

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 62 № 3 2022 Май–Июнь

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

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

Статьи журнала “*Вопросы ихтиологии*” аннотируются и реферируются в РИНЦ,
Реферативном журнале ВИНТИ и Russian Science Citation Index.

Москва

ООО «Тематическая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2022
© Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
2022
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2022

Подписано к печати 02.02.2022 г. Дата выхода в свет 10.03.2022 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 21 экз.

Зак. 5030

Бесплатно

Учредители: Российская академия наук, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ №ФС77-80520
от 23 марта 2021 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-131-21 ООО «Тематическая редакция»,
125252, г. Москва, ул. Зорге, д. 19, этаж 3, помещ. VI, комн. 44
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 62, Номер 3, 2022

- Таксономия и филогенетические отношения карповых рыб рода *Hemiculter* (Сургинidae, Хеносургинidae): востробрюшки видовой группы *Hemiculter lucidus*
Е. Д. Васильева, В. П. Васильев, И. Л. Мирошниченко, С. В. Шедько 251
- Сравнительный анализ структуры различий между некоторыми морфотипами крупных африканских усачей рода *Barbus* (*Labeobarbus auctogum*) из озера Тана, Эфиопия
М. В. Мина, А. Н. Мироновский 272
- Новый вид вьюнов *Misgurnus* (Cobitidae) с юга Сахалина
С. В. Шедько, Е. Д. Васильева 281
- Морфология и вентиляция органа обоняния у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus* (Pomacentridae)
Н. И. Пащенко, Л. Т. К. Оань, А. О. Касумян 282
- Ихтиофауна пресных и солоноватых вод России и прилегающих территорий: аннотированный список с таксономическими комментариями.
1. Семейства Petromyzontidae–Pristigasteridae
Ю. В. Дылдин, А. М. Орлов, Л. Ганель, В. И. Романов, Р. Фрике, Е. Д. Васильева 294
- Первая поимка мягкоротого карнкаса *Uraspis secunda* (Carangidae) в юго-западной части Мексиканского залива и уточнение встречаемости белоязычного урасписа *Uraspis helvola* в тихоокеанских водах Мексики
Л. Ф. Дель Мораль-Флорес, М. Майя-Ромеро, Д. Х. Дельгадо-Мичель, Р. Кальдерон-Баррера 295
- Оценка видового разнообразия ихтиопланктона северной части Центрально-Восточной Атлантики
А. Г. Архипов, Ф. В. Коломейко, Р. А. Пак 296
- Пространственно-временное распределение и размерный состав личинок инвазивного бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* и аборигенного бычка малого *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae) в ихтиопланктоне Юго-Восточной Балтики
Е. М. Карасева 303
- Сезонное распределение и размерный состав многоиглого керчака *Muhocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) в российских водах Японского моря
В. В. Панченко, А. Н. Вдовин 313
- Жизненные стратегии вырезуба *Rutilus frisii* (Сургинidae) в Черноморском бассейне
В. С. Болдырев 323
- Дают ли различные модели обратного расчёта длины аналогичные результаты? Комплексный подход для *Alburnoides tabarestanensis* (Leuciscidae)
М. Сейфали, Р. Садеги, Х. Р. Эсмэйли 334
- Эколого-географическая и генетическая дифференциация — единицы запаса кеты *Oncorhynchus keta* южных Курильских островов
Л. А. Животовский, Г. А. Рубцова, А. М. Каев, М. В. Шитова, Б. П. Смирнов, Т. Г. Точилина, К. И. Афанасьев 335

Качественная оценка состояния запаса леща <i>Abramis brama</i> (Cyprinidae) уральского стада на основе метода LB-SPR <i>И. А. Сафаралиев, Н. Н. Попов</i>	345
Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> в морской и пресноводный периоды нерестовой миграции <i>Е. Д. Павлов, Е. В. Ганжа, Д. С. Павлов</i>	356
Гистологические исследования пресноводного амурского бычка <i>Rhinogobius brunneus</i> (Gobiidae), имеющие отношение к кожному дыханию <i>Х. Т. Ким, С. В. Юн, Дж. Я. Парк</i>	364
Модифицированный метод импрегнации серебром для визуализации нервной ткани рыб <i>Д. В. Капитанова, Н. А. Веретенников, Ф. Н. Шкиль</i>	365

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Обнаружение <i>Poromitra macrophthalma</i> (Melamphaidae) в Атлантическом океане <i>А. Н. Котляр</i>	366
Первое обнаружение золотополосого сига <i>Siganus rivulatus</i> (Siganidae) в Чёрном море <i>В. И. Мальцев, А. В. Кулиш, М. А. Белецкая</i>	370

УДК 57.06.597.554.3

ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ КАРПОВЫХ РЫБ РОДА *HEMICULTER* (CYPRINIDAE, XENOCYPRIDINAE): ВОСТРОБРЮШКИ ВИДОВОЙ ГРУППЫ *HEMICULTER LUCIDUS*

© 2022 г. Е. Д. Васильева¹, *, В. П. Васильев², И. Л. Мирошниченко³, С. В. Шедько³

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

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

³Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
Дальневосточного отделения РАН – ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2021 г.

После доработки 04.10.2021 г.

Принята к публикации 04.10.2021 г.

На основе сравнительного морфологического анализа многотычинковые востробрюшки разделены на четыре группы, различающиеся по числу ветвистых лучей в анальном плавнике, относительной длине головы, высоте тела, длине колючки спинного плавника, окраске брюшины: ханкайская востробрюшка *Hemiculter lucidus*, буирнурская востробрюшка *H. varpachovskii*; востробрюшки из бассейна р. Янцзы, пригодным названием для которых, как показано, является *H. clupeoides*, и востробрюшки из бассейна нижнего Амура, описанные как самостоятельный вид, статус которого подтверждается его отличиями от *H. lucidus* и *H. clupeoides* по составу гаплотипов митохондриального гена цитохрома *b*. Обсуждаются филогенетические отношения видов многотычинковых востробрюшек, рассматриваются некоторые проблемы синонимии, приведён ключ для диагностики видов.

Ключевые слова: многотычинковые востробрюшки *Hemiculter*, таксономия, диагностические признаки, филогенетические отношения, новый вид, ключи.

DOI: 10.31857/S0042875222030237

Настоящая работа продолжает изучение карповобразных рыб (Cypriniformes) рода *Hemiculter* Bleeker, 1860, который, согласно современной классификации, входит в состав подсемейства Xenocypridinae Günther, 1868 семейства карповых (Cyprinidae) (Tan, Armbruster, 2018), рассматриваемого также в статусе самостоятельного семейства Xenocyprididae (Fricke et al., 2021; Froese, Pauly, 2021). Принятая до сих пор структура рода и номенклатура его представителей (Fricke et al., 2021; Froese, Pauly, 2021) находятся в противоречии с результатами современного филогеографического анализа нативных популяций (Chen et al., 2017; Wang et al., 2021; Васильева и др., 2022; настоящая работа). Данное исследование посвящено группе так называемых многотычинковых востробрюшек, объединённых ранее (Васильева, Козлова, 1988) в один вид *H. lucidus* (Dybowski, 1872), который в работах Берга (1909, 1949) и Никольского (1947, 1956) ошибочно (Васильева, Козлова, 1988) относился в ранге подвида к виду *H. leucisculus* (Basilewsky, 1855). В отличие от востробрюшек видовой группы *H. leucisculus*, чьи филогенетические отношения и таксономия рассмотрены нами ранее (Васильева и др.,

2022), многотычинковые востробрюшки видовой группы *H. lucidus* характеризуются относительно большим числом густо сидящих жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (18–30, в среднем 22–24), наличием обычно не менее 12 ветвистых лучей в анальном плавнике; началом спинного плавника, расположенным, как правило, ближе к концу рыла, чем к началу хвостового плавника; и не резко изгибающейся вниз у грудного плавника боковой линией, в которой 40–53 (в среднем 42–46) прободённых чешуй (Васильева, Козлова, 1988; Васильева, 2004). В настоящее время в этой группе признаются валидными три вида: ханкайская востробрюшка *H. lucidus* в пресных водах России и Китая, *H. bleekeri* Waгpachowski, 1887 в водоёмах Китая и буирнурская востробрюшка *H. varpachovskii* Nikolski, 1903 в бассейне верхнего течения Амура на территории Монголии, России и Китая (Fricke et al., 2021; Froese, Pauly, 2021); ареалы всех этих видов нуждаются в уточнении.

Цель настоящей работы – оценить морфологическую изменчивость и дивергенцию многотычинковых востробрюшек из разных бассейнов; выяснить филогенетические связи локальных групп

популяций, таксономические отношения и номенклатуру обнаруженных филетических линий; выявить диагностические морфологические признаки всех таксонов, определить их нативные ареалы и разработать идентификационные ключи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морфологические исследования проводили на материалах из коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ); в общей сложности было изучено 405 экз. Исходно все пробы ЗММУ, собранные в период до 1960 г., в соответствии с ошибочными представлениями Берга (1949) и Никольского (1947, 1956) о таксономии и номенклатуре востробрюшек были идентифицированы сборщиками или сотрудниками ЗММУ как *H. leucisculus* (включая рыб из озёр Буйр-Нуур и Далайнор) или его подвид *H. leucisculus lucidus* (оз. Ханка). Все эти пробы в соответствии с проведённой ранее ревизией рода (Васильева, Козлова, 1988) и результатами настоящего исследования переопределены и вместе с нашими современными сборами отнесены к четырём разным видам, таксономический статус которых дан ниже в интерпретации авторов настоящей работы.

***H. lucidus*, бассейн оз. Ханка** — 78 экз., стандартная длина (*SL*) 55.0–172.5 мм и 4 экз. молоди *SL* < 50 мм: P-7550 — 3 экз., Астраханка, 24.06.1949 г., коллектор В.Д. Лебедев; P-7557 — 1 экз., 11.07.1948 г.; P-7906 — 7 экз., сопка Лузанова, 19.07.1949 г.; P-8343 — 14 экз., 1949 г.; P-20064 — 1 экз., каналы рисовых чеков у дер. Владимиро-Петровка, 20.09.1996 г., коллектор В.П. Васильев; P-20066 — 1 экз., Камень-Рыболов, база ТИНРО, 11.09.1996 г., коллектор В.П. Васильев; P-20105 — 43 экз., Камень-Рыболов, база ТИНРО, 15.09.1996 г., коллектор В.П. Васильев; P-21966 — 12 экз., Камень-Рыболов, база ТИНРО, 25–26.09.2007 г., коллекторы В.П. Васильев, Е.Д. Васильева, С.В. Шедько (включают ваучеры на ДНК-анализ).

***H. varpachovskii*, оз. Буйр-Нуур, Монголия** — 82 экз. *SL* 85.5–129.0 мм: P-8041 — 3 экз., лето 1948 г.; P-8069 — 10 экз., июль–август 1948 г.; P-8375 — 16 экз., август 1948 г.; P-8606 — 16 экз., в плохом состоянии, 1948 г., коллектор А. Дашдорж (на этикетках здесь и далее указано: “coll. Анударин”); P-8608 — 7 экз., лето 1948 г., коллектор А. Дашдорж; P-8683 — 3 экз., коллектор А. Дашдорж; P-13018 — 27 экз., коллектор А. Дашдорж.

Бассейн оз. Далайнор, Монголия — 106 экз. *SL* 77.0–119.0 мм. Сборы А.А. Световидовой: P-8674 — 8 экз., Далайнор, 17.06.1957 г.; P-8675 — 9 экз., р. Керулен, 17.06.1957 г.; P-8699 — 1 экз., Далайнор, мутная протока, 13.06.1957 г.; P-8700 — 21 экз., р. Уршун (= Оршун-гол), 07.06.1957 г.; P-8701 — 20 экз., р. Уршун, 28.06.1957 г.; P-8702 — 3 экз., р. Уршун, 09.06.1957 г.; P-8728 — 4 экз.,

Далайнор, лето 1957 г.; P-8729 — 29 экз., Далайнор, лето 1957 г.; P-8730 — 10 экз., Далайнор, 16.06.1957 г.; P-22031 — 1 экз., р. Керулен, 47°01' с.ш. 109°08' в.д., 28.08.2007 г., коллектор Ю.В. Слынько.

***H. clupeoides* Nichols, 1925, Китай** — 44 экз. *SL* 71.0–118.0 мм: P-8638 — 1 экз., получен от Института гидробиологии Китайской АН; P-9436 — 35 экз., р. Янцзы (“collected from G-Chang”), 28.04.1958 г.; P-22294 — 8 экз., р. Янцзы, Цзинчжоу (Jingzhou), провинция Хубэй (Hubei), 31.10.2009 г., коллекторы Е.Д. Васильева, В.П. Васильев.

***Hemiculter* sp.**, описан в статусе нового вида в настоящей работе, бассейн нижнего Амура — 89 экз. Бассейн оз. Болонь — 46 экз. *SL* 82.0–146.0 мм: P-6166 — 1 экз., м. Нергуль, 01.08.1946 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6172 — 3 экз., м. Серебряный, 24.07.1946 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6174 — 2 экз., о. Туф, 06.07.1946 г., коллектор М.Н. Лишев; P-6234 — 7 экз., июнь 1946 г., коллектор С.Г. Соин; P-6506 — 10 экз., 20.06.1947 г., коллектор Т.К. Сысоева; P-6545 — 2 экз., 28.05.1947 г.; P-6600 — 3 экз., м. Серебряный, 10.07.1947 г., коллектор Т.К. Сысоева; P-6859 — 1 экз., 28.06.1947 г., коллектор Т.К. Сысоева; P-6860 — 4 экз., о. Туф, 05.07.1947 г., коллектор Т.К. Сысоева; P-6867 — 6 экз., 28.06.1947 г., коллектор Т.К. Сысоева; P-6880 — 3 экз., 01.08.1946 г., коллектор Т.К. Сысоева; P-8432 — 3 экз., м. Серебряный, 03.08.1946 г.; P-17128 — 1 экз., выделен из пробы P-6391 с 4 экз. *H. leucisculus*, протока Сий, 30.07.1947 г., коллектор Г.В. Никольский.

Р. Амур в районе Елабуги — 12 экз. *SL* 99.0–142.0 мм: P-6405 — 1 экз., 19.06.1947 г., коллектор Г.В. Никольский; P-7502 — 2 экз., 24.07.1949 г., коллектор Т.К. Сысоева; P-7536 — 2 экз., 12.07.1948 г., коллектор А.А. Световидова; P-7884 — 1 экз., 30.07.1949 г.; P-7885 — 3 экз., 12.06.1949 г.; P-7956 — 1 экз., 01.08.1949 г.; P-8574 — 2 экз., оз. Медовое, 20.06.1948 г., коллектор С.Г. Соин.

Нижний Амур на разных участках — 29 экз. *SL* 61.0–115.0 мм: P-6082 — 7 экз., оз. Большое Кизи, 26.07.1946 г., коллектор М.Н. Лишев; P-6098 — 3 экз., Амур выше дер. Монгольское, 23.08.1946 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6144 — 1 экз., оз. Удыль, 29.07.1946 г., коллектор М.Н. Лишев; P-6479 — 9 экз., Амур у Сикача-Алян, 12.06.1947 г., коллектор Г.В. Никольский; P-7129 — 2 экз., Амур у Джелинды, устье Б. Неверо, 25.07.1948 г., коллектор В.Д. Спановская; P-7134 — 6 экз., Амур, 7 км выше Ольгино, 07.08.1948 г., коллектор В.Д. Спановская; P-21562 — 1 экз., Амур у Безымянного (выше Хабаровска), 07.08.2004 г., коллектор Е.Д. Васильева.

Р. Сунгари (бассейн Амура) у Харбина (Китай): P-3513 — 2 экз. *SL* 75.5 и 82.0 мм, 07.07.1932 г., коллектор А.С. Лукашкин.

У всех особей измеряли стандартную длину тела (*SL*) и анализировали признаки, использовав-

шиеся при дифференциации и описании разных номинальных видов рода *Hemiculter* и близких таксонов (Bănărescu, 1968; Васильева, Козлова, 1988; Luo, Chen, 1998; Tan, Armbruster, 2018), прежде всего, характеристики, обнаруживающие наибольшую межпопуляционную изменчивость в пределах группы *H. lucidus* и использовавшиеся китайскими авторами для выделения подвидов в бассейне Амура (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959; Васильева, Козлова, 1989а): относительная длина головы (c), наибольшая высота тела перед спинным плавником (H), высота спинного плавника (hD), длина последнего неветвистого луча (колючки) спинного плавника (Hsp), число ветвистых лучей в анальном плавнике (A) (два последних сближенных луча считали за один луч), число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге ($sp.br.$), чешуй в боковой линии (ll). В таблицу не включены данные по молоди востробрюшек из оз. Ханка. При анализе дифференциации рыб из разных бассейнов и составлении характеристик таксонов использовали также полученные ранее результаты исследования изменчивости широкого набора морфометрических характеристик у востробрюшек видовой группы *H. lucidus* на внутри- и межпопуляционном уровне (Васильева, Козлова, 1989а). У отдельных особей из музейных коллекций изучены также окраска брюшины, строение плавательного пузыря, формула глоточных зубов и относительная длина кожного подключичного выроста ($flepl$ – flesh slip at the pectoral fin base) (Dai, Yang, 2003. P. 78).

Статистический анализ выполнен с применением программного пакета MS Excel; величину различий между сравниваемыми выборками по признакам с выявленными достоверными различиями (t_{sp}) оценивали на основе значений коэффициента различий CD (Майр и др., 1956). При оценке нативных ареалов видов использовали материалы музейной коллекции, результаты собственных полевых работ авторов настоящей статьи и молекулярно-генетических исследований, материалов из Генбанка, а также информацию из публикаций, цитируемых в работе.

Полноразмерные последовательности митохондриального гена цитохрома b ($cyt b$) были секвенированы у 55 образцов многотычинковых востробрюшек (депонированы в Генбанк под номерами доступа MW508412–MW508458). В дополнение к обработанному ранее (Васильева и др., 2022) материалу от востробрюшек из р. Янцзы, провинция Хубэй, (проба ЗММУ Р-22294, $n = 8$) были использованы особи *H. lucidus* из оз. Ханка ($n = 20$, включая экземпляры из пробы ЗММУ Р-21966), а также описанного в настоящей работе самостоятельного вида рода *Hemiculter*, собранные в 2006–2008 гг. из р. Сунгари у г. Харбин ($n = 8$) и р. Амур у г. Хабаровск ($n = 19$). Кроме собственных материалов, в работе использованы данные по последовательности гена $cyt b$ KF760461, полученной от

востробрюшки из Южной Кореи, определённой (Kim et al., 2014) как *H. leucisculus*, но причисленной в Генбанке к *H. eigenmanni* (Jordan et Metz, 1913).

Выделение ДНК, ПЦР-амплификация, секвенирование ДНК и филогенетический анализ проведены так же, как описано ранее (Васильева и др., 2022). Отличие состояло лишь в том, что из-за сравнительно низкого уровня дивергенции гена $cyt b$ внутри многотычинковых востробрюшек (максимальные дистанции порядка 2.5% различающихся позиций) нуклеотидную последовательность этого гена не подразделяли на блоки и матрицу данных анализировали при использовании одной оптимальной модели нуклеотидных замещений (TN + F + G4), подобранной в программе IQ-TREE v.1.6.12 (Nguyen et al., 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологическая изменчивость и дивергенция многотычинковых востробрюшек группы *Hemiculter lucidus*

Сравнительный морфологический анализ изменчивости многотычинковых востробрюшек из локальных популяций показал, что особи из разных бассейнов достаточно чётко различаются по совокупности следующих характеристик: числу ветвистых лучей в анальном плавнике, относительной длине головы, высоте тела и длине последнего неветвистого луча (колючки) спинного плавника, окраске брюшины.

