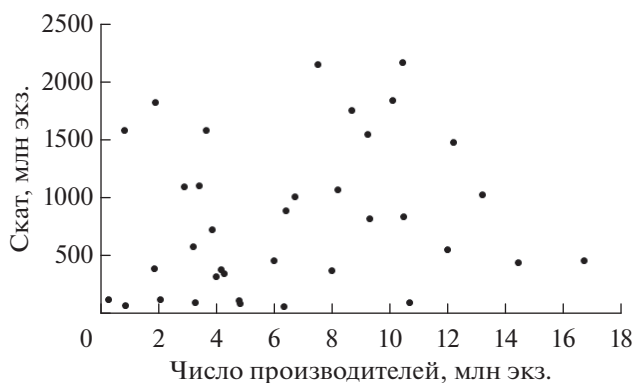
Реки западного побережья залива, впадающие севернее м. Тихий (Макаровский район), более короткие, выраженного горно-предгорного типа; по гидрогеологическим характеристикам они несопоставимы с Поронаем (протяжённой рекой, имеющей на большей части русла выраженный равнинный тип), как несопоставимы и уловы горбуши по отношению к площади нерестилищ. Несопоставим и нерестовый фонд. В современный период средняя численность производителей горбуши на нерестилищах рек западного побережья выше, чем на нерестилищах Пороная (рис. 7), что свидетельствует о более благоприятной ситуации с воспроизводством данного вида. В последние годы выше и численность мигрирующей молоди горбуши (рис. 8), несмотря на значительно меньшую площадь нерестового фонда.



**Рис. 7.** Заполнение производителями горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* нерестилищ бассейна Пороная (□) и рек западного побережья зал. Терпения (■) в 2011–2014 гг.



**Рис. 8.** Численность молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, мигрировавшей из бассейна Пороная и рек западного побережья зал. Терпения в 2005–2014 гг., млн экз.; обозначения см. на рис. 7.



**Рис. 9.** Соотношение между величиной пропуска производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на нерестилища в 1978–2014 гг. и последующим скатом молоди в реках зал. Терпения.

Летняя кета, в отличие от осенней формы, откладывает икру на нерестилища, омываемые подрусловым потоком, т.е. практически на тех же участках русла, где нерестится горбуша (Лапшина и др., 2012). В прошлом веке наиболее обширные нерестилища летней кеты отмечали в р. Лонгари; в основном русле Пороная они простирались от устья р. Вальза до истоков Пороная, некоторое количество нерестилищ находилось в притоках Вальза, Житница, Онорка, Северная Хандаса и Сергеевка, в меньшей степени – в реках Южная Хандаса, Седьмая, Девятая и Десятая речки (неопубликованные данные Главгосрыбвода). В настоящее время численность летней формы низка, её мониторинг на нерестилищах не ведут, современная площадь и локализация нерестилищ неизвестны.

Нерестилища осенней формы кеты в бассейне Пороная приурочены к местам выхода грунтовых вод в основном русле Пороная, на участке от р. Чёрная до устья р. Вальза, и в притоках нижнего и среднего течения (Житница, Буюклинка, Леонидовка, Орловка, Ельная, Матросовка и др.). Из притоков верхнего течения осеннюю кету отмечали в р. Вальза, ключах и ручьях Рыбоводный, Костин, Каменка, Вторая речка и Берёзовый. Численность производителей на естественных нерестилищах в современный период чрезвычайно низкая, точные площади функционирующих нерестилищ не известны.

Основной запас осенней кеты зал. Терпения формируется на двух крупных ЛРЗ – Буюкловском и Побединском, расположенных в бассейне Пороная. Летнюю кету в небольших объёмах разводят на Побединском ЛРЗ (Лапшина и др., 2012). В 2004–2014 гг. суммарный выпуск молоди кеты с этих ЛРЗ варьировал в пределах 35.9–60.3 (47.65) млн экз. На западном побережье залива функционируют четыре ЛРЗ – на реках Лазовая, Нитуй, Пугачевка, Тихая; из них один (на р. Лазовая) выпускает кету, а на трёх разводят преимущественно горбушу; выпуск её молоди в 2004–2014 гг. составлял 11.8–42.6 (28.83) млн экз.

Анализ зависимости родители–потомки показал, что максимальный урожай молоди приходится преимущественно на диапазон численности родительского стада 3.63–10.42 млн экз.; при заходе на нерест более 10.42 млн производителей величина пополнения снижается (рис. 9).

Симу и кижуча зал. Терпения в основном используют в качестве прилова либо как объекты любительского и спортивного рыболовства. Вылов симы невелик и в настоящее время варьирует от 0.3 до 1.7 т. Нерестилища симы расположены в тех же реках, где и нерестилища горбуши, но значительно выше их по течению.

Основные нерестилища кижуча расположены в верхнем течении р. Пороной (выше 270 км от

устья) и в среднем течении р. Вальзы, в меньшем количестве он заходит на нерест в притоки нижнего и среднего течения Пороная (Каменка, Бую-Клинка, Житница, Матросова Верхняя и др.) (Гриценко и др., 1987). Вылов кижуча за последние пять лет варьируется от 358 до 808 т.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Воспроизводство горбуши — наиболее многочисленного вида тихоокеанских лососей в зал. Терпения — в настоящее время сосредоточено в сравнительно небольших горно-предгорных реках западного побережья (Макаровский городской округ). Основной водоток северного побережья зал. Терпения — р. Пороная — практически потерял значимость для воспроизводства данного вида. Даже в наиболее продуктивных в недавнем прошлом левобережных притоках Пороная (ключи Холодный, Березовый), имеющих выраженные горно-предгорные характеристики и обладающих высоким потенциалом воспроизводства горбуши, её производители на протяжении последних лет встречаются единично. Сравнительно эффективное воспроизводство горбуши в отдельные годы может происходить в реках бассейна оз. Невское. Осенняя форма кеты, второго по численности вида тихоокеанских лососей в рассматриваемом районе, может эффективно размножаться только в сравнительно крупных реках на участках русла, имеющих выраженный равнинный тип. Естественное воспроизводство осенней кеты в бассейне Пороная отмечается только в отдельные годы в незначительных количествах; запас формируется за счёт разведения на лососёвых рыбообразных заводах. Вместе с тем в бассейне Пороная наблюдается некоторое увеличение численности редкой летней формы кеты, что даёт надежду на её сохранение. По результатам анализа многолетних данных, оптимальная величина пропуска производителей горбуши для заполнения нерестилищ зал. Терпения составляет 3.63–10.42 млн экз.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность всем коллегам, совместно с которыми выполняли исследования на реках бассейна зал. Терпения. Особая признательность А.В. Захарову (СахНИРО) за многолетнее сотрудничество в полевых работах на реках бассейна р. Пороная, оз. Невское и реках Макаровского городского округа. Отдельное спасибо А.М. Каеву (СахНИРО) за конструктивную критику и замечания.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.А. 2005. Биология и динамика численности горбуши зал. Анива (о. Сахалин): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИПРО-центр, 24 с.
- Атлас Сахалинской области. 1967. М.: Изд-во ГУГК при Совмине СССР, 135 с.
- Воловик С.П. 1967. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на южном Сахалине: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИРПХ, 25 с.
- Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И. 1972. Материалы по эффективности размножения горбуши на южном Сахалине // Изв. ТИПРО. Т. 81. С. 69–90.
- Голованов И.С. 1982. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 568–575.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.
- Гриценко О.Ф., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепах Г.Н. 1989. Воспроизводство горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) о-ва Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 377–386.
- Двинин П.А. 1952. Лососи южного Сахалина // Изв. ТИПРО. Т. 37. С. 69–108.
- Ефанов В.Н. 2003. Организация мониторинга и моделирование запасов популяций рыб (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walb.). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 134 с.
- Живоглядов А.А. 2014. Рыбы малых и средних рек острова Сахалин: пространственное распределение, структура и динамика // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 1–11.
- Живоглядов А.А., Никитин В.Д., Промашкова О.А., Прохоров А.П. 2011. Некоторые подходы к изучению видовой и пространственной структуры сообществ рыб равнинной части русла р. Пороная // Тр. СахНИРО. Т. 12. С. 55–71.
- Живоглядова Л.А., Даирова Д.С., Лабай В.С. 2012. Состав, структура и сезонная динамика макрозообентоса рек восточного Сахалина // Изв. ТИПРО. Т. 171. С. 199–209.
- Живоглядов А.А., Антонов А.А., Руднев В.А., Ким Хе Юн. 2013. О вариациях выживаемости эмбрионально-личиночных стадий горбуши *Oncorhynchus gorbusha* и кеты *Oncorhynchus keta* на нерестилищах рек о. Сахалин // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2. С. 242–258.
- Заварина Л.О. 2008. Биология и динамика численности кеты (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 25 с.
- Золотухин С.Ф. 2003. Нерестовый фонд и современный статус популяций лососей в Приморском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИПРО-центр, 24 с.

- Иванков В.Н.* 1972. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Уч. зап. ДВГУ. № 60. С. 27–35.
- Иванков В.Н.* 1993. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 78–83.
- Иванков В.Н., Андреев В.Л.* 1972. Экология и моделирование популяций горбуши южных Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. Т. 60. С. 3–26.
- Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и стационарах ТИНРО. 1987. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 23 с.
- Каев А.М.* 2001. Распространение осенней кеты в связи с особенностями водоносных комплексов Сахалина и Курильских островов // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 344–349.
- Каев А.М.* 2007. Биологические основы рационального промысла лососей в сахалино–курильском регионе // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 4 (32). С. 713–733.
- Каев А.М.* 2008. Результаты мониторинга нерестовых подходов горбуши в Сахалинской области в 2008 г. // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». С. 24–29.
- Каев А.М.* 2009. Мониторинг состояния запасов горбуши в основных районах ее промысла в Сахалинской области в 2009 г. // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». С. 28–33.
- Каев А.М.* 2011а. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 32–53.
- Каев А.М.* 2011б. Методическое руководство по количественному учету покатной молоди горбуши и кеты в малых реках методом выборочных обловов. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 16 с.
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И.* 2006. Заводское разведение лососей в Сахалинской области // Рыб. хоз-во. № 6. С. 57–60.
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И.* 2015. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 95–104.
- Каев А.М., Авдеев Д.В., Антонов А.А. и др.* 2010. Результаты мониторинга подходов горбуши в основных районах ее промысла в Сахалинской области в 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». С. 30–35.
- Казаков Н.А., Генсиоровский Ю.В.* 2007. Влияние вертикального градиента осадков на характеристики гидрологических, лавинных и селевых процессов в низкогорье // Геоэкология. Инженер. геология. Гидрогеология. Геоэкология. № 4. С. 342–347.
- Ким Х.Ю., Антонов А.А.* 2002. Уровень заполнения рек производителями как один из факторов становления численности горбуши в заливе Анива // Сб. науч. тр. молодых ученых МГТА. Вып. II. С. 52–57.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.* 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, 235 с.
- Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др.* 2014. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 114–161.
- Лабай В.С., Живоглядова Л.А., Полтева А.В. и др.* 2015. Водотоки острова Сахалин: жизнь в текучей воде. Южно-Сахалинск: Изд-во Сахалин. обл. краевед. музея, 236 с.
- Лакин Г.Ф.* 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 293 с.
- Лапшина А.Е., Игнатъев Ю.И., Кузнецова Л.Д., Латушкина Е.В.* 2012. Опыт искусственного воспроизводства летней кеты в Сахалинской области и Хабаровском крае // Науч. тр. Дальрыбвтуза. № 27. С. 32–44.
- Леванидов В.Я.* 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 65–74.
- Линдберг Г.У.* 1953. Закономерности распределения рыб и геологическая история дальневосточных морей // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 47–57.
- Макеев С.С.* 2010. Регулирование заполнения нерестовых рек производителями лососей. Южно-Сахалинск: Сахалинрыбвод, 52 с. (<http://smak02.ru/images/files/nauka>)
- Методические рекомендации по учету численности тихоокеанских лососей в реках Сахалинской области. 2013. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 31 с.
- Никифоров С.Н.* 2001. Ихтиофауна пресных вод Сахалина и ее формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: СахГУ, 25 с.
- Никифоров С.Н., Гришин А.Ф.* 1989. Распределение рыб в пресноводных водоемах Сахалина и возможный генезис ихтиофауны в северо-западной части острова // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 5. С. 746–753.
- Никифоров С.Н., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепах Г.Н.* 1997. Состав ихтиофауны и распределение рыб в бассейнах рек Поронай и Тымь (Сахалин) // Там же. Т. 37. № 3. С. 329–337.
- Плохинский Н.А.* 1961. Биометрия. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 362 с.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 370 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеоздат, 264 с.
- Риккер В.Е.* 1971. Сопоставление двух кривых воспроизводства // Рыб. хоз-во. № 3. С. 16–21.
- Рухлов Ф.Н.* 1968. Речной период жизни сахалинской горбуши // Там же. № 12. С. 15–17.
- Рухлов Ф.Н.* 1982. Жизнь тихоокеанских лососей. Южно-Сахалинск: Дальневост. книж. изд-во, 110 с.
- Рухлов Ф.Н.* 2007. Хроники сахалинского рыболовства. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 144 с.
- Сафронов С.Н.* 2000. Экологические группы и пространственное распределение рыб малых рек острова Сахалин // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского. Вып. 3. С. 59–63.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н.* 1995. Видовой состав и распространение ихтиофауны пресных и солоноватых вод Сахалина и Курилы. Л.: СахГУ, 100 с.

- тых вод Сахалина // Матер. XXX науч.-метод. конф. преподавателей ЮСГПИ. Южно-Сахалинск: Изд-во ЮСГПИ. С. 112–124.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. № 1. С. 42–53.
- Сафронов С.Н., Литенко Н.Л., Пешеходько В.М. и др. 2000. Эколого-биоценотическая характеристика и качество вод внутренних водоемов острова Сахалин // *Чтения памяти профессора В.В. Станчинского*. Вып. 3. С. 321–329.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д., Заварзина Н.К. и др. 2008. Видовая структура, численность и промысел рыб озера Невское (о. Сахалин) // *Тр. СахНИРО*. Т. 10. С. 208–235.
- Семко Р.С. 1939. Камчатская горбуша // *Изв. ТИНРО*. Т. 16. 111 с.
- Таранец А.Я. 1937а. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Там же. Т. 11. С. 1–200.
- Таранец А.Я. 1937б. Материалы к познанию ихтиофауны советского Сахалина // Там же. Т. 12. С. 5–44.
- Таранец А.Я. 1939. Исследования нерестилищ кеты и горбуши в р. Иски // *Рыб. хоз-во*. № 12. С. 1–4.
- Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Артюхина Н.Б. 2016. Оценка ориентиров пропуска производителей тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* в бассейнах рек восточной и юго-восточной Камчатки // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. Вып. 41. С. 51–80.
- Шмидт П.Ю. 1905. Рыбные промыслы Дальнего Востока. Морские промыслы острова Сахалин. СПб.: Тип. Г.П. Пожарова, 458 с.
- Шунтов В.П. 2010. О программах комплексных исследований тихоокеанских лососей на период 2010–2014 гг. // *Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”*. С. 183–199.
- Шунтов В.П. 2016. Концептуальные заметки об управлении биологическими ресурсами, рациональном и устойчивом рыболовстве // *Вопр. рыболовства*. Т. 17. № 1. С. 5–19.
- Wickett W.P. 1958. Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 15. № 5. P. 1103–1126.

УДК 597.213.591.53

## ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПЕСКОРОЕК РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS* ИЗ РЕКИ ЧЁРНАЯ (БАССЕЙН БАЛТИЙСКОГО МОРЯ)

© 2019 г. Н. В. Полякова<sup>1</sup>, А. В. Кучерявый<sup>1, \*</sup>, Д. С. Павлов<sup>1</sup>, И. А. Цимбалов<sup>1</sup>

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

\*E-mail: kucheryavyu@sevin.ru

Поступила в редакцию 16.05.2018 г.

После доработки 16.05.2018 г.

Принята в печать 22.05.2018 г.

Приведены результаты анализа пищевого комка личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*, пойманных в мае в р. Чёрная. Проведён количественный анализ основных пищевых компонентов, установлен таксономический состав водорослей и беспозвоночных. Содержимое пищевого тракта в основном (>90% массы) состоит из песка и детрита, в его состав также входят водоросли и беспозвоночные. Впервые среди пищевых объектов в больших количествах обнаружены диатомовые, другие планктонно-перифитонные одноклеточные водоросли и ценобии, а также планктонные коловратки. Показано, что существенную роль в питании пескороек могут играть организмы из речного потока.

**Ключевые слова:** речная минога *Lampetra fluviatilis*, личинки, питание, водоросли, беспозвоночные.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020206

Исследование питания позволяет получить важную информацию об образе жизни, трофических связях и роли организмов в экосистеме. Данные по питанию личинок миног (*Petromyzontidae*) – пескороек – малочисленны и сводятся в основном к общим сведениям о качественном составе пищевого комка. Впервые содержимое кишечника пескороек описано у *Lethenteron appendix* (Creaser, Hann, 1929); авторы отметили большое количество песка и растительных остатков и показали, что объектами питания являются диатомовые (*Bacillariophyta*) и десмидиевые (*Desmidiaceae*) водоросли.

Авторы обычно указывают, что личинки миног, являясь фильтраторами, питаются детритом, включая растительные и животные остатки, донные водоросли, большей частью диатомовые (Hardisty, Potter 1971; Moore, Mallatt, 1980; Макеева и др., 2011; Лошакова, Книжин, 2015). Также отмечают, что встречаются мейобентосные животные: мелкие моллюски, личинки хирономид (*Chironomidae*), амфиподы (*Amphipoda*), нематоды (*Nematoda*), иногда донные коловратки (*Rotifera*) (Moore, Potter, 1976; Назаров, 2012). В большинстве работ не приведён таксономический список организмов, что делает невозможным сравнение состава пищи личинок одного вида в разные сезоны, из разных биотопов внутри одного водоёма или из разных рек, а также проведение межвидового анализа.

Кроме того, при отсутствии таксономических списков невозможно понять принадлежность пищевых объектов к донным или планктонным формам. Отсутствие количественных данных также затрудняет сравнение и не позволяет оценить участие отдельных компонентов в питании личинок.

В ряде работ оценена роль органической составляющей детрита в рационе (Sutton, Bowen, 1994; Bowen et al., 1998), веществ автохтонного и аллохтонного происхождения (Hollet, 1995; Evans, Bauer, 2016). В экспериментальных исследованиях питания пескороек установлена способность личинок потреблять различную пищу, а также определена усвояемость отдельных её компонентов (Moore, Potter, 1976; Mallatt, 1983; Bowen et al., 1998; Jolley et al., 2012).

Цель работы – провести качественный и количественный состав пищевого комка личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* и установить экологическую принадлежность организмов – компонентов пищевого комка.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в середине мая 2016 г. в 5.9 км от устья р. Чёрная, впадающей в Финский залив Балтийского моря (60°13'15.74" с.ш. 29°30'56.26" в.д.). Температура воды составляла 16–17°C. Личинок ловили сетью Киналёва в полдень в типичном ме-



стообитании – илистом грунте, покрытом слоем детрита у отвесного берега. Всего поймано 39 личинок, питание проанализировано у 30 особей общей длиной тела ( $TL$ ) 16–109 мм. Параллельно для оценки состава пищевых объектов отобраны пробы грунта, воды непосредственно над грунтом, а также отфильтровано 100 л воды из основного потока через сеть Апштейна (газ № 70). Весь материал зафиксирован 4%-ным раствором формальдегида.

Анализ питания проводили по общепринятым методикам (Инструкция ..., 1971; Методические рекомендации ..., 1984). После определения длины и массы тела личинок вскрывали, извлекали и взвешивали кишечник. Степень наполнения пищеварительного канала оценивали визуально в баллах по 6-балльной шкале Лебедева (1936). Пищевая трубка у пескороек практически не дифференцирована на отделы, поэтому её визуально делили на три части – переднюю с пищеводом, среднюю и заднюю. Каждую часть изучали отдельно. Содержимое вымывали, фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Массу пищевого комка определяли как разность массы заполненной и пустой пищеварительной трубки. Все взвешивания проводили на аналитических весах OHAUS Discovery с точностью до 0.1 мг.

Сортировку компонентов пищевого комка проводили под биноклем МБС 9 при увеличении  $4 \times 8$ , отмечая наличие крупных включений, таких как различные растительные остатки и части крупных животных организмов. Под микроскопом при увеличении  $10 \times 10$  обнаруживали и подсчитывали единично встречающиеся в кишечниках организмы. Число клеток и массу водорослей, содержащихся в пищевом комке, рассчитывали по стандартной методике (Методические рекомендации ..., 1984; Радченко и др., 2010). Разбавленный водой пищевой комок встряхивали и в зависимости от количества водорослей отбирали от 1/4 до 1/20 его части для дальнейшего анализа (Спетницкая и др., 2008). Подсчёт отдельных клеток проводили под микроскопами Микромед 1 или Leica DM 1000 при увеличении  $10 \times 40$ . Из каждой пробы брали три повторности. Организмы идентифицировали до рода или вида. Количественную оценку сине-зелёных (Cyanobacteria) и шаровидных протококковых водорослей (Protozoosporusae) не проводили ввиду сложности определения, разделения отдельных форм и их подсчёта. В программе Leica LAS EZ оценивали размер клеток для расчёта объёма и перевода в массу (Радченко и др., 2010). Массу нематод оценивали по формуле  $W = 1.024L^{2.21}$  (Цалолихин, 1981), коловраток и ракообразных –  $W = qL^b$ , где значения коэффициента  $q$  для каждого вида брали из литературных источников (Алимов, 1989). Для оценки сходства состава пищевого комка у разных личинок

проводили кластерный анализ, мерой сходства/различия служило Евклидово расстояние. Полученные вторичные матрицы анализировали методом Уорда. Результаты кластеризации представлены в виде дендрограмм.

Статистическую обработку материала проводили с помощью стандартных пакетов статистики Microsoft Office Excel 2010, PAST и Statistica 10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Характеристика личинок.* По данным наших исследований миноги р. Чёрная (Павлов и др., 2014, 2017), для пескороек характерно расселение в ночное время, с утренними сумерками личинки уходят в грунт. В настоящей работе рассматриваются личинки, извлечённые из грунта. Сбор материала проводили во время нереста миноги, сеголетки ещё отсутствовали, поэтому выборка (39 экз.) представлена особями в возрасте один год и старше. Доля пескороек I размерного класса ( $TL$  16–29 мм) составила 33% общего числа пойманных личинок, II (30–49 мм) – 18%, III (50–69 мм) – 26%, IV (70–89 мм) – 18%, V (90–109 мм) – 5%. Таким образом, в биотопе находились все размерные классы личинок, представленные в реке в это время года.

*Структура микробиотопа.* Пескороек вылавливали в типичном для них местообитании, в так называемом личиночном ложе. Облавливаемый микробиотоп представлял собой участок реки у отвесного берега. Высота толщ воды над участком составляла 15–70 см, толщина мусорных наносов из относительно крупных остатков растительного происхождения – 10–20 см; мощность слоя иловых наносов – 12–30 см, их нижний слой имел чёрный цвет и запах сероводорода. Кроме личинок миноги были пойманы макробентосные организмы: мелкие двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae, личинки стрекоз (Odonata) и подёнок (Ephemeroptera). Главным компонентом этого микробиотопа являлся песок, смешанный с илом и растительными остатками.

В ходе анализа альгофлоры микробиотопа установлено, что таксоны, которые могут служить кормовыми объектами для личинок речной миноги, по своему соотношению в грунте и воде отличаются (табл. 1). В пробе грунта преобладали донные формы – виды родов *Navicula* и *Nitzschia*, а также *Aulacoseira* (67%), в слое воды над грунтом (0–1 см над поверхностью) *Aulacoseira*, *Tabellaria* и *Ulnaria* (84%), в основном потоке – *Aulacoseira* (85%), а *Navicula* и *Nitzschia* отсутствовали.

*Наполнение пищеварительного тракта.* У большинства исследованных личинок наблюдалась высокая степень наполненности кишечника – 2–4 балла (табл. 1). Наполненность отдельных участков была не всегда одинаковой. Пищевод был заполнен целиком только у одной личинки, у

**Таблица 1.** Соотношение численности кормовых объектов личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* в р. Чёрная

Таксон (род)	Доля, % общей численности		
	в грунте	в воде над грунтом	в потоке
<i>Aulacoseira</i>	17	54	85
<i>Ulnaria</i>	1	14	4
<i>Tabellaria</i>	3	20	3
<i>Navicula</i>	22	3	0
<i>Nitzschia</i>	28	5	0
Прочие*	29	4	8

Примечание. \* *Pinnularia*, *Cymbella*, *Cyclotella*, *Fragilaria*, *Meridion*, *Monoraphidium*, *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Closterium*, *Cocconeis*, *Surirella*.

шесть особей отмечены остатки пищи, у остальных пищевод был пуст. Передний отдел у 14 экз. содержал небольшое количество пищи (1–2 балла), у остальных его наполненность была выше (3–4 балла). Средний и задний отделы кишечника были заполнены обычно плотно и равномерно. Соотношение заполнения переднего, среднего и заднего отделов можно оценить как 1 : 2 : 2.

*Содержимое пищеварительного тракта.* Основную массу содержимого всех кишечника составляли песок или другие частички неорганического происхождения (обычно > 90%). Кроме не-

органических частиц обнаружены тонкий детрит (главным образом растительного происхождения), пыльца высших растений (большой частью голоосеменных), водоросли, колоставки, мелкие нематоды, ракообразные и их фрагменты.

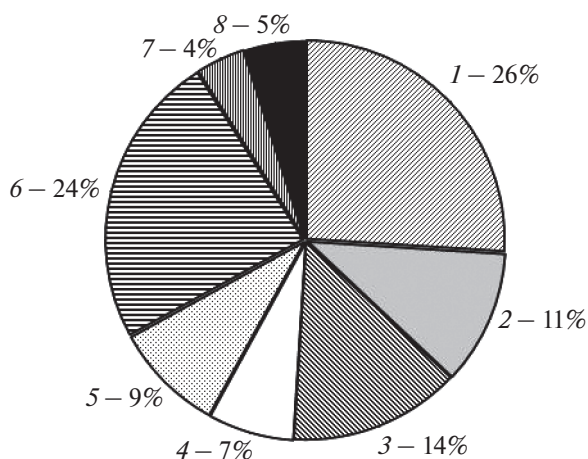
Водоросли представлены в основном диатомовыми (*Vacillariophyta*), кроме них постоянно присутствуют сине-зелёные (*Cyanobacteria*), харовые (*Charophyta*, порядок десмидиевые, *Desmidiaceae*) и зелёные (*Chlorophyta*), в частности, представители классов протококковые (*Protococcosphyceae*) и хлорококковые (*Chlorococcales*). Доля водорослей в общей массе пищевого комка невелика – в пределах 0.03–1.50 (в среднем  $0.25 \pm 0.07\%$ ) (табл. 2). Основу составляют диатомовые водоросли, в частности, виды родов *Aulacoseira*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Tabellaria*, *Pinnularia*, *Ulnaria*, встречающиеся в 90–100% кишечника и составляющие >80% общей массы водорослей (рис. 1).

Соотношение числа клеток массовых таксонов водорослей в пищевом комке исследованных личинок различалось несущественно (рис. 2а). Доля *Aulacoseira* sp. составляла 34–93 (64)% общего числа клеток, причём у большинства особей была выше 80%. Виды рода *Navicula* составляли 1–38 (17)%, только у восьми личинок превышая 20%; *Nitzschia* – 1–28 (8)%, обычно не превышая 10%. Массовая доля клеток этих таксонов несколько отличается (рис. 2б): *Aulacoseira* – 0.1–59 (26)%, *Navicula* – 0.3–22 (11)%, *Nitzschia* – 0.1–34 (7)%. Единичные клетки крупных водорослей могли со-

**Таблица 2.** Основные показатели исследованных личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* и характеристика их пищевого рациона

Показатель	Размерные классы (число личинок, экз.)				
	I (4)	II (7)	III (10)	IV (7)	V (2)
Длина ( <i>TL</i> ), мм	16–24 $20.2 \pm 1.8$	31–49 $40.0 \pm 2.4$	50–66 $58.4 \pm 2.1$	70–81 $78.3 \pm 1.4$	90–105 $97.5 \pm 7.5$
Масса, г	0.01–0.03 $0.02 \pm 0.004$	0.06–0.24 $0.12 \pm 0.025$	0.20–0.54 $0.34 \pm 0.040$	0.36–0.94 $0.69 \pm 0.070$	1.08–1.19 $1.14 \pm 0.060$
Степень наполнения, баллы	3–4	2–4	2–4	2–4	3–4
Индекс наполнения, ‰	$52.9 \pm 7.01$	$29.3 \pm 26.31$	$21.0 \pm 9.12$	$19.1 \pm 8.93$	–
Доля организмов, ‰ массы комка:					
– Algae	7–37 $20 \pm 9$	10–147 $51 \pm 32$	2–60 $28 \pm 8$	3–25 $10 \pm 3$	9 $9 \pm 0$
– Rotifera	0–20 $5 \pm 5$	0–47 $17 \pm 9$	0–85 $18 \pm 10$	0–9 $6 \pm 1$	2–7 $4 \pm 3$
– Crustacea	0–67 $24 \pm 16$	0–22 $19 \pm 13$	0–1 $1 \pm 1$	0–8 $3 \pm 3$	0
– Nematoda	0	0–1790 $68 \pm 33$	0–490 $160 \pm 60$	0–1390 $330 \pm 220$	0–38 $20 \pm 20$

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и стандартная ошибка.

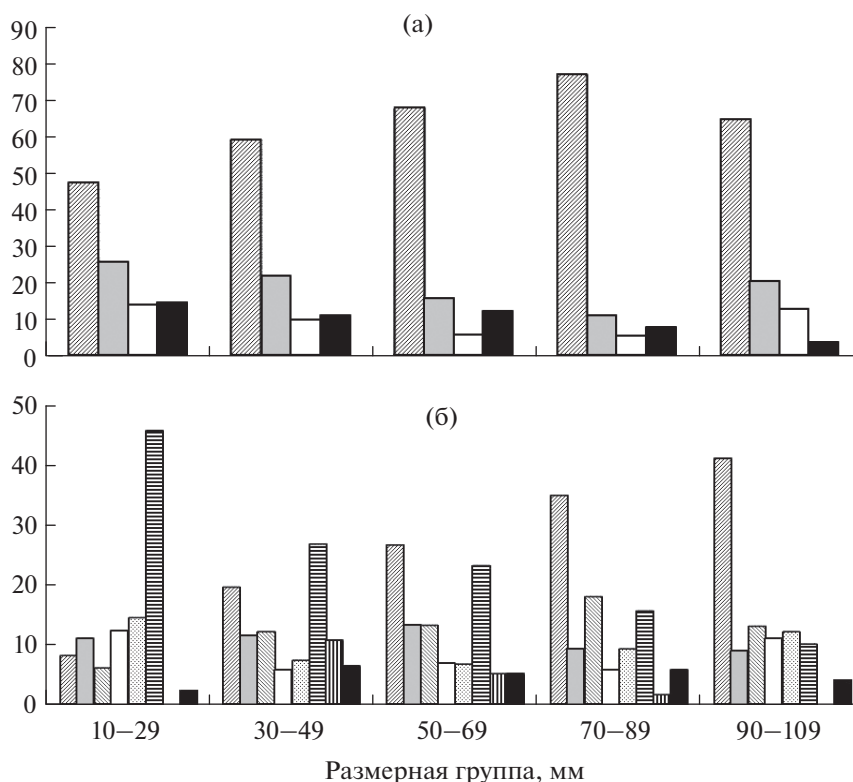


**Рис. 1.** Вклад отдельных родов водорослей в общую массу водорослей в пищевом комке личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* из р. Чёрная: 1 – *Aulacoseira*, 2 – *Navicula*, 3 – *Synedra*, 4 – *Nitzschia*, 5 – *Tabellaria*, 6 – *Pinnularia*, 7 – *Closterium*, 8 – прочие.

ставлять существенную долю в общей массе: *Pinnularia* sp. – 0–99 (24)%, *Closterium* sp. – 0–26 (4)%. В кишечнике также постоянно встречались виды других родов диатомовых водорослей – *Cymbella*,

*Cyclotella*, *Fragilaria*, *Meridion* и ещё несколько единично отмеченных таксонов. Их общий вклад обычно не превышал 1–2%, изредка достигая 5% общей массы. Зелёные водоросли представлены очень мелкими проттококковыми, иногда массово присутствующими в составе пищевого комка, из которых идентифицирован и количественно учтён только *Monoraphidium* sp., отмеченный в 100% кишечника личинок, но не играющий существенного значения в общем числе и массе водорослей. Часто (25–40%) встречались хлорококковые *Scenedesmus* sp. и *Pediastrum* sp. (Chlorophyta) и виды рода *Closterium* (Charophyta). Масса представителей последнего из-за крупных размеров в отдельных случаях достигала 20% общей массы водорослей, несмотря на малое число (обычно не больше трёх клеток на кишечник).

По результатам кластерного анализа доли в общей массе отдельных таксонов водорослей в кишечниках выделены две группы личинок (рис. 3). В первую группу вошли личинки, у которых в составе пищевого комка преобладает *Aulacoseira* sp. (её доля в общей численности составила >70%, в массе – ~50%); во вторую – личинки с преобладанием в рационе донных водорослей, в основном *Navicula* sp. и *Nitzschia* sp. Во второй группе *Aulacoseira* sp. составила ~50% численности и 8% массы.



**Рис. 2.** Соотношение массовых таксонов водорослей в пищевых комках личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* разной длины (TL): а – доля числа клеток, %; б – доля массы, %; (▨) – *Aulacoseira*, (■) – *Navicula*, (▩) – *Synedra*, (□) – *Nitzschia*, (▤) – *Tabellaria*, (▧) – *Pinnularia*, (▨) – *Closterium*, (■) – прочие.

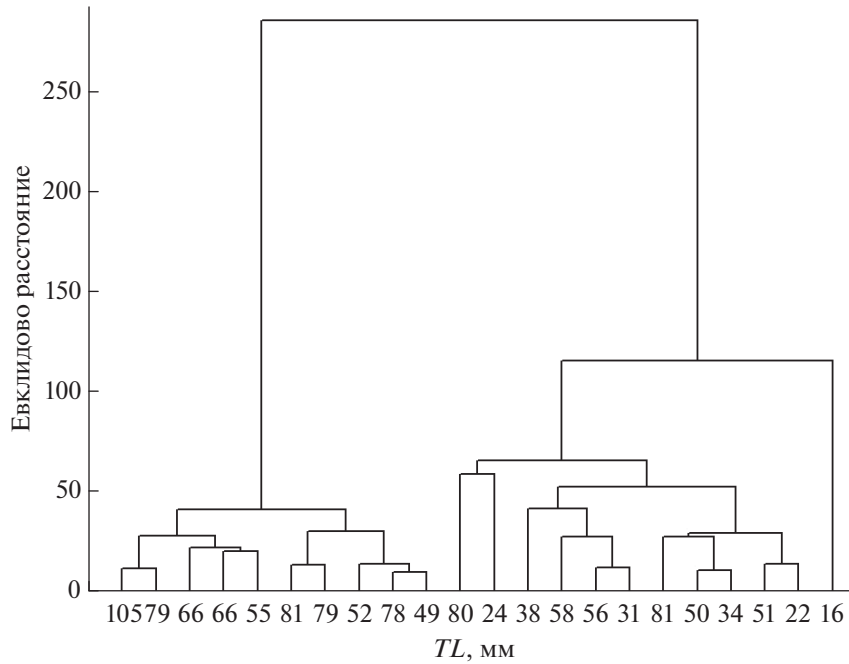


Рис. 3. Дендрограмма сходства личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* по доле водорослей (% общей массы водорослей).

Средние размеры личинок в этих группах ( $71 \pm 5.4$  и  $45 \pm 6.0$  мм) достоверно различаются по критерию Манна–Уитни ( $p = 0.02$ ).

Кроме водорослей в кишечниках личинок присутствовали мелкие беспозвоночные. Основную роль среди них играли коловратки, встреченные в 74% кишечников, в первую очередь *Keratella cochlearis*, число особей которой в отдельных кишечниках варьировало от единиц до 103 экз. Кроме того, у большей части личинок присутствовали *Kellicotia longispina* (43%) и *Colurella colurus* (47%). Единично встречались *Keratella quadrata*, *Brachionus angularis*, Bdelloidae indet. Их доля составляла 0.01–0.81 ( $0.12 \pm 0.04$ )% общей массы комка. На дендрограмме сходства личинок по числу коловраток также выделяются две группы (рис. 4).

Нематоды (обычно единичные особи) отмечены у 55% личинок. Их доля в общей массе комка составляла 0.7–17.9 ( $2.8 \pm 0.96$ )%.

Единично представлены планктонные ракообразные — ветвистоусые *Bosmina* sp. и *Chydorus* sp. и Сорерода ювенильных стадий; их доля в общей массе не превышала 0.03%. У трёх личинок присутствовали единичные экземпляры донных ракообразных семейства Harpacticoidae, составляющих до 0.7% общей массы.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованный микробиотоп является одним из типичных местообитаний личинок миног всех

возрастов. Низкая скорость течения, защищённость отвесным берегом и высшей растительностью от прямого воздействия солнечных лучей, наносы органического мусора, толстые иловые отложения, богатые органическими соединениями, создают для личинок условия, по всей видимости, близкие к оптимальным. По данным Назарова с соавторами (Nazarov et al., 2016), численность пескороек в таком типе биотопа может достигать 100 экз/м<sup>2</sup>. Физические параметры биотопа позволяют задерживаться и/или постоянно обитать в нём не только типично бентосным организмам, но и другим группам — вплоть до перифитонных и планктонных водорослей, коловраток и ракообразных, которые могут служить кормовыми объектами личинок миноги.

По типу питания личинки миноги являются фильтраторами. Неорганические частички и пища попадают в ротовую полость вместе с током воды. Здесь твёрдые частички налипают на щупальца и затем поступают в пищевод. Анализ пищевого комка пескороек из р. Чёрная показал, что его состав типичен для личинок миног и не имеет выраженных отличий от данных из других регионов (Schroll, 1959; Manion, 1967; Hardisty, Potter, 1971; Moore, Potter, 1976; Sutton, Bowen, 1994; Макеева и др., 2011; Назаров, 2012; Лошакова, Книжин, 2015). Основу содержимого пищеварительного тракта составляют песок, тонкий детрит с растительными остатками, водоросли и мелкие беспозвоночные.

Эксперименты (Moore, Potter, 1976) показали, что, несмотря на высокое содержание детрита и,

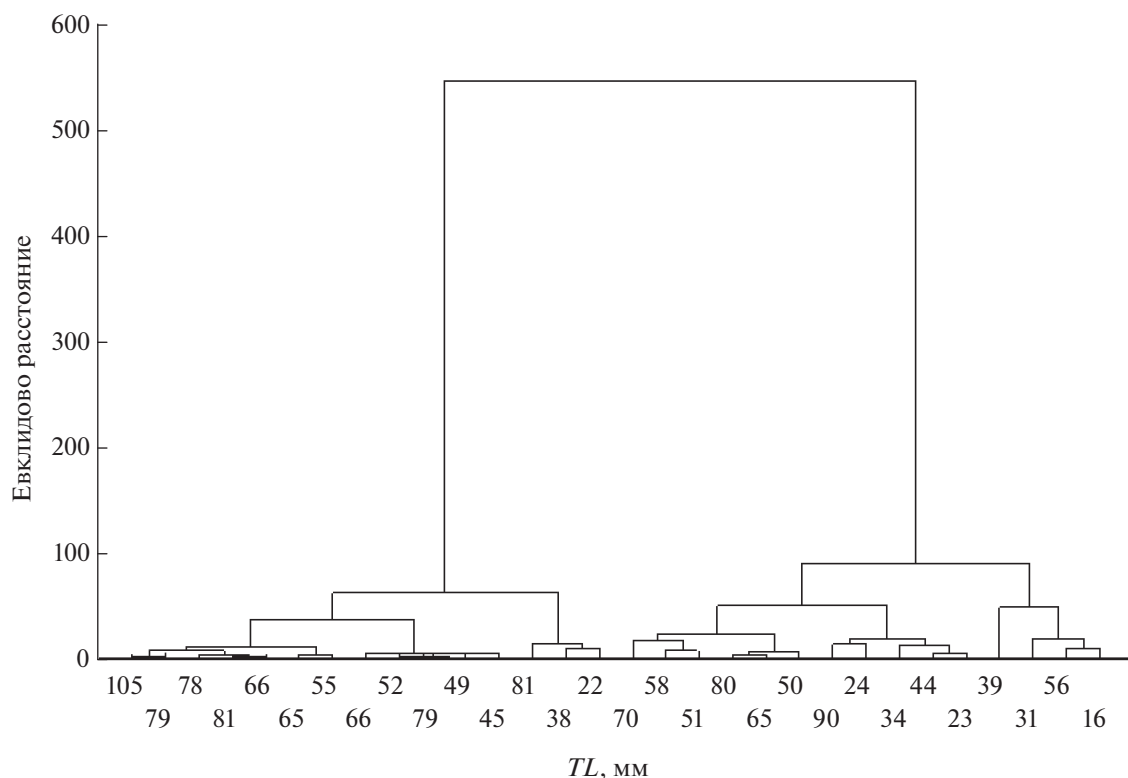


Рис. 4. Дендрограмма сходства личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* по доле коловраток (% числа коловраток).

соответственно, бактерий, большую ценность как пищевой компонент имеют водоросли. Личинки, которые питались только детритом или культурами бактерий, росли медленнее, чем личинки, питающиеся водорослями. Авторы считают, что необходимого для нормального роста и развития пескороек количества бактерий в естественной среде нет, соответственно, участие их в питании незначительно.

Многие авторы указывают на питание именно донными водорослями — представителями родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Ulnaria* (старое название *Synedra*), *Gomphonema*, *Cymbella*, *Fragilaria*, *Pinnularia*, *Closterium*. Эти таксоны отмечены и в кишечниках изученных пескороек.

Некоторые авторы (Creaser, Hann, 1929; Wigley, 1959) предполагали, что, несмотря на образ жизни личинок (обитание в илисто-песчаном грунте водотока), организмы из потока играют важную роль в их питании, так как в кишечнике объектов из толщи воды было больше, чем из грунта. По мнению других (Hardisty, Potter, 1971), пескоройки собирают с поверхности грунта упавшие из потока, чаще всего уже умершие организмы. С помощью анализа аминокислот и органической компоненты в ходе экспериментов с личинками *Ichthyomyzon fossor* было показано преобладание пищевых ресурсов sestона над детритом (Yar, Bowen, 2003).

Ранее никто не указывал виды рода *Aulacoseira* (старое название *Melosira*) в качестве пищевого объекта пескороек. По нашим данным, эти водоросли играют ведущую роль в их питании ( $64 \pm 4.4\%$  общего числа и  $26 \pm 4.4\%$  общей массы). Род *Aulacoseira* является широко распространённой формой фитопланктона (Round et al., 1990), в частности, в р. Нева и других водоёмах северо-запада России (Никулина, 2008; Белова и др., 2011). При описании сообществ донных водорослей её указывают как немассовый вид (Губелит, 2008). В пробах грунта концентрация *Aulacoseira* примерно в пять раз ниже, чем в толще воды (табл. 1). Более низкая доля *Aulacoseira* в общей массе, по сравнению с численностью, связана с небольшими размерами её клеток. Более крупные донные водоросли при меньшем числе дали более высокие значения массы. Масса нескольких клеток крупной *Pinnularia* sp. в некоторых случаях составляла больше 50% общей массы водорослей (в среднем  $24 \pm 4.7\%$ ). Несмотря на то что *Ulnaria* sp. является формой перифитона, в придонном слое воды она характеризуется гораздо более высокими концентрациями.

Из зелёных водорослей в пищевом комке в литературе обычно указываются только десмидиевые, в частности *Closterium* sp. Нами отмечено не менее двух видов этого рода. Несмотря на то что обычно число клеток водорослей этого рода в кишечнике не превышает единиц, их доля по массе

вследствие больших размеров может быть существенной, особенно у мелких личинок (I–II размерных классов). Низкая численность *Closterium* sp. в составе пищевого комка, вероятно, связана с тем, что в середине мая развитие водорослей этой группы либо не достигло своего пика, либо для данного биотопа эти водоросли не характерны. Это предположение подтверждается данными о существенных сезонных изменениях вклада водорослей в питание пескороек (Schroll, 1957, 1959; Moore, Potter, 1976; Назаров, 2012). Кроме *Closterium* sp. в кишечниках пескороек регулярно встречались ценобии *Scenedesmus* sp. и *Pediastrum* sp., что также не известно из литературных источников. В отличие от типично донной формы *Closterium* sp. они являются планктонно-перифитонными микроорганизмами (Анисимова, Гололобова, 2006; Барнинова и др., 2006). В целом таксономический состав водорослей, входящих в состав пищевого комка пескороек, типичен для водоёмов Карелии и других районов северо-запада России (Комулайнен, 2003; Комулайнен и др., 2006; Губелит, 2008; Балашова и др., 2016).

Доля водорослей в общей массе пищевого комка исследованных личинок варьировала в пределах 0.03–1.47 (0.05)%, что ниже указанной в литературе – в среднем 0.14–1.5%, иногда до 5% (Moore, Mallatt, 1980). Это можно объяснить разным составом пищи. Так, в публикации Мура и Малата (Moore, Mallatt, 1980) говорится о существенном преобладании крупных водорослей рода *Navicula*, а в нашем случае размеры клеток массовых форм часто были намного меньше.

Мы не обнаружили какой-либо связи между долей водорослей в пищевом комке и размером личинок. Это не подтверждает идею о связанной с размерами личинок избирательности пищевых объектов. С одной стороны, подобная связь может быть следствием разной миграционной активности личинок: после окончания расселения с утренними сумерками личинки оседают на грунт и уходят в его толщу не так глубоко, как личинки, которые в предыдущую ночь (или в этот сезон) не расселились. С другой – разобщённостью мест обитания личинок и водорослей в грунте: водоросли никогда не проникают глубоко в грунт. Эти предположения требуют дальнейшего исследования. Достоверная зависимость численного состава доминирующих таксонов водорослей в пищевом комке от длины тела личинки также не выявлена. Наибольшая доля водорослей отмечена в кишечниках личинок II размерного класса (табл. 2).

О роли водной фауны в питании пескороек известно лишь в самом общем виде. Среди объектов питания обычно отмечают нематод и изредка некоторых других донных беспозвоночных (Sterba, 1953; Mihail, 1962; Alvarez del Villar, 1966; Назаров, 2012). Коловратки упоминаются в некоторых ра-

ботах (Sterba, 1953; Alvarez del Villar, 1966), но без указания их таксономического состава, количественных показателей и экологической принадлежности. В нашей выборке у большинства личинок присутствовали *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* и *Colurella colurus*. Первые два вида являются типичными представителями зоопланктона большинства водоёмов, они входят в комплекс массовых видов зоопланктона водоёмов Карелии (Герд, 1946; Григорьев, 1965; Андроникова, 1996). В пробах воды над грунтом и в потоке отмечено большое количество этих организмов. *Colurella colurus* распределяется в придонном слое и зарослях растительности; её обычно отмечают в небольших заросших водоёмах (Кутикова, 1970; Koste, 1978). В наших пробах из потока её нет, но в придонном слое воды она присутствует. В пробе грунта коловратки не обнаружены. Поскольку общее число коловраток в пищевом комке достигало иногда нескольких десятков, нельзя считать их попадание в кишечник случайным. Коловратки присутствовали у личинок всех размеров во всех отделах кишечника (табл. 2). Их доля в составе пищевого комка наиболее значительна у личинок II–III размерных классов; особенно в группе личинок, у которых в пищевом комке доминировала *Aulacoseira* sp. –  $0.24 \pm 0.07$  (3–119) против  $0.015 \pm 0.007$  (0–4) коловраток/особь в навикулонитцеевой группе. Это ещё раз подтверждает наличие различий в питании личинок.

Таким образом, значительную роль в питании пескороек играют не только детрит и донные микроорганизмы. Постоянное присутствие в их кишечниках типично планктонных коловраток и водорослей рода *Aulacoseira* позволяет говорить о потреблении организмов из толщи воды и придонного слоя, что подтверждает высказанные ранее предположения (Creaser, Hann, 1929; Wigley, 1959; Yap, Bowen, 2003). Мы не можем считать присутствие планктонных организмов случайным, в первую очередь, из-за наличия их во всех отделах кишечника в большом количестве у половины исследованных личинок. Предположение, что это мёртвые, упавшие на дно организмы, сомнительно, поскольку у водорослей видны зелёные хлоропласты, а у коловраток – хорошо сохранившиеся внутренности. Присутствие в кишечниках как донных, так и планктонных форм водорослей и беспозвоночных, возможно, связано с особенностями поведения личинок: часть времени они питаются, зарывшись в грунт, но периодически высовывают голову из грунта, в результате чего в кишечник попадает вода с планктонными организмами.

Мы не выявили достоверной закономерности изменения состава пищи от размера личинок. Наши данные позволяют с некоторой долей вероятности утверждать, что с увеличением длины изменяется соотношение таксонов водорослей в пищевом комке: доля *Aulacoseira* sp. увеличивает-

ся, а *Navicula* sp., наоборот, снижается. Это может быть связано как с разной миграционной активностью личинок (личинки младшего возраста расселяются более активно), так и с разной глубиной их обитания в грунте.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за общие консультации и ценные замечания А.С. Демчук (ЗИН РАН); за помощь в идентификации альгофлоры и консультации – Р.М. Гогореву (БИН РАН); А.А. Улановой (Department of Earth Sciences, Uppsala University, Uppsala, Sweden), В.Н. Михееву (ИПЭЭ РАН) и Д.Л. Лайусу (СПбГУ) – за обсуждение рукописи статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ, грант № 14-14-01171.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеоздат, 151 с.
- Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 189 с.
- Анисимова О.В., Гололобова М.А. 2006. Краткий определитель родов водорослей. М.: Изд-во МГУ, 159 с.
- Балашова Н.Б., Киселёв Г.А., Степанова В.А., Тобиас А.В. 2016. Диатомовые водоросли бентоса южного побережья Финского залива (заказник “Лебяжий”) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 16. С. 9–25.
- Баранова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Pilies Studio Publ. House, 498 с.
- Белова М.А., Большакова В.А., Зайцева И.И., Нефедова Е.Д. 2011. Многолетний мониторинг фитопланктона реки Невы (1955–2010) как элемент биоиндикации качества воды источника водоснабжения г. Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Сб. матер. II Междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем”. Санкт-Петербург. С. 79–84.
- Герд С.В. 1946. Планктонный комплекс больших озёр Карелии и летние миграции ряпушки // Уч. зап. Карел. ун-та. Т. 1. С. 305–344.
- Григорьев С.В. 1965. Озёра и реки Карелии и их особенности // Фауна озёр Карелии. М.; Л.: Наука. С. 21–41.
- Губелин Ю.И. 2008. Фитоперифитон эстуария реки Невы // Экосистема эстуария р. Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы / Под ред. Алимова А.Ф., Голубкова С.М. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 96–105.
- Инструкция по сбору и обработке материала для исследования питания рыб в естественных условиях. Ч. 1. 1971. М.: Изд-во ВНИРО, 68 с.
- Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 43 с.
- Комулайнен С.Ф., Чекрыжева Т.А., Вислянская А.Г. 2006. Альгофлора озёр и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 81 с.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 744 с.
- Лебедев Н.В. 1936. Опыты над отношением хамсы к течению и их значение для объяснения миграций // Рыб. хоз-во. № 9. С. 27–32.
- Лошакова Ю.В., Книжин И.Б. 2015. Морфологическая характеристика и особенности экологии непаразитической резидентной формы миноги рода *Lethenteron* (Petryomyzontidae) бассейна реки Ангара // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 146–155. doi 10.7868/S0042875215010117
- Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А. 2011. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 383 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Задачи и методы изучения использования кормовой базы рыбой. 1984. Л.: Изд-во ГосНИОРХ; ЗИН АН СССР, 19 с.
- Назаров А.В. 2012. Морфобиологическая характеристика миноги сибирской среднего течения р. Енисей // Сб. матер. VIII Всерос. науч.-технич. конф. “Молодёжь и наука”. Красноярск: СФУ, 4 с. (<http://conf.sfu-kras.ru/sites/mn2012/section31.html>)
- Никулина В.Н. 2008. Фитопланктон эстуария реки Невы // Экосистема эстуария р. Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы / Под ред. Алимова А.Ф., Голубкова С.М. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 77–96.
- Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В. 2014. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // ДАН. Т. 459. № 2. С. 248–251.
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. и др. 2017. Временная характеристика покатной миграции смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реке Чёрной // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 276–282.
- Радченко И.Г., Капков В.И., Фёдоров В.Д. 2010. Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона. М.: Мордвинцев, 59 с.
- Снетницкая Н.А., Гогорев Р.М., Иванов М.В. 2008. Особенности питания беломорских культивируемых мидий (*Mytilus edulis* L.) фитопланктоном // Вестн. СПбГУ. Вып. 4. С. 39–46.
- Цалолихин С.Я. 1981. Определение веса пресноводных нематод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод / Под ред. Платоновой Т.А., Цалолихина С.Я. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 80–85.
- Alvarez del Villar J. 1966. Ictiologia michoacana, IV. Contribucion al conocimiento Biologico y systematico de las Lampreas de Jacona, Mich. Mexico // An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex. V. 13. P. 107–144.
- Bowen S.H., Sutton T.M., Yap M.R. et al. 1998. Feeding ecology and habitat use by lampreys in Great Lakes tributaries // Final Rept. Michigan Tech. Univ. Task Area Team. Houghton, 44 p.
- Creaser C.W., Hann C.S. 1929. The food of larval lampreys // Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett. 10. P. 433–437.

- Evans T.M., Bauer J.E.* 2016. Identification of the nutritional resources of larval sea lamprey in two Great Lakes tributaries using stable isotopes // *J. Great Lakes Res.* V. 42. № 1. P. 99–107. doi 10.1016/j.jglr.2015.11.010
- Hardisty M.W., Potter I.C.* 1971. The behavior, ecology and growth of larval lampreys // *The biology of lampreys.* V. 1 / Eds. Hardisty M.W., Potter I.C. London: Acad. Press. P. 85–125.
- Hollet A.K.* 1995. A feasibility study to determine the immediate source of carbon filtered by *Petromyzon marinus* ammocoetes from the Root River, Sault Ste. Marie through the use of stable isotope analysis: A senior honours thesis. Univ. Waterloo, 44 p.
- Jolley J.C., Silver G.S., Whitesel T.A., Telles L.* 2012. Captive rearing of Pacific lamprey // *Ann. Rept. US Fish Wildlife Serv.* 15 p.
- Koste W.* 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. V. 1. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 673 p.
- Mallatt J.* 1983. Laboratory growth of larval lampreys (*Lampetra (Entosphenus) tridentata* Richardson) at different food concentrations and animal densities // *J. Fish. Biol.* V. 22. P. 293–301.
- Manion P.J.* 1967. Diatoms as food of larval lampreys in a small tributary of Northern Lake Michigan // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 96. P. 224–226.
- Mihail N.* 1962. Zur Biologie und Ökologie von *Eudontomyzon danfordi* // *Zool. Anz.* V. 168. P. 139–143.
- Moore J.W., Mallatt J.M.* 1980. Feeding of larval lamprey // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. P. 1658–1664.
- Moore J.W., Potter I.C.* 1976. A laboratory study on the feeding of larvae of the brook lamprey *Lampetra planeri* (Bloch) // *J. Anim. Ecol.* V. 45. № 1. P. 81–90.
- Nazarov D., Kucheryavyy A., Pavlov D.* 2016. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // *Jawless fishes of the World.* V. 1 / Eds. Orlov A.M., Beamish R. Cambridge: Cambridge Scholars Publ. P. 280–298.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* 1990. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 747 p.
- Schroll F.* 1957. Zur Ernährungsbiologie der Ammocoeteslarven der Cyclostomen // *Zool. Anz.* V. 159. P. 75–78.
- Schroll F.* 1959. Zur Ernährungsbiologie der steirischen Ammocoeten *Lampetra planeri* (Bloch) und *Eudontomyzon danfordi* (Regan) // *Int. Rev. Hydrobiol.* V. 44. P. 395–429. doi 10.1002/iroh.19590440121
- Sterba G.* 1953. Die Physiologie und Histogenese der Schilddrüse und des Thymus beim Bachneunauge (*Lampetra planeri* Bloch) als Grundlage phylogenetischer Studien über die Evolution der innsekretorischen Kiemendarmderivate // *Wiss. Z. Friedrich-Schiller Univ. Jena.* V. 2. P. 239–298.
- Sutton T.M., Bowen S.H.* 1994. Significance of organic detritus in the diet of larval lampreys in the Great Lakes Basin // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 51. P. 2380–2387.
- Wigley R.L.* 1959. Life history of the sea lamprey of Cayugaf Lake, New York // *Fish. Bull.* V. 59. P. 561–617.
- Yap M.R., Bowen S.H.* 2003. Feeding by Northern Brook lamprey (*Ichthyomyzon fossor*) on sestonic biofilm fragments: habitat selection results in ingestion of a higher quality diet // *J. Great Lakes Res.* V. 29. P. 15–25.



## ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АРКТИЧЕСКОЙ ПИКШИ *MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS* В УСЛОВИЯХ ПОТЕПЛЕНИЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2019 г. А. А. Филин<sup>1</sup>, \*, А. А. Русских<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства  
и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

\*E-mail: filin@pinro.ru

Поступила в редакцию 22.12.2017 г.

После доработки 27.04.2018 г.

Принята в печать 31.05.2018 г.

Рассмотрены факторы, влияющие на выживаемость северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* на разных этапах формирования численности промыслового пополнения. Показано, что закономерности формирования численности поколений пикши вследствие потепления Баренцева моря изменились. С конца 1990-х гг. отмечено усиление связи между численностью поколения на стадии 0-группы и в возрасте 3 года. Смертность донной молоди во время первых двух зимовок утратила доминирующее значение для появления высокоурожайных поколений. При этом возросла роль хищничества трески *Gadus morhua* в качестве регулятора численности донной молоди пикши. Обусловлено это тем, что повышение температуры воды в Баренцевом море создаёт благоприятные условия для роста численности не только пикши, но и её основного хищника – трески.

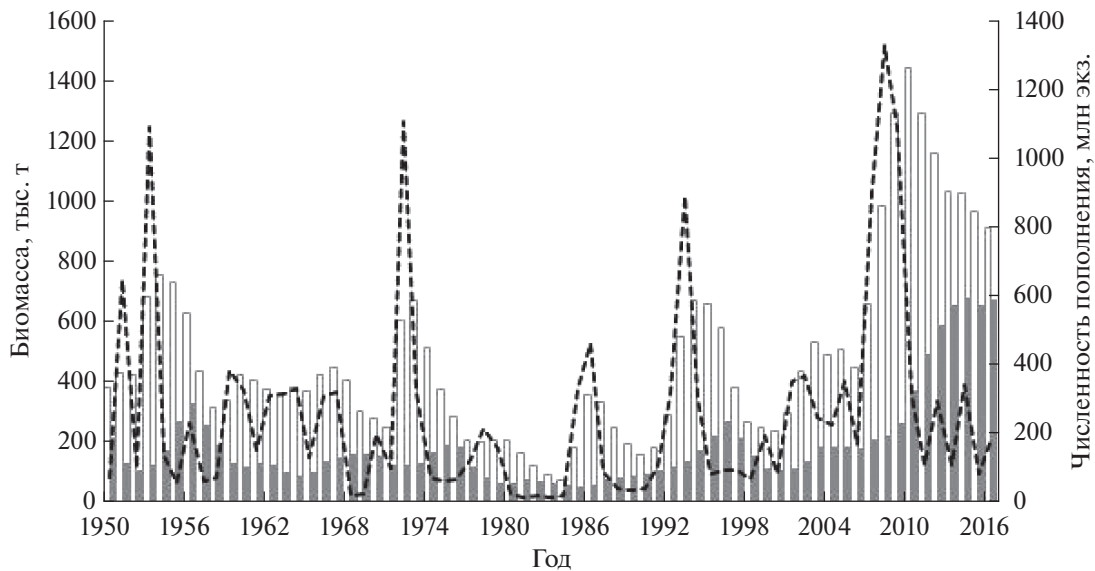
**Ключевые слова:** пикша *Melanogrammus aeglefinus*, 0-группа, численность, поколение, пополнение, смертность, нерестовый запас, температура, Баренцево море.

DOI: 10.1134/S0042875219020061

Изучение закономерностей формирования численности поколений морских промысловых рыб имеет важное теоретическое и прикладное значение. Эти знания позволяют прогнозировать пополнение промысловых запасов с учётом влияния не только промысла, но и экосистемных факторов. Пикша *Melanogrammus aeglefinus* – важный объект промысла и один из наиболее многочисленных видов донных рыб в экосистеме Баренцева моря. Ареал её северо-восточной арктической популяции охватывает Баренцево море и прилегающие акватории, включая восточную часть Норвежского моря и район архипелага Шпицберген. Относится к бореальным видам, обитает как у дна, так и в толще воды на глубинах до 600–650 м при температуре от 2 до 10°C (Сони́на, 1977; Берестовский, Мухина, 1986; Russkikh, Dingsør, 2011). Продолжительность жизни пикши может достигать 20–24 лет, однако особи старше 10 лет встречаются в незначительном количестве. Половозрелой становится в возрасте 4–7 лет, при длине 40–60 см (Сони́на, 1977; Olsen et al., 2010). Основные нерестилища расположены вдоль склона континентального шельфа в Норвежском море. Нерестится в марте–июне, при температуре 4–6°C, над глу-

бинами 300–600 м. Икра пелагическая, инкубационный период длится 1–3 недели в зависимости от температуры воды (Сони́на, 1977, 1990; Russkikh, Dingsør, 2011). При переходе к активному питанию личинки опускаются из поверхностного слоя в толщу воды, где они потребляют мелкий планктон (Берестовский, Мухина, 1986). С нерестилищ икра и личинки заносятся в южную часть Баренцева моря и в Медвежинско-Шпицбергенский район (Сони́на, 1977). Первые месяцы жизни сеголетки проводят в пелагиали (пелагическая молодь), где питаются планктоном (Kovtsova, Lepesevich, 1995). В осенне-зимний период они оседают и переходят к придонному образу жизни (Сони́на, 1977; Bogstad, et al., 2013). Регулярные сезонные миграции пикши совершает с 3-летнего возраста (Сони́на, 1977; Берестовский, Мухина, 1986; Olsen et al., 2010). До этого молодь круглогодично держится в районах оседания.

Численность и биомасса пикши подвержены значительной межгодовой динамике. Согласно аналитическим оценкам Международного совета по исследованию моря (ИКЕС) (ICES, 2017), её максимальный запас, рассчитанный для 2010 г., в 20 раз превышает минимальный уровень запаса



**Рис. 1.** Динамика биомассы промыслового (□) и нерестового (■) запасов северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* и численности её пополнения (- - -) в возрасте 3 лет в 1950–2016 гг. (ICES, 2017).

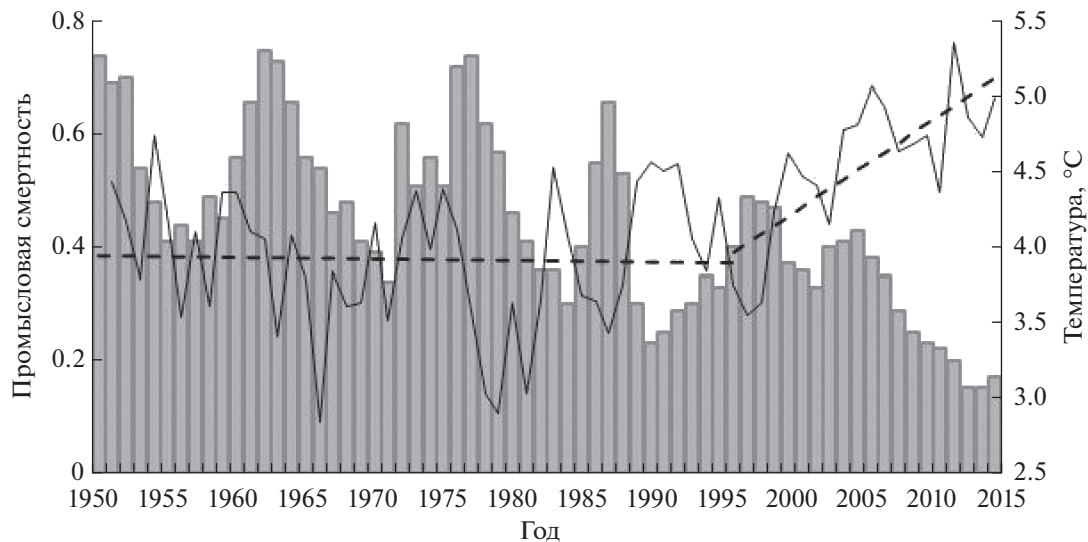
1984 г. — 1443 против 72 тыс. т (рис. 1). Величина промыслового пополнения меняется в ещё большем диапазоне: высокоурожайные поколения в возрасте 3 лет могут превышать по численности бедные поколения более чем в 100 раз.

Урожайность поколений пикши формируется в первые годы жизни и зависит от многих факторов, значение которых меняется на разных этапах развития. Максимальная смертность наблюдается в эмбриональный и личиночный периоды (Ковцова и др., 1989). Ведущими факторами, определяющими выживаемость икры и личинок пикши, являются температурные условия в районах нереста и на путях дрейфа, направление дрейфа, скорость течений и степень выедания хищниками (Ковцова и др., 1989). Бараненкова и Хохлина (1967), изучавшие численность и дрейф икринок и личинок пикши в 1959–1963 гг., пришли к выводу о том, что высокая численность икринок не всегда влечёт за собой высокую численность личинок, а впоследствии — донных сеголеток. Массовая гибель донной молоди может иметь место во время первой и второй зимовок вследствие неблагоприятных температурных условий в местах их оседания. В тёплые годы вероятность появления в Баренцевом море урожайных поколений пикши значительно возрастает в связи с повышением выживаемости молоди (Сони́на, 1969; Пономаренко, 1978; Ковцова и др., 1989). Смертность вследствие хищничества, прежде всего со стороны трески *Gadus morhua*, также служит важным фактором, ограничивающим численность донной молоди пикши (Olsen et al., 2010; Dolgov et al., 2011).

Основной причиной смертности взрослой пикши является промысел. Промысловых размеров

она достигает в возрасте 3 года. По объёму вылова и экономической значимости данный вид занимает 2-е место после трески среди объектов российского донного промысла в Северном бассейне (Борисов и др., 2016). В 1978–1988 гг. вследствие чрезмерного пресса промысла биомасса нерестового запаса находилась ниже установленного ИКЕС ориентира (80 тыс. т). В соответствии с концепцией предосторожного подхода это предполагает негативные последствия для репродуктивного потенциала популяции (Бабаян, 2000). С 1999 г. промысловая смертность северо-восточной арктической пикши не превышала предосторожного уровня ( $F_{pa} = 0.47$ ), что соответствует минимальному риску для устойчивого состояния запаса (ICES, 2017).

Рост запаса пикши в Баренцевом море в начале текущего столетия происходил на фоне снижения промысловой смертности и повышения температуры воды (рис. 2). Благодаря появлению трёх последовательных высокоурожайных поколений 2004–2006 гг. промысловый запас пикши в 2009 г., впервые с 1950 г., превысил 1 млн т (рис. 1). Однако с 2011 г. началось его снижение в связи с отсутствием богатых пополнений. Причины этого следует искать в экосистемных изменениях, поскольку пресс промысла для пикши в последнее десятилетие находился на уровне исторического минимума (рис. 2). Структурные и функциональные перестройки, наблюдаемые в экосистеме Баренцева моря с конца прошлого столетия, обусловлены климатическими изменениями (Voitsov et al., 2012; Johannesen et al., 2012). Потепление моря, начавшееся в 1990-е гг., отразилось на всех компонентах экосистемы. Однако механизм влияния



**Рис. 2.** Средний коэффициент промысловой смертности (■) пикши *Melanogrammus aeglefinus* в возрасте 4–7 лет (ICES, 2017) и среднегодовая температура воды (—) в слое 0–200 м на гидрологическом разрезе Кольский меридиан; линейный тренд (- -) температуры воды рассчитан для двух периодов – 1950–1995 и 1996–2015 гг.

во многом не ясен, что порождает неопределённости при прогнозировании динамики запасов. Согласно докладу Межправительственной группы экспертов по изменению климата (IPCC), тенденция повышения температуры на акватории Баренцева моря в XXI в. сохранится как следствие глобального потепления (IPCC, 2014).

Цель настоящей работы – выявить особенности формирования численности поколений северо-восточной арктической пикши в условиях потепления Баренцева моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для анализа послужили данные из отчёта Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству за период 1980–2016 гг. (ICES, 2017). Из этого источника использовали оценки биомассы запасов пикши, трески и мойвы *Mallotus villosus*, показатели численности пополнения пикши в возрасте 6 мес. (0-группа) и 3 года, а также оценки годового потребления пикши треской.

Индексы численности 0-группы основных промысловых рыб Баренцева моря ежегодно рассчитывают по результатам совместной российско-норвежской экосистемной съёмки, выполняемой в августе–сентябре (Eriksen, Prozorkevich, 2011). Для анализа использовали индексы численности 0-группы пикши, полученные с учётом разной уловистости трала для молоди разных видов рыб (Прозоркевич, 2010). Годовое потребление треской основных кормовых объектов рассчитывают на основе совместной российско-норвежской базы данных (ПИНРО и Института морских исследований Норвегии) по количественному анализу

питания трески (Dolgov et al., 2008). Мы использовали также данные ПИНРО по частоте встречаемости пикши в желудках трески, полученные при полевом анализе питания (Инструкции ..., 2004). Этот показатель рассчитывали, как отношение числа указаний на пикшу в желудках трески к общему числу указаний на пищевые компоненты в исследованных желудках (в %).

Пространственное распределение донной молоди пикши оценивали по результатам многовидовой тралово-акустической съёмки, которая ежегодно проводилась ПИНРО в ноябре–декабре 1982–2015 гг. и охватывала Баренцево море и район архипелага Шпицберген. Сетка галсов включала траловые станции через 20–30 морских миль. Учётные траления выполняли донным тралом, оснащённым мелкоячейной вставкой с шагом ячеи 16 мм (Shevelev et al., 1988; Методическое пособие ..., 2006). Продолжительность тралений составляла 1 ч. Возраст рыб определяли по отолитам (Инструкции ..., 2004). Аналитические оценки численности пикши в возрасте 3 года (ICES, 2017) и показатели численности в возрасте 2+, полученные в осенне-зимней съёмке предыдущего года, характеризуют рыб одного и того же поколения.

В качестве характеристики температурных условий использованы данные ПИНРО по среднегодовой температуре воды на разрезе Кольский меридиан в слое 0–200 м.

При построении карт пространственного распределения молоди пикши использовали программное обеспечение Surfer XI. Для анализа статистических зависимостей применяли стандартный пакет программ Excel 2013.

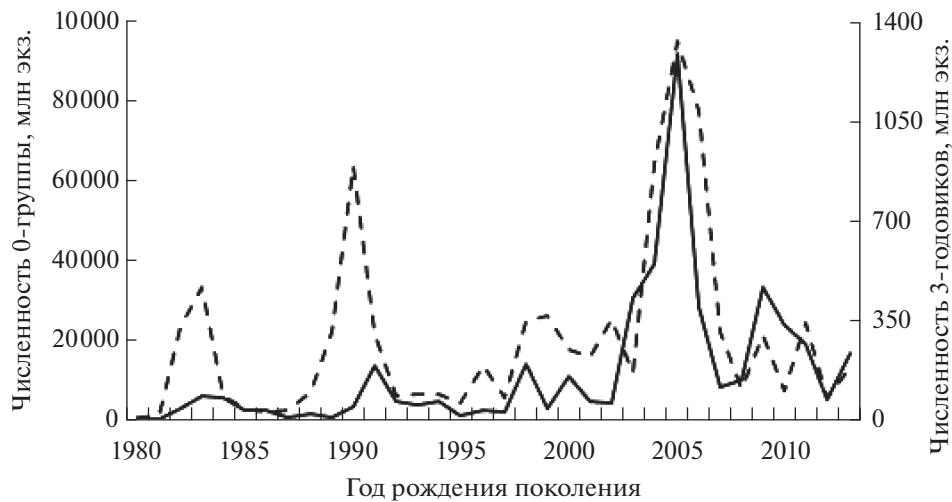


Рис. 3. Соотношение численности поколения пикши *Melanogrammus aeglefinus* на стадии 0-группы и в возрасте 3 года в 1980–2016 гг. (ICES, 2017): (—) — 0-группа, (---) — 3-годовики.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

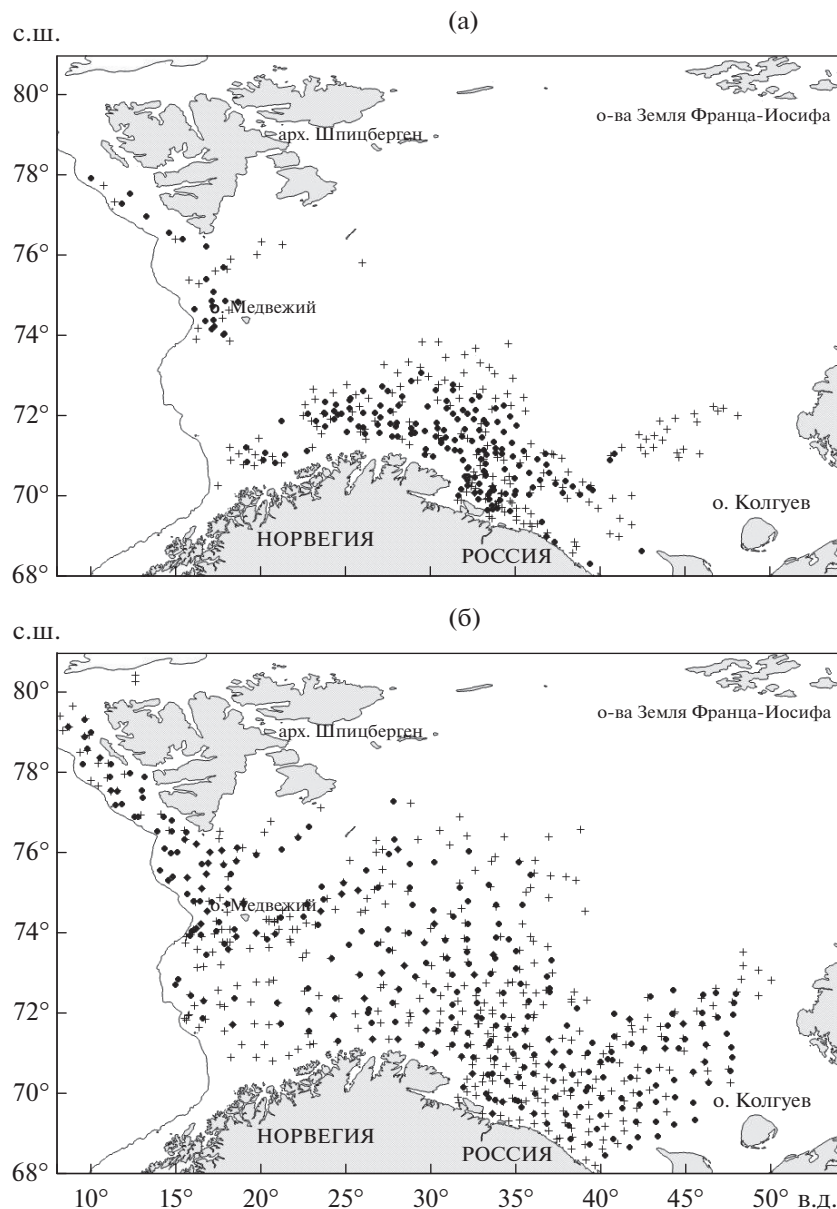
*Связь промыслового пополнения с численностью 0-группы.* Для годовых классов 1980–1996 гг. не выявлена связь между численностью пикши 0-группы и численностью того же поколения в возрасте 3 года (коэффициент корреляции ( $r$ ) 0.27), тогда как для поколений 1997–2013 гг. она выражена ( $r = 0.77$ ). Наблюдаемая с 1997 г. более тесная связь между численностью пикши 0-группы и последующей численностью в возрасте 3 года свидетельствует о возросшем влиянии смертности (выживаемости) пелагической молоди на формирование урожайности поколений (рис. 3). Выявленное соответствие в межгодовой динамике численности 0-группы и молоди в возрасте 3 года стало проявляться в период, характеризующийся тенденцией долгосрочного роста температуры воды в Баренцевом море (рис. 2). Это даёт основание полагать, что в основе отмеченных особенностей формирования урожайности пополнения пикши лежат климатические изменения.