Востробрюшки бассейна оз. Ханка обнаруживают наиболее высокий уровень морфологической дивергенции от популяций других водных бассейнов. У них, как правило, в анальном плавнике не менее 14 ветвистых лучей (рис. 1): среди изученных 78 экз. только у одного было 13 лучей в плавнике, преобладали особи с 15–16 лучами (56.4%). По данным китайских авторов (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959), у востробрюшек из Ханки редко бывает 13 ветвистых лучей (2/28), обычно их 14–15 (17/28), встречаются и особи с 19 лучами (1/28). Большое число лучей в анальном плавнике – от 14 до 18 – указывают и другие авторы (Warpachowski, 1887; Варпаховский, Герценштейн, 1887; Линдберг, Таранец, 1929; Берг, 1949; Никольский, 1956; Bănărescu, 1968; Luo, Chen, 1998). Голова у рыб из Ханки относительно небольшая (таблица), укладывается 4.2–5.4 раза в SL (обычно 5 и более раз), как указывается также в ключах Луо и Чена (Luo, Chen, 1998). По данным Цзин-цзян и Бе-лу (1959), длина головы у этих востробрюшек варьирует от 17 до 20% SL , по данным других авторов – содержится от 5.3 до 5.5 раза в SL (Warpachowski, 1887; Варпаховский, Герценштейн, 1887; Берг, 1949).

Наибольшая высота тела у изученных нами востробрюшек из Ханки всегда больше длины головы (таблица, рис. 1г), что отмечается для них и

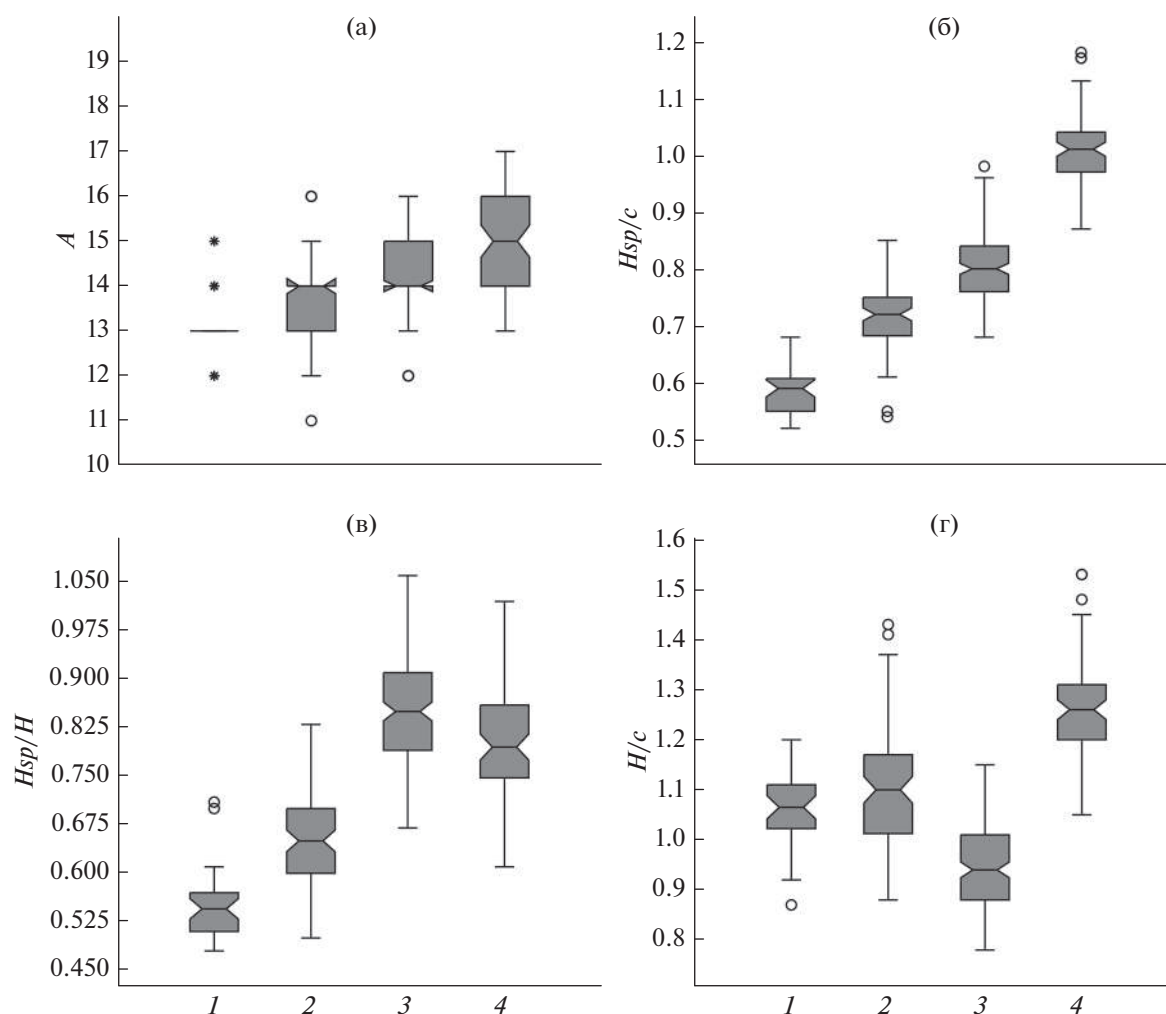


Рис. 1. Диаграммы размаха основных морфологических признаков, использованных для диагностики многотычинковых востробрюшек рода *Hemiculter* из разных бассейнов: а – число ветвистых лучей в анальном плавнике (A), б – отношение длины колючки спинного плавника к длине головы (H_{sp}/c), в – отношение длины колючки спинного плавника к наибольшей высоте тела у начала спинного плавника (H_{sp}/H), г – отношение наибольшей высоты тела к длине головы (H/c). Выборки: 1 – р. Янцзы, 2 – бассейн нижнего Амура, 3 – бассейн верхнего Амура, 4 – система оз. Ханка; (I) – пределы варьирования показателя (от 25 до 75% данных заключены в заливную серую фигуру), (–) – медиана; (○), (*) – выбросы.

в ключах китайских авторов (Luo, Chen, 1998); содержится 3.3–4.0 раза в SL , 3.8–4.0 – по данным других авторов (Wapraschowski, 1887; Варпаховский, Герценштейн, 1887; Берг, 1949). Длина колючки спинного плавника обычно составляет 75–85% H , как правило, превышает 85% c , а обычно равна или больше длины головы (рис. 1б); по данным Берга (1949), длина колючки больше или равна длине головы, по ключам китайских авторов (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959; Luo, Chen, 1998) – обычно больше длины головы. Брюшина у всех изученных особей из пробы P-21966 (12 экз.) чёрная, у 3 экз. из пробы P-8343 – тёмно-коричневая.

Востробрюшки из бассейна р. Янцзы в наибольшей степени отличаются по морфологическим характеристикам от особей из бассейна Ханки (здесь

и далее рассматриваются только признаки, по которым выявлены статистически достоверные различия). У изученных нами рыб в анальном плавнике 12–15 ветвистых лучей, обычно не более 13 (27/37); 12–13 лучей для особей из бассейна Янцзы приводят и другие авторы (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959). Соответственно и длина основания анального плавника у востробрюшек из Янцзы существенно меньше, чем у ханкайских (таблица): уровень различий превышает формально подвидовой уровень – $CD = 1.48$. Ещё более низкие средние значения IA приводят для востробрюшек из Янцзы китайские авторы (Li et al., 2020) – $13.9 \pm 0.9\%$ SL . Длина головы у изученных особей из Янцзы больше, чем у востробрюшек из Ханки, укладывается 4.1–4.7 раза в SL . Выявленные различия

Некоторые морфометрические характеристики многотычинковых востробрюшек (*Hemiculter*) из разных водных бассейнов

Признак	Янцзы	Нижний Амур	Верхний Амур	Ханка
<i>n</i>	37	88	170	78
<i>SL</i> , мм	$\frac{71-118}{88.1}$	$\frac{56-146}{99.4}$	$\frac{77-129}{98.6}$	$\frac{55-172.5}{119.0}$
<i>A</i>	$\frac{12-15}{13.1 \pm 0.13}$	$\frac{11-16}{13.7 \pm 0.12}$	$\frac{12-16}{14.1 \pm 0.07}$	$\frac{13-17}{15.4 \pm 0.12}$
<i>Hsp/H</i>	$\frac{0.48-0.71}{0.55 \pm 0.009}$	$\frac{0.50-0.83}{0.66 \pm 0.008}$	$\frac{0.67-1.06}{0.85 \pm 0.006}$	$\frac{0.61-1.02}{0.80 \pm 0.009}$
<i>Hsp/c</i>	$\frac{0.52-0.68}{0.59 \pm 0.007}$	$\frac{0.54-0.85}{0.71 \pm 0.006}$	$\frac{0.68-0.96}{0.80 \pm 0.004}$	$\frac{0.71-1.18}{1.00 \pm 0.008}$
<i>H/c</i>	$\frac{0.87-1.20}{1.07 \pm 0.012}$	$\frac{0.88-1.43}{1.10 \pm 0.013}$	$\frac{0.78-1.15}{1.00 \pm 0.053}$	$\frac{1.05-1.53}{1.26 \pm 0.010}$
*По данным: Васильева, Козлова, 1988, 1989а				
<i>n</i>	35	88	98	19
<i>ll</i>	$\frac{40-47}{43.0 \pm 0.41}$	$\frac{40-45}{40.7-43.9}$	$\frac{40-49}{42.1-44.3}$	$\frac{40-49}{44.4 \pm 0.48}$
В % <i>SL</i>				
<i>aD</i>	$\frac{48.4-52.2}{50.2 \pm 0.16}$	$\frac{46.0-54.2}{49.6-51.9}$	$\frac{46.6-54.4}{49.3-50.8}$	$\frac{47.8-53.6}{50.3 \pm 0.29}$
<i>aV</i>	$\frac{46.0-50.7}{48.3 \pm 0.20}$	$\frac{42.5-55.7}{48.0-50.3}$	$\frac{44.9-52.8}{47.7-48.5}$	$\frac{44.4-47.3}{45.9 \pm 0.21}$
<i>lP</i>	$\frac{19.0-22.7}{20.4 \pm 0.12}$	$\frac{17.8-27.2}{21.0-25.4}$	$\frac{21.4-26.4}{23.5-24.2}$	$\frac{22.2-24.6}{23.4 \pm 0.15}$
<i>lV</i>	$\frac{13.4-16.0}{14.7 \pm 0.10}$	$\frac{12.9-19.0}{15.2-16.9}$	$\frac{14.4-19.38}{16.4-17.1}$	$\frac{14.7-18.6}{16.6 \pm 0.27}$
<i>lA</i>	$\frac{12.5-16.3}{14.6 \pm 0.15}$	$\frac{11.6-20.5}{14.2-15.6}$	$\frac{12.0-17.8}{14.8-15.4}$	$\frac{15.4-18.7}{17.2 \pm 0.20}$
<i>hD</i>	$\frac{15.5-18.3}{16.8 \pm 0.12}$	$\frac{15.5-23.6}{17.7-20.8}$	$\frac{17.4-23.9}{20.3-21.5}$	$\frac{19.7-27.1}{22.5 \pm 0.47}$
<i>Hsp</i>	$\frac{12.2-16.1}{14.4 \pm 0.15}$	$\frac{13.7-20.8}{15.2-17.6}$	$\frac{16.3-22.7}{19.2-20.4}$	$\frac{18.5-23.6}{20.5 \pm 0.38}$
<i>H</i>	$\frac{20.7-29.4}{25.4 \pm 0.27}$	$\frac{19.0-30.9}{22.5-26.6}$	$\frac{19.8-28.0}{23.1-23.3}$	$\frac{25.3-30.4}{27.2 \pm 0.37}$
<i>c</i>	$\frac{21.5-24.7}{23.3 \pm 0.13}$	$\frac{20.4-27.4}{22.0-24.5}$	$\frac{21.3-27.1}{23.3-24.6}$	$\frac{18.6-23.8}{21.0 \pm 0.34}$

Примечание. *n* – число особей; над чертой – диапазон изменчивости, под чертой – среднее значение и его ошибка (*по бассейнам нижнего и верхнего Амура – изменчивость средних значений в разных выборках); *SL* – стандартная длина тела, *A* – число ветвистых лучей в анальном плавнике; *aD*, *aV* – антедорсальное и антевентральное расстояния; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавника соответственно, *lA* – длина основания анального плавника, *hD* – высота спинного плавника, *Hsp* – длина колючки спинного плавника, *H* – наибольшая высота тела у начала спинного плавника, *c* – длина головы, *ll* – число чешуй боковой линии.

невелики ($CD = 1.02$) и в определённой степени могут быть обусловлены меньшими размерами востробрюшек из Янцзы., хотя сходные средние размеры головы — $21.2 \pm 1.0\% SL$ — приводят и китайские авторы (Li et al., 2020).

Наибольшая высота тела у востробрюшек из Янцзы обычно чуть превышает длину головы (таблица, рис. 1г), что отмечается для них и в ключах китайских авторов (Luo, Chen, 1998); содержится 3.4–4.8 раза в SL ; однако китайские авторы (Li et al., 2020) приводят меньшую среднюю величину признака, чем получили мы — $20.2 \pm 1.4\% SL$. Длина колючки спинного плавника обычно $< 60\% c$ и $< 55\% H$. По индексу Hsp/c наблюдается хиатус между распределениями значений у востробрюшек Янцзы и Ханки, $CD = 3.70$. По индексу Hsp/H (рис. 1в) величина различий превышает формально подвидовой уровень: $CD = 1.57$. В отличие от изученных востробрюшек из Ханки у 3 экз. из Янцзы из пробы P-22294 и у особи из Китая из пробы P-8638 брюшина светлая.

Помимо отмеченных выше характеристик востробрюшки из р. Янцзы достоверно отличаются от изученной выборки из Ханки (Васильева, Козлова, 1989а) меньшей высотой спинного плавника (наблюдается хиатус между распределениями значений признака, $CD = 2.07$), меньшей длиной грудного плавника ($CD = 2.20$), а также меньшей длиной брюшного плавника (таблица). Китайские авторы (Li et al., 2020) приводят для этих характеристик следующие средние значения — соответственно 18.1 ± 1.2 , 19.3 ± 0.8 и $14.7 \pm 0.9\% SL$.

Востробрюшки из разных популяций бассейна нижнего Амура демонстрируют наибольшее морфологическое сходство с таковыми бассейна Янцзы со сдвигом средних значений в направлении диапазона изменчивости востробрюшек из Ханки (таблица). В анальном плавнике у них от 11 до 16 ветвистых лучей (рис. 1а), чаще 13 (28/88) или 14 (30/88). Сходные данные приводятся для популяций Амура с территории Китая (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959): 12–16 лучей, чаще 13 (38/126) или 14 (56/126); по данным Никольского (1947), у востробрюшек из разных водоёмов бассейна нижнего Амура среднее число лучей 13.4–14.1. Длина основания анального плавника варьирует в более широком диапазоне, чем у рыб из Янцзы и Ханки, но средние значения в разных амурских выборках ближе к средней величине признака в выборке из Янцзы (таблица), хотя их отличия от средних значений у востробрюшек Ханки невелики (CD не достигает формально подвидового уровня 1.28). Длина головы нижеамурских востробрюшек укладывается 3.7–4.9 раза в SL .

Наибольшая высота тела обычно больше длины головы (таблица, рис. 1г); в разных локальных популяциях значение соотношения H/c в среднем варьирует от 0.92 до 1.16; содержится

3.2–5.3 раза в SL . По средней величине индекса H/c амурские востробрюшки сходны с особями из Янцзы и достоверно отличаются от ханкайских, но различия эти невелики (таблица). Длина колючки спинного плавника обычно не превышает $75\% c$ и составляет от 60 до $70\% H$ (таблица, рис. 1в). По средним значениям индексов Hsp/H и Hsp/c востробрюшки нижнего Амура достоверно отличаются и от рыб из Янцзы, и от рыб из Ханки, однако значительные различия наблюдаются только по индексу Hsp/c между амурскими и ханкайскими востробрюшками: $CD = 2.32$. В то же время средние значения длины колючки в разных амурских популяциях варьируют в пределах 15.2–17.6% SL , и в случае выборки из оз. Кабар с Hsp $17.3 \pm 0.34\% SL$ отличия от востробрюшек из Янцзы достигают величины $CD = 1.29$. В свою очередь распределение значений Hsp в выборке амурских востробрюшек из оз. Большое Кизи — 13.8–16.5 (в среднем 15.2)% SL ($n = 7$) — не перекрывается с диапазоном изменчивости ханкайских востробрюшек.

По высоте спинного плавника изученные популяции нижнего Амура занимают промежуточное положение между востробрюшками Янцзы и Ханки. Все амурские выборки достоверно отличаются от выборки из Янцзы, и в ряде случаев эти отличия достигают значительной величины: так, при сравнении с популяцией оз. Кабар с hD $20.4 \pm 0.29\% SL$ $CD = 1.93$, а с выборкой из Амура у пос. Елабуга с hD $20.3 \pm 0.30\% SL$ $CD = 1.38$. Аналогично достоверны различия всех амурских выборок с ханкайскими востробрюшками, и в ряде случаев они значительны: с выборкой из Амура с hD $17.7 \pm 0.20\% SL$ $CD = 1.60$, с выборкой из оз. Болонь с hD 18.6 ± 0.16 $CD = 1.37$, а распределение значений признака в выборке из оз. Большое Кизи hD 17.2–19.4% SL не перекрывается с диапазоном изменчивости ханкайских востробрюшек (таблица).

Диапазон изменчивости относительной длины грудного и брюшного плавников у нижеамурских востробрюшек превышает суммарную изменчивость востробрюшек Янцзы и Ханки; наименьшие средние выборочные значения амурских выборок близки к средним значениям признаков в выборке из Янцзы, а наибольшие — к средним востробрюшек Ханки (таблица).

Популяции системы р. Аргунь (верхнее течение Амура) — озёра Буйр-Нуур (=Хулун-Буйр) и Далайноор, реки Уршун и Керулен — по большинству признаков более сходны с востробрюшками из Ханки, чем с особями из бассейнов нижнего Амура и р. Янцзы. В анальном плавнике у них, как правило, не менее 13 ветвистых лучей (12 лучей обнаружено только у 6 из 170 экз.), чаще 14 (70/170) или 15 (51/170) лучей. Сходные данные приводятся для буирнурской востробрюшки китайские авторы (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959): 12–15 лучей, чаще

13 (12/40), 14 (10/40) или 15 (15/40); в описании *H. varpachovskii*, составленном по 8 экз., приводится 15 лучей (Никольский, 1903). Средние значения длины основания анального плавника в разных выборках сходны со средними значениями этого признака у востробрюшек из бассейна нижнего Амура (таблица). Длина головы изученных востробрюшек из бассейна верхнего Амура укладывается 3.7–4.7 раза в *SL*, что согласуется с характеристикой буирнурских востробрюшек в диагностическом ключе Луо и Чена (Luo, Chen, 1998) (<5.0 раза в *SL*) и с описанием Никольского (1903) – 4½–4¾. Средние значения длины головы в разных популяциях сходны с таковыми востробрюшек из Янцзы и нижнего Амура (таблица). По данным Цзин-цзян и Бе-лу (1959), длина головы у этих востробрюшек варьирует от 21 до 25% *SL*, в среднем 22.7%.