*Зависимость пополнения от нерестового запаса и температуры воды.* Для всего анализируемого периода (1980–2016 гг.) значимая связь между биомассой нерестового запаса и численностью производимого им пополнения в возрасте 3 года отсутствует. Численность 0-группы закономерно возрастает лишь при увеличении нерестового запаса до 200 тыс. т ( $r = 0.69$ ). С температурой воды положительная связь численности молоди пикши проявляется для всех возрастных групп. Для 3-годовиков она наиболее тесная со средней температурой воды в первые два года жизни, а для 0-группы — в год рождения.

Слабую связь промыслового пополнения пикши с величиной нерестового запаса и относительно хорошо выраженную зависимость численно-

сти её молоди от температуры воды отмечали многие исследователи (Сонина, 1969; Ковцова и др., 1989; Лепесевич, 2003; Bogstad et al., 2013). На основе анализа данных за 1930–1970-е гг. Сонина (1977) приходит к выводу, что урожайность поколений пикши определяется условиями выживания, а не численностью и размерно-возрастным составом производителей, участвующих в нересте. Зависимость пополнения от запаса у северо-восточной арктической пикши становится очевидной, только если её рассматривать отдельно для каждого типа условий выживания (Серебряков и др., 2011).

Температурные условия в период первой зимовки, влияя на выживаемость донной молоди, отражаются на особенностях её распределения. В холодные годы часть сеголеток вынуждена зимовать в неблагоприятных температурных условиях, соответствующих местам оседания. В результате повышается смертность и, как следствие, сокращается акватория их распределения на востоке и северо-востоке моря в последующем году, т.е. в возрасте двухлеток. В исследованный нами период это наблюдалось в большинстве случаев до 1997 г. (рис. 4а). Исключения составляли лишь наиболее тёплые годы, такие как 1990 г., когда не только распределение, но и численность молоди пикши были наибольшими. С начала текущего столетия в условиях аномально тёплых лет заметных различий в распределении пикши в возрасте 0+ и 1+ не наблюдалось. Независимо от урожайности поколений, двухлетки всегда распределялись на обширной акватории, охватывая как юго-восточную часть Баренцева моря, так и Медвежинско-Шпицбергенский район (рис. 4б). При этом западная граница их распределения соприка-



**Рис. 4.** Типичное распределение молоди северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* одного поколения перед первой (+) и перед второй (●) зимовкой в холодные (а) и тёплые (б) годы (по данным съёмки ПИПРО): а – поколение 1985 г., б – поколение 2004 г.; (+) – сеголетки (возраст 0+), (●) – двухлетки (1+), (—) – изобата 800 м.

салась с предельными глубинами обитания пикши (600–650 м).

Высокая встречаемость в аномально тёплые годы донных сеголеток и двухлеток пикши на западной периферии ареала, вдоль свала больших глубин, предполагает занос части пелагической молоди на глубоководные участки, недоступные для обитания данного вида. Подтверждением этому служат данные о нахождении в августе–сентябре 2014 г. в районе к западу и северо-западу от архипелага Шпицберген сеголеток пикши в эпипелагиали над глубинами свыше 800 м (Knutsen et al., 2017). В этих условиях их ожидает неминуемая ги-

бель при переходе к донному образу жизни. Имеются также сведения о встречаемости в отдельные годы больших скоплений молоди пикши, дрейфующей поздней осенью над большими глубинами Норвежского моря (Sætersdal, 1962 – цит. по: Сонина, 1977). Количественно оценить масштабы смертности пелагической молоди, оказавшейся в ходе дрейфа в районах, непригодных для оседания, не представляется возможным. Есть основания лишь предполагать, что в период потепления Баренцева моря с усилением притока атлантических вод занос пелагической молоди пикши в глубоководные районы должен возрастать.

*Механизм влияния температуры воды на формирование численности поколений.* Температура среды оказывает как прямое, так и опосредованное влияние на выживаемость пикши на всех этапах онтогенеза. Для личинок критическим является период перехода на экзогенное питание (Никольский, 1961). Повышение температуры воды, как правило, способствует улучшению кормовой базы для личинок пикши, снижая вероятность их гибели от голода. Кроме того, это обеспечивает их более быстрый рост, что способствует снижению смертности в результате хищничества (Ковцова и др., 1989). Личинки пикши служат объектом питания для хищных беспозвоночных, таких как гребневики, медузы и сагитты (Ковцова и др., 1989). В период потепления также улучшаются условия откорма пелагической молоди. В тёплые годы отмечен рост средней длины пикши 0-группы (Otersen, Loeng, 2000; Eriksen et al., 2012). Как правило, возрастает и упитанность пелагической молоди, что способствует лучшей выживаемости в зимний период (Пономаренко, 1978; Kovtsova, Lepesevich, 1995).

Низкая температура воды может служить непосредственной причиной гибели молоди, не способной к активным миграциям. Критическим периодом температурного минимума для выживания молоди пикши во время первых двух зимовок является февраль—май (Пономаренко, 1978). Вследствие продолжительного пребывания при температуре воды ниже 2°C происходит нарушение осморегуляции. В результате может чрезмерно повыситься содержание солей в крови, что способно привести к летальному исходу, как это отмечено у молоди трески (Пономаренко, 1978). Кроме того, при низкой температуре молодь становится малоподвижной и характеризуется замедленной реакцией в связи с ухудшением условно-рефлекторной деятельности. Это делает её более доступной для хищников (Федоров, 1967).

*Смертность вследствие хищничества трески.* Как показано выше, при потеплении Баренцева моря смертность молоди пикши в период первых двух зимовок утрачивает определяющую роль в формировании урожайности поколений. В то же время возрастает значение хищничества в качестве регулятора численности донной молоди пикши. Обусловлено это тем, что повышение температуры воды в Баренцевом море способствует росту численности не только пикши, но и её основного хищника — трески (Пономаренко, 1978; Бойцов и др., 2003; Bogstad et al., 2013). В начале 2000-х гг. был отмечен многократный рост потребления пикши треской в Баренцевом море (рис. 5а).

Интенсивность выедания молоди пикши треской зависит от величины запаса не только трески, но и мойвы, являющейся одним из основных компонентов её питания. Роль альтернативных

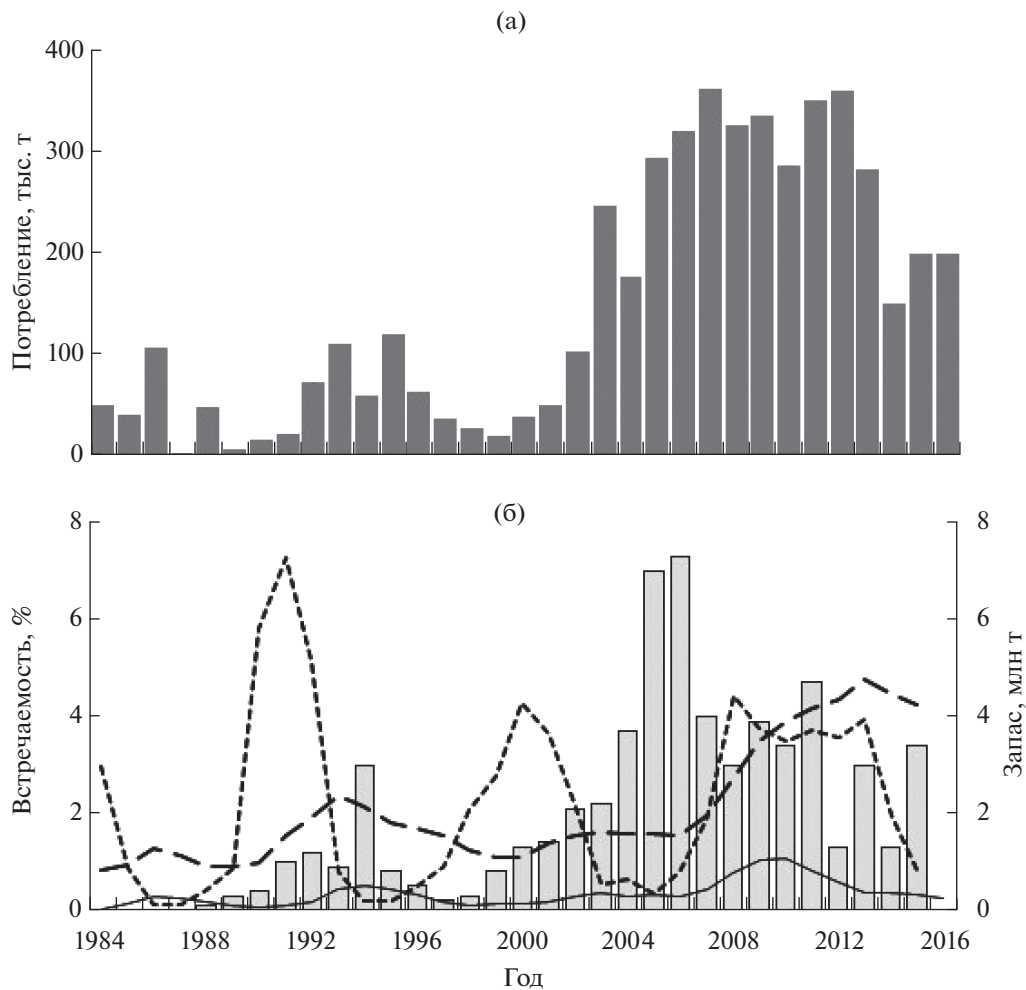
объектов в рационе трески, к которым относится и молодь пикши, существенно возрастает в условиях ухудшения кормовой базы, связанной с периодами низкого запаса мойвы в Баренцевом море (Yaragina, Dolgov, 2011). Наши данные также свидетельствуют о том, что встречаемость пикши в желудках трески была максимальной в периоды коллапса запаса мойвы (рис. 5б). Поэтому количественные оценки потребления пикши треской в 2003—2007 (при низком запасе мойвы) и 2008—2013 (при высоком запасе мойвы) гг. оказались близкими, хотя в первом периоде биомасса молоди пикши и запас трески (рис. 5б) были существенно ниже.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведённого анализа свидетельствуют о том, что изменение закономерностей формирования численности поколений у северо-восточной арктической пикши является следствием наблюдаемого потепления Баренцева моря. Смертность донной молоди во время первой зимовки утратила доминирующее значение для появления высокоурожайных поколений. Необходимым условием для этого стала повышенная выживаемость пикши на ранних стадиях развития. Это позволяет пересмотреть существующие представления об использовании численности 0-группы пикши в качестве ориентира промыслового пополнения. Прозоркевич (2010), используя данные за 1980—2005 гг., пришёл к выводу о том, что для северо-восточной арктической пикши влияние внешних факторов на выживаемость донной молоди настолько велико, что полностью определяет пополнение промыслового запаса вне зависимости от численности 0-группы. В соответствии с результатами нашего анализа, охватывающего больший временной ряд наблюдений, данное утверждение можно признать справедливым лишь для периода, предшествовавшего долгосрочному росту температуры воды в Баренцевом море.

В условиях современного потепления ситуация изменилась. Возросшая зависимость численности 3-годовиков от численности 0-группы позволяет установить граничный ориентир численности 0-группы, который с высокой долей вероятности предопределяет появление высокоурожайного поколения. По экспертной оценке, в качестве такого ориентира можно принять величину численности 0-группы на уровне 40—50 млрд экз.

Причины, обусловившие необычайно высокую численность 0-группы высокоурожайных поколений пикши 2004—2006 гг., в полной мере не ясны. Это нельзя объяснить лишь высокой величиной нерестового запаса и благоприятными температурными условиями. Решающую роль, по-видимому, сыграли другие факторы, которым в настоящее время не уделяется должного внима-



**Рис. 5.** Показатели выедания молоди пикши *Melanogrammus aeglefinus* треской *Gadus morhua* в 1984–2016 гг.: а — динамика годового потребления пикши треской (ICES, 2017); б — встречаемость пикши в желудках трески (■) (наши данные) в сравнении с величиной запасов трески (—), мойвы *Mallotus villosus* (----) и неполовозрелой пикши (—) (ICES, 2017).

ния. К их числу можно отнести изменения адвекции и турбулентности в местах нереста, связанных с ветровой активностью. Эти факторы могут существенно влиять на выживание личинок, определяя совпадение их пространственного распределения с местами концентраций кормового зоопланктона (Drinkwater et al., 2009). К сожалению, современные мониторинговые наблюдения в Баренцевом море не обеспечивают сбор данных для анализа такого рода зависимостей. Российские ихтиопланктонные съёмки в местах нереста трески и пикши проводились в 1959–1993 гг., а норвежские — в 1977–1991 гг. (Mukhina et al., 2003). Возобновление их в период потепления Баренцева моря позволило бы на фактическом материале подтвердить или опровергнуть причинно-следственные связи, рассматриваемые сейчас лишь на уровне гипотез.

Однако высокая численность 0-группы пикши в условиях потепления Баренцева моря служит лишь

предпосылкой, а не гарантом появления многочисленного промыслового пополнения. Существенные коррективы в это способна внести смертность от хищничества трески. Так, относительно высокая численность поколений 2009–2010 гг. на стадии 0-группы не привела к появлению высокоурожайных промысловых пополнений. Формирование численности этих поколений совпало с периодом, когда запас трески находился на уровне исторического максимума и характеризовался большой долей рыб старших возрастных групп. Соответственно, потребление молоди пикши треской в те годы также было очень высоким, что отразилось на её выживаемости до достижения промыслового возраста.

Полученные результаты свидетельствуют о необходимости пересмотра подхода к прогнозированию численности промыслового пополнения баренцевоморской пикши. Прогностическая схема, согласно которой благоприятные температур-

ные условия в период первых двух зимовок с высокой долей вероятности обеспечивают появление урожайных поколений, не работает в последние годы. В условиях, когда среднегодовая температура воды постоянно выше среднегогодового уровня, температурный фактор не является определяющим для формирования промыслового пополнения пикши. Отмеченное увеличение зависимости урожайности поколений от выживаемости в раннем онтогенезе предопределяет рост неопределённости в оценках ожидаемого промыслового пополнения. Это связано как с ограниченностью наших знаний, так и с необходимостью учёта большого числа влияющих факторов, многие из которых взаимозависимы. Поэтому для прогнозирования численности промыслового пополнения пикши в условиях потепления Баренцева моря надо использовать стохастические модели, которые должны строиться на основе многовидового подхода, учитывающая величину популяции не только трески как главного хищника, но и мойвы как основного объекта питания трески.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К.* 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): анализ и рекомендации по применению. М.: Изд-во ВНИРО, 192 с.
- Бараненкова А.С., Хохлина Н.С.* 1967. Численность и дрейф икринок, личинок и сравнительные данные о выживаемости сеголеток (донных стадий) пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Linne) Баренцева моря в 1959–1963 гг. // Тр. ПИНРО. Вып. 20. С. 11–64.
- Берестовский Е.Г., Мухина Н.В.* 1986. Пикша *Melanogrammus aeglefinus* (L.) // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кол. филиала АН СССР; ММБИ. С. 32–34.
- Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П. и др.* 2003. Треска Баренцева моря: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 296 с.
- Борисов В.М., Древетняк К.В., Греков А.А., Русских А.А.* 2016. Использование рыболовных запасов Баренцева моря и сопредельных вод отечественным флотом в 2013 г. // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 95–115.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. 2004. М.: Изд-во ВНИРО, 300 с.
- Ковцова М.В., Мухина Н.В., Двинина Е.А.* 1989. Воздействие океанологических и биологических факторов на выживаемость аркто-норвежской пикши в период раннего онтогенеза // Сб. науч. Тр. ПИНРО. “Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна”. С. 126–138.
- Лепесевич Ю.М.* 2003. Урожайность поколений и промысел северо-восточной арктической пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Linne): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ПИНРО, 23 с.
- Методическое пособие по проведению инструментальных съёмки запасов промысловых гидробионтов в районах исследований ПИНРО. 2006. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 163 с.
- Никольский Г.В.* 1961. О причинах флюктуаций численности рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 4. С. 659–667.
- Пономаренко И.Я.* 1978. Влияние температурных условий гидрологической зимы на выживание молоди трески и пикши // Тр. ПИНРО. Вып. XL. С. 125–132.
- Прозоркевич Д.В.* 2010. Инструментальные оценки численности рыб на ранних стадиях онтогенеза в крупных морских экосистемах // Рыб. хоз-во. № 4. С. 49–53.
- Серебряков В.П., Бондаренко В.М., Котенев Б.Н. и др.* 2011. Прогнозирование урожайности поколений северо-восточной арктической пикши на основе анализа данных за 1950–2011 гг. // Вопр. промысл. океанологии. Вып. 8. № 2. С. 134–155.
- Сонина М.А.* 1969. Миграции пикши Баренцева моря и факторы, их определяющие // Тр. ПИНРО. Вып. XXVI. 126 с.
- Сонина М.А.* 1977. Аркто-норвежская пикша // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. М.: Пищ. пром-сть. С. 321–333.
- Сонина М.А.* 1990. Соотношение неполовозрелой и половозрелой пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) и её распространение в Баренцевом и Норвежском морях // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. М.: Наука. С. 233–242.
- Федоров К.Е.* 1967. О приспособлении молоди трески и пикши к различным температурным условиям // Тр. ПИНРО. Вып. 20. С. 100–110.
- Bogstad B., Dingsør G.E., Ingvaldsen R.B., Gjøsæter H.* 2013. Changes in the relationship between sea temperature and recruitment of cod, haddock and herring in the Barents Sea // Mar. Biol. Res. V. 9. № 9. P. 895–907.
- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G.* 2012. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009 // ICES J. Mar. Sci. V. 69. P. 833–840.
- Dolgov A.V., Yaragina N.A., Orlova E.L. et al.* 2008. 20-th anniversary of the PINRO-IMR cooperation in the investigations of feeding in the Barents Sea. Results and perspectives // Proc. 12-th Norwegian-Russian Symp. “Long-term bilateral Russian-Norwegian scientific cooperation as a basis for sustainable management of living marine resources in the Barents Sea”. Bergen: IMR; PINRO. P. 44–78.
- Dolgov A.V., Orlova E.L., Johannesen E., Bogsta B.* 2011. Piscivorous fish // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 201–214.
- Drinkwater K.F., Beaugrand G., Kaeriyama M. et al.* 2009. On the processes linking climate to ecosystem changes // J. Mar. Syst. V. 79. № 3. P. 374–388. doi 10.1016/j.jmarsys.2008.12.014
- Eriksen E., Prozorkevich D.V.* 2011. 0-group surveys // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 557–569.
- Eriksen E., Ingvaldsen R., Stiansen J.E., Johansen G.O.* 2012. Thermal habitat for 0-group fishes in the Barents Sea; how climate variability impacts their density, length and geographical distribution // ICES J. Mar. Sci. V. 69. № 5. P. 870–879.



- Gjosæter H., Ushakov N.G., Prozorkevich D.V.* 2011. Capelin // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 201–214.
- ICES. 2017. Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG), 19–25 April 2017. Copenhagen, Denmark // ICES CM 2017/ACOM:06. 493 p.
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. Pachauri R.K., Meyer L.A. Geneva, Switzerland: IPCC, 151 p. <http://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/>.
- Johannesen E., Ingvaldsen R., Dalpadado P. et al.* 2012. Barents Sea ecosystem state 1970–2009: climate fluctuations, human impact and trophic interactions // ICES J. Mar. Sci. V. 69. P. 880–889.
- Knutsen T., Wiebe P.H., Gjosæter H. et al.* 2017. High latitude epipelagic and mesopelagic scattering layers – a reference for future Arctic ecosystem change // Front. Mar. Sci. V. 4. P. 334–355. doi 10.3389/fmars.2017.00334
- Kovtsova M.V., Lepesevich Yu.M.* 1995. Formation of abundance of 0-group haddock of the 1989–1993 year-classes // Proc. 6-th IMR-PINRO Symp. Bergen, Norway. P. 51–58.
- Mukhina N.V., Marshall C.T., Yaragina N.A.* 2003. Tracking the signal in year-class strength of Northeast Arctic cod through multiple survey estimates of egg, larval and juvenile abundance // J. Sea Res. V. 50. P. 57–75. doi 10.1016/S1385-1101(03)00046-7
- Olsen E., Aanes S., Mehl S. et al.* 2010. Cod, haddock, saithe, herring, and capelin in the Barents Sea and adjacent waters: a review of the biological value of the area // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 1. P. 87–101.
- Ottersen G., Loeng H.* 2000. Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link // Ibid. V. 57. № 2. P. 339–348.
- Russkikh A.A., Dingsør G.E.* 2011. Haddock // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds. Jakobsen T., Ozhigin V.K. Trondheim: Tapir Acad. Press. P. 271–280.
- Shevelev M.S., Mamylov V.S., Ratushny S.V., Gavrilov E.N.* 1988. Technique of Russian bottom trawl and acoustic surveys of the Barents Sea and how to improve them // NAFO Sci. Coun. Stud. № 31. P. 13–19.
- Yaragina N.A., Dolgov A.V.* 2011. Long-term variations in the importance of prey species for demersal fish in the Barents Sea under conditions of climate change // Proc. 15-th Russian-Norwegian Symp. IMR/PINRO Joint Rept. Ser. № 2. P. 160–180.

УДК 597.5/57.022

## МИГРАЦИИ МОЛОДИ РЫБ В ЗАРЕГУЛИРОВАННЫХ РЕКАХ. РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ БАРЬЕРОВ

© 2019 г. Д. С. Павлов<sup>1</sup>, \*, В. Н. Михеев<sup>1</sup>, В. В. Костин<sup>1</sup>

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

\*E-mail: acad.pavlov@gmail.com

Поступила в редакцию 13.07.2018 г.

После доработки 13.07.2018 г.

Принята в печать 13.07.2018 г.

Представлены результаты анализа ранее опубликованных данных по характеристикам покатной миграции молоди карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae) рыб в р. Волга и водохранилищах Иваньковское, Волгоградское и Цимлянское. Установлено, что при зарегулировании реки модификации миграций молоди речных видов рыб в первую очередь происходят за счёт трансформации гидрофизической и морфологической структуры водотока, создающей иную биотопическую картину, влияющую на разные стороны жизнедеятельности рыб, включая миграционное поведение. В отличие от естественной реки, в которой условия, определяющие характеристики покатной миграции, меняются постепенно от верховьев к низовьям, в зарегулированной реке формируются экологические барьеры – водохранилище и плотина, существенно меняющие эти условия. Ведущую роль в формировании этих барьеров и регуляции покатной миграции играют морфологическая сложность водоёма и интенсивность водообмена. Эти факторы работают как в масштабе всего водохранилища, так и в масштабе локальных биотопов, в которых проходит покатная миграция, и эффективно действуют поведенческие механизмы. Синэргический эффект этих факторов (высокий индекс разветвленности водохранилища при низком водообмене) может снижать интенсивность эмиграции молоди рыб из водохранилища на несколько порядков.

**Ключевые слова:** Cyprinidae, Percidae, покатная миграция, молодь рыб, зарегулирование рек, водохранилище, миграционное поведение, интенсивность водообмена, морфологическая сложность водохранилища.

DOI: 10.1134/S0042875219020188

Нарушение миграций рыб – одно из самых серьёзных экологических последствий зарегулирования рек. Наибольшее внимание привлекает прерывание нерестовых миграций рыб вверх по реке вследствие строительства плотин. Пространственно-временные закономерности нерестовых миграций, поведение мигрантов и разработка конструкций для пропуска рыб через плотины – основные направления исследований по экологии миграций рыб в зарегулированных реках (Pavlov, 1989; Larinier, 2002; Noonan et al., 2012).

Покатная миграция молоди вниз по реке является не менее важной частью жизненного цикла рыб, обеспечивающей расселение (Шмидт, 1947; Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Pavlov, 1994; Павлов и др., 2007), освоение новых пищевых ресурсов (Шмидт, 1947; Pavlov et al., 2008; Janac et al., 2013), обмен генами (Fuiman, Cowan, 2003), избегание конкуренции (Humphries, 2005) и повышение устойчивости сообщества (Roberts et al., 2013). В отличие от миграций взрослых рыб (Brönmark et al., 2014) покатная миграция молоди рассматрива-

лась как преимущественно пассивный процесс с малозначительным вкладом поведения (Павлов, 1979; Corbett, Powles, 1986; Wolter, Sukhodolov, 2008). Положение существенно изменилось в последние два десятилетия, когда поведение мигрирующей молоди рыб и мелкомасштабная гидравлическая структура потока оказались в центре внимания экологов (Pavlov et al., 2000, 2008; Павлов и др., 2007; Schludermann et al., 2012; Павлов, Скоробогатов, 2014; Lechner et al., 2016). Поведение молоди рыб в период покатной миграции оказалось сложно организованным, предсказуемым и в высокой степени адаптированным к гидравлической структуре и морфологии реки (Pavlov et al., 2008; Lechner et al., 2014, 2017; Павлов, Mikheev, 2017). Создание плотин и водохранилищ резко меняет гидравлическую и биотопическую структуру реки. Вместо речного русла, где резидентный (прибрежная зона) и миграционный (транзитный поток) биотопы тесно связаны друг с другом, появляются два не характерных для реки физических объекта – обширное водохрани-

лище с прибрежным мелководьем и открытой частью со слабо выраженными течениями и приплотинный участок с водозабором и потоком, выносящим мигрантов за пределы водохранилища (эмиграция).

Как изменившаяся структура реки влияет на условия реализации и пространственно-временные характеристики покатной миграции молоди рыб? Потамодромные (речные) рыбы могут завершить жизненный цикл, не покидая водохранилища. Среди них есть реофильные виды, распространение которых в зарегулированных реках ограничивается верховьями реки и притоками. Протяжённость покатной миграции и вероятность попадания в приплотинный плёс у таких видов невелика. Молодь других рыб, таких как щука *Esox lucius* и краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*, тесно связана с прибрежными биотопами, редко оказывается в пелагиали водохранилища (Павлов и др., 1981, 1999) и поэтому практически не попадает в приплотинные водозаборы. Основную массу покатников среди речных рыб составляют эврибионтные представители карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae) рыб, обитающие как в прибрежье, так и в пелагиали водохранилищ (Павлов и др., 1981, 1999).

Попадание молоди рыб в водозаборы ГЭС приводит к их массовой гибели и эмиграции, т.е. миграции за пределы системы – водохранилище с притоками. Это зависит от двух групп факторов: структуры биотопов и течений в озёрной части водохранилища; структуры биотопов и течений вблизи плотины (Павлов и др., 1999). В озёрной части при благоприятных условиях нагула рыбы могут надолго задерживаться в прибрежных резидентных биотопах. Если они выходят в открытую часть водохранилища (миграционный биотоп), то вероятность их попадания в приплотинный участок, водозаборы ГЭС и водосбросы возрастает.

Мы предполагаем, что эмиграция молоди рыб увеличивается при уменьшении сложности морфологической структуры водохранилища и увеличении водообмена. В период наиболее интенсивной покатной миграции молоди её параметры зависят как от локальных (мелкомасштабных) событий, происходящих в пределах суток, так и от макромасштабных процессов, формирующих сезонную динамику миграции и охватывающих все водохранилище. Поведение рыб играет наиболее существенную роль в мелкомасштабных процессах (Михеев, 2006; Павлов и др., 2007; Pavlov et al., 2008). В реке мы наблюдаем максимальную концентрацию мигрантов в потоке ночью и почти полное отсутствие днём (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014). Что происходит в водохранилище, где течения слабо выражены, а гидравлические градиенты гораздо менее резкие и более протяжённые? Меняется ли

суточная динамика покатной миграции в водохранилище по сравнению с рекой и как эти изменения отражаются на сезонной динамике покатной миграции и численности мигрантов, выносимых из водохранилища?

Цель работы – исследовать роль интенсивности водообмена и морфологической сложности водоёма в регулировании эмиграции молоди рыб из водохранилищ, а также сравнить условия реализации покатной миграции молоди рыб в реке и водохранилище. Мы предлагаем гипотезу о формировании экологических барьеров, возникающих при зарегулировании рек, и анализируем их влияние на характеристики покатной миграции.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение и ранжирование факторов, влияющих на покатную миграцию, можно вести в двух направлениях: 1) накопление материалов на как можно большем числе объектов с широким спектром условий и последующим упорядочением (ранжированием) выявленных факторов (Павлов и др., 1999); 2) проверка конкретных рабочих гипотез на небольшом числе однородных объектов, различающихся по нескольким априори выделенным признакам. Второй подход требует наличия сравнимых комплексов данных о параметрах покатной миграции и условиях её реализации. Такие данные, прошедшие необходимую обработку и первичный анализ и пригодные для метаанализа, направленного на выявление ключевых факторов, были взяты из ряда наших публикаций, посвящённых покатной миграции молоди рыб в наиболее подробно изученных речных системах европейской части России. Таким образом, основной методический подход данной работы заключается в новом анализе уже опубликованных наших материалов (Павлов и др., 1981, 1999; Костин, 2014).

Натурные и экспериментальные исследования пространственных и временных закономерностей покатной миграции молоди речных рыб проводили в верховьях р. Волга и водохранилищах европейской части России: Ивановском (р. Волга, 1979–1980 и 1989–1990 гг.), Волгоградском (р. Волга, 1990–1991 гг.) и Цимлянском (р. Дон, 2005 г.). Выбранные водохранилища различаются по интенсивности водообмена и морфологической сложности. Данные, необходимые для оценки сезонной и суточной динамики покатной миграции, распределения молоди рыб в миграционных и резидентных биотопах, интенсивности эмиграции рыб из водохранилища, а также гидрофизические и топографические характеристики были получены на единой методической основе, подробно изложенной ранее (Павлов и др., 1981, 1999; Костин, 2014). Главное внимание уделено количественным аспектам ми-

грации молоди двух групп речных рыб – карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae).

Молодь рыб, мигрирующую в потоке воды, ловили коническими сетями, которые размещали вдоль поперечных разрезов или вертикальными сериями соответственно условиям и задачам исследования. Экспозиция обычно составляла 10–30 мин в зависимости от концентрации рыб и количества взвеси в воде. Сезонную динамику покатной миграции изучали круглогодично (два раза в месяц); наиболее подробно в период с мая по сентябрь (четыре раза в месяц). При изучении суточной динамики покатной миграции пробы обычно отбирали каждые 1–2 ч. В открытой части водохранилища со слабым стоковым течением молодь ловили путём траления с помощью конических сетей на разных горизонтах. Детальное описание объёма материала, методов сбора, фиксации и обработки проб молоди рыб в реке, открытой части, приплотинном плёсе и нижнем бьефе водохранилища приводится в ряде публикаций (Павлов и др., 1981, 1999). Концентрацию мигрирующих рыб выражали числом особей в 1000 м<sup>3</sup>. При сравнении кривых суточной и сезонной динамики покатной миграции концентрацию рыб выражали в процентах от максимума. Методы экспериментальных исследований миграционного и резидентного поведения личинок рыб в реках изложены в работе Павлова с соавторами (2007).

Морфологическую сложность водохранилищ рассматривали в масштабе всего водохранилища и в масштабе отдельных биотопов. В первом случае это количественная оценка разветвлённости затопленного участка речной сети; во втором – соотношение резидентных и миграционных биотопов, а также транзитной зоны между ними. Для оценки разветвлённости затопленного участка речной сети рассчитывали индекс разветвлённости ( $I$ ) по формуле:  $I = C/R$ , где  $C$  – общая длина затопленных участков притоков реки,  $R$  – длина затопленного участка русла реки. Данные для расчётов взяты из схем водохранилищ (Павлов и др., 1999).

Исследования эмиграции рыб из Ивановского и Волгоградского водохранилищ продолжались 14–15 мес. и захватывали два летних сезона, поэтому при расчёте годовой численности эмигрантов данные в перекрывающиеся летние съёмки усредняли. Такое усреднение было оправдано, поскольку оценки численности мигрантов, полученные в разные годы, различались не более чем на 20%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Эмиграция рыб из водохранилища. Роль интенсивности водообмена и морфологической сложности водоёма

Динамика численности и продуктивность популяций рыб в водохранилищах зависят не только от условий нереста и нагула, но и от интенсивности эмиграции рыб через водозаборы приплотинного плёса. Первым приближением к оценке роли покатной миграции в экологии популяций и экосистемы зарегулированной реки может служить сравнение параметров миграции из водохранилищ одной климатической зоны, близких по размерам и составу рыбного населения, но различающихся по отдельным факторам, предположительно влияющим на параметры покатной миграции. Как мы предположили выше, в масштабах всего водохранилища такими факторами могут быть интенсивность водообмена и морфологическая сложность водохранилища. На важность первого фактора указывает отрицательная корреляция между интенсивностью водообмена и биомассой рыб в пелагиали водохранилищ Волги и Камы (Pavlov, Vilenkin, 1989). Роль морфологической сложности водохранилища в регуляции покатной миграции не исследовали, но отдельные локальные эффекты биотопической неоднородности в миграционном поведении молоди рыб (Pavlov et al., 2008; Lechner et al., 2016; Pavlov, Mikheev, 2017) позволяют предположить, что макромасштабная неоднородность среды может существенно влиять на эмиграцию речных рыб за пределы водохранилища. Выбранные нами водохранилища (Иваньковское, Волгоградское и Цимлянское) близки по площади, расположению водозабора в плотине ГЭС и составу рыбного населения, но значительно различаются по коэффициенту годового водообмена (в 14 раз) и морфологической сложности (в 61 раз) (таблица).

Самая высокая численность эмигрантов была зарегистрирована в Волгоградском водохранилище, из которого за год выносилось на несколько порядков больше рыб, чем из близкого по площади Ивановского водохранилища (таблица). Важно подчеркнуть, что годовой коэффициент водообмена Ивановского водохранилища в 1.5 раза выше, чем Волгоградского. Очевидно, что столь значительные различия в величине эмиграции в большей степени связаны с другими факторами, перекрывающими влияние водообмена. По нашему мнению, одним из таких факторов служит морфологическая сложность водохранилища, влияющая не только на биотопическую структуру водоёма, но и на структуру течений, от которой в высокой степени зависят параметры покатной миграции. Индекс разветвлённости Ивановского водохранилища на два порядка выше, чем Волгоградского. Мы предполагаем, что, несмотря на бо-

Эмиграция молоди рыб из водохранилищ Волги и Дона (по: Павлов и др., 1999; Костин, 2014)

Показатель	Водохранилище		
	Цимлянское	Волгоградское	Иваньковское
Площадь водного зеркала, км <sup>2</sup>	2700	3100	3278
Вылов рыбы за год, кг/га	36.0	12.0	10.5
Годовой коэффициент водообмена	0.93	8.00	12.95
Индекс разветвлённости водохранилища	0.68	0.03	1.83
Численность эмигрантов за год*, × 10 <sup>6</sup> экз.:	0.40	35137	10.39
– <i>Alburnus alburnus</i>	0.32	680	4.01
– <i>Rutilus rutilus</i>	0.04	600	0.41
– <i>Abramis brama</i>	0.01	657	5.01
– <i>Sander lucioperca</i>	0.03	33200	0.96

Примечание. \* Приведены данные только для видов рыб, встречающихся во всех трёх водохранилищах.

лее интенсивный водообмен, сложная морфологическая и биотопическая структура Иваньковского водохранилища эффективно препятствует эмиграции молоди рыб. Меньше всего рыб эмигрировало из Цимлянского водохранилища, существенно отличающегося от Волгоградского как по индексу разветвлённости (более чем на порядок), так и по водообмену (почти в 10 раз).

В Цимлянском водохранилище наблюдалась самая высокая рыбопродуктивность (таблица). Она в три раза превышала величины, полученные для Волгоградского и Иваньковского водохранилищ. Естественно предположить, что обилие молоди даже при довольно низком водообмене (в 10 раз ниже, чем в Иваньковском и Волгоградском водохранилищах) должно приводить к эмиграции из Цимлянского водохранилища всего лишь в три–четыре раза более низкой, чем из двух других. В действительности это различие гораздо больше: эмиграция из Иваньковского водохранилища на два порядка, а из Волгоградского на шесть порядков выше, чем из Цимлянского. Вероятно, низкая эмиграция из Цимлянского водохранилища, обусловленная в первую очередь его морфологической сложностью в сочетании с низким водообменом, способствует снижению эмиграционной убыли в популяциях и повышению общей рыбопродуктивности. Другими словами, эмиграция молоди рыб из водохранилища – это не механический вынос, интенсивность которого пропорциональна обилию молоди и величине водообмена, а многоступенчатый экологический процесс, на который влияют не только характеристики взаимодействий в приплотинном плёсе, но и во всём водохранилище.

### Экологические барьеры в зарегулированных реках

В естественных реках эволюционно сложившееся поведение мигрирующей молоди даёт воз-

можность перемещаться из резидентного биотопа в миграционный в тёмное время суток и возвращаться с рассветом (Pavlov, Mikhcev, 2017). В период сезонного миграционного окна молодь карповых и окунёвых рыб многократно совершает такие суточные перемещения, мигрируя вниз по течению до тех пор, пока не найдёт пригодный для нагула участок реки. В зарегулированной реке в ходе покатной миграции рыбы могут оказаться в приплотинном плёсе, откуда значительная часть мигрантов эмигрирует из водохранилища и теряется для популяций. Пополнение популяций за счёт нерестовых миграций из нижнего бьефа практически невозможно, если плотина не оснащена эффективно работающим рыбопропускным сооружением. Таким образом, роль плотин как экологического барьера для миграций рыб очевидна. Гораздо менее очевидно действие и экологическая роль другого барьера – самого водохранилища. Выявление изменившихся условий, важных для реализации покатной миграции, и характеристик миграции в водохранилище – основная задача этого раздела работы.

Чтобы понять механизмы контроля покатной миграции в зарегулированной речной системе и её роль в функционировании популяции, необходимо сравнить характер миграции в реке и в водохранилище, утратившем большинство черт лотической системы, а также выявить факторы, определяющие изменчивость основных параметров покатной миграции.

*Водохранилище как экологический барьер.* Покатная миграция молоди рыб в реке представляет собой циклический многоступенчатый процесс, включающий в себя следующие фазы: выход вечером из прибрежной зоны (резидентный биотоп) в транзитный поток (миграционный биотоп), перемещение ночью в транзитном потоке, выход утром из потока в прибрежье, пребывание большую часть суток в прибрежье (Lechner et al.,

2016; Pavlov, Mikheev, 2017). В период покатной миграции, который у большинства обитателей европейских рек длится дни–недели, этот цикл повторяется неоднократно. Повышенная концентрация мигрантов ночью в транзитном потоке рек умеренной зоны обычно наблюдается в течение 2–4 ч. Чем дальше находится молодь в миграционном биотопе в пределах суточного цикла и чем большее число суточных циклов включает в себя сезонное миграционное окно, тем ниже по течению реки окажутся рыбы. У наиболее многочисленных представителей карповых (плотва *Rutilus rutilus*) и окунёвых (окунь *Perca fluviatilis*) покатная миграция наблюдается в течение 1.0–1.5 мес. (Pavlov, Mikheev, 2017).

В незарегулированных реках резидентный и миграционный биотопы, как правило, сближены и отделены сравнительно узкой (сантиметры–десятки сантиметров) переходной зоной с резко меняющимися характеристиками потока (Schludermann et al., 2012; Pavlov, Mikheev, 2017). Активный выбор участков с соответствующим течением в переходной зоне (Павлов, Штаф, 1981; Павлов и др., 2007) обеспечивает регулярное перемещение молоди рыб между резидентным и миграционным биотопами. Особенно важна роль поведения в регуляции покатной миграции в переходные периоды (утренние и вечерние сумерки) в зонах с резкими градиентами физических факторов (границы раздела между прибрежными биотопами и транзитным потоком). В реках такие градиентные зоны отделяют резидентные (прибрежье) и миграционные (поток) биотопы и играют ключевую роль в регуляции суточной динамики покатной миграции – выходе в поток вечером и возвращении в прибрежный биотоп утром (Павлов и др., 2007; Pavlov, Mikheev, 2017).

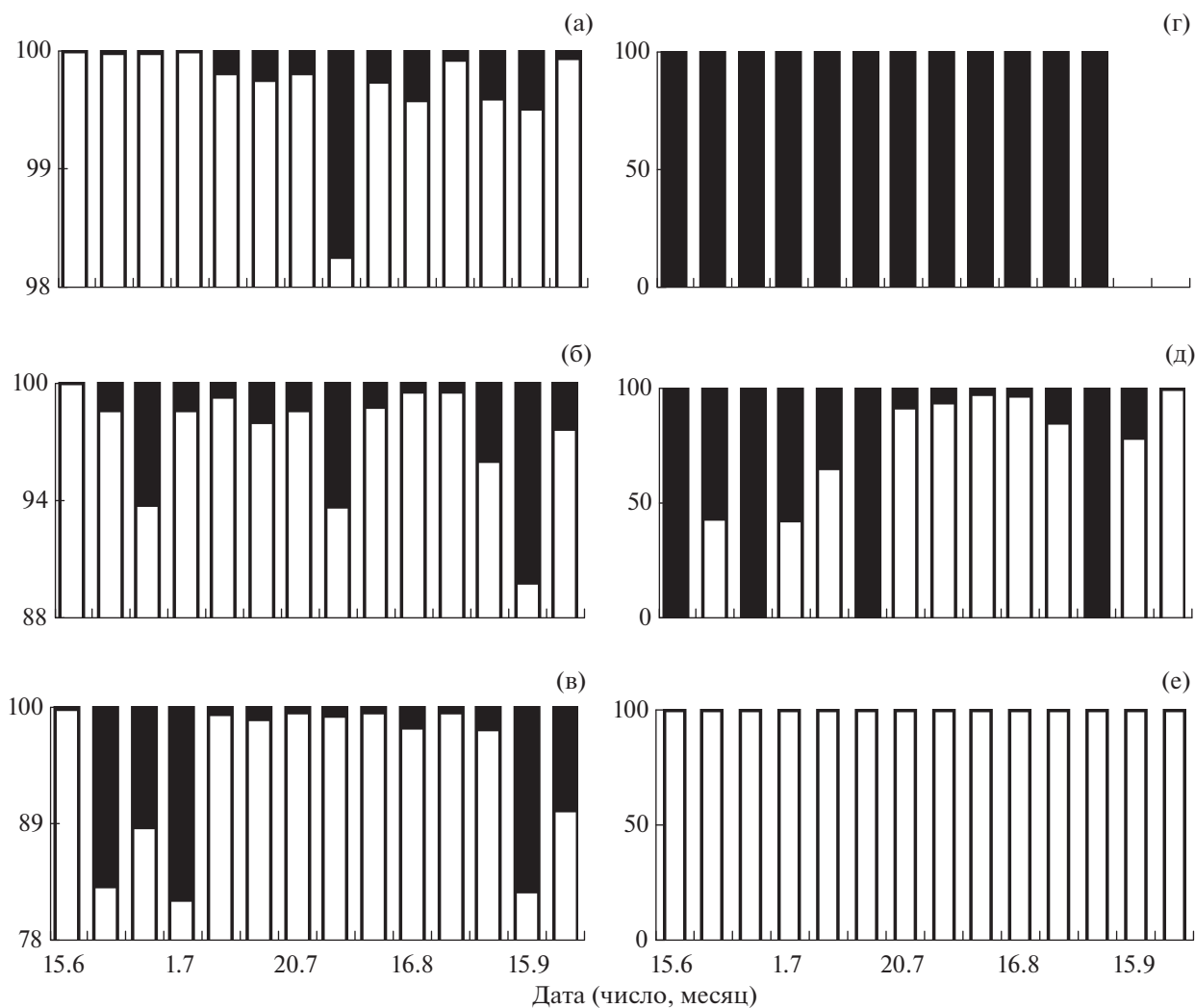
В водохранилище эта структура существенно меняется: увеличиваются размеры резидентного биотопа, миграционный биотоп из транзитного векторизованного потока превращается в обширную водную массу, переходная зона между резидентным и миграционным биотопами становится более широкой и размытой (менее структурированной). Как распределяются сеголетки массовых видов рыб (карповые и окунёвые) в резидентных и миграционных биотопах водохранилища? Стремятся ли они удерживаться в прибрежье, где структурированная среда обеспечивает эффективное пищевое и оборонительное поведение (Михеев и др., 2010), или, как в реке, свободно перемещаются между резидентным и миграционным биотопом в течение суток?

В водохранилище молодь наиболее многочисленных видов рыб (плотва, окунь) появляется в миграционном биотопе на 2–3 недели позже, чем в реке (Pavlov, Mikheev, 2017), а общая продолжительность периода покатной миграции увеличивает

ся на 4–6 недель. Нерест рассматриваемых видов рыб в водохранилище происходит в прибрежной зоне (рис. 1), где в основном и концентрируется ранняя молодь карповых (рис. 1а–1в, 1е), а судак *Sander lucioperca* и окунь быстро покидают узкую зону (рис. 1г, 1д). Задержка в начале миграции связана, по-видимому, со слабыми локомоторными и ориентационными возможностями ранней молоди, не позволяющими ей преодолевать обширное слабо структурированное пространство транзитной зоны и попадать в открытую часть водохранилища (миграционный биотоп). Слабая структурированность и нечёткость границ между резидентным и миграционным биотопом в водохранилище удлиняет сроки миграции молоди рыб в водохранилище по сравнению с рекой.

Ещё сильнее различается суточная ритмика покатной миграции в реке и водохранилище. Важнейшая черта покатной миграции молоди рыб в реке – выраженная суточная периодичность (Northcote, 1984; Pavlov, Mikheev, 2017). Перемещение рыб вниз по течению с транзитным потоком воды занимает сравнительно небольшую часть суточного цикла и происходит чаще всего ночью. Активный выход мигрантов в поток вечером и возвращение утром в прибрежный резидентный биотоп происходит в сравнительно узкой градиентной зоне (Lechner et al., 2014; Pavlov, Mikheev, 2017). Перемещение между потоком и прибрежьем происходит за счёт поведения рыб, активно выбирающих зону градиентного потока с оптимальной скоростью (Павлов, Штаф, 1981; Павлов и др., 2007), а также под влиянием поперечной составляющей потока (Lechner et al., 2014). Если в реке подавляющее большинство мигрантов находится в миграционном биотопе ночью (рис. 2а) (Pavlov, Mikheev, 2017), то в водохранилище концентрация мигрантов в миграционном биотопе примерно одинакова как днём, так и ночью (рис. 2б).

Это может быть связано с разобщённостью резидентных и миграционных биотопов в водохранилище. Оказавшись в тёмное время в открытой части водохранилища, молодь не может быстро вернуться в прибрежье, что приводит к её накоплению в миграционном биотопе (пелагиали водохранилища). В дальнейшем под влиянием стоковых и иногда ветровых течений значительная часть этих рыб перемещается в направлении приплотинного плёса, откуда они могут выноситься через плотину за пределы водохранилища. Сравнение концентрации молоди рыб в толще воды (в миграционном биотопе) вблизи плотины (50–200 м) и в 2–3 км выше по течению подтверждает это предположение: вблизи плотины концентрация наиболее многочисленных карповых и окунёвых рыб значительно больше, чем выше по течению (рис. 3). Такое накопление мигрирующей молоди в при-



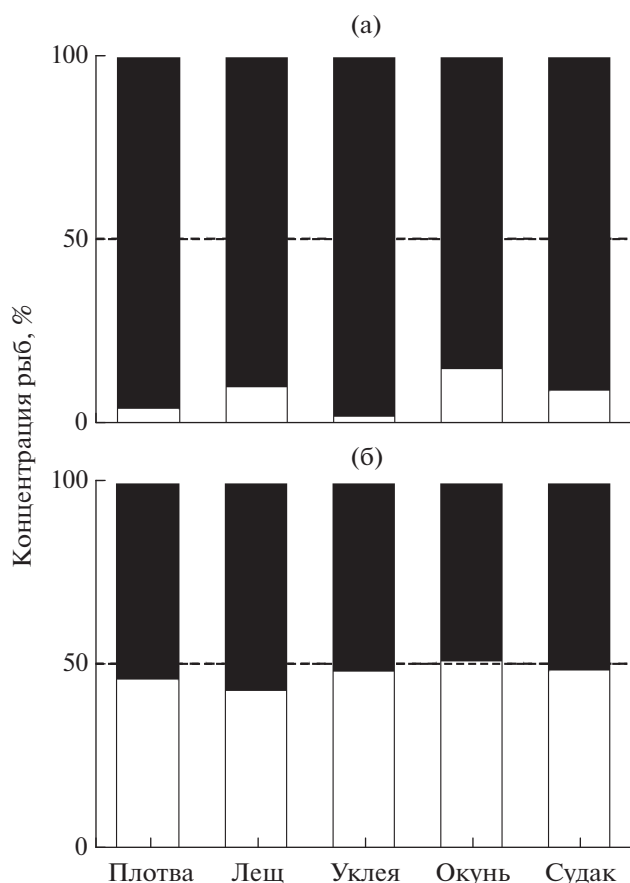
**Рис. 1.** Относительная среднесуточная концентрация (%) молоди рыб в миграционных (■) и резидентных (□) биотопах Иваньковского водохранилища в июне–сентябре 1992 г., по данным суточных съёмов (Павлов и др., 1999): а – плотва *Rutilus rutilus*, б – лещ *Abramis brama*, в – укляя *Alburnus alburnus*, г – судак *Sander lucioperca*, д – окунь *Perca fluviatilis*, е – краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*.

плотинном плёсе указывает на роль плотины как экологического барьера для эмиграции молоди рыб из водохранилища. Рассмотрим основные причины, определяющие интенсивность эмиграции и видовой состав мигрантов.

**Плотина как экологический барьер.** Видовой состав мигрантов и их концентрация в потоке, выносящем рыб за пределы водохранилища, зависят от многих абиотических и биотических факторов, среди которых ведущую роль играют размещение водозабора, гидравлические характеристики потока, морфологическая структура прилегающих к потоку биотопов, освещённость, пространственное распределение и поведение мигрантов (Павлов и др., 1999). Сравнение покатной миграции рыб из широкого спектра водоёмов с разнообразным набором характеристик существенно упроща-

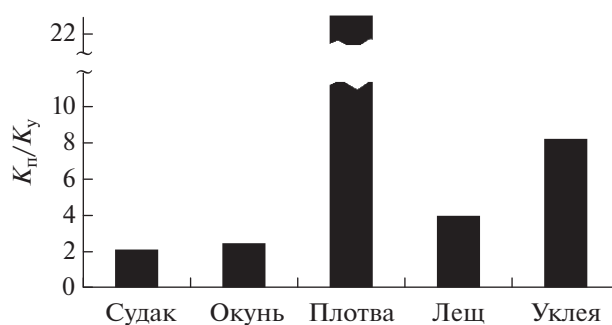
ется, если воспользоваться интегральным показателем ЭЗИС (экологическая зональность изъятия стока), отражающим взаимодействие структуры распределения молоди рыб со структурой стоковых течений (Павлов и др., 1999). В данной статье материал для анализа получен на водохранилищах со сходными условиями изъятия стока. Основные различия между ними связаны с интенсивностью водообмена и морфологической сложностью.

Изменение структуры резидентных и миграционных биотопов, вызванных зарегулированием рек, существенно меняет суточную и сезонную динамику покатной миграции. В большинстве водохранилищ интенсивное стоковое течение восстанавливается лишь вблизи плотины. В приплотинном плёсе резидентный и миграционный биотопы, удалённые друг от друга на протяжении



**Рис. 2.** Средняя концентрация молоди рыб в миграционном биотопе верхней Волги (а) и Иваньковского водохранилища (б) (по: Павлов и др., 1981, 1999) ночью (■) и днём (□): а – русловой поток, различия средних значений днём и ночью в реке высоко достоверны (критерий Стьюдента для долей,  $p < 0.001$ ); б – пелагиаль водохранилища ( $p > 0.05$ ).

большей части водохранилища, вновь сближаются. Транзитный поток при этом приобретает форму гидродинамической воронки, сужающейся в направлении водозабора плотины. В отличие от речных условий, где перемещения между резидентным и миграционным биотопами в основном определяются горизонтальными перемещениями молоди рыб, вблизи плотины с увеличением глубины значительно возрастает роль вертикальных перемещений рыб. Эти перемещения в условиях глубинного водозабора ГЭС могут существенно влиять на характеристики покатной миграции рыб. При зарегулировании рек модификации этих важнейших характеристик покатной миграции молоди рыб, суточной и сезонной динамики, могут быть столь значительными и разнообразными, что каждая из них заслуживает отдельной статьи. В данной работе мы ограничимся лишь отдельными примерами, показывающими расширение миграционного окна – увеличение продолжи-



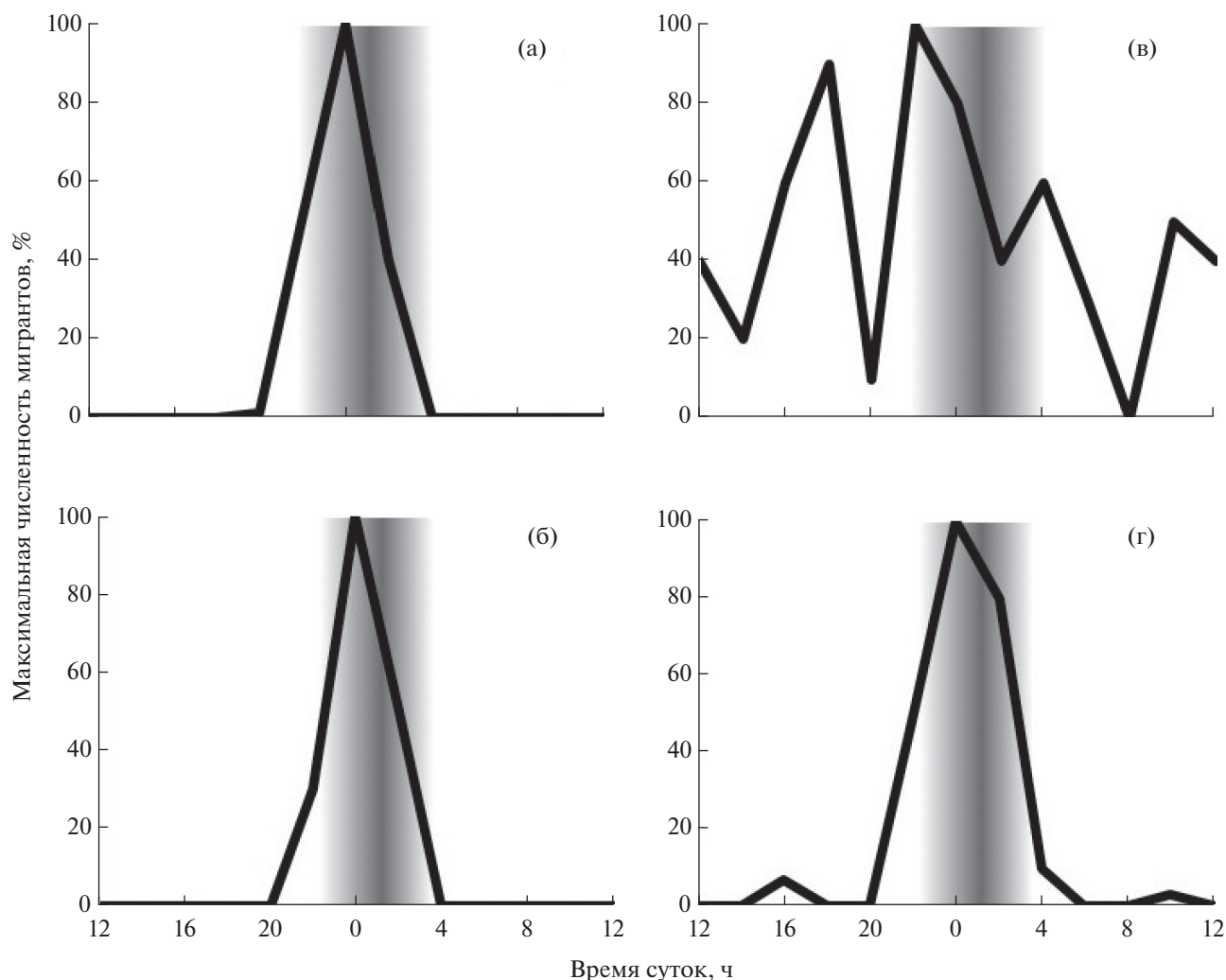
**Рис. 3.** Отношение концентраций молоди рыб в толще воды в районе изъятия стока в Иваньковском водохранилище (по: Павлов и др., 1999) у плотины ( $K_p$ ) к таковым на удалении 2–3 км от неё ( $K_y$ ); различия  $K_p$  и  $K_y$  достоверны для всех видов (критерий Стьюдента,  $p < 0.05$ ).

тельности периода покатной миграции из водохранилища по сравнению с рекой в суточном и сезонном масштабе.

Суточная динамика покатной миграции (рис. 4). Покатная миграция молоди большинства видов речных рыб обычно имеет чёткий суточный ритм с хорошо выраженным максимумом в тёмное время. Исключения возникают при изменении условий зрительной ориентации. В очень мутной воде или в условиях полярного дня миграция наблюдается как днём, так и ночью (Pavlov, Mikheev, 2017).

В водохранилищах с глубинным водозабором на ГЭС наблюдается выраженная тенденция к расширению суточного миграционного окна для многих рыб (Павлов и др., 1981, 1999). Однако эта закономерность у представителей разных таксономических групп различается. Так миграция окунёвых через водозаборы Иваньковской плотины на Верхней Волге происходит в течение всех суток (рис. 4в), а в расположенном неподалёку естественном участке русла Волги она приурочена строго к сумеречно-ночному периоду (рис. 4а). У карповых рыб эта тенденция выражена гораздо слабее (рис. 4б, 4г). Причиной столь сильных различий между двумя самыми многочисленными группами речных рыб служит разное пространственное распределение их молоди. Молодь окунёвых (преимущественно *P. fluviatilis*) в течение всех суток находится в среднем в более глубоких слоях воды и попадает в глубинный водозабор как в тёмное, так и в светлое время суток. Молодь карповых (преимущественно *R. rutilus*) днём держится в основном в верхних слоях воды и вблизи ориентиров, что позволяет ей за счёт гидростатической реакции сопротивляться потоку и оставаться в водохранилище (Павлов и др., 1999). Тенденцию к массовому попаданию в глубинный водозабор окунёвых рыб подтверждают наши данные по мигра-





**Рис. 4.** Суточная динамика покатной миграции окунёвых (Percidae) (а, в) и карповых (Cyprinidae) (б, г) рыб (по: Павлов и др., 1981, 1999) в естественном участке русла верхней Волги (а, б) и через водозабор Иваньковской плотины (в, г); (■) – сумеречно-ночной период суток. Суточная динамика миграции в реке и из водохранилища статистически различается у окунёвых (критерий Колмогорова–Смирнова,  $p < 0.05$ ) и не отличается у карповых рыб.

ции мальков судака в условиях недостатка подходящего корма (Павлов и др., 1988).

Плотины ГЭС и связанные с ними водозаборы влияют не только на количественные характеристики покатной миграции молоди рыб, но и работают как экологический фильтр, пропуская мигрирующих рыб не пропорционально их концентрации в воде, а селективно, сдвигая относительную численность отдельных видов. По-видимому, при миграции молоди по водохранилищу также происходит изменение пропорций отдельных видов в общем комплексе мигрантов. Работа этого экологического фильтра исследована гораздо хуже, чем процессы в приплотинном плёсе. Влияние экологических фильтров на качественные параметры покатной миграции молоди рыб в водохранилище требует отдельного рассмотрения.

Сезонная динамика покатной миграции. Закономерности сезонной динамики эмиграции из водохранилища с глубинным водозабором заметно отличаются от наблюдавшихся в реке (рис. 5). Основные различия связаны с более поздним началом массовой покатной миграции в водохранилище и более широким по сравнению с рекой миграционным окном. Удлинение периода покатной миграции способствует не только увеличению общей численности эмигрантов, но и влияет на размерно-возрастной состав мигрантов. Сдвиг и расширение летнего пика численности способствует значительному увеличению доли более крупной молоди среди эмигрантов, что приводит к изъятию из популяции репродуктивно ценных рыб. В осенний и зимний периоды эти потери, несмотря на снижение численности мигрантов, могут быть ещё более значительны. В этот пери-

од, когда численность молоди в популяции падает, а условия существования в водохранилище ухудшаются, потеря заметной доли подросших и прошедших через период высокой смертности рыб особенно значима для популяции. Сравнение приведённых на рис. 5 кривых сезонного хода покатной миграции позволяет предполагать, что, по крайней мере для окунёвых, плотины с глубинным водозабором могут служить фактором избирательной смертности. В таких условиях как при анализе динамики численности популяций в водохранилище, так и при разработке мер по их охране следует учитывать не только летний максимум численности мигрантов, но и эмиграцию молоди в осенне-зимний период.

### Влияние экологических барьеров на покатную миграцию молоди рыб в зарегулированной реке

Изучение покатной миграции молоди рыб в реках, как естественных, так и зарегулированных, прошло через продолжительный период накопления эмпирических данных, анализ основных закономерностей и выявление механизмов миграционного поведения. Сравнение обширного материала, полученного в результате натурных исследований, с данными лабораторных экспериментов и экспериментов *in situ* позволило сформулировать концепцию многоуровневого регулирования покатной миграции (Pavlov, 1994; Павлов и др., 1999; Pavlov, Mikheev, 2017). В её основе лежат представления о взаимодействии поведенческих, экологических и гидрофизических факторов, определяющих интенсивность, динамику миграции и состав комплекса мигрантов. Эту иерархически организованную многоуровневую концепцию следует рассматривать как методологическую основу прогнозирования характеристик покатной миграции в условиях как естественной изменчивости речных систем, так и в зарегулированных реках.

Модификации миграций молоди речных видов рыб в первую очередь происходят вследствие трансформации гидрофизической и морфологической структуры реки, создающей существенно иную биотопическую картину, влияющую на разные стороны жизнедеятельности рыб, включая миграционное поведение. В отличие от реки, в которой условия, определяющие характеристики покатной миграции, меняются постепенно от верховьев к низовьям, в водохранилище формируются экологические барьеры, существенно меняющие эти условия. На первый взгляд, основным барьером служит плотина, резко меняющая условия миграций как вверх, так и вниз по течению. Проведённый нами в данной работе анализ закономерностей и механизмов покатной миграции в условиях водохранилища показал, что роль

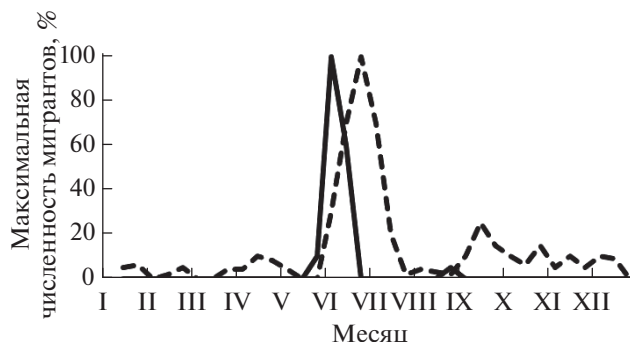


Рис. 5. Сезонная динамика покатной миграции окуня *Perca fluviatilis* (по: Павлов и др., 1981, 1999) в естественном участке русла верхней Волги (—) и через водозабор Ивановской ГЭС (---); различия достоверны (критерий Колмогорова–Смирнова,  $p < 0.01$ ).

водохранилища как экологического барьера не менее важна и разнообразна, чем роль плотины.

Из макрохарактеристик водохранилища как экосистемы, важнейшей частью которой являются потамодромные рыбы, следует выделить морфологическую сложность водоёма и интенсивность водообмена. Морфологическая сложность проявляется в разных масштабах и определяет структуру физической матрицы, которая формирует условия реализации миграционного поведения молоди рыб. В концепции механизмов многоуровневого контроля покатной миграции рыб (Pavlov, 1994; Pavlov, Mikheev, 2017) морфологическая сложность влияет не столько на поведение рыб в миграционном биотопе (потоке воды), влияя на характеристики потока и условия ориентации, сколько на вероятность прекращения миграции при заносе рыб ветровыми течениями в резидентные биотопы. Это существенно увеличивает как продолжительность миграции (возраст мигрирующих рыб), так и снижает количество рыб, достигающих района изъятия стока, где стоковые течения преобладают над ветровыми. Такой механизм работает в масштабе всего водохранилища. Водоохранилища со сложной морфологией, состоящие из извилистой русловой части и системы заливов разного порядка, оси которых расположены под разным углом друг к другу, могут настолько эффективно задерживать мигрирующую молодь речных рыб, что эмиграция через плотину снижается на несколько порядков. Этот эффект морфологической сложности хорошо виден при сравнении миграции молоди из Волгоградского и Ивановского водохранилищ с близкой величиной водообмена (таблица). Самое низкое значение численности эмигрантов получено для Цимлянского водохранилища, что, по-видимому, связано с синергическим эффектом высокой морфологической сложности и низкого водообмена.

Интенсивность водообмена влияет на структуру стоковых течений в водохранилище, на перемещение мигрантов в водохранилище и вынос их за его пределы через водозаборы плотины. Особенно отчётливо это влияние выражено в случае с рыбами, населяющими пелагиаль водохранилищ. В водохранилищах Волги и Камы наблюдалась достоверная отрицательная зависимость между биомассой рыб в пелагиали и интенсивностью водообмена (Pavlov, Vilenkin, 1989). В случае с молодью речных рыб в период покатной миграции связь численности эмигрантов с интенсивностью водообмена может быть не столь чёткой и очевидной. Причиной этого служит влияние другого, по-видимому, более мощного фактора – морфологической сложности водохранилища.

Влияние морфологической сложности на параметры покатной миграции в зарегулированной реке следует рассматривать на двух уровнях: 1) в масштабе всего водохранилища (макромасштаб), где мигранты оказываются в большом объёме слабо структурированной пелагиали и не могут в пределах суточного миграционного цикла регулярно перемещаться между миграционным и резидентным биотопом (в реке мигранты каждый вечер выходят из прибрежного резидентного биотопа в транзитный поток, а до рассвета покидают миграционный биотоп и возвращаются в резидентный); 2) в масштабе микробиотопов (микромасштаб), где мигранты активно используют элементы морфологической неоднородности среды как ориентиры и убежища.

В морфологически простом водохранилище (Волгоградское) мигрантам трудно возвращаться из открытой части водохранилища с выраженным стоковым течением в прибрежье, и они с высокой вероятностью оказываются в приплотинном плёсе, откуда легко могут эмигрировать из водохранилища. В морфологически сложном водохранилище (Цимлянское) слабые стоковые течения в русловой части и в заливах и относительно высокая роль ветровых течений позволяют мигрантам сравнительно легко попадать в резидентные биотопы прибрежья при случайном переносе течениями. В условиях изменчивых ветровых течений искривлённые заливы и русло водохранилищ, подобных Цимлянскому, действуют как “гидравлические ловушки”, удерживающие мигрантов от переноса вниз по течению к плотине. Кроме того, в морфологически сложном водохранилище, насыщенном ориентирами разного масштаба, мигранты гораздо чаще оказываются в биотопах, где заметную роль играет их поведение. Мелкомасштабная морфологическая сложность влияет на локальные условия жизнедеятельности мигрантов в резидентных биотопах, где их большая часть круглосуточно обитает в течение значительной части сезонного миграционного окна. Эти условия зависят от ёмкости резидентных биотопов

(продуктивность и доступность ресурсов) и пригодности биотопов для ориентации и локомоции.

Рассмотренные выше закономерности и механизмы покатной миграции в водохранилищах создают представление о процессах, формирующих условия для эмиграции рыб из водоёма. В первую очередь это аккумуляция рыб в приплотинном плёсе. Параметры миграции через плотину зависят от многих естественных и антропогенных факторов абиотической и биотической природы (Павлов и др., 1999). Зона взаимодействия стоковых течений вблизи плотины с экологической зональностью распределения рыб образует своего рода экологический фильтр, получивший название “экологическая зональность изъятия стока” (Павлов и др., 1999). Этот фильтр в значительной степени формирует структуру той части рыбного населения, которая эмигрирует из водохранилища. Не менее значительным может быть эффект от работы другого экологического фильтра – самого водохранилища, который мы рассматривали в данной статье. Физической основой этого фильтра служит, в первую очередь, его морфологическая сложность. При значительном снижении уровня воды в водохранилище роль морфологической сложности в регулировании покатной миграции может, по-видимому, существенно меняться. Это предположение требует специального изучения.

Как это ни парадоксально на первый взгляд звучит, по условиям реализации миграционного поведения молоди рыб морфологически сложные разветвлённые водохранилища больше похожи на естественные водохранилища условного типа. Ведущую роль в этом, по-видимому, играют эффекты гетерогенности среды разного масштаба, оказывающие существенное влияние как на структуру, так и на биологические взаимодействия в экосистемах (Михеев, 2006; Kovalenko et al., 2012).

Закономерности покатной миграции молоди рыб в реке и в водохранилище существенно различаются, что, по-видимому, связано с радикальным изменением физических условий, в которых реализуется комплекс миграционного поведения (Pelicice et al., 2015). Само поведение молоди рыб, мигрирующих в реке и водохранилище, вероятно, не меняется. В первую очередь это относится к положительной реакции на течение в тёмное время суток, что приводит к ночному максимуму миграционной активности. В зависимости от освещённости рыбы по-разному ведут себя в градиентном потоке. В тёмное время (<30 лк) они выбирают зоны потока с высокой скоростью, а в светлое время (>30 лк) – с низкой (Павлов и др., 2007; Pavlov, Mikheev, 2017). Проведённое исследование даёт основание предполагать, что основную роль в модификации закономерностей покатной миграции

молоди потамодромных рыб при зарегулировании рек играет изменившаяся гидрофизическая и морфологическая структура речной системы. Это положение справедливо как в масштабе всего водохранилища, так и в масштабе локальных биотопов, в которых проходит покатная миграция и эффективно действуют поведенческие механизмы.

У нас пока нет оснований предполагать, что в результате зарегулирования рек у молоди рыб появляются новые элементы поведения, адаптивные в условиях водохранилища. Скорее под влиянием изменившихся условий отбора мы можем ожидать сдвиги в соотношении численности рыб, проявляющих миграционный и резидентный стереотипы (поведенческий полиморфизм), которые наблюдаются в популяциях карповых и лососёвых (*Salmonidae*) рыб в незарегулированных реках (Pavlov, Mikheev, 2017). Проверка этих предположений требует специальных поведенческих и популяционно-генетических исследований в водохранилищах разного возраста, разной морфологической сложности и водообмена.

Молодь анадромных и потамодромных рыб, обитающая в водохранилище, сталкивается с разными миграционными задачами. Первые должны преодолеть оба экологических барьера – водохранилище и плотину – и продолжить миграцию в нижнем бьефе; вторые, совершая локальные перемещения, могут нагуливаться в пределах водохранилища и его притоках до периода размножения. Поэтому меры по сохранению и поддержанию популяций для анадромных рыб должны быть направлены на облегчение миграции молоди через водохранилище и плотину; для речных рыб – на создание благоприятных условий нагула в пределах водохранилища и предотвращения попадания в приплотинные водозаборы (Павлов и др., 1999).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ и сравнение закономерностей покатной миграции в Ивановском, Волгоградском (р. Волга) и Цимлянском (р. Дон) водохранилищах, а также данных о поведении мигрантов указывают на ведущую роль гидрофизических факторов и морфологии водной системы в модификации миграций молоди речных рыб при зарегулировании стока рек. Покатная миграция в водохранилище находится под влиянием двух экологических барьеров/фильтров: 1) само водохранилище, т.е. обширная водная масса с размытыми границами между миграционным и резидентным биотопами; 2) плотина, точнее приплотинный плёс, где стоковое течение, взаимодействуя с разными экологическими зонами, определяет дифференцированную эмиграцию разных групп рыб из водохранилища.