Наибольшая высота тела обычно не превышает длину головы (таблица, рис. 1г), содержится 3.6–5.1 раза в *SL* (4–4½ – по описанию Никольского (1903)); по ключам китайских авторов (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959), высота тела буирнурских востробрюшек не превышает 22% *SL*. По средней величине индекса *H/c* верхнеамурские востробрюшки сходны с особями из Янцзы и из бассейна нижнего Амура и достоверно отличаются от ханкайских, но различия эти невелики. Длина колючки спинного плавника обычно больше 75%, но меньше 90% *c* (короче головы: *sensu* Luo, Chen, 1998) и, как правило, превышает 80% *H* (рис. 1б, 1в). По индексу *Hsp/c* отличия востробрюшек бассейна верхнего Амура достигают значительной величины как от востробрюшек Янцзы (*CD* = 2.18, распределения значений признака в выборках практически не перекрываются), так и от ханкайских востробрюшек (*CD* = 1.56). По индексу *Hsp/H* значительные различия наблюдаются между востробрюшками верхнего Амура и Янцзы: *CD* = 2.21. Средние значения *Hsp* (в % *SL*) у верхнеамурских востробрюшек сходны с ханкайскими; с распределением значений признака у особей из Янцзы наблюдается хиатус, и различия со всеми верхнеамурскими выборками достигают значительной величины: *CD* = 2.26 с выборкой из оз. Буйр-Нуур с *Hsp* 19.2 ± 0.18% *SL*, *CD* = 3.15 с выборкой из р. Уршун с *Hsp* 19.2 ± ± 0.13% *SL*, *CD* = 2.68 с выборкой из оз. Далайнор с *Hsp* 20.4 ± 0.26% *SL*. Значительной величины достигают различия по индексу *Hsp* между верхнеамурскими и нижнеамурскими выборками с низкими средними значениями индекса: при сравнении выборки из нижнего Амура с *Hsp* 15.8 ± 0.25% *SL* с выборкой из оз. Буйр-Нуур *CD* = 1.40, с выборкой из р. Уршун – 1.85, с выборкой из оз. Далайнор – 1.80. В то же время отличия от нижнеамурских выборок с большими средними значениями *Hsp* (например, с выборкой из оз. Кабар с *Hsp* 17.3 ± 0.34% *SL*) достоверны, но невелики – *CD* не достигает уровня 1.28. У двух вскрытых экземпляров из пробы Р-8069 брюшина тёмная.

По средним значениям высоты спинного, длины грудного и брюшного плавников востробрюшки из водоёмов бассейна верхнего Амура наиболее сходны с ханкайскими востробрюшками (таблица).

Таксономическая структура и проблемы номенклатуры многотычинковых востробрюшек

Дифференцируемые по морфологическим признакам четыре группы многотычинковых востробрюшек населяют разные водные бассейны, различия между ними по отдельным характеристикам превышают формально подвидовой уровень *CD* = 1.28, а по другим – наблюдается хиатус между распределениями значений признака, что соответствует видовому морфологическому критерию. В любом случае по совокупности морфологических характеристик, использовавшихся ранее в определительных ключах, востробрюшки из разных групп чётко дифференцируются друг от друга (см. ниже разработанный в настоящем исследовании диагностический ключ) и принимаются нами в статусе самостоятельных таксонов видового ранга. Востробрюшки из бассейна Ханки и оз. Буйр-Нуур ранее были описаны в качестве самостоятельных видов, которые признаются и в настоящее время: соответственно *H. lucidus* и *H. varpachovskii* (Fricke et al., 2021; Froese, Pauly, 2021). В то же время номенклатура двух других видов – востробрюшек бассейна р. Янцзы и востробрюшек нижнего течения Амура – нуждается в специальном анализе.

Востробрюшки р. Янцзы. В современных сводках по ихтиофауне для р. Янцзы указываются два вида востробрюшек с *sp.br.* > 20: *H. tchangi* Fang, 1942 и уже упоминавшийся *H. bleekeri* (Luo, Chen, 1998; Fu et al., 2003; He, 2010). В предыдущей нашей работе (Васильева и др., 2022) подтверждён вывод Бэнэреску (Bănărescu, 1968) о том, что *H. tchangi* был описан по гибридной особи, и поэтому название *tchangi* не может употребляться как валидное для родительских видов этого гибрида (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2000. Ст. 23.8). Валидным названием для вида рода *Hemiculter*, участвовавшего в гибридизации, является предложенное позже (Yih, Wu, 1964) – *nigromarginis*. Эндемичный вид притоков верхнего течения Янцзы *H. nigromarginis* принадлежит филогенетической кладе малотычинковых востробрюшек (Chen et al., 2017; Васильева и др., 2022) и, как и эти виды, характеризуется малым числом ветвистых лучей в анальном плавнике (11–12) и началом спинного плавника, расположенным, как правило, ближе к началу хвостового плавника, чем к концу рыла. От других видов собственно малотычинковых востробрюшек он отличается бóльшим числом жаберных тычинок (25–28), а также относительно бóльшим числом чешуй в боковой линии (49–53) (Bănărescu, 1968).

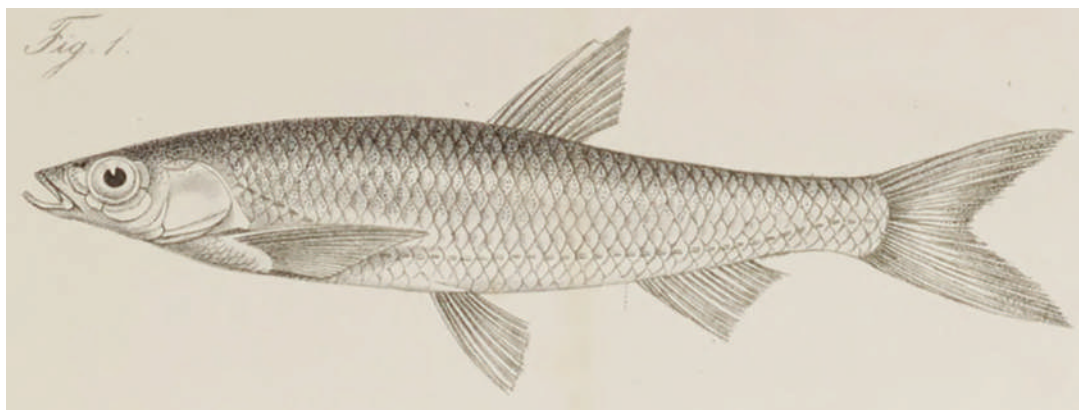


Рис. 2. Внешний вид востробрюшки *Hemiculter leucisculus* по: Bleeker, 1871. Tab. 2. Fig. 1.

Вид *H. bleekeri* был описан Варпаховским (Warpachowski, 1887) на основе описания Бликером (Bleeker, 1863–1864, 1871) двух особей из Китая (предположительно из р. Янцзы), отнесённых им к виду *H. leucisculus*. Описание Варпаховского повторяет следующие важные характеристики из публикаций Бликера: *D* II 7–8, *A* III 11–13, *P* I 13–14, *V* II 8, *II* 40–42; *H* укладывается $4\frac{2}{3}$ – $4\frac{3}{4}$ раза в *SL*, *c* – $4\frac{1}{3}$ – $4\frac{1}{2}$ раза в *SL*; начало спинного плавника ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла. Однако в нём отсутствуют приведённая Бликером формула трёхрядных глоточных зубов (2.4.5/5.4.2) и то, что у изученных Бликером рыб 2-й неветвистый луч спинного плавника короче головы (Bleeker, 1871). При этом Варпаховский приводит в диагнозе, что у *H. bleekeri* брюхо перед брюшными плавниками уплощённое, а за ними – с очень тупым килем: “der Bauch ist vor den Ventralen abgeflacht, hinter denselben sehr stumpf gekielt” (Warpachowski, 1887. P. 702). Тогда как Бликер не упомянул в описании наличие/отсутствие кила на брюхе, а в сравнительных замечаниях указал, что у рода *Hemiculter* (т.е. у изученных им рыб, которых он относил к данному роду) в отличие от рода *Culter* Basilewsky, 1855 брюшко тупое **даже** позади брюшных плавников: “par le ventre qui est obtus même en arrière des ventrales” (Bleeker, 1871. P. 78). При этом Варпаховский в характеристике рода *Hemiculter* указал, что у этих рыб брюхо **в основном** с килем: “Bauch meist gekielt” (Warpachowski, 1887. P. 693), а в ключах видов для *H. bleekeri* отметил отсутствие кила (“nicht gekielt” – P. 694).

Отсутствие кила у рыб, изученных Бликером (Bleeker, 1863–1864, 1871), обсуждали в последующем некоторые авторы. Так, Петерс (Peters, 1880, цит. по: Warpachowski, 1887) полагал, что Бликер упустил из виду киль из-за малых размеров исследованных им рыб. Варпаховский (Warpachowski, 1887), однако, считал это очень сомнительным, поскольку в более поздней работе, после опублико-

вания работ Кнера и Гюнтера (Kner, 1867; Günther, 1868 – цит. по: Warpachowski, 1887), Бликер (Bleeker, 1871) (который, кстати, цитировал упомянутых авторов) должен был бы сообщить о своей ошибке. В связи с этими высказываниями следует заметить, во-первых, что в описании Бликера использовались особи общей длиной тела (*TL*) 136 и 143 мм (Bleeker, 1871), которые крупнее изученных нами рыб из пробы P-22294 *TL* 101–129 мм, у которых хорошо заметен киль от грудных плавников до анального отверстия. Во-вторых, как цитируется выше, Бликер (Bleeker, 1871) отмечал отсутствие кила у видов рода *Hemiculter* как отличие от рыб рода *Culter*. Берг (1949), который ошибочно относил многотычинковых востробрюшек к виду *H. leucisculus*, по-видимому, руководствуясь описанием Варпаховского (Warpachowski, 1887), включал *H. bleekeri* в род *Pseudohemiculter* Nichols et Pope, 1927, у которого киль развит только в задней части, за брюшными плавниками. В своей ревизии рода *Hemiculter* Бэнэреску (Bănărescu, 1968) отмечал отсутствие упоминания кила в описаниях Бликера (Bleeker, 1863–1864, 1871), но счёл возможным принять вид *H. bleekeri* на том основании, что указанное Бликером наличие “42 чешуй” (Bănărescu, 1968. P. 526) встречается только у этого вида.

К сожалению, типовые экземпляры *H. bleekeri* отсутствуют (Bănărescu, 1968; Fricke et al., 2021), зато имеется изображение одной из рыб, на основе которых этот вид был описан (Bleeker, 1871. Table 2. Fig. 1). Эта особь (рис. 2) заметно отличается от изученных нами востробрюшек из р. Янцзы (рис. 3а, 3б) сдвинутым в заднюю часть тела спинным плавником, начало которого в соответствии с описанием Бликера ближе к основанию хвостового плавника (у изученных нами рыб, как у всех многотычинковых востробрюшек, оно ближе к концу рыла), большей длиной головы, которая укладывается не более 4.5 раза (у востробрюшек из коллекции ЗММУ – 4.1–4.7 раза) в *SL* и более длинными грудными плавниками, почти достаю-



Рис. 3. *Hemiculter clupeioides* из р. Янцзы, ЗММУ P-22294: а – мелкий экземпляр SL 81.5 мм, б – более крупный экземпляр SL 103.0 мм, в – вскрытый экземпляр SL 106.0 мм со светлой брюшиной, г – правая глоточная кость, глоточные зубы 2.4.5.

щими основания брюшных плавников (далеко не доходят до основания брюшных плавников у многотычинковых востробрюшек из Янцзы: $IP/P-V$ в среднем 79.1% SL). У изображённой на рисунке рыбы из работы Бликера также более длинная ко-

лючка спинного плавника – $>70\% H$, тогда как у изученных нами рыб – $<55\%$.

Если не рассматривать отсутствие киля на брюхе, то идентификация Бликером (Bleeker, 1863–1864, 1871) изученных им рыб из Китая

как *H. leucisculus* определённо правильное отнесения их к многотычинковым востробрюшкам, которых в настоящее время в Китае определяют как *H. bleekeri*. Действительно, у широко распространённого от бассейна Амура до устья р. Меконг *H. leucisculus* начало спинного плавника ближе к началу хвостового плавника, чем к концу рыла, а в резко изгибающейся вниз у грудного плавника боковой линии 40–59 (в среднем 46–51) прободённых чешуй, обычно не более 12 ветвистых лучей в анальном плавнике и длинные грудные плавники: $IP/P-V$ 76.6–107.5 (в среднем 90.7 ± 0.68)% SL (Васильева, Козлова, 1988; Васильева, 2004; Васильева и др., 2022). Однако киль на брюхе у *H. leucisculus*, как и у всех видов рода *Hemiculter* в современном понимании, хорошо развит как за брюшными плавниками, так и впереди них.

Проведённый нами сравнительный анализ собственных и литературных данных (Nichols, 1943; Берг, 1949; Chen et al., 1998; Kim, Park, 2002; Dai, Yang, 2003; Kottelat, 2006; Froese, Pauly, 2021) показал, что среди известных пресноводных рыб Китая и пограничных с ним стран карповые рыбы, лишённые киля на брюхе, но обладающие другими признаками из описания *H. leucisculus* Бликера (Bleeker, 1871), отсутствуют. Нет таких видов и среди рыб, у которых киль развит только между анальным отверстием и брюшными плавниками, к которым относятся представители родов *Chanodichthys* Bleeker, 1860 и *Pseudohemiculter*. В то же время родовое название *Hemiculter* впервые появилось в составленных Бликером (Bleeker, 1860) диагностических ключах для карпообразных рыб. Следуя этим ключам, можно утверждать, что по морфологическим особенностям роды *Hemiculter* и *Chanodichthys* очень сходны, их объединяет наличие трёхрядных глоточных зубов и колючки в спинном плавнике. Дифференцирует их Бликер по следующему набору признаков: у рода *Chanodichthys* тело не удлинённое, рыло заострено, чешуя умеренных размеров, боковая линия слабо изогнутая, а у рода *Hemiculter* тело удлинённое, рыло короткое, чешуя средних размеров или мелкая, боковая линия сильно изогнутая. В связи с этим мы склонны принять, что замечание Бликера (Bleeker, 1871) по поводу киля у изученных им рыб следует оценивать как сравнительное по отношению к видам с более выраженным острым килем. По другим признакам описания они соответствуют современным представлениям о роде *Hemiculter* с круто изогнутой боковой линией (“la ligne latérale fortement et subêtement courbée” – Bleeker, 1871. P. 78), D II–III (6)7–8 с гладкой колючкой, A III 10–19, II 40–59 и трёхрядными глоточными зубами.

Однако, в отличие от многих других авторов (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959; Yih, Wu, 1964; Bănărescu, 1968; Luo, Chen, 1998; Fu et al., 2003; Jiang et al., 2008; He, 2010; Li et al., 2020; Fricke et al., 2021; Froese, Pauly, 2021), в соответствии с результатами пред-

ставленного выше анализа мы считаем *H. bleekeri* не самостоятельным видом или подвидом, а младшим синонимом *H. leucisculus*.

Среди названий, пригодных для многотычинковых востробрюшек из р. Янцзы, ранее других был описан *H. clupeoides* Nichols, 1925. Описание основано на 1 экз. из оз. Тунгтинг (Tungting Lake) (=Дунтинху – Dongting Hu) в провинции Хунань (Hunan), относящегося к бассейну Янцзы: в озеро впадает ряд притоков Янцзы, с основным течением Янцзы оно соединено каналами. Приведённые в описании формулы плавников, глоточных зубов, форма боковой линии, $II \sim 55$, наличие на брюхе киля, простирающегося вперёд за брюшные плавники, а также сравнительные замечания по отношению к другим видам рода *Hemiculter* (Nichols, 1925, 1943) не позволяют сомневаться в родовой принадлежности данной рыбы. При этом типовой экземпляр, безусловно, не конспектичен *H. leucisculus*, на что ошибочно указывают ряд авторов (Yih, Wu, 1964; Kottelat, 2006, 2013; Fricke et al., 2021). Согласно описанию, у него 14 ветвистых лучей в анальном плавнике, а судя по рисунку (Nichols, 1943. Fig. 61. Pl. 4. Fig. 4), спинной плавник начинается значительно ближе к концу рыла, чем к основанию хвостового плавника ($aD \sim 48.4\% SL$), тогда как у *H. leucisculus* начало спинного плавника сильно сдвинуто в заднюю часть тела и обычно не более 12 ветвистых лучей в анальном плавнике. Следует отметить, что Бэнэреску (Bănărescu, 1968) на основе описания и сравнительного анализа голотипа считал *H. clupeoides* синонимом *H. bleekeri*.

По основным характеристикам, дифференцирующим виды в группе многотычинковых востробрюшек, типовой экземпляр *H. clupeoides* полностью укладывается в основные характеристики изученных нами востробрюшек из р. Янцзы. Длина головы у него содержится 4.6 раза в SL , наибольшая высота тела превышает длину головы и содержится 4.3 раза в SL , длина колючки спинного плавника, судя по рисунку (Nichols, 1943), заметно меньше длины головы (~ 0.55) и < 0.55 высоты тела. В этой связи мы относим востробрюшек р. Янцзы к виду *H. clupeoides*, валидность которого подтверждается результатами морфологического анализа.

Востробрюшки бассейна нижнего Амура. К числу номинальных видов, описанных из водоёмов с территорий севернее бассейна Янцзы и включаемых разными авторами (Цзин-цзян, Бе-лу, 1959; Bănărescu, 1968; Luo, Chen, 1998) в состав многотычинковых востробрюшек как синонимов *H. bleekeri*, относятся *Toxabramis argenter* Abbott, 1901, *Parapelecus elongatus* Mori, 1927 и *H. shibatae* Mori, 1933. *T. argenter* рассматривается в настоящее время в статусе самостоятельного вида рода *Toxabramis* (Fricke et al., 2021), что однозначно подтверждается его описанием (Abbott, 1901). Здесь сле-

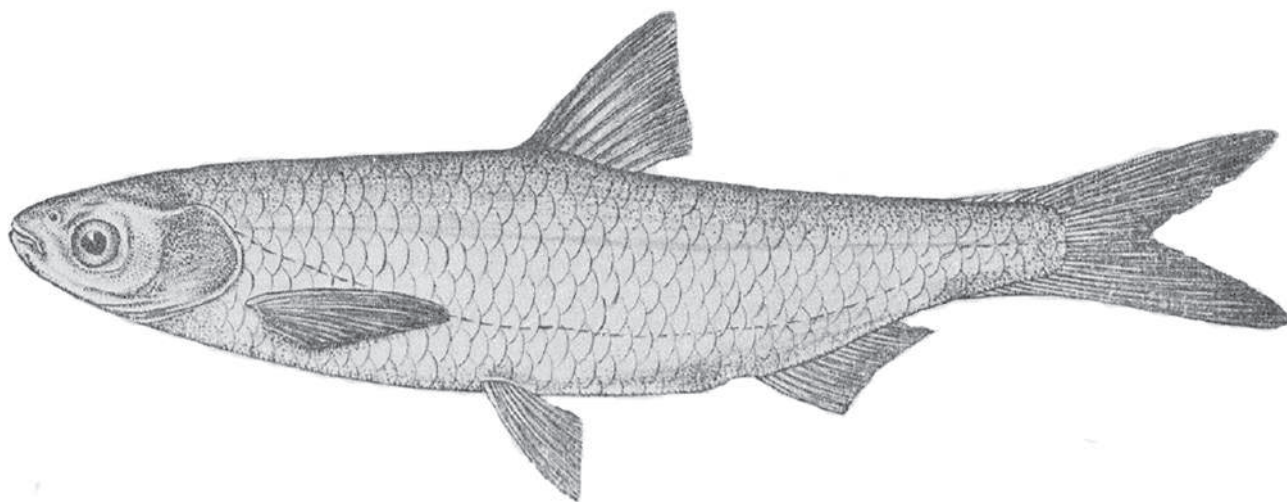


Рис. 4. Голотип *Hemiculter shibatae* по: Mori, 1933. P. 167. Fig. 2.

дует отметить, что вид описан на основе 1 экз. *SL* 130 мм – голотипа USNM 49545 (=CAS-SU 6299) (Abbott, 1901, Fricke et al., 2021), для которого приведено наличие двурядных глоточных зубов 5.3/3.4 и зазубренного последнего неветвистого луча в спинном плавнике “second spine rather stout, weakly serrated” (Abbott, 1901. P. 485). Изученные Бэнэреску (Bănărescu, 1968) две востробрюшки из коллекции Стэнфордского университета (SU 6300) с трёхрядными глоточными зубами в описании Эббота не указаны и не могут считаться паратипами указанного таксона: исходно допущенная Бэнэреску ошибка привела к неправильному заключению.

P. elongatus был описан по 1 экз. *TL* 107 мм из р. Хан (Hun), притока р. Ляохэ (Liao River), впадающей в Ляодунский залив в Южной Маньчжурии. Этот экземпляр, современное нахождение которого неизвестно, характеризовался следующими основными признаками: *D* II 7, *A* II 13, *I* 48, брюшко заострено от уровня грудных плавников до анального отверстия, начало спинного плавника существенно ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла (на расстояние равное дистанции от конца рыла до середины глаза), грудные плавники длинные, заострённые достигают $\frac{3}{4}$ *P-V* (Mori, 1927). На основе этих характеристик его следует считать конспецифичным *H. leucisculus* и, соответственно, *P. elongatus* должен быть включён в синонимы этого вида.

H. shibatae был описан по из 1 экз. из Тси-наня (Tsi-nan, в настоящее время Jinan – Цзинань, центр провинции Шаньдун), водоёмы которого принадлежат бассейну р. Хуанхэ и относятся к западному побережью Жёлтого моря. В описании (Mori, 1933) указано, что у этого вида *D* II 7, *A* II 13, *I* 41, глоточные зубы трёхрядные 5.4.2 / 2.4.5; длина голо-

вы содержится 4.5 раза в *SL*, высота тела – 4.3 раза в *SL*; глаза небольшие – 1.3 раза в длине рыла; на брюхе киль от основания грудных плавников до анального отверстия; начало спинного плавника на равном расстоянии от конца рыла и от основания хвостового плавника, чуть позади основания брюшных плавников; 1-я колючка спинного плавника примерно (“nearly”: Mori, 1933. P. 166) такой же длины, как и 2-я; брюшина чёрная. Сведения о числе жаберных тычинок в описании отсутствуют. Отмечается, что новый вид очень близок к *H. bleekeri* из Янцзы и Шань-си, но отличается заметно более высоким телом, меньшим размером глаз, более короткими грудными плавниками и более сдвинутым вперёд спинным плавником.

Место нахождения типового экземпляра *H. shibatae*, принадлежность которого роду *Hemiculter* не вызывает сомнений, неизвестно. На основе описания и приведенного рисунка (рис. 4) определить видовой статус экземпляра не представляется возможным. На малотычинковых востробрюшек, которые, согласно генетическим данным (Chen et al., 2017; Васильева и др., 2022), представлены в типовом месте обитания *H. shibatae* широко распространённым видом *H. leucisculus*, он похож наличием небольших глаз (у многотычинковых востробрюшек горизонтальный диаметр глаза обычно превышает длину рыла, у *H. leucisculus* заметно короче рыла) и положением начала спинного плавника по отношению к брюшным плавникам (у многотычинковых видов начало спинного плавника обычно на уровне основания брюшных плавников и *aV/aD* обычно >95%, тогда как у *H. leucisculus* обычно <92%). В то же время у малотычинковых востробрюшек начало спинного плавника, как правило, ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла, и *aD* превышает

51.5% *SL*, а у многотычинковых — начало спинного плавника обычно ближе к концу рыла, но *aD* варьирует от 46.0 до 54.4% *SL* (Васильева, Козлова, 1988, 1989а, 1989б; Васильева и др., 2022, настоящая работа). Таким образом, по последнему признаку тип *H. shibatae* сходен с многотычинковыми видами. Однако среди многотычинковых востробрюшек особи с чёрной брюшиной обнаружены нами только у *H. lucidus*, но у этого вида, по нашим данным, в анальном плавнике, как правило, не менее 14 ветвистых лучей, длина головы содержится обычно 5 и более раз в *SL*, а высота тела — не более 4 раз в *SL*. Среди вскрытых малотычинковых востробрюшек особи с чёрной брюшиной не выявлены: у описанного нами нового вида из бассейна Жемчужной реки (Васильева и др., 2022) брюшина светлая, как и у трёх особей *H. leucisculus* из низовьев Амура (пробы ЗММУ Р-7795, Р-6155), коричневая брюшина — у единственного экземпляра пробы Р-9188 из Вьетнама. В связи с изложенным мы считаем, что до проведения генетических и морфологических исследований востробрюшек из типового места обитания *H. shibatae* название *shibatae* следует считать *nomen dubium*. Вполне возможно, что в этом районе обитает самостоятельный вид, но также можно полагать и гибридное происхождение типового экземпляра.

Многотычинковые востробрюшки бассейна нижнего Амура в настоящей работе описаны в качестве нового для науки вида. Описание приводится ниже вместе с диагнозами (составлены на основе собственных данных и данных цитированной при синонимии литературы), основной синонимией и сведениями по распространению остальных видов группы многотычинковых востробрюшек. В диагнозы не включены характеристики, общие для всех видов группы *lucidus*: начало спинного плавника, как правило, ближе к концу рыла, чем к основанию хвостового плавника, *aD* обычно < 50% *SL*; плавательный пузырь двухкамерный, вторая камера удлинённая, с узкой полосой соединительной ткани, образующей несколько витков спирали; задний конец второй камеры заострён, с коротким отростком, икра пелагическая.

***Hemiculter lucidus* (Dybowski, 1872) — ханкайская востробрюшка**

(рис. 5)

Culter lucidus Dybowski, 1872. P. 214 (Chankasee — оз. Ханка).

Culter lucidus: Дыбовский, 1877. С. 14.

Hemiculter lucidus: Варпаховский, Герценштейн, 1887. С. 46; Warpachowski, 1887. P. 704; Васильева, Козлова, 1988. С. 894 (partim); Васильева, Козлова, 1989а. С. 22 (partim); Богуцкая, Насека, 1996. С. 26 (partim); Насека, 1998. С. 76 (partim); Богуц-

кая, Насека, 2004. С. 58 (partim); Васильева, 2004. С. 151 (partim); Bogutskaya et al., 2008. P. 319.

Hemiculter leucisculus lucidus: Берг, 1909. С. 150; Никольский, 1947. С. 775, 776; Берг, 1949. С. 809; Никольский, 1956. С. 301.

Hemiculter bleekeri lucidus: Цзин-цзян, Бе-лу, 1959. С. 166; Yih, Wu, 1964. P. 88.

Hemiculter lucidus lucidus: Bănărescu, 1968. P. 526; Luo, Chen, 1998. P. 169.

D II—III 7, *A* III (13) 14—17, как правило, не менее 14 ветвистых лучей, *V* II 7—8, *II* 40—52, *sp.br.* 20—29; глоточные зубы трёхрядные, 5.4.2/2.4.4, 5.4.1/1.3.4, 4.4.2/2.4.4; киль на брюхе хорошо выражен, в передней части доходит до горла; длина колючки спинного плавника, как правило, >0.85 с, обычно почти равна или более длины головы; голова относительно короткая, обычно укладывается 5 и более раз в *SL*; тело высокое, высота тела всегда больше длины головы и обычно заметно больше длины колючки спинного плавника (длина последней чаще составляет 0.68—0.92 *H*); брюшина тёмная; кожный подключичный вырост короткий, его длина равна или чуть превышает диаметр зрачка и составляет от 36.4 до 62.7% горизонтального диаметра глаза (*o*). Распространён в бассейне оз. Ханка, где симпатричен с видом малотычинковых востробрюшек *H. leucisculus*.

***Hemiculter varpachovskii* Nikolski, 1903 — буирнурская востробрюшка**

(рис. 6)

Hemiculter varpachovskii Nikolski. 1903. P. 359 (Lac Vuir-Nor — оз. Буйр-Нуур).

Hemiculter leucisculus (non Basilewsky, 1855): Берг, 1909. С. 146 (partim); Nichols, 1943. P. 134 (partim); Никольский, 1947. С. 775 (partim); Берг, 1949. С. 808 (partim); Богуцкая, Насека, 1996. С. 25 (partim); Насека, 1998. С. 75 (partim); Kottelat, 2006. P. 35 (partim); Осcock et al., 2006. P. 37.

Hemiculter varpachowskii (sic): Никольский, 1947. С. 774.

Hemiculter varpachovskii: Даши-доржи, 1955. С. 571, 574; Kottelat, 2006. P. 36; Осcock et al., 2006. P. 13; Bogutskaya et al., 2008. P. 320.

Hemiculter leucisculus warpachowskii (sic): Никольский, 1956. С. 298; Баасанжав и др., 1983. С. 194; Luo, Chen, 1998. P. 169.

Hemiculter bleekeri warpachowskii (sic): Цзин-цзян, Бе-лу, 1959. С. 166.

Hemiculter lucidus warpachowskii (sic): Bănărescu, 1968. P. 527.

Hemiculter lucidus (non Dybowski, 1872): Васильева, Козлова, 1988. С. 894 (partim); Васильева, Козлова, 1989а. С. 22 (partim); Богуцкая, Насека, 1996. С. 26 (partim); Насека, 1998. С. 76 (partim); Васильева, 2004. С. 151 (partim).



Рис. 5. Ханкайская востробрюшка *Hemiculter lucidus* SL 150.0 мм из оз. Ханка, ЗММУ Р-8343: внешний вид (а) и брюшная часть со вскрытой тёмной брюшиной (б).

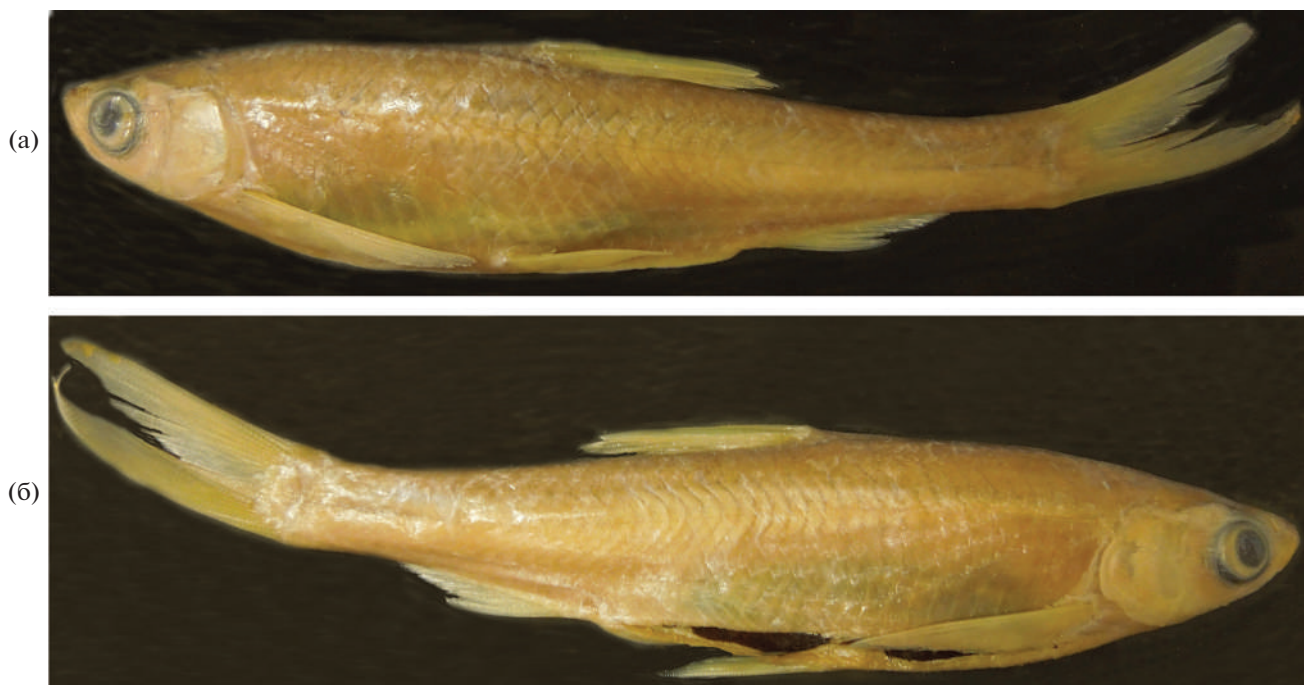


Рис. 6. Буйнурская востробрюшка *Hemiculter varpachovskii* SL 121.0 мм из оз. Буйр-Нуур (Монголия), ЗММУ Р-8069: внешний вид (а) и вид со стороны вскрытой тёмной брюшины (б).

D II–III (6) 7 (8), *A* III (12) 13–16, чаще 14 или 15 ветвистых лучей, *V*II 7–9, *II* 40–55, *sp.br.* 20–28, глоточные зубы 4–5.3–4.1–2/2.4.4–5; киль на брюхе хорошо выражен, доходит до горла; длина колючки спинного плавника всегда меньше длины головы (обычно больше 0.75, но менее 0.9); длина голова содержится менее 5 раз в *SL*; высота тела обычно не превышает длину головы, но обычно заметно больше длины колючки спинного плавника, длина которой составляет от 0.67 до 1.06 *H*; брюшина тёмная; кожный подключичный вырост короткий, его длина заметно меньше величины зрачка и составляет 44–51% *o*.

Распространён в бассейне р. Аргунь, верхнего течения Амура: озёра Буйр-Нуур, Далайнор, реки Халхин-гол, Уршун и Керулен. Ошибочное отношение многими авторами востробрюшек этого региона к малотычинковому виду *H. leucisculus* (именно так были исходно определены все пробы ЗММУ, кроме P-22031) послужило основанием для утверждений о том, что в оз. Буйр-Нуур обитают два вида востробрюшек (Богущая, Насека, 1996; Насека, 1998; Kottelat, 2006; Ососк et al., 2006). Из этого региона мы изучили в общей сложности 17 проб, включающих 188 экз., и все они относились к одному виду, тогда как в пробах из других бассейнов, где виды группы *H. lucidus* симпатричны с видами малотычинковых востробрюшек, всегда встречались особи двух видов. Это позволяет полагать, что виды из группы малотычинковых востробрюшек в бассейне верхнего течения Амура не встречаются, что соответствует сделанному ранее заключению об их более южном происхождении (Васильева, Козлова, 1988).

***Hemiculter clupeoides* Nichols, 1925 –
китайская востробрюшка**

(рис. 3)

Hemiculter clupeoides (sic) Nichols, 1925. P. 7 (Tungting Lake, Hunan).

Hemiculter clupeoides: Nichols, 1943. P. 135; Bănărescu, 1968. P. 525, 526 (partim).

Hemiculter leucisculus (non Basilewski, 1855): Nichols, 1943. P. 134 (partim); Берг, 1949. С. 808 (partim); Kim, Park, 2002. P. 192 (partim); Kottelat, 2006. P. 35 (partim).

Hemiculter bleekeri bleekeri (non Warpachowski, 1888): Yih, Wu, 1964. P. 87; Jiang et al., 2008. P. 300.

Hemiculter bleekeri (non Warpachowski, 1888): Цзин-цзян, Бе-лу, 1959. С. 163 (partim); Bănărescu, 1968. P. 525 (partim); Luo, Chen, 1998. P. 167; Fu et al., 2003. P. 1669; He, 2010. P. 9; Li et al., 2020. P. 1.

Hemiculter jabouillei (sic) (non Chevey, 1936): Bănărescu, 1968. P. 525, 526 (partim).

Hemiculter lucidus (non Dybowski, 1872): Васильева, Козлова, 1988. С. 894 (partim); Васильева, Козлова, 1989а. С. 22 (partim); Богущая, Насека, 1996. С. 26 (partim); Насека, 1998. С. 76 (partim).

D II–III 7, *A* III 12–14 (15), обычно не более 13 ветвистых лучей, *V*II 7–9, *II* 40–51, *sp.br.* 20–30, глоточные зубы (4)5.(3)4.(1)2/(1)2.4.4(5); киль на брюхе тянется от анального отверстия до горла, в самой передней части иногда плохо выражен; длина колючки спинного плавника <0.7 *c* (обычно <0.6); длина головы содержится < 5 раз в *SL*; высота тела соизмерима с длиной головы (0.87–1.20) и обычно в 1.5–2.0 раза превышает длину колючки спинного плавника, как правило, не более 0.55 *H*; брюшина светлая; кожный подключичный вырост маленький, его длина заметно меньше диаметра зрачка и не достигает 40.0 (26.4–37.3)% *o*.

Распространён в бассейне Янцзы. Единственный изученный нами гаплотип гена *cyt b* особи из Кореи принадлежит к одной филетической линии с востробрюшками Янцзы (см. ниже), поэтому многотычинковых востробрюшек Кореи (*sp.br.* 26–32, *II* 45–49), которых Ким и Парк (Kim, Park, 2002) определяют как *H. leucisculus*, возможно, следует также относить к виду *H. clupeoides*. Конспецифичность популяций из других речных бассейнов Китая нуждается в подтверждении, в частности, популяций из речных систем провинции Шаньдун (Shandong) (основные речные системы Хуанхэ и Вэйхэ), сходство которых с ихтиофауной Янцзы отмечалось ранее (Yang et al., 1994) и откуда был описан *H. shibatae*. Очень сомнительно присутствие *H. clupeoides* в водах Вьетнама, где он отмечен Орси (Orsi, 1974). В притоках верхнего течения Янцзы в районе Сычуаня *H. clupeoides* встречается симпатрично с эндемичным видом, для которого, согласно нашим исследованиям (Васильева и др., 2022), валидным пригодным названием является *H. nigromarginis* Yih et Wu, 1964, а на большей части реки обитает совместно с *H. leucisculus* (Fu et al., 2003; He, 2010) – другим видом филетической группы малотычинковых востробрюшек, широко распространённым в водах Китая и в бассейне Амура.

В число синонимов *H. bleekeri* (non Warpachowski, 1888) Бәнэреску (Bănărescu, 1968) включал вид из бассейна вулканического оз. Куанг-Чоу-Ван (Kouang-Tchéou-Wan), Южный Китай, провинция Гуандун – *H. jabouillei* Chevey, 1935 – на основе его описания (местонахождение голотипа неизвестно). Согласно этому описанию (Chevey, 1935), вид характеризуется *D* II 7, *A* II 14, *II* 44; киль по всему брюху (“abdomen entièrement caréné” – Chevey, 1935. P. 431); длина головы намного больше высоты тела и содержится 3.56 раза в *SL*, высота тела – 5.66 раза в *SL*. Судя по рисунку (Chevey, 1935. Fig. 3), начало спинного плавника позади основания брюшных плавников и существенно ближе к



Рис. 7. Голотип *Hemiculter nikolskyi* sp. nova SL 102 мм, ЗММУ Р-21562, р. Амур у Безымянного.

основанию хвостового плавника, чем к концу рыла; длина колючки спинного плавника ~ 0.6 с и ~ 0.8 H . Коттла (Kottelat, 2013) включает *H. jabouillei* в синонимы *Pseudohemiculter hainanensis* (Boulenger, 1900), что является ошибкой, поскольку Шёве (Chevey, 1935) различал собственно *Hemiculter* и *Pseudohemiculter* и подчёркивал, что описанный им вид относится к первой группе видов, поскольку у него киль начинается от грудных плавников, а не от брюшных, как у видов группы *Pseudohemiculter*. От всех многотычинковых востробрюшек *H. jabouillei* отличается положением спинного плавника и не соответствует диагнозу *H. clupeoides* по относительной длине головы, высоте тела и длине колючки спинного плавника. Не согласуются характеристики *H. jabouillei* и с диагнозом вида малотычинковых востробрюшек, описанного нами из водоёмов провинции Гуандун, у которого A III 11–13, II 49–56, наибольшая высота тела укладывается 4.0–4.7 раза в SL , длина головы – 3.4–4.4, обычно 4 раза в SL (Васильева и др., 2022). Поэтому очевидно, что *jabouillei* следует считать сомнительным названием.