Слабая структурированность и нечёткость границ между резидентным и миграционным биото-

пом удлиняет сроки миграции молоди рыб в водохранилище по сравнению с рекой. Эмиграция молоди рыб из водохранилища представляет собой многоступенчатый экологический процесс, на который влияют не только характеристики взаимодействий в приплотинном плёсе, но и во всём водохранилище. Увеличение морфологической сложности водохранилища замедляет миграцию рыб к плотине и повышает вероятность её прекращения. В результате численность эмигрантов из морфологически сложного и из простого водохранилища может различаться очень значительно. Сравнивая результаты эмиграции за год из трёх водохранилищ сходного размера и со сходными условиями изъятия стока, мы показали, что в макромасштабе ведущую роль играют морфологическая сложность водохранилища и интенсивность водообмена. Мы предполагаем, что морфологическая сложность, действуя в разных масштабах в период покатной миграции на поведение рыб как в миграционном, так и резидентном биотопах, влияет на характеристики миграции в большей степени, чем фактор водообмена. Синергический эффект этих факторов (высокий индекс разветвлённости водохранилища при низком водообмене) может снижать интенсивность эмиграции молоди рыб из водохранилища на несколько порядков. Оценивая роль факторов сложности и водообмена, мы считаем, что они играют очень важную роль в формировании структуры и функционировании обоих экологических барьеров, возникающих при зарегулировании реки. В водохранилище морфологическая сложность всего водоёма и отдельных биотопов прямо или опосредованно влияет на поведение мигрантов не только в миграционном и резидентном биотопах, но, что особенно важно, и в переходной зоне между ними. В водохранилище слабо структурированная переходная зона существенно ограничивает роль поведения в процессе миграции. Интенсивность водообмена может оказывать некоторое влияние на стоковые течения в водохранилище. В функционировании плотины как экологического барьера водообмен, вероятно, играет большую роль, чем в самом водохранилище. Однако и в этом случае морфологическая сложность прилежащих к зоне изъятия стока экологических зон оказывает крайне важное воздействие как на количественные, так и на качественные характеристики покатной миграции. Влияние экологических барьеров на покатную миграцию видов рыб с разной экологией и миграционным поведением требует более детальных исследований.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим М.И. Шатуновского (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания и предложения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-14-

01171П), за исключением раздела “Плотина как экологический барьер”, выполненного по гранту “Закономерности изменения биоразнообразия в антропогенно нарушенных экосистемах” Программы РАН “Биоразнообразия природных систем и биологические ресурсы России”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Костин В.В.* 2014. Экологическая зональность изъятия стока и скат рыб через Цимлянскую ГЭС // Матер. докл. V Всерос. конф. “Поведение рыб”. Кострома: Костром. печат. дом. С. 113–118.
- Михеев В.Н.* 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 199 с.
- Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С.* 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вopr. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 386–395.
- Павлов Д.С.* 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Skorobogatov M.A.* 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.
- Павлов Д.С., Штаф Л.Г.* 1981. Распределение покатной молоди рыб в реоградиентном потоке // Докл. АН СССР. Т. 260. Вып. 2. С. 509–512.
- Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др.* 1981. Покатная миграция молоди рыб в р. Волга и р. Или. М.: Наука, 320 с.
- Павлов Д.С., Михеев В.Н., Василев М.В., Пехливанов Л.З.* 1988. Питание, распределение и миграция молоди рыб из водохранилища “Александр Стамболийски” (НРБ). М.: Наука, 120 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* 1999. Покатные миграции рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 256 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Шмидт П.Ю.* 1947. Миграции рыб. М.: Изд-во АН СССР, 362 с.
- Brönmark C., Hulthen K., Nilsson P.A. et al.* 2014. There and back again: migration in freshwater fishes // Can. J. Zool. V. 92. № 6. P. 467–479. doi 10.1139/cjz-2012-0277
- Corbett B.W., Powles P.M.* 1986. Spawning and larval drift of sympatric walleyes and white suckers in an Ontario stream // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 115. № 1. P. 41–46. doi 10.1577/1548-8659(1986)115<41:Saldo>2.0.Co;2
- Fuiman L.A., Cowan J.H., Jr.* 2003. Behaviour and recruitment success in fish larvae: repeatability and covariation of survival skills // Ecology. V. 84. № 1. P. 53–67.
- Harden Jones F.R.* 1968. Fish migration. N.Y.: St. Martin's Press, 325 p.
- Humphries P.* 2005. Spawning time and early life history of Murray cod, *Maccullochella peelii* (Mitchell) in an Australian river // Environ. Biol. Fish. V. 72. № 4. P. 393–407. doi 10.1007/s10641-004-2596-z
- Janac M., Slapansky L., Valova Z., Jurajda P.* 2013. Downstream drift of round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in their non-native area // Ecol. Freshw. Fish. V. 22. P. 430–438. doi 10.1111/Eff.12037
- Kovalenko K.E., Thomaz S.M., Warfe D.M.* 2012. Habitat complexity: approaches and future directions // Hydrobiologia. V. 685. P. 1–17. doi 10.1007/s10750-011-0974-z
- Larinier M.* 2002. Fishways: general considerations // Bull. Fr. Pêche Piscic. V. 364. P. 21–77.
- Lechner A., Keckeis H., Schludermann E. et al.* 2014. Hydraulic forces impact larval fish drift in the free flowing section of a large European river // Ecohydrology. V. 7. P. 648–658. doi 10.1002/Eco.1386
- Lechner A., Keckeis H., Humphries P.* 2016. Patterns and processes in the drift of early developmental stages of fish in rivers: a review // Rev. Fish Biol. Fish. V. 26. P. 471–489. doi 10.1007/s11160-016-9437-y
- Lechner A., Keckeis H., Glas M. et al.* 2017. The influence of discharge, current speed and development on the downstream dispersal of larval nase (*Chondrostoma nasus*) in the River Danube // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 75. № 2. P. 247–259. doi 10.1139/cjfas-2016-0340
- Noonan M.J., Grant J.W.A., Jackson C.D.* 2012. A quantitative assessment of fish passage efficiency // Fish Fisheries. V. 13. P. 450–464.
- Northcote T.G.* 1984. Mechanisms of fish migration in rivers // Mechanisms of migration in fishes / Ed. Neil W.H. N.Y.; London: Plenum Press. P. 317–355.
- Pavlov D.S.* 1989. Structures assisting the migration of non-salmonid fish: USSR // FAO Fish. Tech. Pap. № 308. 97 p.
- Pavlov D.S.* 1994. The downstream migration of young fishes in rivers: mechanisms and distribution // Folia Zool. V. 43. P. 193–208.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N.* 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 74. № 8. P. 1312–1323. doi 10.1139/cjfas-2016-0298
- Pavlov D.S., Vilenkin B.Ya.* 1989. Present state of the environment, biota, and fisheries of the Volga River // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 106. P. 504–514.
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Skorobogatov M.A.* 2000. The effects of flow turbulence on the behavior and distribution of fish // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 2. P. 232–261.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N., Lupandin A.I., Skorobogatov M.A.* 2008. Ecological and behavioural influences on juvenile fish migrations in regulated rivers: a review of experimental and field studies // Hydrobiologia. V. 609. P. 125–138. doi 10.1007/s10750-008-9396-y
- Pelicice F.M., Pompeu P.S., Agostinho A.A.* 2015. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish // Fish Fisheries. V. 16. № 4. P. 697–715. doi 10.1111/faf.12089
- Roberts J.H., Angermeier P.L., Hallerman E.M.* 2013. Distance, dams and drift: what structures populations of an endangered, benthic stream fish? // Freshwat. Biol. V. 58. P. 2050–2064. doi 10.1111/Fwb.12190
- Schludermann E., Trithart M., Humphries P., Keckeis H.* 2012. Dispersal and retention of larval fish in a potential nursery habitat of a large temperate river: an experimental study // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 69. № 8. P. 1302–1315. doi 10.1139/f2012-061
- Wolter C., Sukhodolov A.* 2008. Random displacement versus habitat choice of fish larvae in rivers // River Res. Appl. V. 24. P. 661–672. doi 10.1002/Rra.1146

## О ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ РОССИИ

© 2019 г. Н. В. Гордеева<sup>1,2,\*</sup>, А. В. Мишин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики РАН – ИОГЕН, Москва, Россия

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

\*E-mail: ribka04@mail.ru

Поступила в редакцию 12.03.2018 г.

После доработки 23.05.2018 г.

Принята в печать 03.07.2018 г.

Приводятся данные о генетической изменчивости сайки *Boreogadus saida*, оценённой с помощью семи микросателлитных локусов в четырёх выборках, собранных в 2014 и 2017 гг. в морях Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском. Между выборками выявлены слабые, но в большинстве своём статистически достоверные различия. Оценки пространственной генетической дифференциации у сайки арктических морей России (в среднем 0.4% общей генетической изменчивости), сходные с таковыми на остальной части её панарктического ареала, оказываются наименьшими среди родственных видов тресковых рыб. В то же время у сайки отмечается существенная темпоральная изменчивость. Обсуждаются причины слабой пространственной дивергенции сайки и перспективы дальнейших популяционно-генетических исследований.

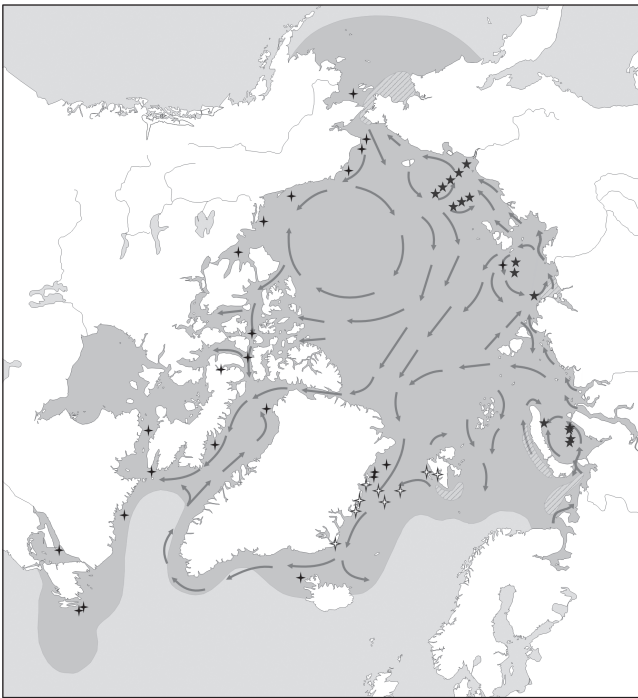
**Ключевые слова:** сайка *Boreogadus saida*, микросателлиты, генетическая изменчивость, популяция.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020073

Сайка *Boreogadus saida* – холодолюбивый вид тресковых рыб (Gadidae) с обширным панарктическим ареалом; встречается как в прибрежных водах, фьордовых заливах, шельфовых зонах, так и над континентальным склоном и в центральных районах Арктического бассейна, покрытых паковым льдом (рис. 1) (Москаленко, 1964; Парин и др., 2014; Mecklenburg, Steinke, 2015; David et al., 2016). Эта небольшая короткоцикловая рыба может образовывать скопления огромной численности плотностью до 307 экз/м<sup>3</sup> (Welch et al., 1992; Crawford, Jorgenson, 1996; Benoit et al., 2008; Антонов и др., 2016; David et al., 2016). Сайку относят к криопелагическим видам, жизненный цикл которых тесно связан со льдом; он служит нерестовым биотопом и убежищем для личинок и молоди, а ассоциированная со льдом фауна беспозвоночных составляет основу питания последних (Craig et al., 1982; Lønne, Gulliksen, 1989; Graham, Нор, 1995; Боркин, 2013). Благодаря присутствию в крови особых гликопротеинов – антифризов – сайка способна переносить отрицательные значения температуры (Osuga, Feeneey, 1978). Этот вид не является важным объектом промысла, но из-за численного доминирования и широкого распространения считается ключевым компонентом относительно простых пелагических экосистем шельфовых и центральных регионов Арктиче-

ского бассейна (Нор, Gjøsæter, 2013; Антонов и др., 2016), обеспечивая передачу до 75% энергии между планктоном и хищниками более высокого ранга – морскими млекопитающими и птицами (Bradstreet et al., 1986; Welch et al., 1992; Нор, Gjøsæter, 2013).

Этот довольно специализированный вид в случае ослабления ледового режима может быть быстро замещён бореальными или субарктическими видами из Атлантики или Тихого океана. Потепление климата сопровождается отступлением полярного фронта и сокращением площади ледовых полей, вследствие этого границы распространения сайки смещаются дальше к северу (Mueter et al., 2016). Эта тенденция может угрожать благополучию вида, поскольку размножение сайки происходит преимущественно ближе к краям ареала, на арктическом шельфе (David et al., 2016). Снижение численности сайки происходит обычно на фоне возрастания более успешно конкурирующих за пищевые ресурсы видов – мойвы *Mallotus villosus*, песчанки *Ammodytes hexapterus* (Gaston et al., 2003; Нор, Gjøsæter, 2013; Falardeau et al., 2014; McNicholl et al., 2016), и хищников – более крупных представителей тресковых рыб – атлантической трески *Gadus morhua* и пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Боркин, Журавлева, 1995; Renaud et al., 2012). Из-за чувствительности к температурному



**Рис. 1.** Географическое положение выборок сайки *Boreogadus saida*, исследованных в настоящей работе (★) и в работах других авторов: (+) – Nelson, Bouchard, 2013; (+) – (Madsen et al., 2016; (■) – ареал сайки, (▨) – положение основных мест нереста (по: Fevolden, Christiansen, 1997); (→) – схема течений в арктическом регионе.

режиму этот вид может служить индикатором состояния арктических ихтиоценов, а также перестроек пищевых цепей в арктических и субарктических экосистемах в условиях глобальных климатических сдвигов (Нор, Gjørseter, 2013; Mueter et al., 2016). Для долгосрочного широкомасштабного мониторинга помимо сведений о биологии, распределении, питании, росте и размножении необходимы подробные исследования внутривидовой структуры, границ и генетических характеристик её компонентов. Генетическая изменчивость и популяционная структура сайки исследована недостаточно подробно, особенно на российской части ареала (Nelson, Bouchard, 2013; Mecklenburg, Steinke, 2015). Судя по накопленным к настоящему времени данным, внутри своего обширного ареала сайка демонстрирует невысокую генетическую изменчивость. Первые работы с использованием биохимического полиморфизма в малоизменчивых кодирующих белки генах (Fevolden, Christiansen, 1997) и RAPD-маркеров (Fevolden et al., 1999) не обнаружили у сайки Северной Атлантики различий популяционного уровня. Таким же безуспешным оказался анализ коротких фрагментов мтДНК, хотя и помог выявить в выборках из гренландских вод две филогенетические линии (Pálsson et al., 2009). В недавней работе с по-

мощью ДНК-баркодинга, основанного на изменчивости фрагмента *cox1* мтДНК, показано отсутствие различий на более крупной географической шкале (Mecklenburg, Steinke, 2015). Исследование изменчивости высокополиморфных ядерных микросателлитных локусов свидетельствует о небольшой, но достоверной региональной подразделённости на значительной части ареала (рис. 1) (Nelson, Bouchard, 2013). Выявлены также значимые различия между сайкой из фьордовых заливов Северо-Восточной Гренландии и Шпицбергена в сравнении с выборками с шельфа Гренландского моря (Madsen et al., 2016), которые могли возникнуть в результате изоляции популяций после реколонизации отдельных фьордов в течение последнего ледникового минимума.

Цель настоящего исследования – с помощью информативных микросателлитных маркеров проанализировать генетическую изменчивость и дифференциацию выборок сайки, собранных в 2014 и 2017 гг. в трёх арктических морях России, расширив тем самым географию популяционно-генетических исследований этого вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования сайки собран в 129-м рейсе НИС “Профессор Штокман” (2014 г.) и 69-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” (2017 г.). Положение станций и число отловленных рыб приведены на рис. 1 и в табл. 1. Всего обследовано 288 экз., объединённых в четыре выборки – из Карского моря (2014 и 2017 гг.), моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря.

Тотальную ДНК выделяли из фрагментов кожи и белых мышц с помощью коммерческого набора Diatom Prep100 (ООО “Лаборатория Изоген”, Россия). Анализировали изменчивость семи микросателлитных локусов, один из которых содержит динуклеотидный повтор, два – тринуклеотидные, остальные тетрануклеотидные (табл. 2). При выборе локусов руководствовались наибольшими оценками полиморфизма и соответствием распределения генотипов равновесному соотношению Харди–Вайнберга, приведёнными в работе Нельсона с соавторами (Nelson et al., 2013). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили по следующей схеме: предварительное плавление ДНК при 94°C в течение 4 мин, далее 7 циклов: плавление – 94°C, 1 мин, отжиг праймеров – 30 с, синтез ДНК – 72°C, 30 с; 25 циклов: плавление – 94°C, 30 с, отжиг праймеров – 20 с, синтез ДНК – 72°C, 15 с; окончательная достройка цепей – 72°C, 7 мин.

Полученную матрицу мультилокусных генотипов тестировали на наличие нуль-аллелей и ошибок считывания в программе MICRO-CHECKER version 2.2.3 (van Oosterhout et al.,

**Таблица 1.** Координаты станций и объём выборок (*n*) сайки *Boreogadus saida*, использованных для анализа генетической изменчивости

Море	Станция	Координаты		Дата лова	Орудие лова	<i>n</i> , экз.
		с.ш.	в.д.			
Карское	64	72°31.98′	64°57.30′	28.09.2014	Сеть Бонго	8
	65	72°31.98′	64°12.36′	28.09.2014	То же	12
	78	72°57.48′	67°04.50′	30.09.2014	»	24
	80	73°05.40′	66°48.96′	30.09.2014	»	4
	5649	75°25.8′	64°20.12′	26.09.2017	РТАКСА	101
Лаптевых	5590	77°10.71′	114°41.33′	30.08.2017	Сеть Бонго	32
	5592	75°49.82′	130°26.16′	02.09.2017	То же	32
	5624	76°50.0′	126°40.0′	15.09.2017	»	32
Восточно-Сибирское	5604	74°04.54′	158°21.15′	06.09.2017	»	1
	5605	74°52.35′	160°09.29′	06.09.2017	»	3
	5606	75°38.86′	161°59.80′	07.09.2017	»	2
	5612	74°23.26′	168°08.72′	08.09.2017	РТАКСА	5
	5613	73°20.01′	166°47.90′	08.09.2017	Сеть Бонго	18
	5615	72°20.83′	165°26.34′	08.09.2017	То же	8
	5617	71°21.61′	164°19.21′	09.09.2017	»	1
	5619	70°26.66′	165°05.54′	09.09.2017	»	5

**Таблица 2.** Характеристики микросателлитных локусов, использованных для анализа генетической изменчивости сайки *Boreogadus saida* из трёх арктических морей России

Локус	Мотив	<i>T</i> , °C	$H_O/H_E$	<i>A</i>	$F_{ST}$	Источник информации
<i>Bsa6</i>	CA	53	0.641/0.672	16	0.004	Nelson et al., 2013
<i>Bsa14</i>	GATA	55	0.605/0.603	10	0.001	Тот же
<i>Bsa60</i>	TGAA	55	0.716/0.724	8	0.012*	»
<i>Bsa101</i>	GATA	55	0.756/0.770	9	0.002	»
<i>GmoC18</i>	ACA	56	0.875/0.906	17	0	Stenvik et al., 2006
<i>GmoC102</i>	TCA	55	0.857/0.874	15	0.009*	Delghandi et al., 2008
<i>Tch14</i>	GAA	55	0.930/0.936	26	0.001	O'Reilly et al., 2000

Примечание. *T* – температура отжига праймеров, *A* – число аллелей,  $H_O/H_E$  – наблюдаемая/ожидаемая гетерозиготность,  $F_{ST}$  – оценка дифференциации выборок; \* уровень значимости оценок  $F_{ST} - p < 0.01$ .

2004). Показатели генетического разнообразия в выборках (наблюдаемой ( $H_O$ ) и ожидаемой ( $H_E$ ) гетерозиготности (генного разнообразия)), среднего числа аллелей на локус (*A*), числа аллелей ( $\hat{A}$ ) и числа приватных (уникальных) аллелей на локус (*Apr*), скорректированных по минимальному размеру выборки, а также коэффициент инбридинга ( $F_{IS}$ ) получали с помощью программ FSTAT 2.9.3.2 (Goudet, 2001) и HP-gare (Kalinowski, 2005). Различия между выборками по показателям генетического разнообразия оценивали с помощью непараметрического анализа дисперсии Фридмана (Friedman ANOVA) в программе Statistica 8.0 (StatSoft Inc., США). Проверку соответствия генотипических частот в выборках равновесному

соотношению Харди–Вайнберга, а также проверке неравновесия по сцеплению между всеми парами локусов проводили в программе GENEPOP 4 (Raymond, Rousset, 1995); уровень значимости скорректирован для множественных тестов. Значимость различий между выборками в аллельных и генотипических частотах по каждому локусу оценивали также в GENEPOP с помощью комбинированного теста Фишера, имеющего наибольшую статистическую мощность при анализе данных об изменчивости микросателлитных маркеров (Ryman et al., 2006). Для определения статистической мощности теста Фишера с имеющимся набором микросателлитных локусов и с данной численностью выборок были проведены симуляции в программе



Таблица 3. Показатели генетического разнообразия в выборках сайки *Boreogadus saida*

Выборка	$\hat{A}$	$Apr$	$F_{IS}$	Среднее $H_O/H_E$	$H_O/H_E$							
					<i>Bsa6</i>	<i>Bsa14</i>	<i>Bsa60</i>	<i>Bsa101</i>	<i>GmoC18</i>	<i>GmoC102</i>	<i>Tch14</i>	
Карское море:												
2014 г.	10.2	0.6	0.0036	0.766/0.753	0.770/0.755	0.483/0.476	0.694/0.683	0.768/0.754	0.880/0.866	0.854/0.841	0.913/0.899	
2017 г.	10.7	0.8	0.0121	0.785/0.781	0.670/0.666	0.603/0.600	0.761/0.756	0.771/0.767	0.906/0.900	0.854/0.848	0.933/0.927	
Море Лаптевых	10.8	0.4	0.0154	0.782/0.778	0.649/0.645	0.620/0.617	0.732/0.728	0.758/0.754	0.904/0.898	0.876/0.871	0.937/0.932	
Восточно-Сибирское море	10.5	0.4	0.0282	0.786/0.776	0.712/0.702	0.592/0.584	0.670/0.663	0.795/0.784	0.908/0.894	0.896/0.883	0.933/0.920	

Примечание.  $\hat{A}$  и  $Apr$  – число аллелей и число приватных (уникальных) аллелей на locus, скорректированное по минимальному размеру выборки;  $F_{IS}$  – коэффициент инбридинга; ост. обозначения см. в табл. 2.

POWSIM 4.0 (Ryman, Palm, 2006). Для каждой симуляции определяли долю значимых ( $p < 0.05$ ) тестов при разных  $F_{ST}$  (0.001, 0.005 и 0.010) на основе 1000 повторов. Значимость парных и глобальной оценок дифференциации  $F_{ST}$  (Weir, Cockerham, 1984) между выборками тестировали методом “складного ножа” в FSTAT с помощью 500 пермутаций. Степень генетических различий между выборками представлена графически с помощью результатов многомерного факторного анализа матрицы индивидуальных мультилокусных генотипов в программе GENETIX (Belkhir et al., 2004). Уровень генетической миграции оценивали с помощью метода приватных аллелей (Barton, Slatkin, 1986) в GENEPOP.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Проверка матрицы полученных генотипов в программе MICROCHECKER не обнаружила признаков присутствия нуль-аллелей или ошибок считывания ни в одном из локусов. Проверка неравновесия по сцеплению между локусами обнаружила отклонение только в четырёх парных тестах из 84, что ниже статистически значимого 5%-ного порога достоверности. Тесты на соответствие распределения генотипов в выборках равновесному соотношению Харди–Вайнберга не выявили достоверных различий после коррекции уровня значимости для множественных тестов (28 тестов;  $\alpha'_{0.05} = 0.002$ ). Статистически значимые различия между выборками по показателям генетической изменчивости по каждому локусу и их средним значениям (табл. 3) не обнаружены (результаты Friedman ANOVA ( $n = 7$ ,  $df = 3$ ) для  $\hat{A}$ :  $\chi^2 = 1.45$ ,  $p = 0.692$ ;  $Apr$ :  $\chi^2 = 3.0$ ,  $p = 0.391$ ;  $H_O$ :  $\chi^2 = 3.22$ ,  $p = 0.359$ ;  $H_E$ :  $\chi^2 = 4.57$ ,  $p = 0.207$ ), хотя число уникальных аллелей в Карском море несколько выше, чем в двух других морях.

В результате симуляционного анализа мощности комбинированного теста Фишера для детекции генетических различий в программе POWSIM были получены оценки 0.310 ( $F_{ST} = 0.001$ ), 0.998 ( $F_{ST} = 0.005$ ) и 1.000 ( $F_{ST} = 0.010$ ). Таким образом, объём обследованных выборок и число примененных локусов можно считать достаточными для того, чтобы выявить даже самую слабую генетическую структуру. Уровень значимости  $\alpha$ , которым оценивается вероятность обнаружить значимую генетическую дифференциацию в случае, когда реальная оценка  $F_{ST} = 0$ , соответствовал 5% во всех симуляциях.

Достоверность различий в аллельных частотах после коррекции уровня значимости для множественных тестов (42 парных теста;  $\alpha'_{0.05} = 0.0012$ ) сохранилась только по локусу *GmoC102* между выборками Карского моря 2014 и 2017 гг. и между последней выборкой и выборкой из Восточно-Сибирского моря. Комбинированные тесты Фишера показали, тем не менее, достоверные различия аллельных частот между всеми выборками, за исключением пары выборок из моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. Генотипические частоты не различались значимо между выборками из моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря и выборкой из последнего и Карского моря 2014 г.

Парные оценки дифференциации  $F_{ST}$  между выборками сильно варьировали (табл. 4). Средняя оценка пространственной дифференциации  $F_{ST}$  (между выборками из трёх морей) оказалась небольшой – всего 0.004, но также статистически достоверной. Наибольшую разрешающую способность для дифференциации популяций показали только два маркера из нашего набора – *Bsa60* и *GmoC102* (табл. 2).

Небольшие различия между популяциями подтверждаются результатами многомерного анализа матрицы мультилокусных генотипов, которые приведены на рис. 2. Очевидно значительное перекры-

**Таблица 4.** Межвыборочные оценки генетической дифференциации у сайки *Boreogadus saida*

Выборка	Карское море 2017 г.	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море
Карское море 2014 г.	<b>0.0109</b>	<b>0.0036</b>	0
Карское море 2017 г.		<b>0.0019</b>	<b>0.0099</b>
Море Лаптевых			<b>0.0022</b>

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые оценки ( $p < 0.05$ ).

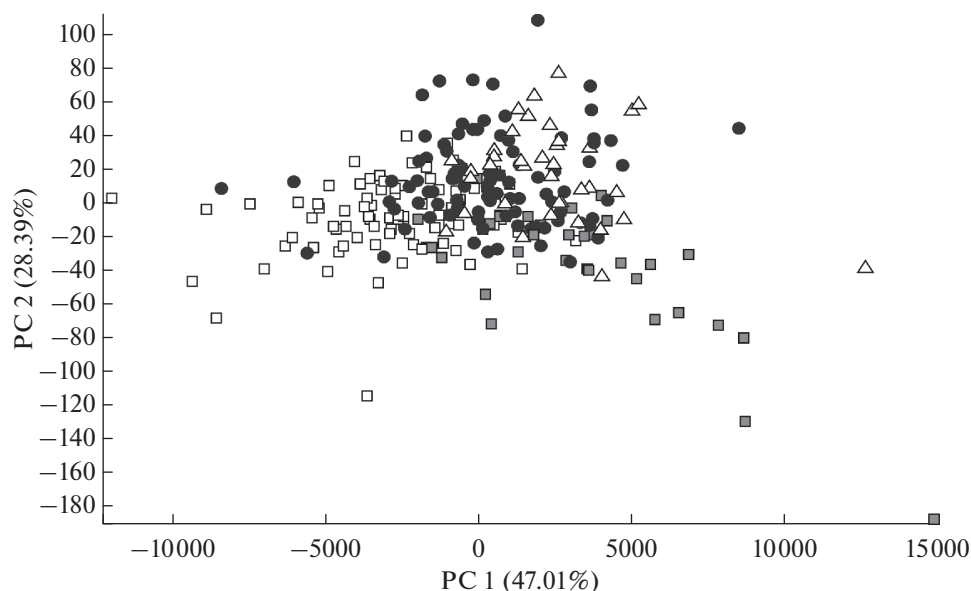
вание пулов индивидуальных генотипов из обследованных выборок. Согласно оценкам, полученным с помощью метода приватных аллелей, в выборках 2017 г. величина генетической миграции после коррекции по размеру выборки составила не менее 12.3 особей, а доля мигрантов равна 0.34. Если исключить сильно отличающуюся выборку 2014 г., корреляция между генетическими ( $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ ) и географическими расстояниями сайки из трёх арктических морей в тесте Мантела оказывается очень высокой, хотя и недостоверной из-за малого числа наблюдений ( $r = 0.883$ ,  $p = 0.311$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Генетические различия по микросателлитным маркерам между выборками сайки из трёх арктических морей России оказались очень небольшими, хотя и статистически значимыми. Полученная величина пространственной генетической дифференциации (в терминах  $F_{ST} = 0.004$ ) соответствует оценкам, наблюдаемым на сравнимой географической шкале в работе Нельсона и Бу-

шар (Nelson, Bouchard, 2013): например, между выборками из моря Бофорта и восточного побережья Гренландии ( $F_{ST} = 0.0039$ ). В этой работе, охватывающей значительную часть ареала (рис. 1), глобальная оценка  $F_{ST}$  равняется 0.01, а межвыборочные оценки варьируют на внутри- и межрегиональном уровнях в пределах от 0 до 0.0127; большая их часть статистически недостоверна (т.е. не отличается значимо от нуля). В атлантическом секторе (у северо-восточного побережья Гренландии и у Шпицбергена) вычисленные по микросателлитным маркерам оценки  $F_{ST}$  варьируют в гораздо большем диапазоне – 0.008–0.032 (Madsen et al., 2016), а между группами выборок с шельфа и из фьордов равняется 0.016. Так же, как и в работе Нельсона и Бушар (Nelson, Bouchard, 2013), в нашем исследовании проявляется тенденция к возрастанию генетических различий с географическими расстояниями между выборками (так называемый эффект изоляции расстоянием).

Низкие оценки пространственной дифференциации ожидаемы у видов с потенциально высокой интенсивностью генетического обмена, например, у морских рыб, которые обитают в среде,



**Рис. 2.** Результаты анализа главных компонент изменчивости матрицы мультилокусных генотипов по семи микросателлитным локусам сайки *Boreogadus saida*. Выборки: (■) – Карское море 2014 г., (□) – Карское море 2017 г., (●) – море Лаптевых, (△) – Восточно-Сибирское море; каждый символ соответствует индивидуальному генотипу.

где отсутствуют физические барьеры для миграции либо на ранних стадиях развития, либо на протяжении всего жизненного цикла (Ward et al., 1994). Но и среди экологически и эволюционно близких видов подсемейства *Gadinae* сайка, по всей видимости, отличается наименьшими оценками генетической дифференциации. Например, у атлантической трески средняя межвыборочная  $F_{ST} = 0.03$ , а наибольшее её значение (0.11) наблюдается между подвидами (географическими расами) (O'Leary et al., 2007). Сходные с полученными нами оценки отмечаются на локальной шкале, например: между выборками у побережья Норвегии  $F_{ST} = 0.0023$  (Knutsen et al., 2003), Ньюфаундленда – 0.0039–0.0053 (Ruzzante et al., 2001) и Исландии – 0.0030 (Pampoulie et al., 2006). У тихоокеанской трески *G. macrocephalus* на её ареале в Северной Пацифике и сопредельных морях усреднённая  $F_{ST}$  составляет 0.028 (Canino et al., 2010). Только у минтая *Theragra chalcogramma* (в цитируемой работе – *Gadus chalcogrammus*) значения  $F_{ST}$  приближаются к таковым у сайки и оказываются  $< 0.008$  (O'Reilly et al., 2004).

Причины пространственной генетической гомогенности морских видов уже неоднократно обсуждались: среди них интенсивная миграция в отсутствие физических барьеров, недавнее расселение по ареалу в послеледниковье и небольшой возраст популяций, их большая численность и отсутствие в демографической истории “бутылочных горлышек” (Ward et al., 1994; Pogson et al., 2001; Pálsson et al., 2009). В первую очередь, слабая пространственная дивергенция предполагает генетический обмен между удалёнными друг от друга популяциями, который у сайки может достигаться за счёт пассивного рассеяния по всему обширному панарктическому ареалу благодаря некоторым особенностям экологии и жизненного цикла. Ранние этапы развития в сравнении с другими тресковыми у сайки, выметывающей икру под лёд, более растянуты (Craig et al., 1982; Bradstreet et al., 1986; Graham, Нор, 1995), и всё это время икра и личинки перемещаются вместе с дрейфующими льдами: например, в море Бофорта дрейф вдоль Аляски в сторону Чукотского моря может занять около 4–5 мес. (Мельников, Чернова, 2013). В дальнейшем молодые особи могут продолжить свой путь и, следуя генеральной циркуляции льда (рис. 1), пересечь центральную часть Арктического бассейна и уже к наступлению половой зрелости, т.е. через 3–4 года, пополнить нерестовую часть популяции Северной Атлантики у Гренландии и Шпицбергена (Мельников, Чернова, 2013; David et al., 2016). Таким образом, трансарктическая миграция может занять всего лишь одно поколение. Миграции к местам размножения на шельфы также происходят вместе со льдами антициклонического кругово-

рота Бофорта, полный оборот в котором занимает от 4 до 10 лет (Мельников, Чернова, 2013).

Однако слабая межпопуляционная дифференциация по селективно нейтральным молекулярным маркерам необязательно имеет причиной интенсивный обмен генами, а может быть связана с недавним обособлением популяций, особенно если они имеют большую эффективную численность, которая замедляет достижение равновесия дрейф–миграция и максимальных оценок  $F_{ST}$  (Crow, Aoki, 1984). Учитывая, что современный ареал сайки полностью освободился от ледниковой толщи относительно поздно, а численность её популяций очень велика, не удивительно, что по нейтральным микросателлитам оценки  $F_{ST}$  у неё оказываются ближе к 0, чем у остальных тресковых видов, а значимые оценки регистрируются только на самой крупной географической шкале. Исходя из этого, к интерпретации наблюдаемой пространственной генетической гомогенности по нейтральным маркерам следует относиться внимательно, в особенности если на ареале наблюдается экологическая и морфологическая неоднородность, противоречащая гипотезе о высоком уровне межпопуляционного обмена (Carvalho, Pitcher, 1995). Лучшим решением для уточнения масштаба миграции будет поиск популяционно-генетического маркера, непосредственно связанного с адаптивными морфофизиологическими характеристиками и, следовательно, испытывающего сильное давление отбора (Andre et al., 2010; Гордеева, 2012). У тресковых рыб таким эффективно идентифицирующим популяции маркером, по которому показан положительный (разнообразящий) отбор, является последовательность гена пантофизина (*PanI*); индексы  $F_{ST}$  по этому локусу намного превышают оценки по нейтральным маркерам (Canino, Bentzen, 2004; Pogson, Mesa, 2004; Canino et al., 2005). Изменчивость *PanI* в популяциях атлантической трески связана с занимаемыми биотопами – фьордовыми и океаническими (Pogson, Fevolden, 2003; Pampoulie et al., 2011), а у минтая – со среднегодовой температурой воды (Canino et al., 2005).

Нельзя исключать, что морфоэкологическая дифференциация, которая наряду с родственными видами тресковых рыб свойственна и сайке, хотя, возможно, в меньшей степени, служит основой для репродуктивной изоляции популяций, не обнаруженной пока в популяционно-генетических исследованиях. Например, в российском секторе арктической акватории выделяют две формы сайки, различающиеся по времени созревания, форме тела и окраске личинок и взрослых рыб – прибрежную и океаническую; последняя совершает продолжительные миграции, связана в своём распространении со льдами и доходит до самых высоких широт (Москаленко, 1964). На

остальной части ареала также отмечались различия в темпах роста (Falk-Petersen et al., 1986) и внешней морфологии (Световидов, 1948). В арктических морях период вылупления личинок сайки проявляет связь с температурой и солёностью приповерхностного подлёдного слоя воды: в районах, подверженных сильному влиянию речного стока (сибирские моря, Гудзон, море Бофорта), высокая температура поверхностного слоя воды ускоряет эмбриональное развитие и способствует раннему вылуплению личинок – уже в январе, тогда как в отсутствие речного стока первые генерации личинок появляются только с прогревом верхнего слоя воды в мае–июле (Bouchard, Fortier, 2011).

Требует дополнительного рассмотрения причина значительных различий между выборками, взятыми всего лишь в 270 км друг от друга, но в разные годы в Карском море (в материковом прибрежье в 2014 г. и возле Новой Земли в 2017 г.), которые оказались на порядок выше, чем между выборками, взятыми в ходе одной экспедиции из разных морей. Интересно, что в предыдущих работах также были сделаны подобные наблюдения. В частности, различия в частотах гаплотипов *cut b* мтДНК между выборками, взятыми в море Бофорта на примыкающих друг к другу полигонах в 2008 и 2011 гг., значимо отличалась от нуля ( $F_{ST} = 0.023$ ), в отличие от различий между выборками из моря Бофорта, Чукотского моря и зал. Св. Лаврентия (Talbot et al., 2014). Также стоит отметить, что наибольшие различия обнаруживаются между выборками, взятыми в разные годы, в уже упоминавшихся работах (Nelson, Bouchard, 2013; Madsen et al., 2016). Сходным образом намного большая компонента временной изменчивости относительно пространственной (0.55 против 0.09%) показана у минтая (O'Reilly et al., 2004). Как предполагают авторы, значительные межгодовые различия в частотах аллелей обусловлены случайными факторами (дрейфом генов) из-за очень низкой генетически эффективной численности по отношению к ценовой (различия оцениваются в тысячи–сотни тысяч раз), что, вероятнее всего, связано с большой varianсой репродуктивного успеха. Такие же генетико-демографические процессы могут иметь место в популяциях сайки, для которой отмечаются резкие, порой критические колебания численности (Ajiad et al., 2011).

Таким образом, у сайки арктических морей России найдены очень низкие, хотя и по большей части достоверно отличающиеся от нуля, оценки пространственной генетической дифференциации по нейтральным микросателлитным маркерам. Значительная генетическая гомогенность может быть обусловлена интенсивной миграцией, однако масштаб реального генетического обмена нужно уточнить с помощью сравнения изменчиво-

сти селективно-нейтральных маркеров и локусов под сильным положительным отбором. Также в задачи будущих исследований входит определение величины временной изменчивости относительно пространственной с помощью серий повторно взятых выборок.