***Hemiculter nikolskyi* Vasil'eva, Vasil'ev
et Shedko sp. nova – востробрюшка Никольского**
(рис. 7–9)

Hemiculter leucisculus (non Basilewsky, 1855): Берг, 1909. С. 146 (partim); Никольский, 1947. С. 773 (partim); Берг, 1949. С. 808 (partim); Kim, Park, 2002. Р. 192 (partim).

Hemiculter leucisculus leucisculus (non Basilewsky, 1855): Никольский, 1956. С. 290.

Hemiculter bleekeri (non Warpachowski, 1888): Цзин-цзян, Бе-лу, 1959. С. 163 (partim); Bănărescu, 1968. Р. 525 (partim).

Hemiculter lucidus (non Dybowski, 1872): Васильева, Козлова, 1988. С. 894 (partim); Васильева, Козлова, 1989а. С. 22 (partim); Богуцкая, Насека, 1996. С. 26 (partim); Насека, 1998. С. 76 (partim); Богуцкая, Насека, 2004. С. 58 (partim); Васильева, 2004. С. 151 (partim).

Hemiculter cf. *lucidus*: Bogutskaya et al., 2008. Р. 320.

М а т е р и а л. Голотип Р-21562 – TL 128 мм, SL 102 мм, Амур у Безымянного (выше Хабаровска), 07.08.2004 г., коллектор Е.Д. Васильева. Паратипы Р-7502 – 2 экз. TL 174 и 142 мм, SL 142 и 113 мм, Амур у Елабуги, 24.07.1949 г., коллектор Т.К. Сысоева. Дополнительный материал представлен в разделе “Материал и методика” как *Hemiculter* sp.

Д и а г н о з. D II (III) (6) 7 (8), A III (10, 11) 12–16 (17), обычно 13–14 ветвистых лучей, P I (10) 11–14, V II 8–9, II 40–52, *sp.br.* 20–30, глоточные зубы 4–5.3–4.1–2/1–2.3–4.4–5; брюхо с хорошо выраженным килем от горла до анального отверстия; длина колючки спинного плавника всегда меньше длины головы, обычно не превышает 0.75 с; голова содержится < 5 раз в SL ; высота тела обычно больше длины головы (в разных локальных популяциях H/c в среднем 0.92–1.16) и всегда заметно больше длины колючки спинного плавника, длина которой составляет от 0.50 до 0.83 H ; кожный подключичный вырост маленький, его длина менее или равна диаметру зрачка и не превышает 50.0 (29.0–50.0)% o ; брюшина тёмная.

О п и с а н и е г о л о т и п а. D II 7, A III 12, P I 14, V II 8, II ~ 49 (чешуя сохранилась не полностью), *sp.br.* 29; брюхо заострено, киль выражен от анального отверстия до конца межжаберного промежутка; спинной плавник начинается ближе к концу рыла, чем к основаниям средних лучей хвостового плавника, aD составляет 49.9% SL ; голова небольшая, 22.8% SL ; рот верхний; жаберные тычинки короткие, густые; глаз большой, горизонтальный диаметр глаза содержится ~ 4 раза в с; тело невысокое, H 21.8% SL , высота тела составляет 0.95 с; боковая линия не очень круто опускается вниз, достигает самой низкой точки не доходя до конца грудных плавников, и вновь поднимается к средней линии тела за анальным плавником, делая резкий изгиб вверх; грудные плавники удлинённые – 20.8% SL , длина брюшных плавников 14.7% SL ; последний неветвистый луч спинного плавника колючий с короткой мягкой частью на самой вершине, длина колючки составляет 0.72 с и 0.76 H ; хвостовой плавник глубоко вы-



Рис. 8. Паратипы *Hemiculter nikolskyi* sp. nova, ЗММУ Р-7502, р. Амур у Елабуги: а — плавательный пузырь особи SL 142 мм, б — то же особи SL 113 мм; в — правая глоточная кость, глоточные зубы 2.3.4.

резанный. Кожный подключичный вырост маленький, плохо заметный, его длина менее диаметра зрачка и 29.0% *o*. Фиксированный изначально в 4%-ном растворе формальдегида и переведённый в 75%-ный этанол голотип имеет коричневато-жёлтую окраску брюха, спина и верхняя часть головы коричневые; от верхнего края жаберной крышки вдоль всего тела проходит продольная тёмно-коричневая полоса, отделяющая коричневую спину от более светлой нижней части, спинной и хвостовой плавники сероватые, с заметными тёмными крапинками вдоль лучей; нижние плавники светлые; глаз черноватый, с чёрной окантовкой по нижнему краю (рис. 7).

Краткая характеристика паратипов. *D* II 7, *A* III 13–14, *P* I 14, *V* II 8, *II* 45–49, *sp.br.* 27, глоточные зубы 4.3.1–2/2.3.4 (рис. 8в); спинной плавник начинается ближе к концу рыла, киль доходит вперёд до оснований грудных плавников, длина колючки 0.57–0.61 *H* и 0.66–0.82 *c*, *H* 1.16–1.33 *c*; кожный подключичный вырост малень-

кий, плохо заметный, его длина менее диаметра зрачка и составляет 31.9% *o* у более крупного экземпляра и 46.4% — у более мелкого. Брюшина у крупного экземпляра тёмно-коричневая, плавательный пузырь двухкамерный, типичной формы: вторая камера удлинённая, с узкой полосой соединительной ткани, образующей несколько витков спирали; задний конец второй камеры заострён, с коротким отростком (рис. 8а). У особи меньших размеров брюшина светло-коричневая, плавательный пузырь атипичной формы, с изогнутой второй камерой (рис. 8б). Пигментация у паратипов не сохранилась, всё тело и плавники светло-коричневые.

Изменчивость морфологических признаков. Ранее был проведён подробный анализ межпопуляционной изменчивости морфометрических характеристик у многотычинковых востробрюшек бассейна нижнего Амура на основе попарного сравнения выборок из оз. Болонь, русла Амура в районе пос. Новогеоргиевка, Комсо-



Рис. 9. *Hemiculter nikolskyi* sp. nova SL 98 мм из р. Амур в районе Елабуги, ЗММУ Р-6405, вскрытый экземпляр с тёмной брюшиной.

мольска-на-Амуре, Елабуги и из оз. Кабар (Васильева, Козлова, 1989а). Достоверные различия выявлены по всем пластическим характеристикам, кроме относительной высоты спинной ключки, часть из них обусловлена размерной изменчивостью признаков и разнокачественностью выборок по длине тела особей. Из меристических признаков достоверные межпопуляционные различия выявлены лишь по числу чешуй в боковой линии и ветвистых лучей в грудном плавнике, число последних варьирует от 10 до 14, а средние выборочные значения – от 11.4 до 12.4. Однако эти различия невелики (CD варьирует от 0.20 до 1.12). Не было выявлено направленного изменения морфометрических характеристик у популяций, обитающих в разных гидрологических условиях (озёрных и речных), а также отмеченной Никольским (1947, 1956) тенденции уменьшения числа чешуй, лучей в анальном плавнике и относительной длины основания анального плавника и длины хвостового стебля в направлении вниз по течению. Это позволило дать суммарную характеристику пластических признаков нижеамурских востробрюшек (Васильева, Козлова, 1989а). На основании этих данных было отмечено, что нижеамурские востробрюшки достоверно отличаются от выборок трёх других видов по ряду пропорций тела, представленных в таблице по данным из цитируемой публикации, однако в большинстве случаев выявленные различия невелики. Признаки, оказавшиеся пригодными для диагностики видов, рассмотрены выше (в начале раздела “Результаты и обсуждение”).

Прижизненная окраска: спина зеленовато-серая, бока и брюхо серебристые; спинной плавник зеленовато-серый, парные, анальный и хвостовой плавники – желтовато-серые (Никольский, 1956; наши данные).

Этимология. Вид назван в честь известного ихтиолога Г.В. Никольского, организатора и

активного участника Амурских экспедиций, сборы которых послужили основой для выполнения настоящего исследования.

Распространение. Согласно настоящим исследованиям и данным Никольского (1956), вид распространён в Сунгари и бассейне нижнего и среднего течения Амура от п. Свербеево до с. Даерги, наиболее обычен от с. Джалинда до оз. Кизи (Большое Кизи). По всему ареалу *H. nikolskyi* распространён симпатрично с малотычинковыми востробрюшками *H. leucisculus*, но он гораздо более многочислен, о чём свидетельствует как видовой состав рода *Hemiculter* из нижнего Амура в коллекции ЗММУ, так и сведения Никольского (1947) о соотношении этих видов в уловах: в озёрке у Даерги в улове на 160 экз. *H. nikolskyi* приходился только 1 экз. *H. leucisculus*, а в улове в оз. Петропавловском их соотношение было 186 : 7. По-видимому, относительная численность видов обусловлена особенностями их размножения: *H. nikolskyi* вымётывает пелагическую икру, и его нерест не ограничен наличием нерестового субстрата, в отличие от *H. leucisculus*, у которого икра приклеивается к субстрату. Возможно также, что последний вид держится в водоёмах преимущественно на течении и избегает озёрных биотопов, где чаще отлавливали востробрюшек.

Филогенетические отношения многотычинковых востробрюшек группы *H. lucidus*

По результатам секвенирования полноразмерных последовательностей гена *cyt b* у 55 многотычинковых востробрюшек (MW367253–MW367260, MW508412–MW508458) было выявлено 34 различных варианта гаплотипов. Последовательность *cyt b*, полученная от востробрюшки из Южной Кореи (KF760461), оказалась ещё одним уникальным вариантом. Построенное методом максимального правдоподобия филогенетическое дерево для этих

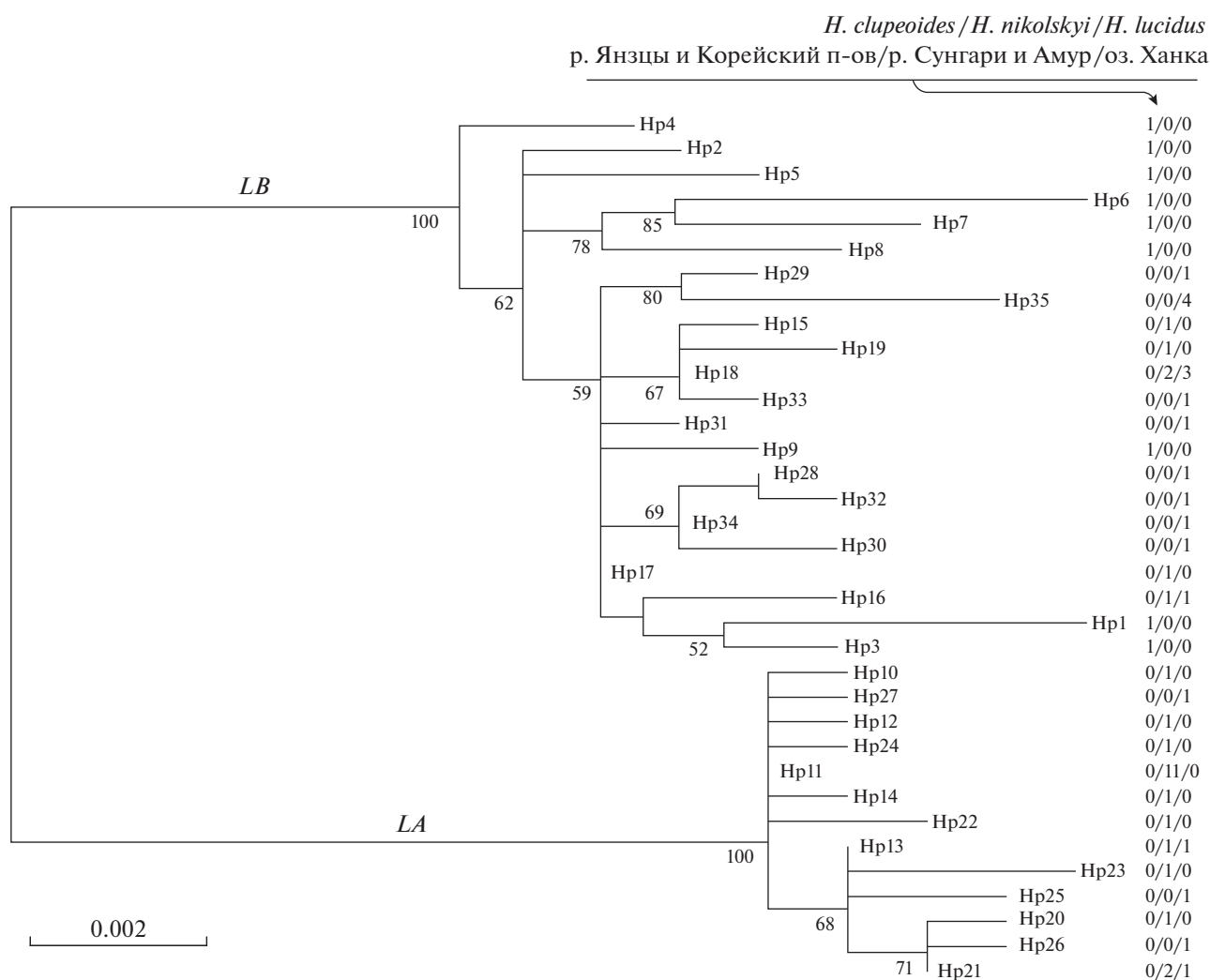


Рис. 10. Оптимальное ML-дерево ($\ln L = -2118.5252$, модель нуклеотидных замещений TN + F + G4), которое построено для 35 гаплотипов гена *cyt b* (Hp1–Hp35), выявленных у многотычинковых востробрюшек *Hemiculter* spp. из трёх районов: р. Янзцы и Корейского п-ова, рек Сунгари и Амур, оз. Ханка. Справа разделённые косой чертой цифры – встречаемость гаплотипов в выборках востробрюшек из трёх указанных районов. Цифры у основания клад – оценки бутстреп-поддержки (в % от 2000 циклов). Масштаб длины ветвей указан слева внизу в числе замен на сайт.

35 уникальных гаплотипов приведено на рис. 10. Выявленные гаплотипы сформировали две клады – LA и LB, включающие соответственно 13 и 22 гаплотипа. Средние дистанции TN (Tamura, Nei, 1993) выражены в числе нуклеотидных замен на позицию; дистанции, рассчитанные с применением программы SENDBS (Nei, Jin, 1989), внутри клад оказались равными – соответственно 0.0027 ± 0.00071 и 0.0052 ± 0.00086 , а между кладами – 0.0179 ± 0.0037 (без коррекции) и 0.0139 ± 0.0036 (нетто – т.е., исключая изменчивость внутри клад; дистанция рассчитана согласно уравнению 10.21 Нэя (Nei, 1987)). Средние дистанции TN между гаплотипами из клад LA и LB многотычинковых востробрюшек оказались намного меньше, чем дистанции (общие и нетто, рассчитанные нами) между кладами А, В и С мало-

тычинковых востробрюшек из работы Чена с соавторами (Chen et al., 2017): в 2.5–2.7 раза при сравнении с дистанциями между кладами В и С, в 3.4–3.8 раза – между кладами А и В, в 3.8–4.3 раза – между кладами А и С.

Основываясь на калибровке хода молекулярных часов, проведённой для гена *cyt b* у карповых рыб (0.011 замен/сайт/млн лет – Smith et al., 2002), и применяя её к нашей оценке нетто-дистанции (0.0139 ± 0.0036), эволюционный возраст клад LA и LB можно принять равным 1.26 ± 0.33 млн лет.

У большинства образцов нового вида многотычинковых востробрюшек *H. nikolskyi* присутствовали гаплотипы клады LA (21 из 27, или 78.8%). У образцов ханкайской востробрюшки *H. lucidus*, напротив, преобладали гаплотипы кла-

ды LB (15 из 20, или 75.0%). Различия *H. nikolskyi* и *H. lucidus* по соотношению гаплотипов из клад LA и LB достоверны, согласно точному критерию Фишера ($p = 0.0004$). У востробрюшек из р. Янцзы (*H. clupeioides*) и экземпляра с Корейского п-ова были найдены только гаплотипы из клады LB. Учитывая эту картину, а также то, что гаплотипы, занимающие базальное положение в кладе LB (Hr2, 4–8), принадлежат образцам из р. Янцзы, можно предложить следующую филогенетическую гипотезу. Общий предок многотычинковых востробрюшек разделился на две группировки — бассейн Амура и водоёмы, расположенные к югу от указанного бассейна. По прошествии некоторого времени южная линия многотычинковых востробрюшек вселилась в бассейн Амура вновь, принеся с собой гаплотипы из клады LB. Со временем она здесь исчезла, сохранившись лишь в виде линии ханкайской востробрюшки. Репродуктивная изоляция между южной и аборигенной для бассейна Амура линиями многотычинковых востробрюшек оказалась неполной, что и привело к частичному смешению их митохондриальных генофондов.

Нетто-дистанция между выборкой многотычинковых востробрюшек из оз. Ханка и выборкой из р. Янцзы и Корейского п-ова равна 0.0006 ± 0.0004 замен на позицию (расчёт проводился только по гаплотипам из клады LB). Тогда время, прошедшее с момента вторичного вселения южной линии в бассейн Амура, можно определить в 54 ± 33 тыс. лет. С целью сравнения по данным из предыдущей работы (Васильева и др., 2022) была рассчитана нетто-дистанция между выборкой *H. leucisculus* из бассейна Амура ($n = 21$) и объединённой выборкой востробрюшек этого вида из Пекина и Корейского п-ова ($n = 14$). Она оказалась равной 0.0007 ± 0.0007 замен на позицию и близкой к оценке, полученной для вышеописанного аналогичного случая с многотычинковыми востробрюшками. То есть вселение в бассейн Амура *H. leucisculus* и предка *H. lucidus* произошло, по всей видимости, в одно и то же время.

Хотя генетические дистанции по гену *cyt b* между многотычинковыми востробрюшками невысоки (в сравнении с малотычинковыми востробрюшками), отличия *H. nikolskyi* от *H. lucidus* (а также и от *H. clupeioides*) по составу гаплотипов подтверждают его репродуктивную изоляцию и, следовательно, самостоятельный видовой статус.

Отметим, что, несмотря на существенную морфологическую дивергенцию, ханкайская востробрюшка, как показывают наши данные, является молодым видом. К сожалению, вплоть до настоящего момента *H. varpachovskii* генетически методами не исследовали. Водоёмы, в которых обитает буирнурская востробрюшка, расположены в Восточно-Монгольской степной ландшафтно-

климатической области, характеризующейся обилием небольших бессточных, солоноводных и периодически пересыхающих озёр; оз. Буйр-Нуур — самое крупное из немногочисленных пресноводных озёр. Поздний плейстоцен и голоцен на этой территории отличались значительными колебаниями увлажнённости и стока; уровни озёр, близкие к современным, датируются средним голоценом (приблизительно 5000–4500 лет назад) (Дорофеюк, 2008). Небольшой возраст озёр позволяет полагать, что *H. varpachovskii* — тоже молодая филогенетическая линия, сформировавшаяся по тому же сценарию, что и линия ханкайской востробрюшки: наличие особой ниши (крупных озёр) запустило процесс дифференциации. Следует подчеркнуть, что для более полного понимания эволюционной истории многотычинковых востробрюшек совершенно необходим анализ популяций как из бассейна верхнего Амура, так и из южной части ареала этой группы видов.

В заключение мы считаем необходимым дать ключ для диагностики многотычинковых видов востробрюшек.