Экспедиционные работы и лабораторный анализ проведены в рамках проекта Российского научного фонда № 14-50-00095 и темы государственного задания № 0149-2014-0050; первичная обработка материала и видовая идентификация – на средства гранта РФФИ № 16-04-00380.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов Н.П., Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. и др. 2016. Сайка *Boreogadus saida* (Gadiformes, Gadidae) как ключевой вид и потенциальный объект рыбного промысла в Карском море // Вопр. рыболовства. Т. 17. № 2. С. 203–212.
- Боркин И.В. 2013. Особенности питания личинок сайки *Boreogadus saida*, (Lepeschin, 1774) в связи с их распределением на востоке Баренцева моря // Вестн. КамчатГТУ. № 25. С. 35–41.
- Боркин И.В., Журавлева Н.Г. 1995. Ихтиопланктон прибрежных вод // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 100–121.
- Гордеева Н.В. 2012. Высокие оценки дифференциации популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по локусу главного комплекса гистосовместимости МНС I-A1 поддерживают гипотезу “локальных стад” // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 72–81.
- Мельников И.А., Чернова Н.В. 2013. Характеристика подлёдных скоплений сайки *Boreogadus saida* (Gadidae) в центральном арктическом бассейне // Там же. Т. 53. № 1. С. 22–30.
- Москаленко Б.К. 1964. О биологии полярной трески (сайки) (*Boreogadus saida*, Lepeschin, 1774) // Там же. Т. 4. Вып. 3. С. 433–443.
- Световидов А.Н. 1948. Фауна СССР. Рыбы. Трескообразные. Т. IX. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 185 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Ajiad A., Oganin I.A., Gjosæter H. 2011. Polar cod // The Barents Sea: ecosystem, resources, management: half a century of Russian-Norwegian Cooperation. Trondheim, Norway: Tapir Acad. Press. P. 315–329.
- Andre C., Larsson L.C., Laikre L. et al. 2010. Detecting population structure in a high gene-flow species, Atlantic herring (*Clupea harengus*): direct, simultaneous evaluation of neutral vs putatively selected loci // Heredity. V. 106. № 2. P. 270–280. doi 10.1038/hdy.2010.71
- Barton N.H., Slatkin M. 1986. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided populations // Ibid. V. 56. P. 409–415.
- Belkhir K., Borsa P., Chikhi L. et al. 2004. GENETIX, logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. France, Montpellier: Univ. Montpellier II. (<http://www.univ-montp2.fr/~genetix/genetix/genetix.htm>)

- Benoit D., Simard Y., Fortier L. 2008. Hydroacoustic detection of large winter aggregations of Arctic cod (*Boreogadus saida*) at depth in ice-covered Franklin Bay (Beaufort Sea) // J. Geophys. Res. V. 113. C06S90. doi 10.1029/2007JC004276
- Bouchard C., Fortier L. 2011. Circum-arctic comparison of the hatching season of polar cod *Boreogadus saida*: a test of the freshwater winter refuge hypothesis // Progr. Oceanogr. V. 90. № 1. P. 105–116. doi 10.1016/j.pocean.2011.02.008
- Bradstreet M.S.W., Finley K.J., Sekerak A.D. et al. 1986. Aspects of the feeding biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and its importance in Arctic marine food chains // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 1491. 193 p.
- Canino M.F., Bentzen P. 2004. Evidence for positive selection at the pantophysin (*Pan1*) locus in walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // Mol. Biol. Evol. V. 21. P. 1391–1400.
- Canino M.F., O'Reilly R.T., Hauser L., Bentzen P. 2005. Genetic differentiation in walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in response to selection at the pantophysin (*Pan1*) locus // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. P. 2519–2529.
- Canino M.F., Spies I.B., Cunningham K.M. et al. 2010. Multiple ice-age refugia in Pacific cod, *Gadus macrocephalus* // Mol. Ecol. V. 19. P. 4339–4351. doi 10.1111/j.1365-294X.2010.04815.x
- Carvalho G.R., Pitcher T.J. (eds.). 1995. Molecular genetics in fisheries. London: Chapman & Hall, 142 p. doi 10.1007/978-94-011-1218-5
- Craig P.C., Griffiths W.B., Haldorson L., McElderry H. 1982. Ecological studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea coastal waters // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. P. 395–406.
- Crawford R.E., Jorgenson J.K. 1996. Quantitative studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools: important energy stores in the Arctic food web // Arctic. V. 49. № 2. P. 181–193.
- Crow J.F., Aoki K. 1984. Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 81. P. 6073–6077.
- David C., Lange B., Krumpfen T. et al. 2016. Under-ice distribution of polar cod *Boreogadus saida* in the central Arctic Ocean and their association with sea-ice habitat properties // Polar Biol. V. 39. № 6. P. 981–994. doi 10.1007/s00300-015-1774-0
- Delghandi M., Stenvik J., Nilsen F. et al. 2008. Identification and characterisation of nine new gene-associated microsatellite markers for Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // Conserv. Genet. V. 9. P. 747–749.
- Falardeau M., Robert D., Fortier L. 2014. Could the planktonic stages of polar cod and Pacific sand lance compete for food in the warming Beaufort Sea? // ICES J. Mar. Sci. V. 71. P. 1956–1965.
- Falk-Petersen I.B., Frivoll V., Gulliksen B., Haug T. 1986. Occurrence and size/age relations of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin), in Spitzbergen coastal waters // Sarsia. V. 71. P. 235–245.
- Fevolden S.E., Christiansen J.S. 1997. Allozymic and scnDNA homogeneity in polar cod (*Boreogadus saida*) (Gadiformes: Gadidae) // Cybium. V. 21. № 4. P. 411–414.
- Fevolden S.E., Martinez I., Christiansen J.S. 1999. RAPD and scnDNA analyses of polar cod, *Boreogadus saida* (Pisces, Gadidae), in the North Atlantic // Sarsia. V. 84. P. 99–103.
- Gaston A.J., Woo K., Hipfner J.M. 2003. Trends in forage fish populations in Northern Hudson Bay since 1981, as determined from the diet of nestling thick-billed murres *Uria lomvia* // Arctic. V. 56. P. 227–233.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3. (<http://www.unilch/izea/software/fstat.html>)
- Graham M., Hop H. 1995. Aspects of reproduction and larval biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) // Arctic. V. 48. № 2. P. 130–135.
- Hop H., Gjøsæter H. 2013. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // Mar. Biol. Res. V. 9. P. 878–894.
- Kalinowski S.T. 2005. HP-Rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness // Mol. Ecol. V. 5. P. 187–189.
- Knutsen H., Jorde P.E., Andre C., Stenseth N.C. 2003. Fine-scaled geographical population structuring in a highly mobile marine species: the Atlantic cod // Ibid. V. 12. P. 385–394.
- Lønne O.J., Gulliksen B. 1989. Size, age and diet of polar cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1774), in ice covered waters // Polar Biol. V. 9. P. 187–191.
- Madsen M.L., Nelson R.J., Fevolden S.-E. et al. 2016. Population genetic analysis of Euro-Arctic polar cod *Boreogadus saida* suggests fjord and oceanic structuring // Ibid. V. 39. № 6. P. 969–980. doi 10.1007/s00300-015-1812-y
- McNicholl D.G., Walkusz W., Davoren G.K. et al. 2016. Dietary characteristics of co-occurring polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) in the Canadian Arctic, Darnley Bay // Ibid. V. 39 (6). P. 1099–1108. doi 10.1007/s00300-015-1834-5
- Mecklenburg C., Steinke D. 2015. Ichthyofaunal baselines in the Pacific Arctic region and RUSALCA study area // Oceanography. V. 28. P. 158–189.
- Mueter F.J., Nahrgang J., Nelson R.J., Berge J. 2016. The ecology of gadid fishes in the circumpolar Arctic with a special emphasis on the polar cod (*Boreogadus saida*) // Polar Biol. V. 39. № 6. P. 961–967. doi 10.1007/s00300-016-1965-3
- Nelson R.J., Bouchard C. 2013. Arctic cod (*Boreogadus saida*) population structure and connectivity as examined with molecular genetics // Final Rept. NPRB Project 1125. 39 p.
- Nelson R.J., Bouchard C., Madsen M. et al. 2013. Microsatellite loci for genetic analysis of the Arctic gadids *Boreogadus saida* and *Arctogadus glacialis* // Conserv. Genet. Resour. V. 5. P. 445–448. doi 10.1007/s12686-012-9824-1
- O'Leary D.B., Coughlan J., Dillane E. et al. 2007. Microsatellite variation in cod *Gadus morhua* throughout its geographic range // J. Fish. Biol. V. 70. P. 310–335.
- O'Reilly P.T., Canino M.F., Bailey K.M., Bentzen P. 2000. Isolation of twenty low stutter di- and tetranucleotide microsatellites for population analyses of walleye pollock and other gadoids // Ibid. V. 56. P. 1074–1086.
- O'Reilly P.T., Canino M.F., Bailey K.M., Bentzen P. 2004. Inverse relationship between  $F_{ST}$  and microsatellite polymorphism in the marine fish, walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): implications for resolving weak population structure // Mol. Ecol. V. 13. P. 1799–1814. doi 10.1111/j.1365-294X.2004.02214.x
- Osuga D.T., Fenney R.E. 1978. Antifreeze glycoproteins from Arctic fish // J. Biol. Chem. № 253. P. 5338–5343.

- Pálsson S., Källman T., Paulsen J., Arnason E.* 2009. An assessment of mitochondrial variation in Arctic gadoids // *Polar Biol.* V. 32. P. 471–479. doi 10.1007/s00300-008-0542-9
- Pampoulie C., Ruzzante D.E., Chosson V. et al.* 2006. The genetic structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) around Iceland: insight from microsatellites, the *Pan I* locus, and tagging experiments // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 63. P. 2660–2674. doi 10.1139/f06-150
- Pampoulie C., Daniélsdóttir A.K., Storr-Paulsen M. et al.* 2011. Neutral and nonneutral genetic markers revealed the presence of inshore and 513 offshore stocks components of Atlantic cod in Greenland waters // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 140. № 2. P. 307–319. org/10.1080/00028487.2011.567850
- Pogson G.H., Fevolden S.-E.* 2003. Natural selection and the genetic differentiation of coastal and Arctic populations of the Atlantic cod in northern Norway: a test involving nucleotide sequence variation at the pantophysin (*Pan I*) locus // *Mol. Ecol.* V. 12. P. 63–74.
- Pogson G.H., Mesa K.A.* 2004. Positive Darwinian selection at the pantophysin *PanI* locus in marine gadid fishes // *Mol. Biol. Evol.* V. 21. P. 65–75.
- Pogson G.H., Taggart C.T., Mesa K.A., Boutilier R.G.* 2001. Isolation by distance in the Atlantic cod, *Gadus morhua*, at large and small geographic scales // *Evolution.* V. 55. № 1. P. 131–146.
- Raymond M., Rousset F.* 1995. GENEPOP (Version 3.3): population genetics software for exact tests and ecumenicism // *Heredity.* V. 86. P. 248–249.
- Renaud P.E., Berge J., Varpe Ø. et al.* 2012. Is the poleward expansion by Atlantic cod and haddock threatening native polar cod, *Boreogadus saida*? // *Polar Biol.* V. 35. P. 401–412.
- Ruzzante D.E., Taggart C.T., Doyle R.W., Cook D.* 2001. Stability in the historical pattern of genetic structure of Newfoundland cod (*Gadus morhua*) despite the catastrophic decline in population size from 1964 to 1994 // *Conserv. Genet.* V. 2. P. 257–269.
- Ryman N., Palm S.* 2006. POWSIM: a computer program for assessing statistical power when testing for genetic differentiation // *Mol. Ecol. Notes.* V. 6. № 3. P. 600–602. org/10.1111/j.1471-8286.2006.01378.x
- Ryman N., Palm S., Andre C. et al.* 2006. Power for detecting genetic divergence: differences between statistical methods and marker loci // *Mol. Ecol.* V. 15. № 8. P. 2031–2045. org/10.1111/j.1365-294X.2006.02839.x
- Stenvik J., Wesmajervi M.S., Fjalestad K.T. et al.* 2006. Development of 25 gene-associated microsatellite markers of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // *Mol. Ecol. Notes.* V. 6. P. 1105–1107. org/10.1111/j.1471-8286.2006.01450.x
- Talbot S.L., Sage G.K., Sonsthagen S.A., Fowler M.C.* 2014. Arctic cod pilot genomics study: preliminary results from analyses of mitochondrial DNA // *OCS Study BOEM 2014–050.* 19 p.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.* 2004. MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes.* V. 4. P. 535–538.
- Ward R.D., Woodwark M., Skibinski D.O.F.* 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes // *J. Fish Biol.* V. 44. P. 213–232.
- Weir B.S., Cockerham C.C.* 1984. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure // *Evolution.* V. 38. P. 1358–1370.
- Welch H.E., Bergmann M.A., Siferd T.D. et al.* 1992. Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound Region, Arctic Canada // *Arctic.* V. 45. P. 343–357.

УДК 597.554.3/583.1.591.133

## НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ В МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ, ПЕЧЕНИ И ГОНАДАХ СУДАКА *SANDER LUCIOPERCA* И ЧЕХОНИ *PELECUS CULTRATUS* ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2019 г. А. А. Паюта<sup>1, \*</sup>, Е. А. Флёрва<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Ярославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства, пос. Михайловский, Ярославская область, Россия

<sup>2</sup>Ярославский государственный университет, Ярославль, Россия

\*E-mail: a.payuta@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2018 г.

После доработки 02.08.2018 г.

Принята в печать 11.10.2018 г.

Проанализировано содержание общей влаги, сухого вещества, липидов, белка, золы и безазотистых экстрактивных веществ в мышцах, печени и гонадах судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища. В мышцах самок этих видов рыб продукты жирового и белкового обмена накапливаются интенсивнее, чем у самцов. У судака и чехони половые различия в накоплении липидов, белка, безазотистых экстрактивных веществ в печени, а также белка и безазотистых экстрактивных веществ в гонадах аналогичны. При созревании судака и чехони в гонадах расходуются различные по химической природе вещества. Выявлено сходство в характере накопления конечных продуктов метаболизма в мышцах и печени с возрастом. В мышцах чехони выявлена прямая зависимость содержания липидов от возраста, у судака — обратная, что может быть связано с особенностями питания рыб.

**Ключевые слова:** судак *Sander lucioperca*, чехонь *Pelecus cultratus*, обмен веществ, мышечная ткань, печень, гонады, пол, возраст, стадия зрелости, Горьковское водохранилище.

DOI: 10.1134/S004287521902019X

В организме животных, в том числе рыб, идёт непрерывный процесс обмена веществ, при котором различные по природе химические вещества синтезируются и распадаются. Представление о соотношении синтеза и распада можно получить путём определения содержания органических и минеральных веществ, необходимого для жизнедеятельности и построения клеток тела, и количества, которое откладывается в организме, а затем выводится в виде конечных продуктов метаболизма за определённый период времени (Кизеветтер, 1973; Маляревская, 1979). На метаболизм влияют условия среды, кормовые ресурсы, жизненный цикл рыб и другие экологические факторы (Сидоров, 1977; Kalay et al., 2008; Мирошниченко, 2016; Паюта, 2016; Паюта, Флёрва, 2017а). В норме в клетках организма преобладают процессы синтеза. Под действием различных факторов скорость этих процессов может быть разной. К примеру, при неблагоприятных условиях они затормаживаются, и тогда может наблюдаться разрушение органических веществ в клетках и тканях (Маляревская, 1979; Паюта, 2016).

Значительная роль в обменных процессах принадлежит воде, поэтому содержание влаги является показателем, отражающим состояние биокolloидов в организме рыб. Белки, липиды и углеводы — основные материальные субстраты, динамика которых в тканях животных характеризует соотношение пластического и энергетического обменов (Маляревская, 1979).

Среди водоёмов Волжско-Каспийского бассейна Горьковское водохранилище имеет важное рыбопромысловое значение благодаря широкому видовому разнообразию. Его основные промысловые ресурсы находятся на стабильно высоком уровне и значительно недоиспользуются (Постнов, 2013). В составе рыбного населения водохранилища судак *Sander lucioperca* и чехонь *Pelecus cultratus* являются ценными промысловыми видами и объектами любительского рыболовства. Судак — это крупный пелагический хищник из семейства окунёвых (Percidae), который питается мелкими видами рыб (Коновалов, 2004). Чехонь относится к семейству карповых (Cyprinidae), является факультативным планктофагом-хищником. Она имеет широкий спектр питания: молодь

**Таблица 1.** Размеры тела, масса и упитанность исследованных особей (*n*) судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища

Половозрастная группа	<i>n</i> , экз.	Длина ( <i>SL</i> ), см	Масса, г	Коэффициент упитанности	
				по Фультону	по Кларк
Судак					
Самцы половозрелые	13	42.0 ± 1.8	1185 ± 190	1.41 ± 0.02	1.30 ± 0.02
Самки половозрелые	14	37.7 ± 1.3	795 ± 124	1.35 ± 0.04	1.22 ± 0.03
Чехонь					
Ювенильные особи	7	18.1 ± 0.6	55 ± 8	0.90 ± 0.05	0.81 ± 0.03
Самцы половозрелые	15	23.4 ± 1.2	144 ± 24	0.99 ± 0.02	0.90 ± 0.02
Самки половозрелые	27	24.5 ± 0.9	171 ± 23	1.01 ± 0.02	0.88 ± 0.02

питаются планктоном, по мере роста особи начинают питаться насекомыми, а взрослые рыбы в основном кормятся молодь других рыб (Поддубный, 1955).

Цель работы — изучить динамику продуктов обмена веществ в мышечной ткани, печени и гонадах судака и чехони Горьковского водохранилища.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили особи судака и чехони, выловленные в конце сентября—начале октября в 2012 и 2013 гг. на стандартных станциях траления Горьковского водохранилища, начиная с костромского расширения и заканчивая станцией в районе города Чкаловск. Всего проанализировали 27 половозрелых особей судака в возрасте 3+–8+ и 49 (7 ювенильных и 42 половозрелых) особей чехони в возрасте 2+–8+.

После поимки рыб в контейнерах с речной водой переносили в лабораторию судна. У рыб определяли стандартную длину (*SL*), массу (общую и без внутренностей) и стадию зрелости гонад по общепринятой методике (Правдин, 1966). Затем на хладагенте вдоль позвоночника вырезали мышечную ткань, из внутренней полости иссекали печень и гонады, определяли массу пробы и замораживали. Образцы хранили при температуре –8°С до проведения анализов. Возраст рыб определяли по зонам роста на чешуе.

В мышцах и органах рыб определяли относительное содержание влаги, сухого вещества, липидов, белка, минеральных веществ (зола) и безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ). Для определения данных показателей в печени и гонадах готовили интегральную пробу из нескольких образцов. Количество влаги и сухого вещества получали с помощью двухступенчатого метода определения влаги. Содержание липидов определяли по методу обезжиренного остатка в аппарате Соксле-

та, экстракцию проводили петролевым эфиром, определяя при этом количество неполярных липидов, выполняющих главным образом функцию запасных энергетических веществ. Содержание белка определяли методом Кьельдаля. Минеральные вещества получали, используя гравиметрический метод сжигания пробы в муфельной печи до белого цвета золы при температуре 550°С. Количество БЭВ — углеводистой части — определяли расчётным путём (Флёрова, 2014).

Данные представлены в виде средних значений и их ошибок ( $M \pm m$ ). Достоверность различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента при  $p < 0.05$ .

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Коэффициент упитанности по Фультону у исследованных особей судака варьирует в пределах 1.19–1.52 (в среднем 1.38), коэффициент упитанности по Кларк — 1.08–1.36 (1.26), у чехони соответственно — 0.76–1.29 (0.99) и 0.73–1.18 (0.87) (табл. 1).

Мышцы судака в среднем содержат 80.21 ± 0.14% влаги, 19.79 ± 0.14% сухого вещества, 0.68 ± 0.05% липидов, 16.67 ± 0.15% белка, 1.18 ± 0.08% минеральных веществ и 1.25 ± 0.16% БЭВ. Мышцы самцов по сравнению с самками содержат достоверно больше сухого вещества, зола и БЭВ, а липидов — меньше; при этом уровень белка в мышечной ткани самок несколько выше (табл. 2). В печени самцов судака выявлено более высокое содержание сухого вещества, в том числе липидов, белка и БЭВ, по сравнению с самками.

В гонадах самцов судака по сравнению с самками содержание сухого вещества, белка, липидов и БЭВ ниже, а минеральных веществ выше (табл. 2). В яичниках III стадии зрелости отмечено увеличение содержания сухого вещества, липидов и БЭВ при снижении доли белка и зольных



**Таблица 2.** Химический состав мышечной ткани, печени и гонад у самок и самцов судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища

Орган, пол	Относительное содержание, %					
	Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Судак						
Мышечная ткань:						
– самцы	79.92 ± 0.24	20.08 ± 0.24	0.58 ± 0.07	16.60 ± 0.30	1.36 ± 0.15	1.54 ± 0.28
– самки	80.49 ± 0.12*	19.51 ± 0.12*	0.77 ± 0.06*	16.74 ± 0.12	1.02 ± 0.05*	0.99 ± 0.13*
Печень:						
– самцы	63.74 ± 0.58	36.26 ± 0.58	9.24 ± 0.49	13.25 ± 0.78	1.17 ± 0.16	12.60 ± 0.36
– самки	72.15 ± 2.25*	27.85 ± 2.25*	4.91 ± 0.44*	13.15 ± 0.95	1.61 ± 0.27*	8.19 ± 1.06*
Гонады:						
– самцы	78.21 ± 0.03	21.79 ± 0.03	2.55 ± 0.12	15.28 ± 0.66	2.34 ± 0.04	1.63 ± 0.85
– самки	72.79 ± 0.30*	27.21 ± 0.30*	6.90 ± 0.69*	15.86 ± 0.48	1.60 ± 0.08	2.86 ± 0.23
Чехонь						
Мышечная ткань:						
– самцы	75.76 ± 0.32	24.24 ± 0.32	3.79 ± 0.41	17.75 ± 0.21	0.99 ± 0.05	1.71 ± 0.19
– самки	75.23 ± 0.40*	24.77 ± 0.40*	4.34 ± 0.41*	17.89 ± 0.23	1.06 ± 0.04*	1.47 ± 0.20*
– ювенильные особи	76.41 ± 0.64* <sup>f</sup>	23.59 ± 0.64* <sup>f</sup>	2.66 ± 0.42* <sup>f</sup>	18.02 ± 0.30	1.07 ± 0.04*	1.85 ± 0.23 <sup>f</sup>
Печень:						
– самцы	50.87 ± 0.47	49.13 ± 0.47	22.71 ± 0.43	19.47 ± 0.66	1.49 ± 0.11	5.47 ± 0.74
– самки	79.79 ± 0.40*	20.21 ± 0.40*	7.92 ± 0.29*	8.94 ± 0.88*	1.22 ± 0.02	2.14 ± 0.76*
Гонады:						
– самцы	64.00 ± 2.30	36.00 ± 2.30	24.37 ± 4.82	8.74 ± 3.76	0.61 ± 0.28	2.29 ± 1.66
– самки	65.87 ± 1.72	34.13 ± 1.72	10.36 ± 3.86*	16.78 ± 1.44*	1.79 ± 0.31*	5.21 ± 0.75*

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: БЭВ – безазотистые экстрактивные вещества; \*<sup>f</sup> отличия соответственно от самцов и от самок достоверны при  $p < 0.05$ .

веществ относительно уровня этих показателей в яичниках II стадии (табл. 3).

Мышечная ткань чехони содержит  $75.55 \pm 0.26\%$  влаги,  $24.45 \pm 0.26\%$  сухого вещества,  $3.94 \pm 0.28\%$  липидов,  $17.87 \pm 0.15\%$  белка,  $1.04 \pm 0.03\%$  золы,  $1.60 \pm 0.13\%$  БЭВ. Содержание сухого вещества и липидов достоверно повышается в ряду: ювенильные особи → самцы → самки (табл. 2). Доля белка увеличивается в ряду: самцы → самки → ювенильные особи. В мышцах самцов достоверно меньше минеральных веществ, чем у самок и ювенильных особей. Содержание БЭВ в мышцах уменьшается в ряду: ювенильные особи → самцы → самки. В печени самок меньше сухого вещества, липидов, белка, минеральных веществ и БЭВ, чем у самцов.

В гонадах самцов чехони по сравнению с самками уровень липидов выше, а белка, золы и БЭВ – ниже (табл. 2). В процессе созревания гонад и у самцов, и у самок наблюдается достоверное сни-

жение доли сухого вещества и липидов и повышение белка и минеральных веществ; тогда как содержание БЭВ в семенниках уменьшается, а в яичниках возрастает (табл. 3).

В мышцах и печени исследуемых видов рыб выявлены количественные изменения показателей обмена веществ с возрастом. В мышечной ткани судака в возрасте 3+–8+ прослеживается одинаковая динамика содержания общей влаги и липидов: увеличение показателей в период с 3+ до 4+ с последующим их снижением (табл. 4). Доля белка в мышцах судака уменьшается с возраста 3+ до 5+, затем до 8+ отмечено её увеличение. Содержание минеральных веществ в мышцах имеет восходящий тренд. Доля БЭВ повышается с возраста 3+ до 6+, после чего снижается (7+) и вновь увеличивается (8+).

В печени судака накопление сухого вещества и липидов имеет сходную тенденцию: с возраста 3+

**Таблица 3.** Химический состав гонад разных стадий зрелости у самок и самцов судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища

Пол	Стадия зрелости	Относительное содержание, %					
		Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Судак							
Самцы	III	78.21 ± 0.03	21.79 ± 0.03	2.55 ± 0.12	15.28 ± 0.66	2.34 ± 0.04	1.63 ± 0.85
Самки	II	74.48 ± 0.10	25.52 ± 0.10	3.02 ± 0.01	18.41 ± 0.66	1.95 ± 0.08	2.14 ± 0.65
	III	72.36 ± 0.05*	27.64 ± 0.05*	7.87 ± 0.11*	15.22 ± 0.21*	1.51 ± 0.05*	3.04 ± 0.23
Чехонь							
Самцы	II	60.56 ± 0.15	39.44 ± 0.15	31.60 ± 0.29	3.21 ± 2.06	0.18 ± 0.01	4.46 ± 2.48
	III	67.43 ± 0.67*	32.57 ± 0.67*	17.14 ± 0.06*	14.28 ± 0.66*	1.03 ± 0.03*	0.13 ± 0.10
Самки	II	57.02 ± 0.08	42.98 ± 0.08	31.44 ± 1.89	9.28 ± 2.16	0.35 ± 0.19	1.92 ± 0.54
	III	66.51 ± 0.74*	33.49 ± 0.74*	8.49 ± 0.56*	17.35 ± 0.52*	1.90 ± 0.18*	5.76 ± 1.24*
	IV	69.64 ± 1.51*	30.36 ± 1.51*	1.69 ± 0.18*	19.97 ± 0.83*	2.40 ± 0.43*	6.30 ± 0.63*

Примечание. \* Отличия от II стадии зрелости достоверны при  $p < 0.05$ .

**Таблица 4.** Химический состав мышечной ткани и печени судака *Sander lucioperca* разных возрастных групп Горьковского водохранилища

Возраст, лет	Относительное содержание, %					
	Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Мышечная ткань						
3+	80.27 ± 0.22 <sup>1,2</sup>	19.73 ± 0.22 <sup>1,2</sup>	0.70 ± 0.06 <sup>1</sup>	17.02 ± 0.16 <sup>1,2,3</sup>	1.09 ± 0.08 <sup>1,2</sup>	0.92 ± 0.15 <sup>1,2</sup>
4+	80.85 ± 0.22 <sup>1,2,3,4</sup>	19.15 ± 0.22 <sup>1,2,3,4</sup>	0.83 ± 0.15 <sup>2</sup>	16.40 ± 0.34 <sup>1,4</sup>	0.95 ± 0.03 <sup>1,2,3</sup>	0.96 ± 0.41
5+	80.45 ± 0.16 <sup>3,5</sup>	19.55 ± 0.16 <sup>3,5</sup>	0.68 ± 0.11 <sup>3</sup>	16.29 ± 0.52 <sup>2,5</sup>	1.07 ± 0.07 <sup>3,4</sup>	1.50 ± 0.46 <sup>1,3</sup>
6+	79.97 ± 0.54 <sup>4</sup>	20.03 ± 0.54 <sup>4</sup>	0.67 ± 0.11 <sup>4</sup>	16.49 ± 0.26 <sup>3,6</sup>	1.14 ± 0.22	1.72 ± 0.49 <sup>2,4</sup>
7+	79.74 ± 0.39 <sup>1,3</sup>	20.26 ± 0.39 <sup>1,3</sup>	0.66 ± 0.12 <sup>5</sup>	17.22 ± 0.34 <sup>4,5,6</sup>	1.55 ± 0.38 <sup>1,3</sup>	0.82 ± 0.17 <sup>3,4</sup>
8+	79.40 ± 0.37 <sup>2,5</sup>	20.60 ± 0.37 <sup>2,5</sup>	0.29 ± 0.11 <sup>1,2,3,4,5</sup>	17.32 ± 0.72	1.49 ± 0.19 <sup>2,4</sup>	1.51 ± 0.91
Печень						
3+	67.93 ± 1.11 <sup>1</sup>	32.07 ± 1.11 <sup>1</sup>	7.72 ± 1.08 <sup>1</sup>	13.22 ± 0.13	0.36 ± 0.21 <sup>1,2</sup>	10.78 ± 0.10 <sup>1,2</sup>
4+	64.62 ± 0.07 <sup>1,2</sup>	35.38 ± 0.07 <sup>1,2</sup>	8.72 ± 0.83 <sup>2,3</sup>	13.47 ± 0.92 <sup>1</sup>	1.05 ± 0.16 <sup>1</sup>	12.14 ± 0.30 <sup>1,3</sup>
5+	65.05 ± 1.98 <sup>3</sup>	34.95 ± 1.98 <sup>3</sup>	6.70 ± 0.84 <sup>2</sup>	14.34 ± 0.75 <sup>2</sup>	1.47 ± 0.06 <sup>1</sup>	12.44 ± 0.63 <sup>2,4</sup>
6+	70.58 ± 0.22 <sup>2,3</sup>	29.42 ± 0.22 <sup>2,3</sup>	5.64 ± 0.27 <sup>3</sup>	14.94 ± 0.27 <sup>1</sup>	2.95 ± 0.06 <sup>1,2</sup>	5.89 ± 0.28 <sup>1,4</sup>
7+	78.73 ± 3.12 <sup>1,2,3</sup>	21.27 ± 3.12 <sup>1,2,3</sup>	3.52 ± 0.44 <sup>1,2,3</sup>	10.74 ± 1.68 <sup>1,2</sup>	1.25 ± 0.30 <sup>2</sup>	5.77 ± 0.74 <sup>2,3</sup>

Примечание. Здесь и в табл. 5: различия значений с одинаковыми индексами достоверны при  $p < 0.05$ .

до 4+ показатели увеличиваются, затем уменьшаются. Содержание белка и золы достоверно увеличивается до возраста 6+, затем снижается. После повышения уровня БЭВ в период с 3+ до 5+ происходит резкое снижение в возрасте 6+ до минимума в возрасте 7+.

В мышечной ткани чехони содержание сухого вещества и липидов с возрастом в целом повышается, незначительное снижение показателей отмечено в возрасте 5+ (табл. 5). Уровень белка при

общем нисходящем тренде достигает наибольшего значения в возрасте 5+. Возрастные изменения в содержании минеральных веществ выражены слабо, тогда как доля БЭВ в мышцах чехони в период с 2+ до 8+ снижается в четыре раза.

В печени чехони с увеличением возраста содержание сухого вещества и липидов снижается. Уровень белка повышается до возраста 5+, а затем падает до минимального значения у 7-летних особей. Содержание зольных элементов характе-

**Таблица 5.** Химический состав мышечной ткани и печени чехони *Pelecus cultratus* разных возрастных групп Горьковского водохранилища

Возраст, лет	Относительное содержание, %					
	Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Мышечная ткань						
2+	75.95 ± 0.49 <sup>1</sup>	24.05 ± 0.49 <sup>1</sup>	2.78 ± 0.28 <sup>1,2,3</sup>	18.09 ± 0.25 <sup>1,2,3</sup>	1.04 ± 0.03 <sup>1</sup>	2.13 ± 0.13 <sup>1,2</sup>
3+	75.90 ± 0.29 <sup>2</sup>	24.10 ± 0.29 <sup>2</sup>	3.64 ± 0.23 <sup>1</sup>	17.73 ± 0.31 <sup>1,4</sup>	1.04 ± 0.06 <sup>2</sup>	1.69 ± 0.30 <sup>1,3</sup>
4+	75.63 ± 1.07 <sup>3</sup>	24.37 ± 1.07 <sup>3</sup>	3.80 ± 0.81 <sup>2</sup>	18.03 ± 0.42 <sup>5,6</sup>	1.10 ± 0.06 <sup>1,2</sup>	1.45 ± 0.17 <sup>1,3</sup>
5+	75.68 ± 0.66 <sup>4</sup>	24.32 ± 0.66 <sup>4</sup>	3.44 ± 0.57 <sup>3</sup>	18.34 ± 0.49 <sup>4,7,8</sup>	1.06 ± 0.06	1.47 ± 0.37 <sup>2</sup>
7+	75.48 ± 0.89 <sup>5</sup>	24.52 ± 0.89 <sup>5</sup>	5.42 ± 1.21 <sup>1,3</sup>	17.24 ± 0.50 <sup>2,5,7</sup>	0.87 ± 0.13 <sup>1,2</sup>	0.99 ± 0.22 <sup>1</sup>
8+	72.45 ± 0.25 <sup>1,2,3,4,5</sup>	27.55 ± 0.25 <sup>1,2,3,4,5</sup>	8.51 ± 0.08 <sup>1,2,3</sup>	17.47 ± 0.20 <sup>3,6,8</sup>	1.06 ± 0.14	0.52 ± 0.30 <sup>2,3</sup>
Печень						
3+	78.46 ± 0.37 <sup>1</sup>	21.54 ± 0.37 <sup>1</sup>	10.77 ± 0.07 <sup>1</sup>	8.13 ± 0.09 <sup>1</sup>	0.29 ± 0.21	2.35 ± 0.60
4+	78.84 ± 0.15 <sup>2</sup>	21.16 ± 0.15 <sup>2</sup>	9.54 ± 0.69	8.66 ± 0.66	0.22 ± 0.04 <sup>1</sup>	2.74 ± 0.17
5+	79.07 ± 0.04 <sup>3</sup>	20.93 ± 0.04 <sup>3</sup>	8.44 ± 0.06 <sup>1,2</sup>	8.90 ± 0.02 <sup>1</sup>	0.84 ± 0.04 <sup>1</sup>	2.76 ± 0.03
7+	82.29 ± 0.05 <sup>1,2,3</sup>	17.71 ± 0.05 <sup>1,2,3</sup>	6.91 ± 0.02 <sup>2</sup>	7.64 ± 0.01 <sup>1</sup>	0.46 ± 0.03 <sup>1</sup>	2.70 ± 0.02

ризуется восходящим трендом, при этом наибольшее значение показателя отмечено у особей в возрасте 5+, наименьшее – 4+. Минимальное содержание БЭВ в печени чехони обнаружено у 3-летних особей, с возраста 4+ до 7+ происходят незначительные колебания этого показателя.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Упитанность рыб зависит от многих экологических факторов (Кулаченко и др., 2011; Коваленко, 2015; Паюта, Флёрова, 2017а, 2017б). У судака из разных водоёмов коэффициент упитанности по Фультону варьирует в пределах 1.04–2.41, по Кларк – 0.65–1.70 (Ландышевская, Живонкина, 1977; Кулаченко и др., 2011; Попов, 2013); у чехони – соответственно 0.60–0.97 и 0.50–0.70 (Кожабаява, 2008; Кузнецов, 2011). Упитанность судака Горьковского водохранилища входит в указанные диапазоны, у чехони показатель оказался выше, чем у особей из других водоёмов.

Накопление белка, липидов, БЭВ и минеральных веществ в органах и тканях рыб находится под влиянием условий места их обитания (Костылева, Флёрова, 2015; Паюта, 2016). Судак и чехонь Горьковского водохранилища уступают своим сородичам, обитающим в Каспийском районе, по количеству белка и минеральных веществ в мышечной ткани, превосходят по содержанию липидов и имеют идентичный уровень общей влаги в скелетных мышцах (Клейменов, 1952).

На метаболизм влияет качественный и количественный состав пищи (Маляревская, 1979; Kallay et al., 2008; Паюта, Флёрова, 2017а). Липиды в организме гидробионтов главным образом образуются из жиров их пищи. Из углеводов липиды синтезируются очень редко, так как в организме гидробионтов нет необходимых для этого витаминов А и В (Клейменов, 1962). Планктон богат питательными веществами, которые нужны для построения организма гидробионтов. Поэтому в мышцах планктофагов установлено высокое содержание белков и липидов (Сидоров, 1977). Микрородосли и организмы зообентоса богаты белками, содержащими много азота (Платонов и др., 2014). У хищников, поедающих крупную рыбу, а не молодь, липиды накапливаются более интенсивно (Сидоров, 1977).

Помимо этого различия в накоплении продуктов обмена веществ обусловлены видовыми особенностями. Так, у судака полостной жир залегают в брюшной полости, обволакивая внутренние органы и, главным образом, кишечник. У карповых часть всасывающихся жирных кислот откладывается в этерифицированной форме в виде запасного жира в брыжейке (Клейменов, 1962; Байдалинова, Яржомбек, 2011). Мышцы карповых характеризуются высоким содержанием минеральных веществ, что может быть связано с наличием мелких межмышечных косточек, отделить которые невозможно (Кизеветтер, 1973).

При сравнении рыб разных систематических и трофических групп, обитающих в Горьковском водохранилище, мы установили, что содержание липидов увеличивается в ряду судак → лещ *Abramis brama* → чехонь (Паюта, Флёрова, 2017а). Известная для разных видов рыб обратная корреляция между содержанием влаги и липидов в мышечной ткани рыбы (Ljubojevic et al., 2013; Костылева, Флёрова, 2015) наблюдается и в данном исследовании: содержание влаги в мышцах увеличивается в ряду чехонь → лещ → судак. Стоит отметить, что мышечная ткань чехони содержит больше белка, чем мышцы леща и судака, а золы – меньше (Паюта, Флёрова, 2017а).

В литературе имеются сведения о том, что в мышцах костистых рыб разного пола содержание влаги, белка и липидов различается незначительно (Medford, Maskau, 1978; Костылева, Флерова, 2015), что соответствует результатам нашего исследования. Вместе с тем имеются данные, что в мышечной ткани самок липиды и белок накапливаются чуть более интенсивно, чем у самцов (Medford, Maskau, 1978; Фатхуллин, 2013; Паюта, Флёрова, 2017а). Полученные результаты подтверждаются нашими исследованиями химического состава мышц судака и чехони. Имеются сведения о низком содержании липидов и высоком количестве белка в мышечной ткани ювенильных особей по сравнению с половозрелыми рыбами (Khawaja, 1966; Паюта, Флёрова, 2017а). Мышцы самцов и самок чехони Горьковского водохранилища содержат больше сухого вещества и липидов, но меньше белка, чем у неполовозрелых особей.

По нашим данным, в печени самцов судака и чехони содержание липидов, белка и БЭВ выше по сравнению с самками, что соответствует результатам исследований ряда авторов (Шатуновский и др., 1975; Vdovin, Antonenko, 2014).

Сведения о накоплении липидов в гонадах рыб разного пола неоднозначны: у салаки *Clupea harengus tembras*, трески *Gadus morhua* и камбалы *Pleuronectes platessa* количество липидов в половых железах самок больше, чем у самцов (Кривобок, Шатуновский, 1971; Шатуновский и др., 1975). В гонадах леща, сельди *Clupea harengus* и пятнистого аргуса *Scatophagus argus*, напротив, содержание липидов у самок ниже, чем у самцов (Bruce, 1924; Venkatesan et al., 2013; Паюта, Флёрова, 2017а). По нашим данным, гонады самок судака содержат больше липидов, чем самцов, а самок чехони – меньше. Самцы судака и чехони уступают самкам по содержанию белка и БЭВ в гонадах, что соответствует данным литературы (Кривобок, Шатуновский, 1971; Паюта, Флёрова, 2017а).

У рыб в процессе созревания в гонадах может происходить как увеличение, так и уменьшение содержания сухого вещества, липидов, белка, золы и

БЭВ (Rao, 1967; Кривобок, Шатуновский, 1971; Шатуновский и др., 1975; Zaboukas et al., 2006; Venkatesan et al., 2013; Паюта, Флёрова, 2017а). У чехони выявлены сходные изменения химического состава гонад самцов и самок, за исключением БЭВ: снижение доли сухого вещества и липидов и повышение белка и минеральных веществ; тогда как в гонадах самок судака в процессе созревания, наоборот, содержание белка и минеральных веществ уменьшается, а липидов увеличивается.

В мышцах судака и чехони установлена тенденция к снижению содержания влаги с возрастом, что соответствует результатам исследований ряда авторов (Маляревская, 1979; Hanna, 1984; Паюта, Флёрова, 2017а).

С возрастом в скелетных мышцах судака содержание липидов снижается, у чехони, наоборот, повышается. В литературе имеются сведения, что жировые запасы в организме рыб являются весьма изменчивыми компонентами из-за своей лабильности (Никольский, 1963; Байдалинова, Яржомбек, 2011; Фатхуллин, 2013). Их содержание во многом зависит от условий обитания, количества и качества пищи, жизненного цикла и других факторов (Кизеветтер, 1973; Паюта, 2016; Паюта, Флёрова, 2017а). В ряде исследований с увеличением возраста у рыб наблюдалось повышение содержания липидов в мышечной ткани (Никольский, 1963; Сидоров, 1977; Hanna, 1984; Паюта, Флёрова, 2017а). В то же время имеются сведения и о сокращении жировых запасов с возрастом у плотвы *Rutilus rutilus* (Фатхуллин, 2013).

Зависимость содержания белка в скелетных мышцах от возраста у судака имеет вид параболы, у чехони – нисходящий тренд. У многих видов рыб наблюдается увеличение содержания белка с возрастом: у особей с короткой и средней продолжительностью жизни этот показатель изменяется по параболе или по прямой (Шульман, 1972; Курант, 1984; Паюта, Флёрова, 2017а). Имеются литературные сведения и о снижении интенсивности белкового обмена с увеличением возраста рыб (Kalay et al., 2008; Паюта, Флёрова, 2017б).

В мышечной ткани судака и чехони не выявлена чёткая зависимость содержания минеральных веществ и БЭВ от возраста. У разных видов рыб отмечается как увеличение этих показателей с возрастом, так и уменьшение, при этом в некоторых случаях изменения были скачкообразны (Строганов, 1962; Hanna, 1984; Паюта, Флёрова, 2017б).

В печени судака и чехони с возрастом содержание общей влаги увеличивается, а сухого вещества и липидов уменьшается, при этом последние два показателя у судака до 4-летнего возраста повышаются. Имеются сведения о неравномерном изменении содержания общей влаги и сухого вещества в печени с возрастом рыб и с увеличением

размеров тела (Козлов, 1972; Паюта, Флёрова, 2017а). Ряд авторов отмечают более высокое содержание липидов в печени взрослых рыб по сравнению с молодыми (Кривобок, Тарковская, 1964; Vinogradov, 1985; Паюта, Флёрова, 2017а). Имеются также данные как о чередовании увеличения и уменьшения накопления липидов с возрастом в печени рыб (Козлов, 1972), так и о снижении (Богоявленская, Вельтищева, 1972).

В нашей работе выявлено увеличение количества белка, золы и БЭВ в печени судака и чехони до определённого возраста с последующим снижением. Сходные возрастные изменения белка и углеводов в печени гидробионтов отмечают и в других исследованиях (Шатуновский, 1980; Rath, Patnaik, 1981; Паюта, Флёрова, 2017а). Кроме того, в литературе встречаются сведения как о накоплении углеводов с возрастом (Coban, Sen, 2011), так и об отсутствии зависимости содержания углеводистой части от возраста в печени рыб (Кривобок, Тарковская, 1964).

Вода является наиболее подвижным веществом, поэтому содержание влаги в однотипных тканях может существенно варьировать (Кизеветтер, 1973; Паюта, Флёрова, 2017а). В организме гидробионтов жиронакопление происходит избирательно, в однотипных тканях и органах количество липидов может различаться в зависимости от вида, пола, возраста, кормовой базы и других экологических факторов (Кизеветтер, 1973; Сидоров, 1983; Паюта, 2016). Мышечная ткань главным образом состоит из азотосодержащих веществ, а углеводы содержатся в ней в малых количествах (Сидоров, 1977; Курант, 1984). Основной запасной углеводов животных — гликоген — образуется преимущественно в печени рыб и накапливается в ней с увеличением её размеров. Количество минеральных веществ в организме гидробионтов также непостоянно (Строганов, 1962; Кизеветтер, 1973). Результаты наших исследований соответствуют приведённым выше данным. Содержание влаги в организме судака и чехони весьма вариативно, жиронакопление происходило активнее у чехони, кормовая база которой более питательна. Мышцы чехони содержат меньше минеральных веществ по сравнению с судаком. Углеводная часть у исследованных рыб накапливается в основном в печени. Различия между однотипными тканями судака и чехони достоверны, за исключением содержания БЭВ в мышечной ткани и гонадах самцов, золы в печени самцов, белка и золы в яичниках.

Таким образом, сравнительный анализ полученных данных выявил как общие закономерности накопления продуктов обмена веществ в тканях и органах рыб разных систематических и экологических групп, так и специфические для каждого вида черты, связанные, вероятно, в боль-

шей степени с особенностями их питания. В мышечной ткани судака содержание сухого вещества, липидов и белка ниже, чем в мышцах чехони. У судака по сравнению с чехонью печень содержит больше БЭВ, но меньше сухого вещества, липидов и белка. Половые различия жирового и белкового обмена в мышцах и печени судака и чехони выражены сходным образом: в мышцах липиды и белок интенсивнее накапливаются у самок, в печени — у самцов. В гонадах самок судака по сравнению с самцами выше содержание этих двух компонентов, у чехони — только белка. В процессе созревания в яичниках самок судака уменьшается содержание белка и золы, в половых железах чехони обоих полов — сухого вещества и липидов.

С возрастом в мышечной ткани судака и чехони сокращается доля общей влаги и соответственно повышается доля сухого вещества; у судака содержание липидов снижается, а у чехони — возрастает; у судака содержание белка изменяется по параболе, у чехони — имеет нисходящий тренд. В печени обоих видов выявлена сходная возрастная динамика показателей обмена веществ: содержание сухого вещества и липидов уменьшается, белка и БЭВ увеличивается до определённого возраста, после чего сокращается.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН за помощь в определении возраста рыб. Отдельно хочется поблагодарить Ю.В. Герасимова, Д.П. Карабанова, М.И. Базарова, Д.Д. Павлова и М.И. Малина (ИБВВ РАН) за помощь в сборе и обработке материала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байдалинова Л.С., Яржомбек А.А. 2011. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Моркнига, 510 с.
- Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф. 1972. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 56–62.
- Кизеветтер И.В. 1973. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищ. пром-сть, 424 с.
- Клейменов И.Я. 1952. Химический и весовой состав основных промысловых рыб. М.: Пищепромиздат, 60 с.
- Клейменов И.Я. 1962. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. М.: Изд-во журн. "Рыб. хоз-во", 143 с.
- Коваленко Е.О. 2015. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander lucioperca*, L.) и его роль в экосистеме Краснодарского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: КубГУ, 24 с.
- Кожабеева Э.Б. 2008. К вопросу о состоянии естественного воспроизводства рыб на нижнем участке

- р. Сырдарья // Матер. Междунар. конф. "Разнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее". Горно-Алтайск: Изд-во ГАГУ. С. 115–117.
- Козлов А.Н. 1972. Некоторые особенности жирового обмена мраморной нототении (*Nototenia rossi marmorata*, Fisher) в преднерестовый период // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 117–128.
- Коновалов А.Ф. 2004. Роль судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в экосистемах крупных озер Вологодской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 27 с.
- Костылева А.А., Флёрова Е.А. 2015. Особенности химического состава мышечной ткани леща *Abramis brama* Горьковского водохранилища // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 4. С. 412–418.
- Кривобок М.Н., Тарковская О.И. 1964. Химическая характеристика желтоперой камбалы, трески и минтая юго-восточной части Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 49. С. 257–272.
- Кривобок М.Н., Шатуновский М.И. 1971. О некоторых новых проблемах физиологии морских и проходных рыб // Там же. Т. 79. С. 63–71.
- Кузнецов В.А. 2011. Изменение биологических показателей чехони *Pelecus cultratus* в верхней части Куйбышевского водохранилища за время его существования // Уч. зап. Казан. ун-та. Т. 153. № 2. С. 262–273.
- Кулаченко В.П., Кулаченко И.В., Литвинов Ю.Н. 2011. Биологические показатели и пищевая ценность видов рыб в аквакультуре Белгородской области // Вестн. КурГСХА. Т. 2. № 2. С. 53–55.
- Курант В.З. 1984. Содержание белков и нуклеиновых кислот в тканях некоторых пресноводных рыб и их зависимость от возраста и сезона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тернополь: Терноп. ГПИ, 23 с.
- Ландышевская А.Е., Живонкина В.И. 1977. Плодовитость судака (*Lucioperca lucioperca* L.) в условиях зарегулированного стока Дона // Тр. ВНИРО. Т. 127А. С. 74–84.
- Маляревская А.Я. 1979. Обмен веществ у рыб в условиях антропогенного евтрофирования водоемов. Киев: Наук. думка, 256 с.
- Мирошниченко Д.А. 2016. Сравнительная характеристика показателей обмена веществ представителей *Clarias batrachus*, обитающих в естественных и искусственных условиях // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. Т. 9. № 1. С. 110–114.
- Никольский Г.В. 1963. Экология рыб. М.: Высш. шк., 368 с.
- Паюта А.А. 2016. Анализ показателей обмена веществ карповых рыб, как одного из способов оценки загрязнений водных экосистем // Сет. журн. ОрелГАУ. Т. 7. № 2. С. 22–28.
- Паюта А.А., Флёрова Е.А. 2017а. Особенности химического состава скелетных мышц, печени и гонад у лещей *Abramis brama* L. разного возраста // Пробл. биологии продукт. животных. № 2. С. 38–50.
- Паюта А.А., Флёрова Е.А. 2017б. Особенности накопления продуктов обмена веществ в мышечной ткани различных половозрастных групп леща *Abramis brama* L. Рыбинского водохранилища // Вестн. АПК Верхневолжья. № 1. С. 23–28.
- Платонов В.В., Хадарцев А.А., Фридзон К.Я., Чуносков С.Н. 2014. Химический состав и биологическая активность сапропеля оз. Глубокое (Татарстан) // Вестн. нов. мед. технологий. Т. 21. № 3. С. 199–204.
- Поддубный А.Г. 1955. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». Вып. 2. С. 184–191.
- Попов Н.Н. 2013. Формирование популяции судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) Урало-Каспийского района в современных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 22 с.
- Постнов Д.И. 2013. Закономерности формирования и рациональное использование биологических ресурсов Горьковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КГТУ, 24 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Сидоров В.С. 1977. Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Липиды, ферменты, белки. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР, 160 с.
- Сидоров В.С. 1983. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 240 с.
- Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 444 с.
- Фатхуллин Р.Ф. 2013. К вопросу об упитанности плотвы обыкновенной (*Rutilus rutilus*) в Куйбышевском водохранилище // Вестн. ЧувашГПУ. № 2 (78). С. 171–175.
- Флёрова Е.А. 2014. Физиолого-биохимические методы исследования рыб. Ярославль: Изд-во ЯрГСХА, 40 с.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 288 с.
- Шатуновский М.И., Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф., Масленникова Н.В. 1975. Исследования генеративного обмена балтийской трески // Тр. ВНИРО. Т. 96. С. 57–62.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.
- Bruce J.R. 1924. Changes in the chemical composition of the tissues of the herring in relation to age and maturity // Biochem. J. V. 18. № 3–4. P. 469–485.
- Coban M.Z., Sen D. 2011. Examination of liver and muscle glycogen and blood glucose levels of *Capoeta umbla* (Heckel, 1843) living in Hazar Lake and Keban Dam Lake (Elazig, Turkey) // Afr. J. Biotech. V. 10. № 50. P. 10271–10279.
- Hanna R.G.M. 1984. Proximate composition of certain Red Sea fishes // Mar. Fish. Rev. № 46 (3). P. 71–75.
- Kalay M., Sangün M.K., Ayas D., Göçer M. 2008. Chemical composition and some trace element levels of thinlip mullet, *Liza ramada* caught from Mersin Gulf // Ekoloji. V. 17. № 68. P. 11–16.
- Khawaja D.K. 1966. Biochemical composition of the muscles of some freshwater fishes during the prematurity phase // Fishery Techn. V. 3. № 2. P. 94–102.
- Ljubojevic D., Trbovic D., Lujic J. et al. 2013. Fatty acid composition of fishes from inland waters // Bulgar. J. Agric. Sci. V. 19. № 1. P. 62–71.

- Medford B.A., Mackay W.C.* 1978. Protein and lipid content of gonads, liver, and muscle of northern pike (*Esox lucius*) in relation to gonad growth // J. Fish Res. Board Can. V. 35. № 2. P. 213–219.
- Rao T.A.* 1967. Fat and water contents of the muscle and ovary during the maturation cycle of *Pseudosciaena aneus* (Block) and *Johnius carutta* (Bloch) // Ind. J. Fish. V. 14. № 1–2. P. 293–297.
- Rath S.S., Patnaik B.K.* 1981. Age-changes in basic protein contents of liver and muscle of the fresh water teleost, *Channa punctatus* // Exp. Geront. V. 16. P. 69–79.
- Vdovin A., Antonenko D.* 2014. Correlation between fat content and features of generative growth of arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* // J. Coastal Life Med. V. 2. № 9. P. 679–683.
- Venkatesan V., Gandhi V., Zacharia P.U.* 2013. Observations on the utilization of the biochemical constituents during maturation of the butterfish *Scatophagus argus* (L., 1766) from Palk Bay, south east coast of India // Ind. J. Mar. Sci. V. 42. № 1. P. 75–81.
- Vinogradov V.I.* 1985. Fat content of muscle, gonads and liver of silver hake (*Merluccius bilinearis*) and red hake (*Urophycis chuss*) from the continental shelf off southern New England in late winter // NAFO Sci. Coun. Stud. № 8. P. 57–59.
- Zaboukas N., Miliou H., Megalofonou P., Moraitou-Apostolopoulou M.* 2006. Biochemical composition of the Atlantic bonito *Sarda sarda* from the Aegean Sea (eastern Mediterranean Sea) in different stages of sexual maturity // J. Fish Biol. V. 69. № 2. P. 347–362.

## НОВЫЙ ВИД *EUSTOMIAS* ИЗ ВОД МАДАГАСКАРА (MELANOSTOMIIDAE)

© 2019 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

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

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

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 20.08.2018 г.

После доработки 20.08.2018 г.

Принята в печать 11.10.2018 г.

Из западной части Индийского океана описывается *Eustomias zygolampas* sp. n., характеризующийся специфическим строением подбородочного усика. Новый вид принадлежит к подроду *Dinematochirus*. Наиболее сходные с ним виды известны пока только из Северной Атлантики и Центральной Пацифики (Гавайский район).

**Ключевые слова:** *Eustomias*, новый вид, Индийский океан.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020218

К настоящему времени в роде *Eustomias* Vailant, 1888 было описано 123 вида, признаваемых валидными и группируемых в 10 подродов (Прокофьев, 2018). Кроме того, мне известно не менее десятка еще неописанных видов. Один из таких видов, пойманный французской научно-исследовательской экспедицией в водах о. Мадагаскар, описывается в настоящей статье. Он принадлежит к подроду *Dinematochirus* Regan et Trewavas, 1930, который сравнительно недавно был ревизован (Clarke, 1998, 1999, 2000, 2001). В его составе был признан 41 валидный вид (хотя некоторые виды из группы “*achirus*” я считаю недостаточно обоснованными), помимо которых был отмечен ряд экземпляров, оставленных в открытой номенклатуре. По крайней мере, часть из них, вероятно, также принадлежит к новым видам, однако все они далеки от описываемого здесь. Мадагаскарский вид характеризуется специфическим строением усика, легко отделяющим его от всех известных видов. Экземпляры с подобным строением усика до сих пор в литературе не упоминались.

Методика изучения и терминология соответствует общепринятой (Clarke, 1998; Прокофьев, 2018). В работе использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P* и *V* – соответственно спинной, анальный, грудные и брюшные плавники и число лучей в них; *po/oo* – отношение длины посторбитального органа к диаметру глаза. Используется стандартная номенклатура фотофоров стомиеобразных рыб (Morrow, Gibbs, 1964). Голотип нового вида принадлежит Парижскому музею естественной истории (MNHN).

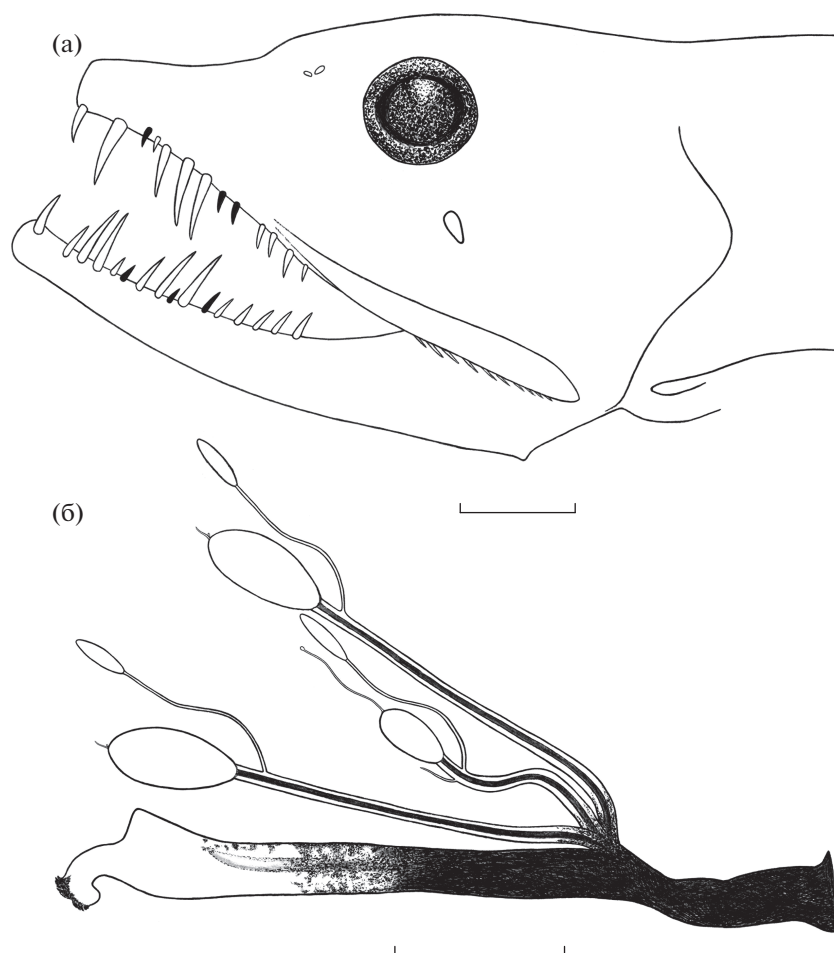
### *Eustomias zygolampas* Prokofiev, sp. nova (рисунок)

**Материал.** Голотип, 111 мм *SL*, MNHN № 1988-1337, F546, Мадагаскар, 13°02' ю.ш., 48°02' в.д., 1000–1525 м, 10.55–12.00 ч 21.01.1975 г., коллектор А. Кросне (А. Crosnier).

**Диагноз.** Вид подрода *Dinematochirus* с подбородочным усиком, несущим крупную, сильно удлинённую, практически непигментированную терминальную луковицу, лишённую филаментов, и три подобных друг другу придатка ствола, отходящих от его середины из одного места и несущих крупную овальную терминальную луковицу и придаток второго порядка позади основания последней, также оканчивающийся луковицей (меньших размеров, но сильно вытянутой в длину).

**Описание.** *D* 22, *A* 42, *P* 2 (лучи тесно сближены), *V* 7. Фотофоров в сериях: BR 9/10, IP 7, PV 27, VAV 16 (5 органов над *A*), OV 29, VAL 16 (6 органов над *A*), AC 22. Посторбитальный орган маленький, овальный, суженный к заднему концу; *po/oo* = 0.33. Брюшная бороздка хорошо развита, протягивается от истмуса до 9-го фотофора PV. На праemaxillare 13/12 зубов (маленький 4-й по счёту с правой стороны зуб на левой стороне отсутствует), из них справа 3-й, 8-й, 9-й, а слева 3-й, 7-й, 8-й зубы фиксированные; справа 10-й, 11-й, 12-й, а слева 9-й, 10-й и 11-й зубы слабо подвижны только во фронтальной, но не в сагиттальной плоскости, однако они имеют обширную коллагеновую зону в основании у заднего края и поэтому считаются как подвижные. На dentale 16/16 зубов, из них 6-й, 9-й, 11-й фиксированные (рису-





*Eustomias zygolampas* sp. nova: а – схема озубления челюстей (фиксированные зубы закрашены), б – подбородочный усик. Масштаб: 3 мм.

нок, а), 12-й слабо подвижен лишь во фронтальной плоскости, но также имеет обширную коллагеновую зону в основании у заднего края зуба. На maxillare присутствует только гребёнка из мелких наклонённых назад зубов в задней части кости. Сошник и нёбные кости без зубов. Базибранхиальных зубов две пары, зубы крупные.

Подбородочный усик (рисунок, б) умеренно короткий, в 1.2 раза короче головы, несёт крупную, сильно удлинённую терминальную луковицу, имеющую треугольный выступ в дистальной части своего дорсального края и заканчивающуюся коротким изогнутым вниз отростком с рассученной на мелкие филаменты вершиной. Длина луковицы без отростка соизмерима с длиной промежутка между её основанием и основаниями придатков ствола. Пигментация ствола усика заходит только на основание луковицы, где разбивается на отдельные фрагменты, по дорсальному краю

луковицы разрозненные пятнышки присутствуют лишь в проксимальной половине его длины, плотная пигментация совершенно отсутствует. Вершина дистального отростка луковицы с чёрным пигментом. В средней части ствола от его дорсальной поверхности из одной точки отходят три сходным образом устроенных придатка, заканчивающиеся крупными овальными луковицами. Медиальный придаток короче равновеликих латеральных, его луковица в полтора раза меньше луковиц латеральных придатков. Дистальный конец луковицы вытянутого вперёд медиального придатка ствола достигает основания терминальной луковицы усика, а латерального – дистального конца этой луковицы. Каждый придаток несёт в свою очередь нитевидный придаток второго порядка, отходящий немного позади основания терминальной луковицы основного придатка и оканчивающийся более мелкой сильно вытянутой в длину луковицей. Длина придатка второго порядка и размеры его

луковицы одинаковы для всех трёх придатков ствола и соизмеримы с длиной медиального придатка ствола. От медиального придатка ствола супротивно придатку второго порядка отходит тонкий короткий непигментированный филламент. Луковица медиального придатка несёт тонкий непигментированный терминальный филламент, длина которого в полтора раза превышает длину луковицы, оканчивающийся крохотным светящимся тельцем. Луковицы латеральных придатков несут каждая крошечный непигментированный терминальный филламент. Луковицы придатков второго порядка без филламентов. Наружная пигментация присутствует только в самом основании придатков ствола, далее они не пигментированы, но имеют пигментированный внутренний ствол. Внутренний ствол придатков второго порядка не пигментирован.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 14.4, длина рыла 5.9, горизонтальный диаметр глаза 2.7, ширина межглазничного промежутка 2.3, длина посторбитального органа 0.9, длина верхней челюсти 10.9, полная длина усика 12.2, длина усика от основания до отхождения придатков ствола 3.6, длина терминальной луковицы усика 5.0, максимальная и минимальная высоты тела соответственно 5.9 и 1.8; предорсальное, преанальное и превентральное расстояния соответственно 86.5, 72.1 и 55.0.

Этимология. Видовой эпитет (от греч. “парный светильник”) даётся по характерному строению придатков ствола усика, каждый из которых несёт по две светящиеся луковицы; несклоняемое существительное.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *E. bulbiramis* Clarke, 2001 (Гавайский район) и *E. triramis* Regan et Trewavas, 1930 (Северная Атлантика) по наличию удлинённой терминальной луковицы усика, которая лишена дистальных филламентов, и трёх одинаковых придатков ствола усика, отходящих из одного места. От обоих сравниваемых видов новый вид отличается заходом пигментации ствола лишь на самое основание луковицы (плотная пигментация занимает всю проксимальную половину луковицы у *E. bulbiramis* или покрывает дорсальную поверхность луковицы на большей части ее длины, кроме самой вершины у *E. triramis*) и строением придатков ствола. По наличию крупных луковиц на придатках ствола новый вид стоит ближе к *E. bulbiramis*, но у последнего придатки лишены ответвления проксимальнее луковицы, зато луковица несёт длинный дистальный филламент (превышающий длину придатка ствола), отсутствующий у нового вида (Clarke, 2001). У *E. triramis* на придатках могут иметься лишь

мелкие светящиеся тельца, но кроме них придатки несут короткие нитевидные филламенты, при *SL* 108 мм многочисленные, по крайней мере на среднем придатке (Regan, Trewavas, 1930; Clarke, 2000). Строение сходным образом устроенных придатков ствола, несущих по крупной терминальной луковице и длинному придатку второго порядка, отходящему проксимальнее луковицы и также заканчивающемуся хорошо развитой удлинённой луковицей, уникально для нового вида в пределах рода.

Помимо строения усика новый вид отличается от вышеупомянутых близких видов более длинной брюшной бороздкой (до 9-го фотофора PV против 4-6-го у *E. bulbiramis* и *E. triramis*), а от *E. bulbiramis* — большим числом зубов на praemaxillare и dentale (соответственно 12–13 и 16 против 6–9 и 9–12).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен Г. Дюамелю и его сотрудникам (G. Duhamel, J. Pfliger, A. Allard, P. Pruvost, Z. Gabsi, MNHN), которые передали мне для изучения голотип нового вида и оказали всемерную поддержку во время моего визита в Парижский музей естественной истории.

Изучение видового состава ихтиофауны мезопелагиали выполнено в рамках темы госзадания № 0149–2018–0009, изучение морфологии и систематики меланостомовых рыб — в рамках темы госзадания № 0109–2018–0076.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Прокофьев А.М. 2018. Три новых вида *Eustomias* (Melanostomiidae) из южносубтропических вод с описанием нового подрода // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 1. С. 2–9.
- Clarke T.A. 1998. Pelagic fishes of the genus *Eustomias* (Melanostomiidae) presently associated with *Eustomias achirus* Parin and Pokhilskaya with the description of five new species // *Copeia*. № 3. P. 676–686.
- Clarke T.A. 1999. Pelagic fishes of the genus *Eustomias* (Melanostomiidae) similar to *Eustomias dendriticus* Regan and Trewavas with the description of seven new species // *Ibid.* № 4. P. 1002–1013.
- Clarke T.A. 2000. Review of nine species of North Atlantic *Eustomias*, subgenus *Dinematochirus* (Pisces: Stomiidae), with the description of two new species // *Ibid.* № 1. P. 96–111.
- Clarke T.A. 2001. Pelagic fishes of the genus *Eustomias*, subgenus *Dinematochirus* (Stomiidae), in the Indo-Pacific with the descriptions of twelve new species // *Ibid.* № 3. P. 683–699.
- Morrow J.E., Gibbs R.H. 1964. Melanostomiidae // *Fishes of the Western North Atlantic*. V. 1. Pt. 4. New Haven: Sears Found. P. 351–522.
- Regan C.T., Trewavas E. 1930. The fishes of the families Stomiidae and Malacosteidae // *Dana Rept.* V. 6. P. 1–143.

УДК 597.08

**ПЕРВАЯ ПОИМКА *GAZZA DENTEX* (LEIOGNATHIDAE)  
У ПОБЕРЕЖЬЯ ОРИССЫ (ИНДИЯ) И РАСЧЁТ ЗАВИСИМОСТИ  
МЕЖДУ ЕЁ ДЛИНОЙ И МАССОЙ ТЕЛА<sup>#</sup>**

© 2019 г. Дж. К. Сет<sup>1</sup>, \*, Т. К. Барик<sup>1</sup>, С. С. Мишра<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Университет Берхампура, Одиша, Индия

<sup>2</sup>Зоологическая служба Индии, Калькутта, Индия

\*E-mail: jkseth52@gmail.com

Поступила в редакцию 22.06.2018 г.

После доработки 10.11.2018 г.

Принята в печать 15.11.2018 г.

Документируется находка *Gazza dentex* (Valenciennes) в районе города Гопалпур, которая представляет первую поимку данного вида у побережья штата Орисса, Индия. Эта находка подтверждена сравнительным анализом пластических и счётных признаков лектотипа и других экземпляров, а также остеологическим анализом на основании рентгенограмм. Произведен расчёт зависимости между длиной и массой тела на основании изучения 30 экземпляров. Показатель степени  $b$  уравнения оказался равным 2.96. Данное сообщение может оказаться полезным для дальнейших исследований биологии, зоогеографии и таксономического статуса представителей рода *Gazza*, принадлежащего к семейству Leiognathidae.

*Ключевые слова:* *Gazza dentex*, Leiognathidae, Гопалпур, побережье Ориссы.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020231

---

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

## ВСТРЕЧАЕМОСТЬ *HEMITAURICHTHYS POLYLEPIS* В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЮГА ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЬЕТНАМА (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ)

© 2019 г. Д. А. Астахов<sup>1</sup>, \*, О. В. Савинкин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

\*E-mail: dmastakhov@rambler.ru

Поступила в редакцию 24.07.2018 г.

После доработки 24.07.2018 г.

Принята в печать 24.07.2018 г.

Впервые приведены фотографии *Hemitaurichthys polylepis* в естественной среде обитания в прибрежных водах Вьетнама (о. Ной) и отмечено питание этого вида эпибентическими организмами со склона рифа. Обобщены данные по встречаемости и глубинам обитания в прибрежных водах Вьетнама (6–35 м) этого редкого в изученной акватории вида.

**Ключевые слова:** *Hemitaurichthys polylepis*, Chaetodontidae, южная часть Центрального Вьетнама.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020024

*Hemitaurichthys polylepis* (Chaetodontidae) широко распространён в Индо-Вост-Пацифике: о. Рождества, о-ва Кокос (Килинг) (Allen, Erdmann, 2012; Hobbs et al., 2014), Индонезия (Allen, Adrim, 2003; Allen, Erdmann, 2009), Южно-Китайское море (Pyle, 2000), Филиппины (Pyle, 2001), Микронезия (Myers, 1999), Новая Гвинея (Fricke et al., 2014), Большой Барьерный риф (Randall et al., 1997), Новая Каледония (Fricke, Kulbicki, 2007), далее на восток до Гавайских о-вов и о-вов Питкэрн (Mundy, 2005; Randall, 2005); по одним данным встречается на рифах Маркизских о-вов (Allen, Erdmann, 2012), по другим – нет (Delrieu-Trottin et al., 2015); на север доходит до Южной Японии (Shimada, 2002); на юг – до Большого Барьерного рифа (Randall et al., 1997) и о-вов Питкэрн (Randall, 2005). Обитает в диапазоне глубин 3–60 м (Mundy, 2005; Fricke et al., 2014).

В Южно-Китайском море указан с рифов Юго-Западного Тайваня (Shao et al., 2008; Chen et al., 2010), о-вов Спратли и Парасельских (Chen et al., 1997; Fu Liang, 2013). В прибрежных водах Вьетнама *H. polylepis* впервые был отмечен более 20 лет назад (Астахов, Нгуйен Ван Тоан, 1997) при подводных наблюдениях на вертикальном скальном склоне восточного побережья о-ва Мун (рис. 1). К сожалению, эта работа оказалась неизвестной вьетнамским исследователям, поэтому этот вид не включён в списки видов морских рыб Вьетнама и зал. Нячанг, в частности, (Nguyen Huu Phung, 2004; Nguyen Nhat Thi, Nguyen Van Quan, 2005; Nguyen Van Long, 2009). Позднее первый ав-

тор собрал коллекционный материал по *H. polylepis* из уловов рыбаков зал. Нячанг и повторно указал на подводные наблюдения этого вида уже на склонах о-вов Ной и Хо (рис. 1) в диапазоне глубин 12–35 м (Astakhov, 2010). Однако в последней работе вьетнамских исследователей *H. polylepis* также не включён в атлас обычных рифовых рыб Вьетнама (Lai Duy Phuong, Nguyen Quang Hung, 2017), что, впрочем, объяснимо тем, что данный вид является крайне редким и не относится к числу обычных в прибрежных водах Вьетнама (Астахов, Нгуйен Ван Тоан, 1997; Astakhov, 2010). Приведённые выше данные определили необходимость получения фотографий *H. polylepis* в естественных биотопах в водах южной части Центрального Вьетнама, где он ранее был обнаружен.

Окраска вида контрастная: голова и тело впереди вертикали основания 2-го колючего луча спинного плавника тёмно-коричневые; большая часть тела, брюшные плавники, хвостовой стебель и хвостовой плавник белые. Белая область на теле сужается к спинному плавнику. В передней части тела за головой от основания грудного плавника начинается жёлтая треугольная область, расширяющаяся к спинному плавнику; спинной плавник (с 4-го колючего луча и далее назад), анальный и область ниже мягкой части спинного плавника – жёлтые (Randall et al., 1997; Myers, 1999; Randall, 2005; Astakhov, 2010). В прибрежных водах Вьетнама у северного склона о-ва Ной (12°02'58.9" с.ш. и 109°19'36.6" в.д.) (рис. 1) 15.05.2014 г. была обнаружена группа *H. polylepis* из четырёх особей (на рис. 2 видны только 3 экз.)

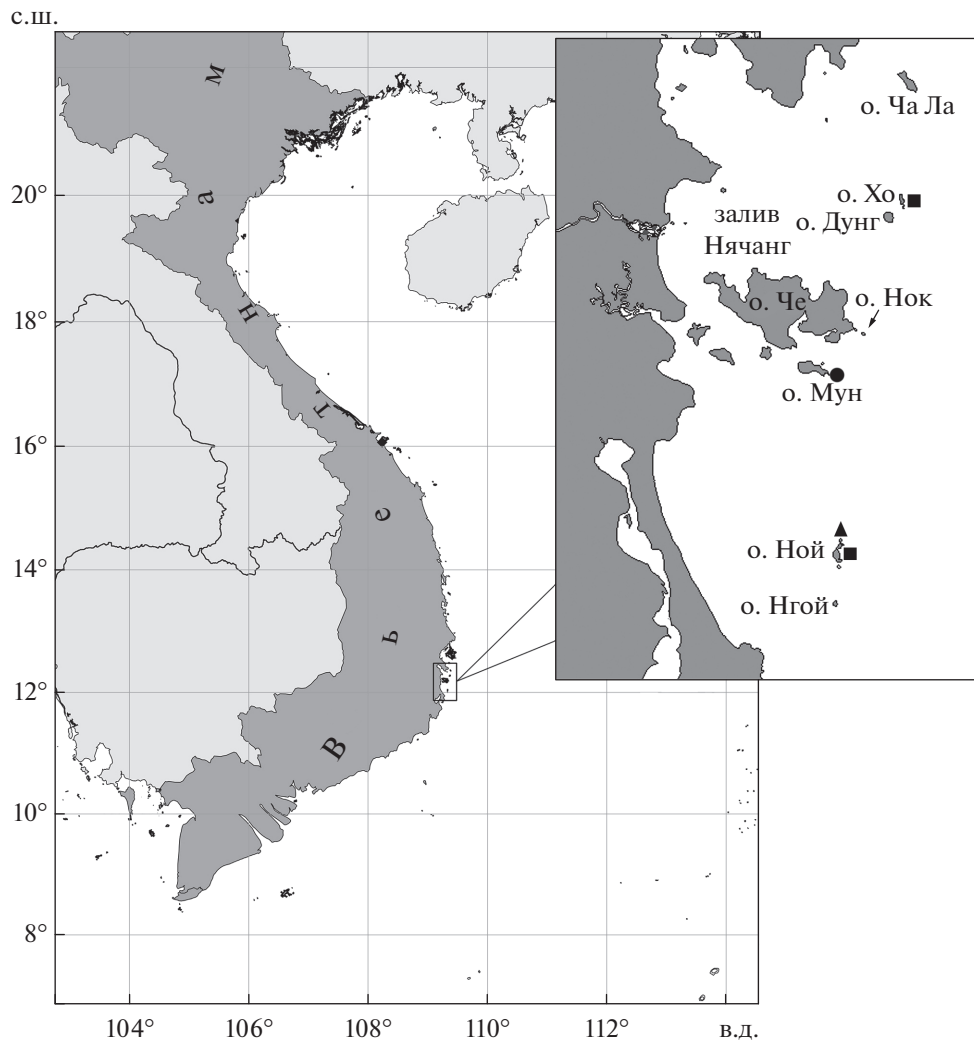


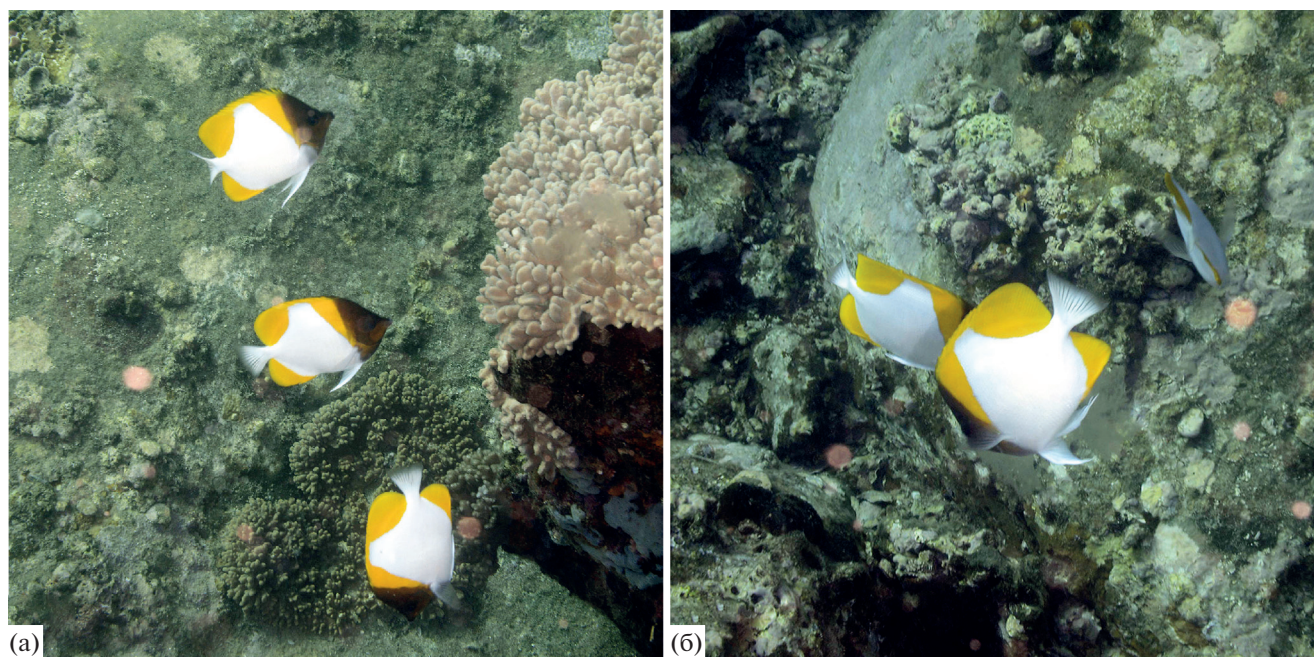
Рис. 1. Район обнаружения *Hemitaurichthys polylepis*: (▲) – наши данные; данные литературы: (●) – Астахов, Нгуйен Ван Тоан, 1997; (■) – Astakhov, 2010.