КЛЮЧ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ВИДОВ МНОГОТЫЧИНКОВЫХ ВОСТРОБРЮШЕК ГРУППЫ *HEMICULTER LUCIDUS*

1 (2) Длина головы обычно 5 и более (4.2–5.4) раз в длине тела; длина колючки спинного плавника обычно равна длине головы; в анальном плавнике обыкновенно не менее 14 ветвистых лучей; бассейн оз. Ханка *Hemiculter lucidus*

2 (1) Длина головы менее 5 раз в длине тела; длина колючки спинного плавника меньше длины головы; в анальном плавнике 12–16 ветвистых лучей **3**

3 (4) В анальном плавнике обычно не более 13 ветвистых лучей; длина колючки спинного плавника обычно не превышает 55% высоты тела; брюшина светлая *Hemiculter clupeioides*

4 (3) В анальном плавнике обычно не менее 13 ветвистых лучей; длина колючки спинного плавника обычно более 60% высоты тела; брюшина тёмная **5**

5 (6) Длина колючки спинного плавника обычно более 80% высоты тела, в среднем 19.2–20.4% *SL*; высота тела обычно меньше длины головы (в разных локальных популяциях *H/c* в среднем 0.96–1.00); бассейн верхнего Амура (озёра Буйр-Нуур, Далайнур) *Hemiculter varpachovskii*

6 (5) Длина колючки спинного плавника обычно меньше 70% высоты тела, в среднем 15.2–17.6% *SL*; высота тела обычно больше длины головы (в разных локальных популяциях *H/c* в среднем 0.92–1.16); бассейн нижнего Амура *Hemiculter nikolskyi*

БЛАГОДАРНОСТИ

Публикация Мори (Mori, 1927) была любезно при-
слана авторам профессором, доктором Чин-Сунг-
Чангом из Национального университета в Сеуле
(Dr. Chin-Sung Chang, Seoul National University,
South Korea), которому мы выражаем глубокую бла-
годарность. Результаты молекулярной филогении полу-
чены с использованием оборудования ЦКП “Дальне-
восточный вычислительный ресурс” ИАПУ ДВО РАН
(<https://www.cc.dvo.ru>). Авторы глубоко благодарны
анонимным рецензентам за анализ работы и полезные
замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб проведены
Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания
МГУ № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С. 102–224.
- Берг Л.С. 1909. Рыбы бассейна Амура // Зап. Императ. АН. Т. 24. № 9. 270 с.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 1996. Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка (система реки Амур): Аннотированный список видов с комментариями по их таксономии и зоогеографии региона. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. 89 с.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Варнаховский Н., Герценштейн С. 1887. Заметки по ихтиологии бассейна р. Амура и прилежащих стран // Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Отд. зоология. Т. 18. № 7. С. 1–58.
- Васильева Е.Д. 2004. Популярный атлас-определитель. Рыбы. М.: Дрофа, 400 с.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. 1988. О таксономии востробрюшек рода *Hemiculter* (Cyprinidae) Советского Союза // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 6. С. 883–895.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. 1989а. Внутривидовая структура и изменчивость ханкайской востробрюшки *Hemiculter lucidus* (Dybowski) (Pisces, Cyprinidae) // Бюл. МОИП. Т. 94. Вып. 1. С. 22–36.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. 1989б. К морфологической характеристике обыкновенной востробрюшки *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky) (Pisces, Cyprinidae) // Там же. Т. 94. Вып. 3. С. 36–46.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Немкова Г.А., Шедько С.В. 2022. Филогенетические отношения и таксономия карповых рыб рода *Hemiculter* (Cyprinidae, Xenocyprinidae): востробрюшки видовой группы *Hemiculter leucisculus* // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 1. С. 3–18.
- Даши-доржи А. 1955. Материалы по ихтиофауне верховьев Селенги и Амура в пределах Монголии // Зоол. журн. Т. 34. Вып. 3. С. 570–577.
- Дорофеев Н.И. 2008. Реконструкция природных условий Внутренней Азии в позднеледниковье и голоцене (по материалам диатомового и палинологического анализов озерных осадков Монголии): Автореф. дис.... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 49 с.
- Дыбовский Б. 1877. Рыбы системы вод Амура // Изв. Сиб. отд. Императ. Рус. геогр. о-ва. Т. 8. № 1–2. С. 1–29.
- Линдберг Г.У., Таранец А.Я. 1929. Список рыб Владивостокского государственного музея // Зап. Владивосток. отд. гос. Рус. геогр. о-ва. Т. 4. Вып. 21. С. 221–266.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Иностран. лит.-ра, 352 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 221 с.
- Насека А.М. 1998. Подсемейство Cultrinae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 74–77.
- Никольский А.М. 1903. Новые виды рыб из восточной Азии. *Acanthogobio paltshchewskii* sp. n., *Acanthogobio oxyrhynchus* sp. n., *Hemiculter varpachovskii* sp. n., *Hemiculterella soldatovi* sp. n. (Cyprinidae); et *Ussuria leptocéphala* gen et sp. n. (Cobitidae) // Ежегодник Зоомузея Императ. АН. Т. 8. С. 356–363.
- Никольский Г.В. 1947. О роде *Hemiculter* (Pisces, Cyprinidae) в бассейне Амура // Докл. АН СССР. Т. 56. № 7. С. 773–776.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Цзин-цзян У., Бе-лу И. 1959. Род *Hemiculter* и его предварительные экологические исследования в бассейне Хэйлуцзяна // Acta Hydrobiol. Sinica. № 2. P. 157–169.
- Abbott J.F. 1901. List of fishes collected in the River Pei-Ho, at Tien-Tsin, China, by Noah Fields Drake, with descriptions of seven new species // Proc. US Nat. Mus. V. 23. № 1221. P. 483–491.
- Bănărescu P. 1968. Revision of the genus *Hemiculter* (Pisces, Cyprinidae) // Travaux Mus. Natl. Hist. Nat. Grigore Antipa. V. 8. P. 523–529.
- Bleeker P. 1860. Conspectus systematis Cyprinorum. Cyprini // Natuurkundig tijdschrift voor Nederlandsch Indië. V. 20. P. 421–439. Available: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/13420936#page/441/mode/1up>.
- Bleeker P. 1863–1864. Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises, publié sous les auspices du Gouvernement colonial néerlandais. T. III. Cyprins. V. 3. P. 1–150. Pls. 102–144.
- Bleeker P. 1871. Mémoire sur les cyprinoïdes de Chine. Amsterdam: Chez C.G. van der post, 91 pp. Pls. 1–14. Available: <https://books.google.ru/books?id=aG5hAAAACAAJ&printsec=frontcover&hl=ru#v=onepage&q&f=false>.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 19. № 4. P. 301–366.
- Chen W., Zhong Z., Dai W. et al. 2017. Phylogeographic structure, cryptic speciation and demographic history of the sharpbelly (*Hemiculter leucisculus*), a freshwater habitat generalist from southern China // BMC Evol. Biol. V. 17.

- № 1. P. 216.
<https://doi.org/10.1186/s12862-017-1058-0>
- Chen Y.-Y. (eds.). 1998. Fauna Sinica. Osteichthyes. Cypriniformes II. Beijing: Sci. Press, 531 p.
- Chevey P. 1935. Le lac-cratère de Kouang-Tchéou-Wan (Chine du Sud) description de deux poissons nouveaux // Bull. Soc. Zool. Fr. V. 60. P. 427–433.
- Dai Y.-G., Yang J.-X. 2003. Phylogeny and zoogeography of the cyprinid Hemicultrine Group (Cyprinidae: Cultrinae) // Zool. Stud. V. 42. № 1. P. 73–92.
- Dybowski B. 1872. Zur Kenntniss der Fischfauna des Amurgebietes // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. Bd. 22. P. 209–220.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2021).
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 06/2021).
- Fu C., Wu J., Chen J. et al. 2003. Freshwater fish biodiversity in the Yangtze River basin of China: patterns, threats and conservation // Biodiv. Conserv. V. 12. P. 1649–1685.
<https://doi.org/10.1023/A:1023697714517>
- He Y. 2010. Structure of endemic fish assemblages in the Upper Yangtze River basin and population differentiation of an endangered endemic fish (*Gobiocypris rarus*): PhD Thesis. Toulouse: Univ. Toulouse; Wuhan: Inst. d'Hydrobiologie, 65 p.
- Jiang R., Zhong J., Zhang D., Fu C. 2008. Species composition and diversity of fish larvae and juveniles in the surf zone of the Yangtze River estuary // Zool. Res. V. 29. № 3. P. 297–304.
<https://doi.org/10.3724/SP.J.1141.2008.03297>
- Kim I.-S., Park J.-Y. 2002. Freshwater fishes of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publ. Co., 467 p.
- Kim M.J., Lee J.-S., Song C.B. 2014. Molecular phylogenetic status of Korean *Hemiculter* species // Kor. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 1. P. 72–78.
<https://doi.org/10.5657/KFAS.2014.0072>
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: World Bank, 103 p.
- Kottelat M. 2013. The fishes of the inland waters of Southeast Asia: a catalogue and core bibliography of the fishes known to occur in freshwaters, mangroves and estuaries // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 27. P. 1–663.
- Li W.J., Gao X., Liu H.Z., Cao W.X. 2020. Coexistence of two closely related cyprinid fishes (*Hemiculter bleekeri* and *Hemiculter leucisculus*) in the Upper Yangtze River, China // Diversity. V. 12. № 7. Article 284.
<https://doi.org/10.3390/d12070284>
- Luo Y., Chen Y. 1998. Cultrinae // Fauna Sinica. Osteichthyes. Cypriniformes II / Eds. Chen Y.-Y. et al. Beijing: Sci. Press. P. 112–207.
- Mori T. 1927. On four new fresh water fishes from the River Liao, south Manchuria // J. Chosen Nat. Hist. Soc. № 5. P. 30–33.
- Mori T. 1933. Second addition to the fish fauna of Tsi-nan, China, with descriptions of three new species // Jpn. J. Zool. V. 5. № 2. P. 165–169.
- Nei M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 512 p.
- Nei M., Jin L. 1989. Variances of the average numbers of nucleotide substitutions within and between populations // Mol. Biol. Evol. V. 6. № 3. P. 240–300.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040547>
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q. 2015. Q-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 32. № 1. P. 268–274.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Nichols J.T. 1925. Some Chinese fresh-water fishes // Amer. Mus. Novit. № 182. P. 1–8.
- Nichols J.T. 1943. The fresh-water fishes of China. N. Y.: Amer. Mus. Nat. Hist., 322 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.12103>
- Ocock J., Baasanjav G., Baillie J.E.M. (eds.). 2006. Mongolian Red List of fishes. Regional Red List Series. V. 3. London: Zool. Soc. London, 37 p.
- Orsi J.J. 1974. A check list of the marine and freshwater fishes of Vietnam // Publ. Seto. Mar. Biol. Lab. V. 21. № 3–4. P. 153–177.
- Smith G.R., Dowling T.E., Gobalet K. et al. 2002. Biogeography and rates of evolution of Great Basin fishes // Great Basin Aquatic Systems History. Contributions to the Earth Sciences. № 33. Washington: Smithsonian Inst. P. 175–234.
- Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Mol. Biol. Evol. V. 10. № 1. P. 512–526.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023>
- Tan M., Armbruster J.W. 2018. Phylogenetic classification of extant genera of fishes of the order Cypriniformes (Teleostei: Ostariophysi) // Zootaxa. V. 4476. № 1. P. 006–039.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4476.1.4>
- Wang L., Zhu L., Tang K. et al. 2021. Population genetic structure of sharpbelly *Hemiculter leucisculus* (Basilesky, 1855) and morphological diversification along climate gradients in China // Ecol. Evol. V. 11. № 11. P. 6798–6813.
<https://doi.org/10.1002/ece3.7528>
- Warpachowski N. 1887. Über die Gattung *Hemiculter* Bleek. und über eine neue Gattung *Hemiculterella* // Bull. Acad. Impér. Sci. Saint-Petersbourg. V. 32. P. 13–24.
- Yang Q., Zhou C., Wang J. 1994. Composition features and geographical division of Cyprinidae fishes of Shandong Province // Zool. Res. V. 15. P. 68–73.
- Yih P.-L., Wu C.-K. 1964. Abramidinae // The cyprinid fishes of China. V. 1 / Ed. Wu H.-W. Shanghai: Sci. Press. P. 63–120.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ РАЗЛИЧИЙ МЕЖДУ НЕКОТОРЫМИ МОРФОТИПАМИ КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ РОДА *BARBUS* (*LABEOBARBUS AUCTORUM*) ИЗ ОЗЕРА ТАНА, ЭФИОПИЯ

© 2022 г. М. В. Мина¹, *, А. Н. Мироновский²

¹Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

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

*E-mail: mvmina@bk.ru

Поступила в редакцию 26.04.2021 г.

После доработки 10.06.2021 г.

Принята к публикации 10.06.2021 г.

Показано, что филетические отношения морфотипов крупных африканских усачей *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) можно оценивать по результатам сравнительного анализа структуры морфологических различий между ними. При этом структура различий между двумя выборками характеризуется распределением векторных нагрузок признаков на ту главную компоненту, по которой выявляется их наиболее чёткое разобшение, а сходство структуры различий между парами оценивается посредством сопоставления структуры различий между выборками в первой и во второй парах. Подтверждается гипотеза, согласно которой фенетическая иерархия морфотипов крупных африканских усачей из оз. Тана возникла в результате независимых ответвлений онтогенетических каналов от канала генерализованной формы. Сходство структуры различий между морфотипами характеризуется сходством векторных нагрузок в попарных сравнениях и сходством расположения признаков, ранжированных по величине их векторных нагрузок.

Ключевые слова: *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*), фенетическое разнообразие, иерархическая организация, структура различий, морфотипы, генерализованная форма, векторные нагрузки признаков, независимые дивергенции, симпатрическое формообразование.

DOI: 10.31857/S0042875222030134

Крупные африканские усачи рода *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*), обитающие в оз. Тана (Эфиопия), характеризуются чрезвычайным фенетическим разнообразием. Взрослые особи, сходные по внешним признакам, образуют дискретные или не вполне дискретные группировки, которые Банистер (Banister, 1973) называл экофенотипами, а Нагелькерке с соавторами вначале морфотипами (Nagelkerke et al., 1994), а позже – видами (Nagelkerke, Sibbing, 2000). Можно ли считать все или некоторые морфотипы видами, вопрос спорный, обсуждение которого не входит в задачу настоящего исследования.

Опубликовано немало работ, посвящённых анализу фенетических отношений морфотипов крупных африканских усачей, оцениваемых по величине различий между ними как по внешним признакам, так и по признакам черепа (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996a; Nagelkerke, Sibbing 2000; Мина и др., 2011). Однако различия одинаковой величины могут иметь разное происхождение, и

фенетические отношения морфотипов могут не отражать филетические.

Цель работы – на основе многомерного анализа морфологических признаков крупных африканских усачей оценить филетические отношения морфотипов с использованием ранее не применявшегося сравнительного анализа структуры различий между морфотипами. При этом структура различий между двумя морфотипами (выборками) характеризуется распределением векторных нагрузок признаков на ту главную компоненту, по которой выявляется их наиболее чёткое разобшение, а сходство структуры различий между морфотипами одной пары и морфотипами другой пары оценивается посредством сопоставления структуры различий этих пар.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал, взятый нами из коллекции Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции РАН, собран в 1992–2010 гг. Операцио-

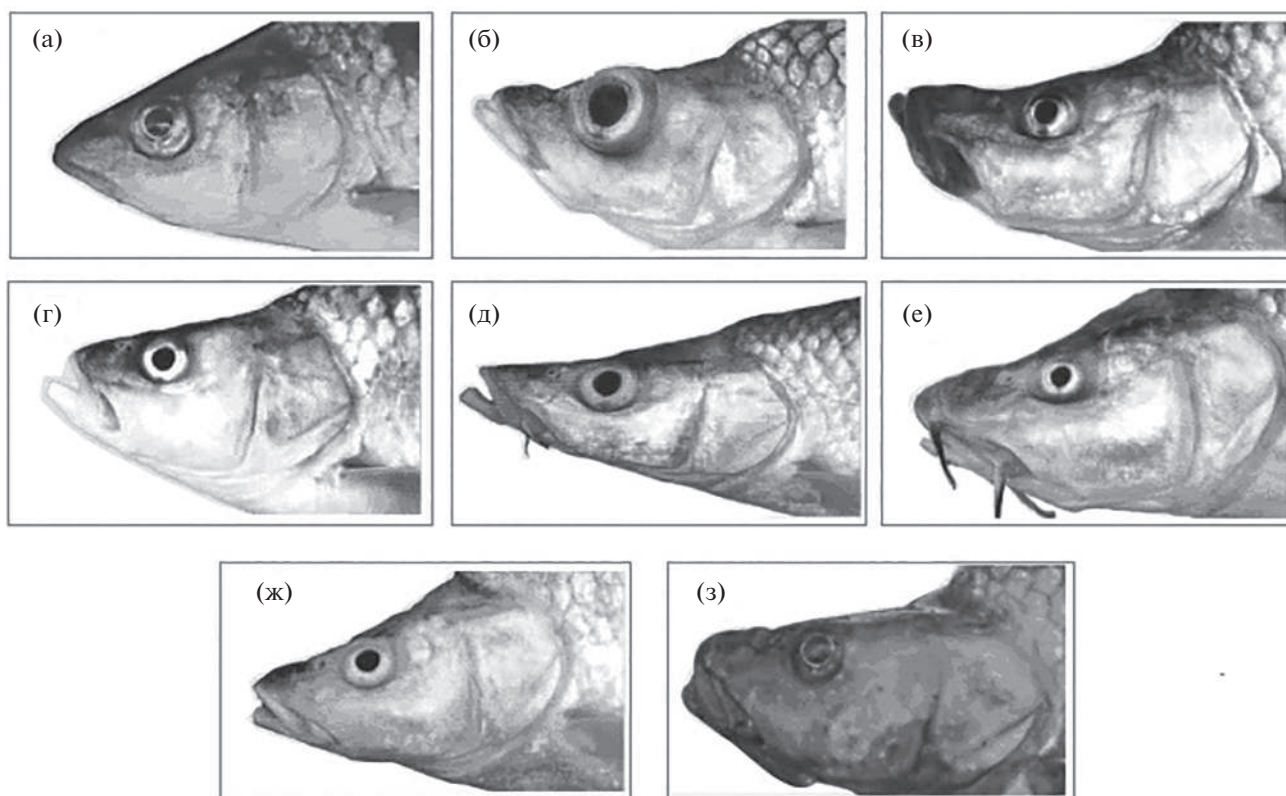


Рис. 1. Представители генерализованной формы (GF) (а) и специализированных морфотипов (б–з) усачей комплекса *Barbus intermedius* sensu Banister (1973) из оз. Тана: б – bigmouth big-eye (be), в – bigmouth small-eye (se), г – troutlike (tr), д – acute (ac), е – barbel (ba), ж – white hunch (wh), з – dark (da); названия специализированных морфотипов – по: Nagelkerke et al., 1994.

нальными единицами служили морфотипы, т.е. группы взрослых особей, выделенные по признакам внешней морфологии (Nagelkerke et al., 1994). Ранее было показано, что эти группы различаются и по признакам черепа (Mina et al., 1996a, 1996b; Мина и др., 2011).

Усачи, имевшие морфологические признаки пищевой специализации (de Graaf et al., 2008), рассматривались как представители специализированных морфотипов, а не имевшие таких признаков – как представители генерализованной формы¹ (далее GF). В нашем материале GF из бассейна оз. Тана представлена выборками из собственно озера – 119 особей (Tn) и из впадающей в него р. Гельда – 38 особей (Ge), а специализированные морфотипы – выборками рыбадных форм: acute (ac) – 70 особей, bigmouth big-eye (be) – 51 особь, bigmouth small-eye (se) – 49 особей, dark (da) – 32 особи, troutlike (tr) – 32 особи, white hunch (wh) – 33 особи, а также выборкой бентофага barbel (ba) – 33 особи (рис. 1). Кроме

того, была использована выборка (za), включавшая пять большеротых (рыбоядных) особей из р. Дидесса, впадающей в Голубой Нил ниже оз. Тана. Эта выборка представляет морфотип, описанный как вид *Barbus zaphiri* Boulenger, 1906.