на глубине 6 м, передвигавшихся вдоль ступенчатого склона. Склон острова сформирован скальными породами, обросшими инкрустирующими, некрупными массивными формами склерактиниевых кораллов и колониями различных видов альционарий. Рыбы питались как проносимым течением планктоном в толще воды (рис. 2а), так и эпибентическими организмами с поверхности склона (рис. 2б).

В описаниях биологии данного вида из других районов ареала утверждается, что он питается исключительно планктоном в толще воды и над дном, часто на сильных течениях (Randall et al., 1997; Myers, 1999; Pyle, 2001; Randall, 2005). Питание *H. polylepis* эпибентическими организмами в прибрежных водах Вьетнама является уникальным фактом, который, вероятно, объясняется тем, что, несмотря на апвеллинг (Vo Si Tuan et al., 2005), в водах мористых островов концентрация

планктона всё же недостаточна для питания только им.

Таким образом, в настоящее время данный вид в прибрежных водах Вьетнама зарегистрирован на восточных склонах мористых островов зал. Нячанг (Хо и Мун) и на восточном и северном побережьях о-ва Ной, расположенного южнее залива (Астахов, Нгуйен Ван Тоан, 1997; Astakhov, 2010; настоящая работа). Следует отметить, что вдоль восточных склонов всех этих островов проходит изобата 40 м. Диапазон глубин встречаемости данного вида в водах южной части Центрального Вьетнама с учётом настоящего исследования расширился и составляет 6–35 м. В будущем, на наш взгляд, не исключена возможность обнаружения *H. polylepis* вдоль мористых склонов о-вов Ку Лао Чам и Ли Сон (Центральный Вьетнам) и Кон Сон (Кон Дао) (Южный Вьетнам).



**Рис. 2.** Группа *Hemitaenichthys polylepis* на северном склоне о-ва Ной, глубина 6 м: а – 2 экз. питаются планктоном в толще воды, 1 экз. – эпибентическими организмами со склона; б – все 3 экз. питаются эпибентическими организмами со склона (фото О.В. Савинкина).

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 0149-2019-0009) и программы изучения биологического разнообразия прибрежных вод Вьетнама Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов Д.А., Нгуён Ван Тоан.* 1997. Видовой состав рыб-бабочек (Osteichthyes, Chaetodontidae) острова Мун (провинция Ханьхоа). Тропцентр 98. Сборник работ к 10-летию Тропического центра. Кн. 1. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. М.; Ханой: Рос.-вьетнам. тропцентр. С. 390–397.
- Allen G.R., Adrim A.* 2003. Coral reef fishes of Indonesia // Zool. Stud. V. 42. № 1. P. 1–72.
- Allen G.R., Erdmann M.V.* 2009. Lists of species. Reef fishes of the Bird's Head Peninsula, West Papua, Indonesia // Check List. V. 5. № 3. P. 587–628.
- Allen G.R., Erdmann M.V.* 2012. Reef fishes of the East Indies. V. I–III. Perth, Australia: Tropical Reef Res., 1292 p.
- Astakhov D.A.* 2010. Annotated list of species of the family Chaetodontidae (Actinopterygii, Perciformes) from Nha Trang Bay (South China Sea, Central Vietnam) // J. Ichthyol. V. 50. № 10. P. 914–931.
- Chen J.-P., Jan R.-Q., Shao K.-T.* 1997. Checklist of reef fishes from Taiping Island (Itu Aba Island), Spratly Islands, South China Sea // Pacif. Sci. V. 51. № 2. P. 143–166.
- Chen J.-P., Shao K.-T., Jan R.-Q. et al.* 2010. Marine fishes in Kenting National Park (First revised edition). Headquarters: Kenting Nat. Park, 649 p.
- Delrieu-Trottin E., Williams J.T., Bacchet P. et al.* 2015. Shore fishes of the Marquesas Islands, an updated checklist with new records and new percentage of endemic species // Check List. V. 11. № 5. Article 1758. P. 1–13. <http://dx.doi.org/doi/10.15560/11.5.1758>
- Fricke R., Kulbicki M.* 2007. Checklist of the shore fishes of New Caledonia // Compendium of marine species of New Caledonia / Eds. Payri C.E., Richer de Forges B. Doc. Sci. Tech. II7. IRD Noumea. P. 357–402.
- Fricke R., Allen G.R., Andréfouët S. et al.* 2014. Checklist of the marine and estuarine fishes of Madang District, Papua New Guinea, western Pacific Ocean, with 820 new records // Zootaxa. № 3832. P. 1–247.
- Fu Liang.* 2013. Coral reef fishes of South China Sea: Xisha, Nansha and Zhongsha Islands. Beijing: China Citic Press, 360 p.
- Hobbs J.-P.A., Newman S.J., Mitsopoulos G.E.A. et al.* 2014. Fishes of the Cocos (Keeling) Islands: new records, community composition and biogeographic significance // Ruffles Bull. Zool. № 30. Suppl. P. 203–219.
- Lai Duy Phuong, Nguyen Quang Hung.* 2017. Atlas ca ran san ho thuong gap o bien Viet Nam. Ha Noi: Nha Xuat Ban Mong Nghiep, 361 p.
- Myers R.F.* 1999. Micronesian reef fishes. Barrigada. Guam: Coral Graphics, 330 p.
- Mundy B.C.* 2005. Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago // Bishop Mus. Bull. Zool. № 6. P. 1–703.
- Nguyen Huu Phung.* 2004. The species composition of coral reef fishes of Vietnam // Proc. Sci. Conf. "Bien Dong 2002". Ho Chi Minh City: Agricult. Publ. House. P. 274–307.

- Nguyen Nhat Thi, Nguyen Van Quan.* 2005. Biodiversity and living resources of the coral reef fishes in Vietnam marine waters. Ha Noi: Publ. House Sci. and Tech., 120 p.
- Nguyen Van Long.* 2009. Coral reef fishes in the coastal waters of South-Central Vietnam // *J. Mar. Sci. Technol.* V. 9. № 3. P. 38–66.
- Pyle R.* 2000. Family Chaetodontidae // *Ruffles Bull. Zool.* № 8. Suppl. P. 623–624.
- Pyle R.* 2001. Chaetodontidae. Butterflyfishes // *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 5. Bony fishes. Pt. 3. Menidae to Pomacentridae* / Eds. Carpenter K.E., Niem V.H. Rome: FAO. P. 3224–3265.
- Randall J.E.* 2005. Reef and shore fishes of the South Pacific. New Caledonia to Tahiti and the Pitcairn Islands. Honolulu: Univ. Hawaii Press, 707 p.
- Randall J.E., Allen G.R., Steene R.C.* 1997. Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. Honolulu: Univ. Hawaii Press, 557 p.
- Shao K.-T., Ho H.-C., Lin P.-L. et al.* 2008. A checklist of the fishes of southern Taiwan, northern South China Sea // *Ruffles Bull. Zool.* № 19. Suppl. P. 233–271.
- Shimada K.* 2002. Chaetodontidae – butterflyfishes // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2* / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 884–897.
- Vo Si Tuan, Nguyen Huy Yet, Nguyen Van Long.* 2005. Coral reefs of Vietnam. Ho Chi Minh City: Publ. House Sci. Technol., 212 p.

УДК 597.341.591.9

**О МАЛОИЗВЕСТНЫХ АКУЛАХ *ETMOPTERUS VILLOSUS* (ETMOPTERIDAE) И *SCYMNODALATIAS SHERWOODI* (SOMNIOSIDAE) ИЗ ТИХОГО ОКЕАНА**

© 2019 г. В. Н. Долганов\*

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

\*E-mail: vndolganov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2017 г.

После исправления 12.04.2018 г.

Принята в печать 31.05.2018 г.

Приводится описание и распространение редких сквалидных акул *Etmopterus villosus* (16 экз. пойманы летом 1979 г. на подводных горах Маркус-Неккер) и *Scymnodalatias sherwoodi* (1 экз. пойман летом 1982 г. в эпипелагиали юго-восточной части Тихого океана). Первый вид известен только по голотипу от Гавайских о-вов, второй – по 3 экз. из Австрало-Новозеландского района.

*Ключевые слова:* *Etmopterus villosus*, *Scymnodalatias sherwoodi*, морфометрические признаки, позвонки, зубы, череп, птеригоподии, спиральный клапан, распространение, Тихий океан.

DOI: 10.1134/S004287521902005X

Во время российских научно-исследовательских экспедиций в Тихом океане были собраны обширные материалы о хрящевых рыбах, в том числе о редких и малоизвестных. К примеру, глубоководная колючая акула *Etmopterus villosus* к настоящему времени известна только по описанию голотипа – ювенильного самца полной длиной (TL) 170 мм, пойманного у Гавайских о-вов на глубине 406–911 м (Gilbert, 1905; Compagno, 1984). Этот вид внутри рода *Etmopterus* относится к группе акул “*granulosus*”, у взрослых особей которых плакоидные чешуи в виде толстых коротких шипиков расположены на теле беспорядочно (Долганов, 1986). К этой группе относятся также обладающие обширными ареалами *E. princeps* из Северной Атлантики, *E. granulosus* (включая *E. baxteri*) из Южного полушария (Южная Африка, Австралия, Новая Зеландия, Южная Америка) и *E. virens* из Северо-Западной Атлантики, по сравнению с которыми точечный ареал *E. villosus* выглядит необычно. Летом 1979 г. во время экспедиции НПС “Мыс Юноны” на подводных горах Маркус-Неккер, примыкающих к Гавайскому хребту, были пойманы 16 неполовозрелых и взрослых особей *E. villosus* TL 368–652 мм.

Другой редкий вид – *Scymnodalatias sherwoodi* – к настоящему времени известен по трём поймам у Новой Зеландии и Австралии (Last, Stevens, 2009), из которых только голотип имеет хорошее внешнее описание (Garrick, 1956) и сведения о числе позвонков (Taniuchi, Garrick, 1986). Данные о таких важных таксономических признаках, как

строение черепа и птеригоподиев, число оборотов спирального клапана и клапанов сердечного артериального конуса, отсутствуют не только для этого вида, но и для других представителей рода *Scymnodalatias* (*S. albicaudata*, *S. garricki* и *S. oligodon*). Летом 1982 г. во время экспедиции на НИС “Пулковский меридиан” в эпипелагиали юго-восточной части Тихого океана был выловлен взрослый самец *S. sherwoodi* TL 730 мм.

В работе приводится описание этих малоизвестных видов и данные о их распространении и биологии.

***Etmopterus villosus* Gilbert, 1905**

(рис. 1)

**М а т е р и а л.** 7 самок TL 380–652 мм, 9 самцов TL 368–624 мм, 18°20′–24°10′ с.ш. 150°01′–171°55′ в.д., август 1979 г., подводные горы Маркус-Неккер, НПС “Мыс Юноны”, донный трал, глубина 960–1250 м. Коллектор Л.А. Борец.

**О п и с а н и е.** Тело массивное. Рыло короткое, широкое, не коническое; его длина до глаз примерно равна горизонтальному диаметру глаза. Ноздри простые, без дополнительных лопастей, расположены вблизи вершины рыла. Расстояние между ноздрями составляет 2.5–3.0 раза в длине рыла до глаз. Ширина рта немного меньше длины рыла до рта. Межглазничное расстояние примерно равно длине рыла до глаз.



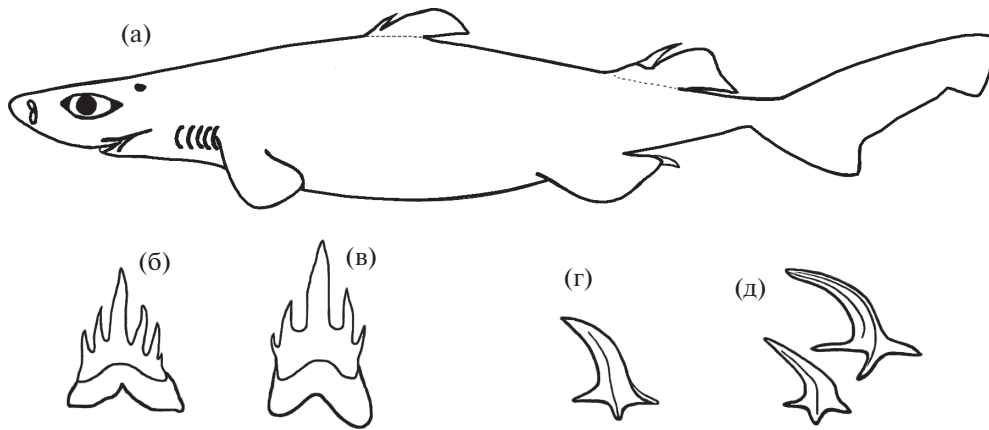


Рис. 1. *Etmopterus villosus*: а – взрослый самец  $TL$  624 мм; б, в – околосимфизные верхние зубы (б – самцов, в – самок); г, д – плакоидные чешуи (г – самец  $TL$  613 мм, д – самка  $TL$  652 мм).

Первый спинной плавник ( $D1$ ) меньше второго ( $D2$ ). Интердорсальное расстояние примерно в два раза больше расстояния от конца основания  $D2$  до начала верхней лопасти хвоста. Хвостовой плавник короткий, с хорошо выраженной подхвостовой выемкой. Длина его верхней лопасти примерно равна длине головы до 5-й жаберной щели. Задний конец грудного плавника не достигает уровня начала  $D1$ . Начало основания брюшных плавников ближе к  $D2$ , чем к  $D1$ . Антепекторальное расстояние много меньше пектоцентрального.

Шипы спинных плавников хорошо развиты. Дermalные чешуи в виде толстых конусообразных шипиков с загнутыми назад вершинами (рис. 1г, 1д) расположены на теле беспорядочно. На рыле, животе и боковых отметинах, образованных скоплением фотофоров, шипики меньших размеров и прямостоящие; в задней части хвостового стебля и на хвосте они образуют продольные ряды, иногда слабо выраженные у взрослых особей.

Зубы верхней челюсти с 3–7 вершинами. Околосимфизные зубы взрослых самок 5-вершинные, самцов с 5–7 вершинами. Центральная вершина наибольшая, прямостоящая. Вторая пара боковых вершин у самок меньше, чем у самцов (рис. 1б, 1в). Коронки примерно в три раза длиннее корней. Зубы нижней челюсти с одной вершиной, сильно наклонены к углам рта, образуя единый режущий ряд.

Измерения 16 экз.  $TL$  368–652 мм, в %  $TL$  (в скобках среднее значение признака). Расстояние от конца рыла: до  $D1$  35.5–37.6 (36.4), до  $D2$  60.3–64.3 (61.8), до хвоста 76.8–79.0 (78.0), до грудных плавников 21.3–24.7 (22.8), до брюшных плавников 52.9–56.3 (54.5). Длина рыла: до глаз 5.1–6.8 (6.1), до рта 8.7–10.7 (9.9). Длина головы: до 1-й жабер-

ной щели 16.0–19.1 (17.8), до 5-й жаберной щели 21.5–24.7 (22.8). Горизонтальный диаметр глаза 4.0–5.7 (4.9). Расстояние между глаз 5.5–7.0 (6.5), между ноздрей 3.5–4.2 (3.9). Длина жаберных щелей: первой 1.9–2.4 (2.1), пятой 1.7–2.1 (2.0). Ширина рта 9.3–11.6 (10.5). Длина основания плавников:  $D1$  4.8–6.3 (5.3),  $D2$  6.7–8.1 (7.5), брюшного 5.4–9.0 (7.3). Высота плавников:  $D1$  3.3–4.2 (3.6),  $D2$  3.8–5.2 (4.7), брюшных 5.7–7.8 (6.8). Длина: переднего края грудных плавников 8.6–10.0 (9.1), верхней лопасти хвостового плавника 20.7–23.4 (22.0), нижней лопасти 9.8–13.2 (12.0). Расстояния: междорсальное 18.0–20.6 (19.6), от конца основания  $D2$  до хвоста 8.7–11.1 (9.9), от конца основания брюшного плавника до начала хвоста 12.6–15.8 (14.2), от начала грудного плавника до начала брюшного 28.6–34.9 (31.0).

Туловищных позвонков 41–44 (42.6), позвонков хвостового стебля 13–18 (14.8), предхвостовых 56–59 (57.4), хвостовых 21–25 (23.5), общее число 79–83 (80.9). Число оборотов спирального клапана кишечника 9–11 (9.8). Зубная формула: верхняя челюсть 28–32 (30.9), нижняя – 37–54 (43.9).

Окраска. Тело и плавники коричнево-чёрные. Нижняя поверхность тела немного темнее, но боковые отметины у брюшных плавников и на хвосте почти незаметны.

Распространение. Нахождение *E. villosus* на всём протяжении огромного подводного хребта Маркус-Неккер объединяет его ареал с Гавайским районом и подводными хребтами южнее Японии, где он известен по 1 экз. с подводного хребта Кюсю-Палау как *E. princeps* (Nakaуа, 1982). Летом 2017 г. ярусолов “Палмер” обнаружил этот вид также на подводных горах южной части Северо-Западного подводного хребта. В неплохо изучен-

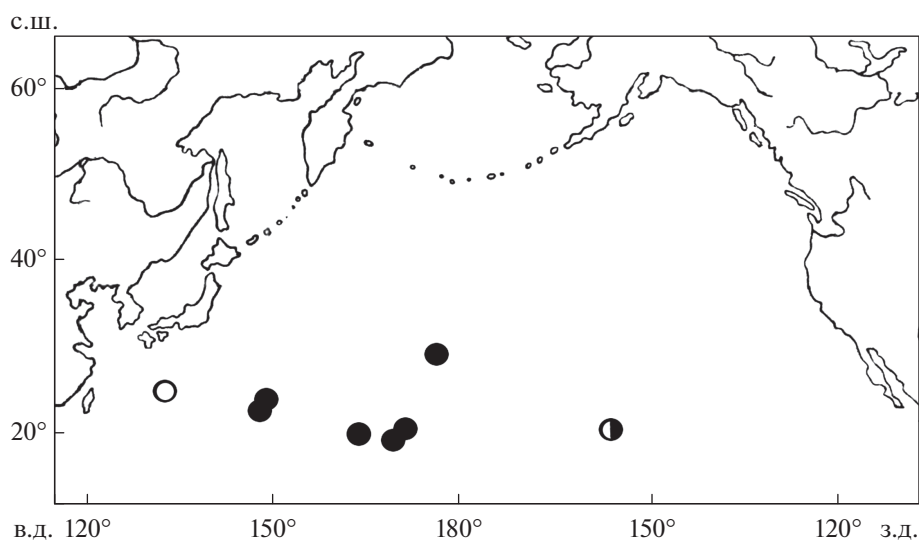


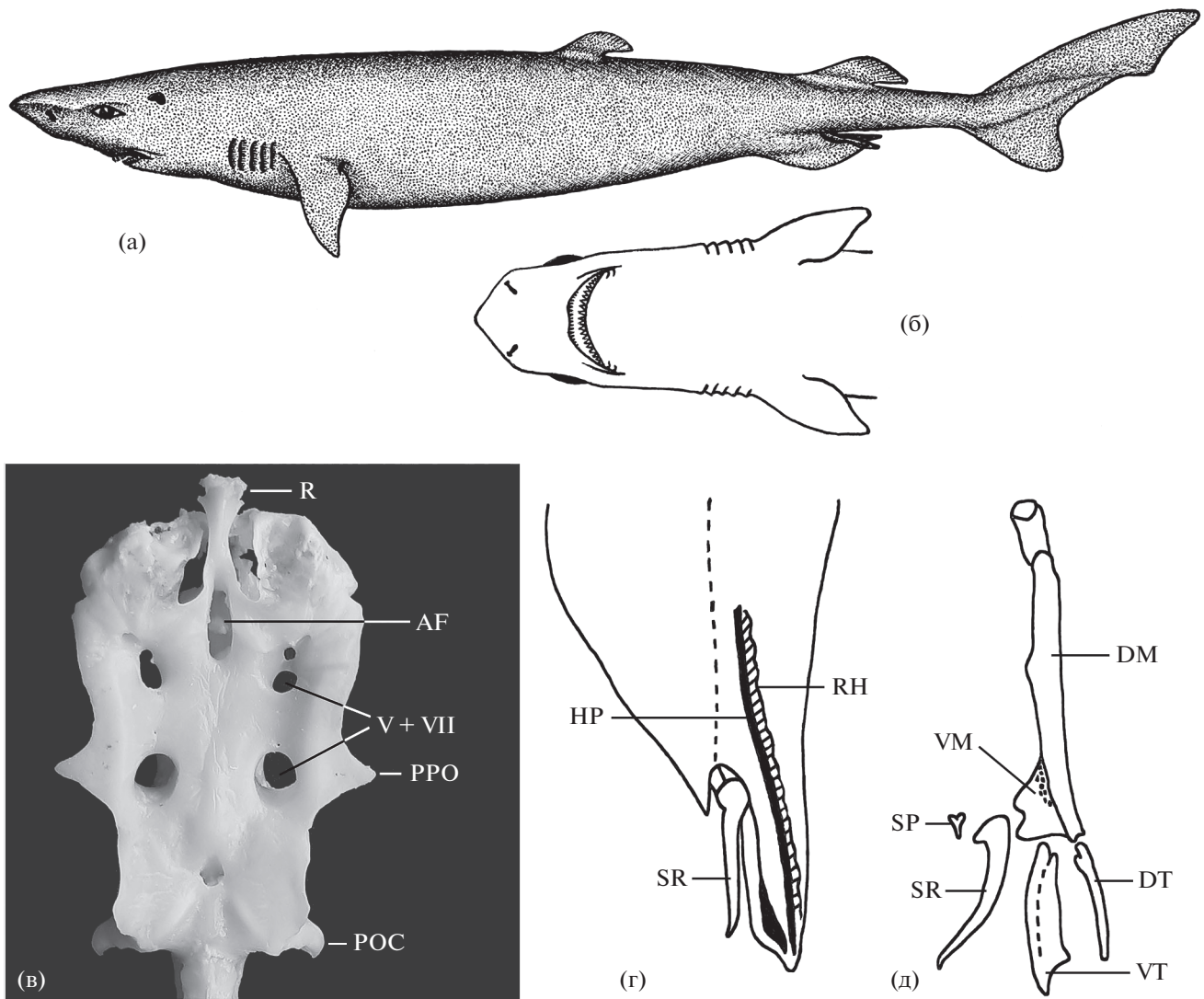
Рис. 2. Распространение акулы *Etmopterus villosus*: (●) — голотип, (●) — наши данные, (○) — “*E. princeps*” (Nakaya, 1982).

ных водах восточного побережья Японии *E. villosus* не обнаружен (Nakaya, Shirai, 1992; Shinohara, Matsuura, 1997; Shinohara et al., 2001; Fishes ..., 2002; собственные данные). Таким образом, ареал этого вида находится под субтропическими водами (рис. 2), не распространяясь в более высокие широты как у близкородственных ему *E. granulosus* и *E. princeps*.

**Биология.** Максимальные известные размеры самцов — 624 мм, самок — 652 мм. Среди пойманных акул зрелыми были самцы  $TL > 600$  мм и только одна самка  $TL$  652 мм. Гонады зрелых самцов были длиной около 60 мм и шириной 10 мм, яйца половозрелой самки диаметром до 20 мм. В желудках преобладали миктофиды разных размеров, клювы и хрусталики кальмаров (в том числе и относительно крупных) и остатки ракообразных. Придонная температура воды в западной части ареала вида на глубине 1230–1240 м была 5.4°C. Широкое распространение на подводных горах на глубинах 960–1250 м, разделённых глубинами в несколько километров, и преобладающее питание пелагическими объектами предполагает возможность значительного отрыва от дна и длительное нахождение в толще воды.

**Сравнительные замечания.** Голотип *E. villosus*, самец-сеголетка  $TL$  170 мм, не отличаясь от более взрослых особей числом позвонков (Yata-kawa et al., 1986), имеет относительно большие размеры головы и глаз, большее расстояние от конца рыла до рта, до 1-й жаберной щели, до грудных плавников и более выраженные ряды дермальных чешуй в задней части тела и на хвосте. Соответственно, число зубов в нижней челю-

сти, междорсальное и пектоцентрально-пектодорсальное расстояние и расстояние от конца рыла до  $D2$  у него меньше. Это полностью соответствует возрастной изменчивости акул рода *Etmopterus* (Долганов и др., 2006а, 2006б). В пользу правильной идентификации пойманных экземпляров свидетельствует и тот факт, что заселение Гавайского района возможно только через подводные горы Маркус-Неккер. *E. villosus* отличается от *E. princeps* из Северной Атлантики меньшим числом моноспондильных позвонков (41–44 против 44–47) и их общим числом (79–83 против 81–86), меньшими размерами, более густым ошиплением и наличием боковых отметин (хотя и слабо выраженных), которые у *E. princeps* отсутствуют (Ebert, Stehmann, 2013). От *E. granulosus* из Южного полушария он хорошо отличается намного меньшим числом позвонков: моноспондильных (41–44 против 46–56), предхвостовых (56–59 против 59–67) и общим (79–83 против 86–89). Кроме этого, *E. villosus* имеет несколько меньшее число оборотов спирального клапана кишечника (9–11 против 10–13) (Yano, 1997). Следует заметить, что меньшее число позвонков *E. villosus* по сравнению с *E. granulosus* и *E. princeps* соответствует его обитанию в более тёплых низких широтах. *E. virens* из Карибского бассейна, который также обладает беспорядочно разбросанными по телу низкими крепкими шипиками, относится к карликовым видам. Максимальные размеры его взрослых особей не превышают 23 см (Compagno, 1984). Кроме ареала и размеров *E. villosus* отличается от него более массивным телом, более коротким хвостовым стеблем, который значительно меньше длины го-



**Рис. 3.** *Scymnodalatias sherwoodi*, взрослый самец *TL* 730 мм из юго-восточной части Тихого океана: а – внешний вид, б – голова, вид снизу; в – неврокраниум; г, д – внешний вид и скелет птеригоподиев. R – рострум, AF – передняя фонтанель, V+VII – отверстия для глазничной ветви V и VII нервов; PPO – заглазничный отросток, POC – затылочный отросток, HP – гипоринх, SR – шип, RH – рипидион, VM – вентральный маргинальный хрящ, SP – шип, DM – дорсальный маргинальный хрящ, DT – дорсальный терминальный хрящ, VT – вентральный терминальный хрящ.

ловы, пектоцентрального и междорсального расстояний (у *E. virens* он примерно равен длине головы и пектоцентральному расстоянию и в 1,4 раза больше междорсального). Окраска *E. villosus* намного темнее, и боковые отметины, образованные фотофорами на хвостовом стебле и хвосте, практически не видны, в то время как у *E. virens* они хорошо выражены (Compagno, 1984).

### *Scymnodalatias sherwoodi* (Archev, 1921)

(рис. 3а, 3б)

**М а т е р и а л.** Половозрелый самец *TL* 730 мм, 44°52' ю.ш. 110°00' з.д., 17.07.1982 г., открытые воды юго-восточной части Тихого океана, НИС

“Пулковский меридиан”, пелагический трал, горизонт лова 10 м. Коллектор П.В. Калчугин.

**О п и с а н и е.** Рыло длинное, заостренное, его длина почти в два раза больше горизонтального диаметра глаза. Ноздри расположены вблизи вершины рыла. Клапаны ноздрей без дополнительных лопастей. Расстояние между ноздрями около двух раз в длине рыла до рта. Глаза в виде вытянутого овала, их горизонтальный диаметр в три раза меньше межглазничного расстояния. Предротовые щели имеются. Ширина рта примерно равна длине рыла до рта. Начало *D1* ближе к началу брюшного плавника, чем к началу грудного. Начало *D2* расположено примерно над серединой основания брюшных плавников. Антепектораль-

ное расстояние составляет 57.8% пектоцентрального.  $D1$  намного меньше  $D2$ . Нет ни верхней, ни нижней предхвостовых ямок, но вдоль верхней и нижней поверхностей хвостового стебля имеются продольные ложбины. Хвостовой плавник с хорошо выраженной нижней лопастью и субтерминальной выемкой. Длина верхней лопасти хвоста немного больше междорсального расстояния, но меньше антелекторального.

Чешуи на теле мелкие, листовидные. Их задний край трёхлопастной, вдоль каждой лопасти имеется продольный гребень. Зубы в обеих челюстях односторонние. В верхней челюсти они иглообразные, прямостоящие, с ассиметрично закруглёнными вершинами коронок и аркообразными корнями. Зубы нижней челюсти треугольные с острыми боковыми краями коронок, слегка наклонены к углам рта; высота их корней немного превышает высоту коронок. Зубная формула: верхняя челюсть – 29–1–28, нижняя – 15–1–15.

Туловищных позвонков 44, позвонков хвостового стебля 16, хвостовых 23, общее число 83. Число оборотов спирального клапана кишечника 41, рядов клапанов артериального конуса 5. Клапаны развиты слабо, даже в первом ряду. Печень двухлопастная.

Череп платибазальный. Передняя фонтанель маленькая, расположена далеко позади рострума. Рострум небольшой, сплюснутый дорсовентрально. Заглазничный и затылочный отростки хорошо развиты. Теменное углубление не крупное. Мощный надглазничный гребень с необычно большими отверстиями для глазничной ветви V и VII нервов (рис. 3в).

Птеригоподии с большим шипом-шпорой и узкой кожной складкой пористой структуры (рипидион), прилегающей к глубокой продольной ложбине, разделяющей дорсальную и вентральную доли птеригоподия (гипопиле). Шпора плавно изогнута по всей длине и лишь её вершина изогнута значительно (рис. 3г). Скелет птеригоподиев (рис. 3д) состоит из дорсального и вентрального терминальных хрящей, прилегающих соответственно к дорсальному и вентральному маргинальным хрящам, крупной шпоры и расположенного за ней мелкого шипа.

Измерения, в %  $TL$ . Расстояние от конца рыла: до  $D1$  43.6, до  $D2$  65.5, до хвоста 79.7, до грудных плавников 22.3, до брюшных плавников 61.0. Длина рыла: до глаз 5.5, до ноздрей 2.3, до рта 8.5. Длина головы: до 1-й жаберной щели 17.1, до 5-й жаберной щели 21.6. Ширина головы 13.0. Высота тела у грудного плавника 13.0. Горизонтальный диаметр глаза 3.2. Расстояние между глаз 9.6, между ноздрей 4.0, между предротовыми щелями 8.9. Длина жаберных щелей: первой 2.7, тре-

твей 2.7, пятой 3.0. Ширина рта 7.9. Длина основания плавников:  $D1$  5.2,  $D2$  6.3, брюшного 6.4. Высота плавников:  $D1$  2.7,  $D2$  3.0. Длина: переднего края грудных плавников 10.5, класперов 6.2, верхней лопасти хвостового плавника 20.5, нижней лопасти 10.3. Расстояния: междорсальное 16.4, от конца основания  $D2$  до хвоста 7.9, от конца основания брюшного плавника до начала хвоста 11.0, от начала грудного плавника до начала брюшного 38.6.

Окраска. Тело коричнево-чёрное. На боках имеются небольшие светлые пятна и светлые участки с тёмными пятнами. Края плавников тёмные.

Распространение и биология. *S. sherwoodi* известен только по 3 экз., пойманым у Новой Зеландии и Южной Австралии на глубине 400–500 м (Last, Stevens, 2009). Описываемый экземпляр выловлен в верхней части эпипелагиали (ход верхней подборки пелагического трала на горизонте 10 м от поверхности) у берегов Южной Америки, что значительно расширяет представление о горизонтальном и вертикальном распространении этого вида. В желудке пойманного экземпляра находили клювы и хрусталики глаз крупных кальмаров.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Долганов В.Н. 1986. Описание новых видов акул семейства Squalidae (Squaliformes) из северо-западной части Тихого океана с замечаниями о валидности *Etmopterus frontimaculatus* // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 1. С. 149–153.
- Долганов В.Н., Королев М.Р., Гинанова Т.Т. 2006а. Морфологическое изучение акулы *Etmopterus lucifer* Jordan et Snyder, 1902 (Squalidae) из северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 147. С. 261–264.
- Долганов В.Н., Королев М.Р., Гинанова Т.Т. 2006б. Морфологическая характеристика акулы *Etmopterus bigelowi* Shirai et Tachikawa, 1993 (Squalidae) из северо-западной части Тихого океана // Там же. Т. 147. С. 265–268.
- Compagno L.J.V. 1984. FAO species catalogue. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Pt. 1. Hexanchiformes to Lamniformes // FAO Fish. Synop. № 125. V. 4. P. 1–249.
- Ebert D.A., Stehmann M. 2013. FAO species catalogue. Sharks, Batoids and Chimaeras of the North Atlantic. Rome: FAO, 523 p.
- Fishes of Japan with pictorial keys to the species. 2002 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1749 p.
- Garrick J.A.F. 1956. Studies on New Zealand Elasmobranchii. Pt. V. *Scymnodalatis* n. g. based on *Scymnodon sherwoodi* Archey, 1921 (Selachii) // Trans. Roy. Soc. N. Z. V. 83. № 3. P. 555–571.
- Gilbert C.H. 1905. The deep-sea fishes of the Hawaiian Islands. Pt. II. Section II // Bull. US Fish. Comm. V. 23. № 2. P. 577–713.
- Last P.R., Stevens J.D. 2009. Sharks and rays of Australia. Melbourne: CSIRO, 656 p.

- Nakaya K.* 1982. Squalidae // Fishes of the Kyushu-Palau Ridge and Tosa Bay / Eds. Okamura O. et al. Tokio: Jpn. Fish. Res. Conserv. Ass. P. 47–53, 310–315.
- Nakaya K., Shirai S.* 1992. Fauna and zoogeography of deep-benthic chondrichthyan fishes around the Japanese Archipelago // Jpn. J. Ichthyol. V. 39. № 1. P. 37–48.
- Shinohara G., Matsuura K.* 1997. Annotated checklist of deep-water fishes from Suruga Bay, Japan // Monogr. Nat. Sci. Mus. V. 12. P. 269–318.
- Shinohara G., Endo H., Matsuura K. et al.* 2001. Annotated checklist of the deepwater fishes from Tosa Bay, Japan // Ibid. V. 20. P. 283–343.
- Taniuchi T., Garrick J.A.F.* 1986. A new species of *Scymnodalatias* from the Southern Oceans, and comments on other squaliform sharks // Jpn. J. Ichthyol. V. 33. № 2. P. 119–134.
- Yamakawa T., Taniuchi T., Nose Y.* 1986. Review of the *Etmopterus lucifer* group (Squalidae) in Japan // Proc. 2-nd Int. conf. “Indo-Pacific fish biology”. Tokyo: Ichth. Soc. Jpn. P. 197–297.
- Yano K.* 1997. First record of the brown lanternshark, *Etmopterus unicolor*, from the waters around New Zealand, and comparison with the southern lanternshark, *E. granulosus* // Ichthyol. Res. V. 44. № 1. P. 61–72.

УДК 597.08

**ТРАНСОКЕАНИЧЕСКАЯ МИГРАЦИЯ ТРЁХЗУБОЙ МИНОГИ  
*ENTOSPHEBUS TRIDENTATUS*<sup>#</sup>**

© 2019 г. Дж. Г. Мураускас<sup>1</sup>, А. М. Орлов<sup>2, 3, 4, 5, 6, \*</sup>, Л. Келлер<sup>1</sup>, О. А. Мазникова<sup>2</sup>, И. И. Глебов<sup>7</sup>

<sup>1</sup> Консалтинговая фирма “Фор Пикс” по наукам об окружающей среде и решениям  
в области обработки данных, Уэнатчи, Вашингтон, США

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

<sup>3</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>4</sup> Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

<sup>5</sup> Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

<sup>6</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

<sup>7</sup> Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр – ТИНРО-центр, Владивосток, Россия

\*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 30.10.2018 г.

После доработки 30.10.2018 г.

Принята в печать 08.11.2018 г.

Впервые документируется трансокеаническая миграция миног. С 2012 по 2015 гг. в западной части Берингова моря с помощью имплантируемых пассивных транспондеров (PIT-tags) были помечены 40 взрослых трёхзубых миног *Entosphenus tridentatus*. В сентябре 2015 г. одна из них была обнаружена в бассейне реки Колумбия. Это свидетельствует о том, что трёхзубая минога способна совершать длительные трансокеанические миграции из районов нагула в Беринговом море к нерестилищам в реках США и Канады.

**Ключевые слова:** трансокеаническая миграция, мечение, обнаружение, метки с имплантируемым передатчиком (PIT-tags), трёхзубая минога *Entosphenus tridentatus*, Берингово море, бассейн реки Колумбия.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020139

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