Всего были проанализированы 14 промеров костей черепа (рис. 2). В расчётах использованы индексы – отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (BL). Далее в обсуждении, упоминая тот или иной признак, мы имеем в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений.

Статистическая обработка данных выполнена средствами пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) и Статистика 6. В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы считали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1.

Алгоритм расчётов

1. Проводится АГК попарных сочетаний выборок, представляющих морфотипы $M_1, M_2, M_3, \dots, M_n$ (сравнение двух морфотипов обозначается как $M_i - M_j$), оцениваются векторные нагрузки призна-

¹ Первоначально генерализованные усачи из оз. Тана были описаны как морфотип *intermedius* (Nagelkerke et al., 1994), в дальнейшем изложении термины “GF из бассейна оз. Тана” и “морфотип *intermedius*” мы используем как синонимы.

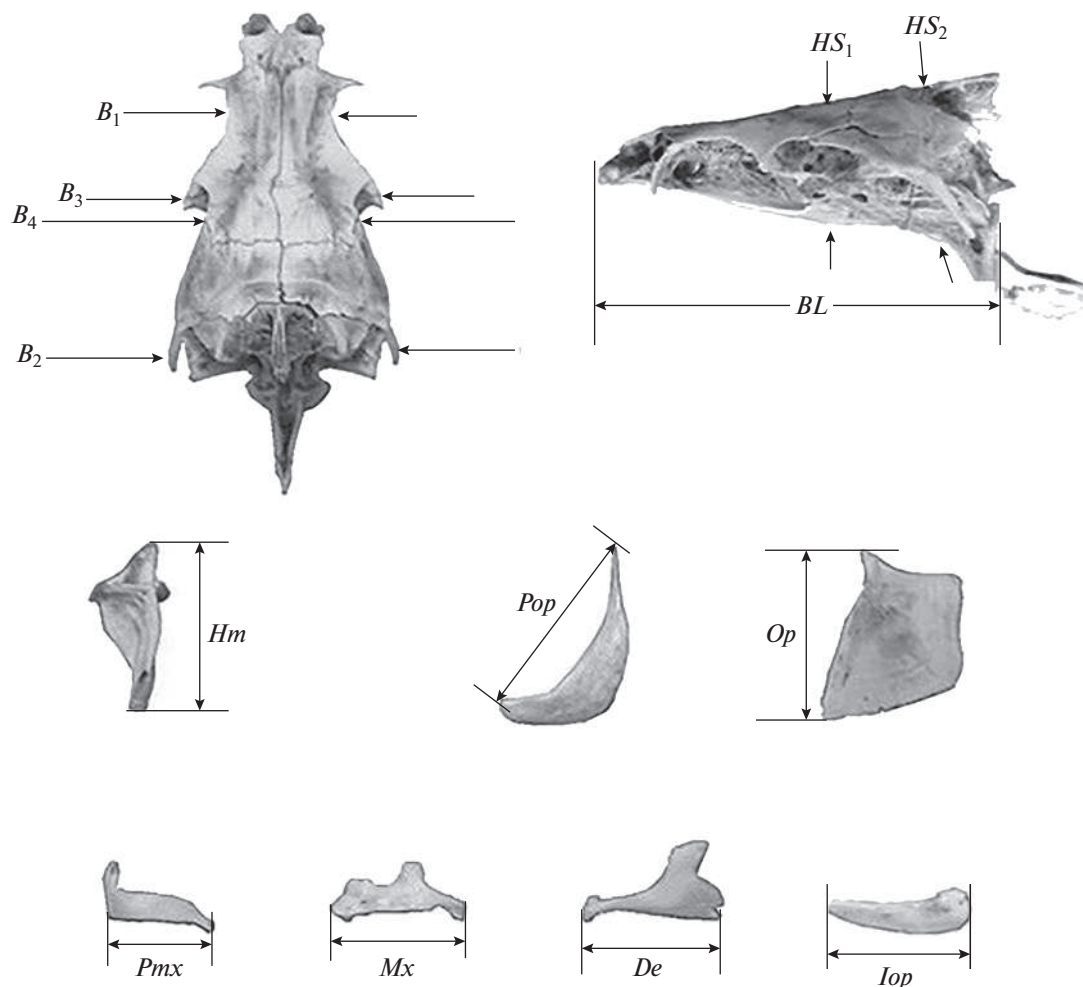


Рис. 2. Схема промеров черепа усачей комплекса *Barbus intermedius*: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; *HS₁*, *HS₂* – высота черепа на уровне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

ков. Поскольку морфотипы в попарных сравнениях наиболее чётко расходятся по ГК1, структура различий между ними характеризуется распределением векторных нагрузок признаков на эту компоненту.

2. Сравняются векторные нагрузки признаков на ГК1 в разных попарных сравнениях путём построения двумерного распределения, где по абсциссе откладываются оценки нагрузок для одной пары морфотипов, а по ординате – для другой. При этом сравниваются пары, либо включающие разные выборки (M_i-M_j и M_g-M_h), либо одна и та же выборка входит в состав обеих пар (M_i-M_j и M_i-M_g). Оценена структура различий между выборками в 30 парах и проведены 134 сравнения распределений векторных нагрузок признаков между разными парами, из них восемь сравнений серии M_i-Tn и $Tn-Ge$, 21 – серии M_i-Tn и M_j-Tn и 105 – серии M_j-M_i и M_g-M_i

3. Сходство структуры различий между морфотипами, представленными выборками в разных парах, характеризуется по форме скаттера и по величине коэффициента корреляции рангов Спирмена (r_s). Сходство тем больше, чем чётче в двумерном распределении прослеживается линейная связь переменных. Ранее коэффициент корреляции рангов Спирмена применяли при анализе структуры различий выборок алтайских османов рода *Oreoleuciscus* из озёр Монголии (Дгебуадзе и др., 2008). Подход, основанный на оценке взаимосоответствия векторных нагрузок признаков, использовали Андреев и Решетников (1978) для выяснения направлений внутривидовой дифференциаций сига *Coregonus lavaretus*. Эти авторы визуально оценивали расположение скаттера (двумерного распределения).

В качестве показателя обобщённого фенетического расстояния сходства между выборками специализированных морфотипов и GF мы использовали обобщённую таксономическую дистанцию D (Rohlf, 1998). Кластерный анализ матрицы дистанций проводили невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ полученных данных показал, что сходство структуры различий между морфотипами (форма скаттера и r_s) сильно варьирует. В одних случаях структура различий между специализированным морфотипом и GF из Таны близка к наблюдаемой между выборками GF из Таны и р. Гельды (M_i –Tn и Tn–Ge) (рис. 3а–3г), тренд двумерного распределения описывается прямой; лишь в случае морфотипа ac тренд искривлён (рис. 3д), причём во всех случаях имеет место сильная корреляция рангов ($r_s > 0.80$). Несколько неожиданно самое высокое сходство структуры различий наблюдается при сравнении пары, включающей рыбоядную форму за из бассейна р. Дидесса и Tn с парой выборки GF (Tn–Ge) из бассейна оз. Тана (рис. 3е) ($r_s = 0.97$, тренд линейный).

Сходна структура различий и между парами, включающими разные специализированные морфотипы и Tn: M_i –Tn и M_j –Tn (рис. 4а–4г). Исключение составляют сравнения с парой ac–Tn (рис. 4д, 4е). В этих случаях единого тренда нет, но сильна корреляция рангов ($r_s \geq 0.80$). Структура различий между парами M_j – M_i и M_g – M_j , в которых все морфотипы специализированные (причём один и тот же морфотип входит в состав обеих пар), крайне разнообразна, и в большинстве случаев сходства структуры различий не наблюдается (рис. 5), но в сравнении se–ba и se–da (рис. 5а: линейный тренд и $r_s = 0.94$) картина та же, что и в сравнениях M_i –Tn и M_j –Tn (рис. 4). Однако если вместо ba и da взяты другие морфотипы, то подобное сходство структуры различий отсутствует (рис. 5б–5е).

ОБСУЖДЕНИЕ

Нет оснований сомневаться, что специализированные морфотипы крупных усачей, существующие или существовавшие в реках и озёрах Африки, в том числе в оз. Тана, произошли от генерализованной формы, но пути и способы их происхождения могли быть различны.

Фенетическое разнообразие танских усачей иерархически организовано (рис. 6). Если предположить, что приведённая дендрограмма отражает филогенетическую схему диверсификации, то надо сделать вывод о том, что вначале от общего генерализованного предка, сходного с представлен-

ными в нашем материале морфотипами Tn и Ge, отделился морфотип ac, потом – общий предок морфотипов be и se (или один из этих морфотипов, от которого затем произошёл другой), а затем от предковой GF дивергировал общий предок морфотипов wh, da, ba и tr.

Согласно альтернативной гипотезе, морфотипы обособлялись от генерализованных предков независимо друг от друга подобно тому, как это происходит в онтогенезе. Ранее при анализе морфологических изменений усачей оз. Тана было показано (Mina et al., 1996b), что в процессе онтогенеза специализированный морфотип формируется в терминальном участке онтогенетического канала, причём каналы разных специализированных морфотипов отходят от канала GF (морфотипа *intermedius*) при разных размерах рыб, и раньше прочих ответвляется канал морфотипа ac. Эту гипотезу подтверждают результаты настоящего исследования. Большое сходство структуры различий Tn–Ge с парами, включающими специализированный морфотип и морфотип Tn, позволяет предполагать, что дивергенция каждого специализированного морфотипа от GF была подобна разделению Tn и Ge, филогенетическая близость которых несомненна.

О независимости дивергенций специализированных морфотипов свидетельствует сходство структуры различий между каждым из них и морфотипом *intermedius* (M_j –Tn и M_g –Tn, где M_j и M_g – специализированные морфотипы) (рис. 4), при том что сходство структуры различий между парами специализированных морфотипов, когда один и тот же морфотип входит в состав обеих пар (M_i – M_j и M_i – M_g), не описывается единой схемой и сходство структуры различий в большинстве случаев отсутствует или невелико (рис. 5). Сходство структуры различий в сравнении se–ba и se–da мы склонны расценивать как случайное совпадение структуры различий в сравниваемых парах, т.е. как реализацию одного из многих возможных вариантов.

Заметим, что предковая GF могла быть не тождественной Tn или Ge. Об этом свидетельствует большое сходство структуры различий между za–Tn и Tn–Ge (рис. 3е). Поскольку за происходит из р. Дидесса, находящейся далеко от оз. Тана, хотя тоже в бассейне Голубого Нила, маловероятно, что генерализованный морфотип, от которого дивергировал за, мог быть идентичен одному из танских. Соответственно, мы не можем утверждать, что все танские морфотипы произошли от одного морфотипа GF, в частности, от Tn или Ge.

Следует отметить, что в период сбора материала особи всех исследованных морфотипов, кроме da, нерестились в одно и то же время, заходя в одни и те же реки, и между ними не было полной репродуктивной изоляции (Nagelkerke, Sibbing, 1996; Dgebuadze et al., 1999; Дзержинский и др., 2007). Если такая ситуация существовала и в период фор-

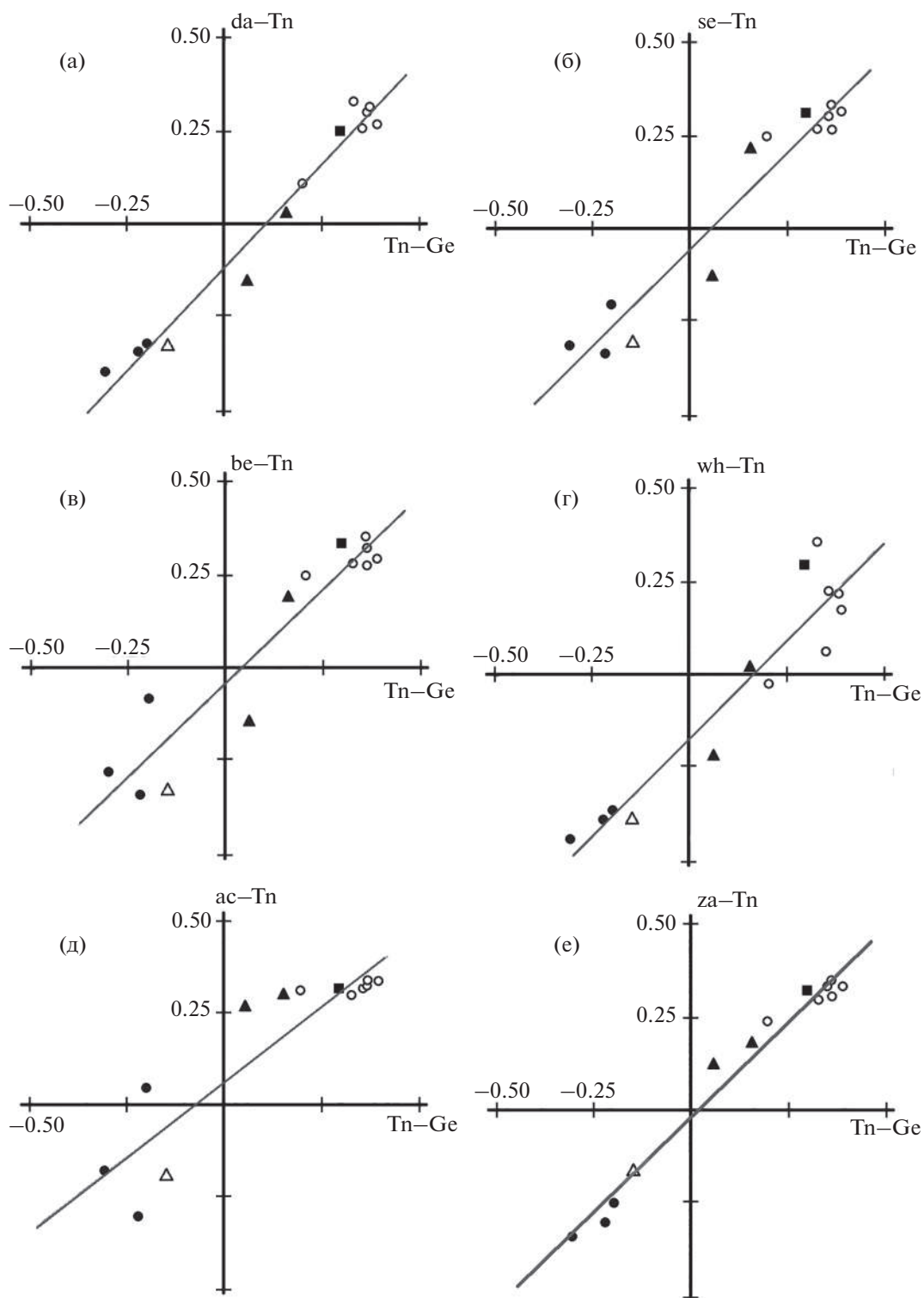


Рис. 3. Структура различий по индексам черепа между специализированными морфотипами и морфотипом Tn в сравнении с таковой между генерализованными морфотипами усачей комплекса *Barbus intermedius* из оз. Тана и р. Гельда (Tn-Ge): а – da-Tn, $r_S = 0.92$ (здесь и далее $p < 0.001$); б – se-Tn, $r_S = 0.92$; в – be-Tn, $r_S = 0.85$; г – wh-Tn, $r_S = 0.82$; д – ac-Tn, $r_S = 0.86$; е – za-Tn, $r_S = 0.97$. Нагрузки параметров: (●) – челюстной дуги: Pmx, Mx, De; (▲) – жаберной крышки: Pop и Op, (△) – Iop; (○) – нейрокраниума: B₁, B₂, B₃, B₄, HS₁, HS₂; (■) – Hm. (za) – рыбацкая форма из бассейна р. Дидесса; ост. обозначения см. на рис. 1, 2.

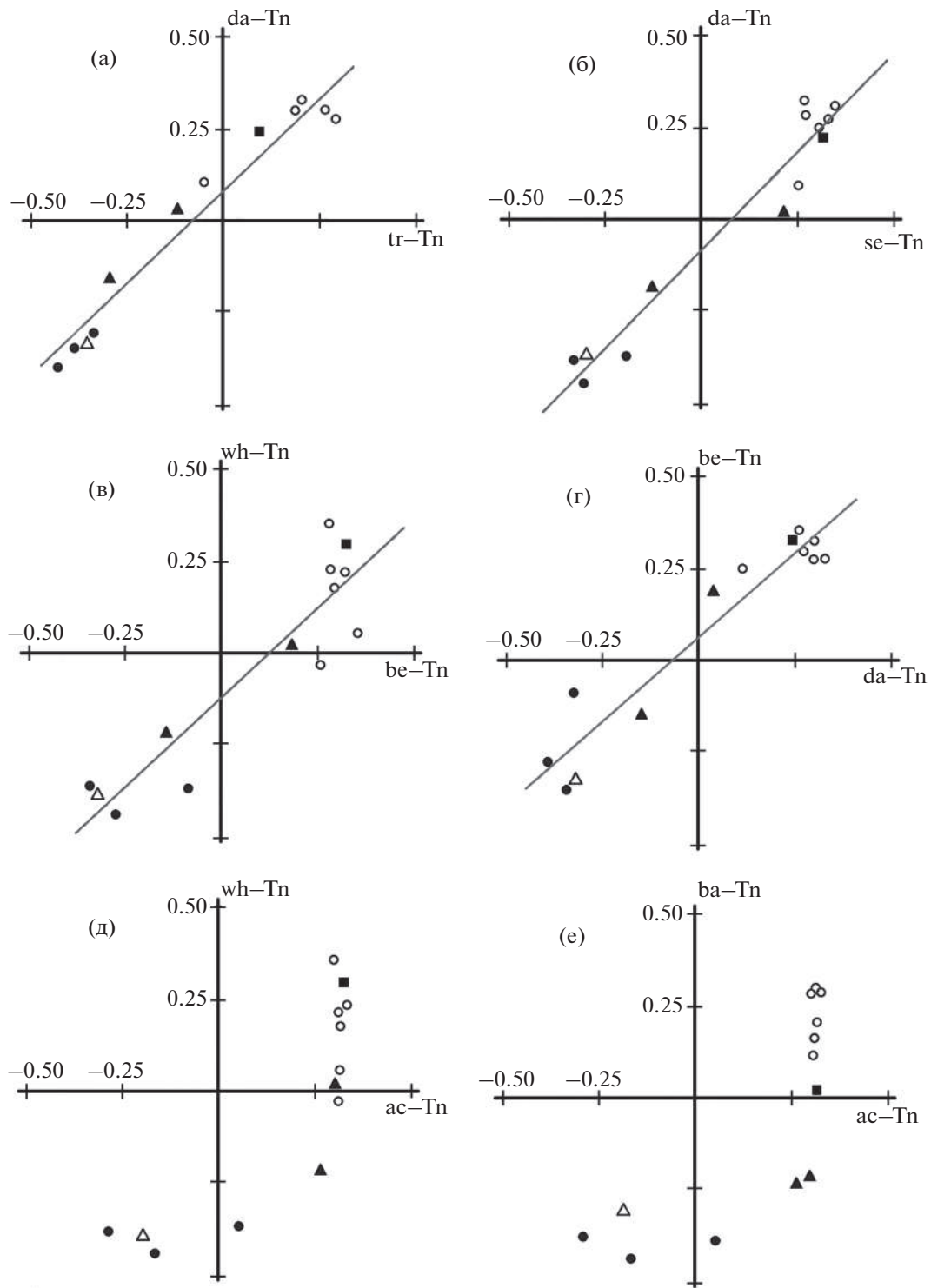


Рис. 4. Сравнение структуры различий по индексам черепа усачей комплекса *Barbus intermedius* из оз. Тана между парами, включающими разные специализированные морфотипы и генерализованную форму (Тн): а – tr–Тн и da–Тн, $r_S = 0.92$ (здесь и далее $p < 0.001$); б – se–Тн и da–Тн, $r_S = 0.87$; в – be–Тн и wh–Тн, $r_S = 0.81$; г – da–Тн и be–Тн, $r_S = 0.80$; д – ac–Тн и wh–Тн, $r_S = 0.83$; е – ac–Тн и ba–Тн, $r_S = 0.83$. Обозначения см. на рис. 1–3.

мирования морфотипов, то надо сделать вывод о том, что они возникли не от репродуктивно изолированных популяций GF. Однако весьма вероят-

но, что ситуация в прошлом отличалась от современной и, возможно, морфотипы возникли от разных существовавших в то время репродуктив-

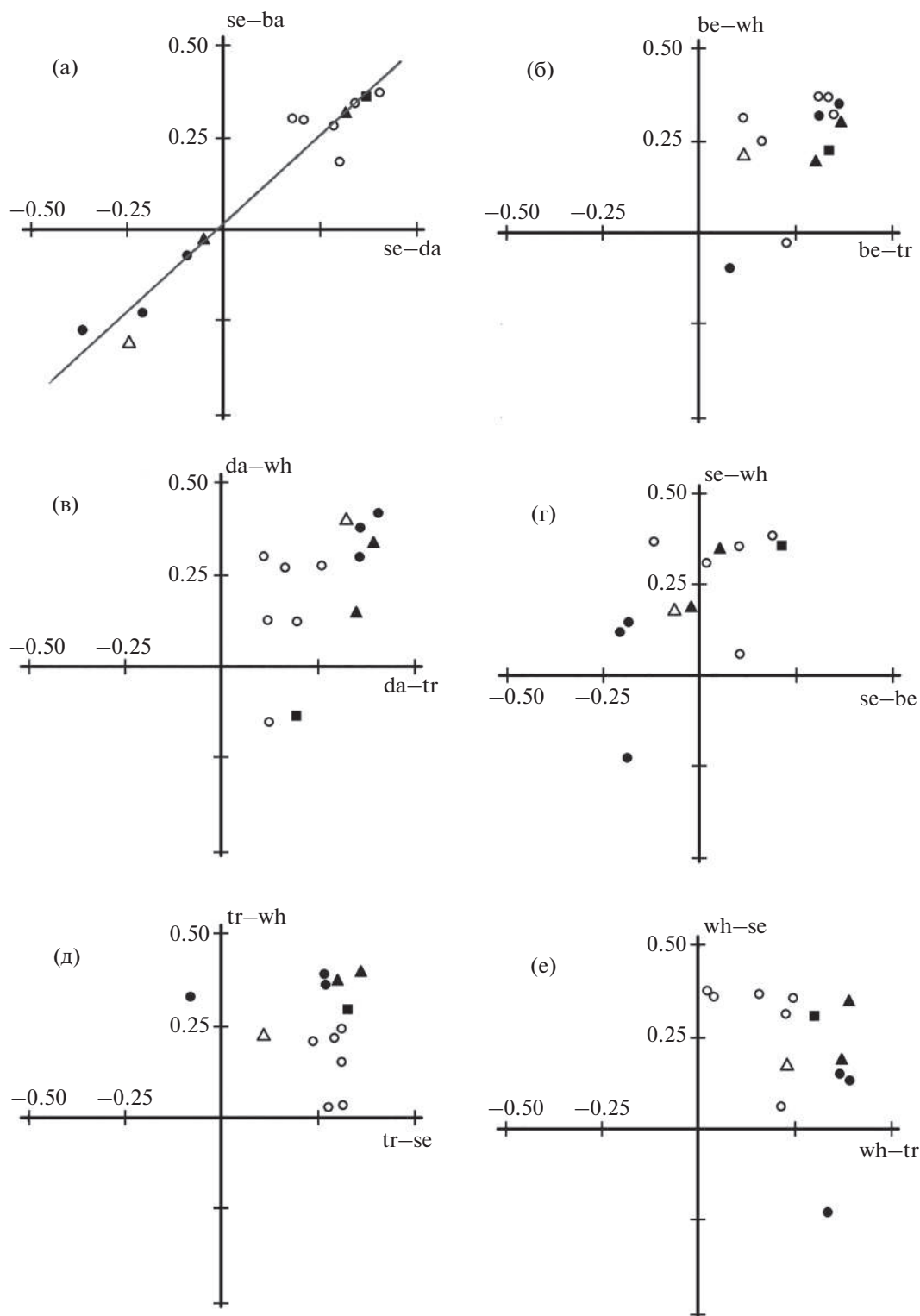


Рис. 5. Сравнение структуры различий по индексам черепа усачей комплекса *Barbus intermedius* из оз. Тана между парами, в которых все морфотипы специализированные, причём один и тот же морфотип входит в состав обеих пар: а – se–da и se–ba, $r_S = 0.94$, $p < 0.001$; б – be–tr и be–wh, $r_S = 0.77$, $p < 0.01$; в – da–tr и da–wh, $r_S = 0.65$, $p < 0.05$; г – se–be и se–wh, $r_S = 0.57$, $p < 0.05$; д – tr–se и tr–wh, $r_S = -0.006$, $p > 0.05$; е – wh–tr и wh–se, $r_S = -0.52$, $p > 0.05$. Обозначения см. на рис. 1–3.

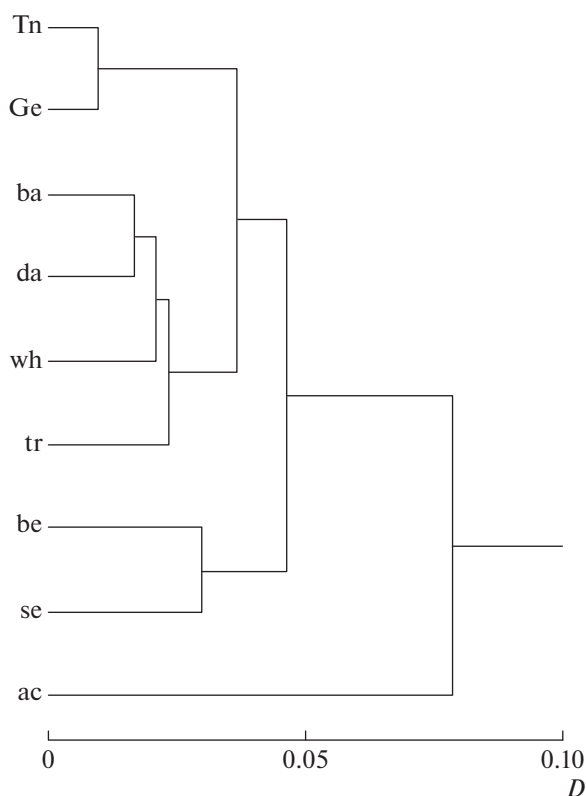


Рис. 6. Дендрограмма сходства (UPGMA) морфотипов усачей комплекса *Barbus intermedius* из оз. Тана и р. Гельда: Tn, Ge — генерализованная форма из озера и реки; названия остальных морфотипов см. на рис. 1.

но изолированных популяций и пришли в контакт, уже имея предрасположенность к скрещиванию с себе подобными.

Судя по нашим данным, в процессе дивергенции специализированного морфотипа от GF структура различий между ними изменяется. Структура различий между ac и Tn выглядит иначе, чем между другими специализированными морфотипами и Tn. Это можно объяснить более ранним обособлением ac от генерализованных предков, о чём свидетельствует и наибольшая фенетическая дистанция между ac и Tn (рис. 6). Примечательно, что в процессе дивергенции тесная ранговая корреляция структуры различий между специализированным и генерализованным морфотипами сохраняется, несмотря на изменения формы скаттера, т.е. порядок расположения признаков в ряду ранжированных по величине их векторных нагрузок изменяется мало.

Выяснить, в какой мере предлагаемый нами метод может быть полезен при изучении фенетического разнообразия рыб, — задача дальнейших исследований. Можно надеяться, что с его помощью удастся выявлять случаи, когда иерархия фенети-

пов возникла в результате независимых дивергенций от общего дерева.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны участникам Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции, принимавшим участие в сборе материала: С.С. Алексееву, А.С. Голубцову, А.А. Даркову и Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН). Мы глубоко признательны Ю.Ю. Дгебуадзе за ценные замечания по первому варианту рукописи и Д.А. Мироновскому за помощь в работе над иллюстрациями.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках разделов государственных заданий: ИБР РАН № 0108-2018-0007 (М.В. Мина); ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5 и ИБВВ РАН № 121051100104-6 (А.Н. Мироновский).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ фенотипической изменчивости географически удалённых популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 98–110.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трех озер Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 315–323.
- Держинский К.Ф., Шкиль Ф.Н., Белай Абдусса и др. 2007. Нерест “крупных усачей” (*Barbus intermedius* complex) в реке Дукалит бассейна озера Тана (Эфиопия) и репродуктивные отношения между некоторыми формами, описанными как виды // Там же. Т. 47. № 5. С. 676–683.
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2011. Фенетические отношения и вероятные пути морфологической диверсификации африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Там же. Т. 51. № 2. С. 149–163.
- Banister K.E. 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 26. P. 1–148.
- de Graaf M., Dejen E., Osse J.W.M., Sibbing F.A. 2008. Adaptive radiation of Lake Tana's (Ethiopia) *Labeobarbus* species flock (Pisces, Cyprinidae) // Mar. Freshwat. Res. V. 59. № 5. P. 391–407. <https://doi.org/10.1071/MF07123>
- Dgebuadze Yu. Yu., Mina M. V., Alekseev S. S., Golubtsov A. S. 1999. Observations on reproduction of the Lake Tana barbs // J. Fish. Biol. V. 54. P. 417–423.
- Mina M. V., Mironovsky A. N., Dgebuadze Yu. Yu. 1996a. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // Ibid. V. 48. № 3. P. 383–404. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01435.x>

- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* 1996b. Morphometry of barbel of lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // *Folia Zool.* V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A.* 1996. Reproductive segregation among the *Barbus intermedius* complex of Lake Tana, Ethiopia. An example of intralacustrine speciation // *J. Fish. Biol.* V. 49. № 6. P. 1244–1266.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01793.x>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A.* 2000. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // *Netherl. J. Zool.* V. 50. № 2. P. 179–214.
<https://doi.org/10.1163/156854200505946>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al.* 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // *Environ. Biol. Fish.* V. 39. № 1. P. 1–21.
<https://doi.org/10.1007/BF00004751>
- Rohlf F.J.* 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.02. N.Y.: Exeter Software Press, 31 p.

УДК 597.08

НОВЫЙ ВИД ВЬЮНОВ *MISGURNUS* (COBITIDAE) С ЮГА САХАЛИНА[#]

© 2022 г. С. В. Шедько¹, Е. Д. Васильева², *

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
Дальневосточного отделения РАН – ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Россия

²Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2021 г.

После доработки 16.12.2021 г.

Принята к публикации 10.01.2022 г.

Описан новый вид вьюна из Вавайско-Чибисанской озёрной системы на юге острова Сахалин. В отличие от всех других видов рода *Misgurnus* у него умеренно высокое тело (максимальная высота тела 7.3–8.6 раза в *SL*); слабо развиты жировые гребни, удлинённый хвостовой стебель, длина которого обычно превышает 19% *SL*; высота хвостового стебля содержится 1.9–2.4 раза в его длине; спинной плавник начинается гораздо ближе к концу рыла, чем к концу хвостового плавника; короткие брюшные плавники, длина которых содержится 1.2–1.7 раза в расстоянии между брюшными и анальным плавниками у самцов и 1.7 раза – у самок; расстояние от основания брюшных плавников до основания анального плавника содержится 1.9–2.4 раза в расстоянии от основания анального плавника до основания хвостового; в боковом ряду более 140 поперечных рядов чешуй; пластинка *lamina circularis* округлая и плоская; в верхней части основания хвостового плавника нет отчётливого чёрного пятна. Анализ нескольких генетических маркеров (митохондриальный ген *cyt b*, фрагменты ядерных генов *Rag1* и *IRBP*) показал, что новый вид представляет собой независимую филогенетическую линию рода *Misgurnus*, которая имеет тот же ранг, что и линия *M. nikolskyi* или группировка, включающая виды *M. mohoity* и *M. anguillicaudatus*.

Ключевые слова: новый вид, филогения, пресноводные рыбы, Сахалин, *Misgurnus*.

DOI: 10.31857/S0042875222030213

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

МОРФОЛОГИЯ И ВЕНТИЛЯЦИЯ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ У ШЕСТИПОЛОСОЙ РЫБЫ-СЕРЖАНТА *ABUDEDFUF SEXFASCIATUS* (POMACENTRIDAE)

© 2022 г. Н. И. Пашенко¹ *, Л. Т. К. Оань², А. О. Касумян¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского
и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

*E-mail: visitgrusha@gmail.com

Поступила в редакцию 28.06.2021 г.

После доработки 20.09.2021 г.

Принята к публикации 24.09.2021 г.

Исследовано строение органа обоняния у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus*. У небольших по размеру особей общей длиной <30–35 мм имеются две ноздри, у более крупных рыб сохраняется только задняя. Обонятельная розетка стреловидная, овальная по форме; общее число складок, лишённых вторичной складчатости, по мере роста рыб увеличивается, но не превышает 15 (при общей длине особей 145 мм). К обонятельной полости примыкают два вентиляционных мешка – крупный лакримальный, состоящий из двух неравных по размеру отсеков, и значительно уступающий ему по объёму этмоидальный. Предложена схема вентиляции обонятельной полости. Сравнение макроморфологии и вентиляции органа обоняния *A. sexfasciatus* и ранее исследованного *A. vaigiensis* вместе с очевидным сходством обнаруживает и различия, причины которых могут иметь отношение к строению скелета головы и особенностям питания этих рыб.

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

DOI: 10.31857/S0042875222030158

Исследования сенсорных систем и поведения тропических рыб, особенно населяющих коралловые рифы, в последние годы претерпевают быстрое развитие (Losey et al., 2003; Siebeck, 2004; Gerlach et al., 2007; Siebeck et al., 2008; Colleye, Parmentier, 2012; Verenshtein et al., 2014). Большое внимание привлекают рыбы, составляющие основу ихтиофауны этих сложных и многокомпонентных сообществ и имеющие в своём жизненном цикле океаническую фазу. Икра и личинки таких рыб выносятся в открытый океан, где молодь проводит от нескольких недель до нескольких месяцев, а затем мигрирует в прибрежные воды (Shanks, 2009). К таким рыбам принадлежат многочисленные помацентровые (Pomacentridae) – одни из массовых рыб коралловых рифов (Allen, 1991). Каким образом молодь определяет направление миграции к прибрежью и выбирает то место на рифе, где произойдёт её переход к оседлости, до сих пор остаётся малопонятным. Однако совершенно очевидно, что ориентация молоди и выбор территории не может происходить без участия дистантных сенсорных систем, прежде всего обоняния (Atema et al., 2002; Gerlach, Atema, 2012).

Выполненные в последние годы исследования показывают важную роль запахов в поведении помацентровых рыб. Выяснено, что для молоди, только что ставшей оседлой, более привлекателен запах воды своего, но не чужого для неё рифа или воды, взятой на удалении от берега (Dixon et al., 2008). Избирание проявляет дикая и искусственно выращенная молодь. Врождённая этой реакции, как полагают, помогает молоди не только ориентироваться в открытом океане, но и не удаляться далеко от родного рифа (Dixon et al., 2011). В лабораторных экспериментах показана способность молоди амфиприонов *Amphiprion* находить определённые виды актиний и поселяться на них (Elliot et al., 1995; Arvedlund et al., 1999), а также импринтировать различные природные запахи (Dixon et al., 2014). Полагают, что обоняние имеет важное значение для хоминга, который проявляет строго территориальные взрослые особи зебровидного дасцилла *Dascyllus aruanus* и леопольдиты *Pomacentrus moluccensis* (Booth, 2016). Помацентровые рыбы дифференцируют запахи коралловых колоний, находящихся в разном состоянии, и избегают запаха питающейся кораллами

морской звезды терновый венец *Acanthaster planci* (Carpock et al., 2016). На примере помацентровых продемонстрировано наличие у рыб коралловых рифов феромона тревоги — химического сигнала опасности, регулирующего взаимоотношение между хищниками и их жертвами (Lönstedt, McCormick, 2011; Manassa et al., 2013). Обнаружена способность помацентровых запоминать и распознавать запахи других рыб коралловых рифов (Mitchell et al., 2011, 2013; Sundin et al., 2017). Чувствительность помацентровых рыб к различным обонятельным стимулам подтверждается электрофизиологическими экспериментами (Wright et al., 2005).

Устройство органа обоняния у помацентровых рыб изучено слабо. Исследованные виды, число которых крайне невелико, имеют обонятельную розетку стреловидного типа с относительно небольшим числом складок без вторичной складчатости. Сенсорные участки на складках хаотично разделены зонами несенсорного эпителия, образованного мерцательными клетками (Yamamoto, Ueda, 1979). Как и у других рыб, обонятельная система у помацентровых начинает формироваться в раннем онтогенезе, и к моменту перехода молоди к оседлому образу жизни в органе обоняния присутствуют морфологические и цитологические структуры, присущие взрослым рыбам (Arvedlund et al., 2000, 2003). Отмечается, что темп развития органа обоняния у разных видов различается (Kavanagh, Alford, 2003).

Макроморфология органа обоняния наиболее детально изучена у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis*. Выяснено, что обонятельные складки у этих рыб имеют своеобразную форму, благодаря которой упорядочиваются потоки воды, вентилирующие обонятельную полость. В органе обоняния впервые для помацентровых рыб обнаружены дополнительные мешки — лакримальный и этмоидальный, участвующие в вентиляции обонятельной полости. Прослежено изменение основных морфологических структур органа обоняния у особей, размерный диапазон которых включает ювенильных и половозрелых рыб (Пашенко, Касумян, 2019).

Помацентровые, общее число которых достигает 423 вида, весьма разнообразны по биологии (Fricke et al., 2021; Froese, Pauly, 2021). Несмотря на известный консерватизм строения органа обоняния у рыб (Yamamoto, 1982; Kasumyan, 2004), биологическое разнообразие помацентровых рыб может проявляться и в морфологии этого органа, так же как это наблюдается у филогенетически близких губановых (Labridae) — другой титульной группы рыб коралловых рифов, столь же многочисленной и разнообразной, что и помацентровые (Lara, 2008; Пашенко и др., 2021). Так, взрослые особи большинства видов рода *Chromis* имеют переднюю и заднюю ноздри, тогда как у

других видов, например у *Chromis lepidolepis* и *A. vaigiensis*, ноздря только одна (Randall et al., 1981; Murphy et al., 2007; Пашенко, Касумян, 2019).

Цель настоящей работы — сравнительное изучение макроморфологии органа обоняния у шестиполосой рыбы-сержанта *A. sexfasciatus*, которая, как и исследованный нами ранее *A. vaigiensis*, является типичным представителем ихтиофауны коралловых рифов Южного Вьетнама (Южно-Китайское море). В задачи работы входило получение данных о строении, размерах и расположении основных структур органа обоняния у *A. sexfasciatus* разной длины тела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особь *A. sexfasciatus* были отловлены сетными орудиями на коралловых рифах зал. Нячанг (Южно-Китайское море) и доставлены в Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, СРВ). После измерения общей длины тела (*TL*) рыб фиксировали в 10%-ном формалине, затем переводили в 70%-ный этанол. Препарирование и исследование морфологии органа обоняния выполняли под бинокулярным микроскопом МБС-1. Для измерений использовали окулярный микрометр, для получения фотографий — цифровую фотокамеру Levenhuk M500 Base (“Levenhuk, Inc.”, КНР). Наблюдения за потоками воды в органе обоняния проводили при механической имитации движения челюстей на фиксированных препаратах с использованием взвеси чёрной китайской туши. Всего морфологическому исследованию подвергнута 51 ювенильная и половозрелая особь *TL* 29–145 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология органа обоняния. У рыб *TL* > 35 мм ноздря одна, занимает ростромедиальное положение относительно глаза, овальная по форме и небольшая по размерам — длина чуть более 1 мм у наиболее крупных особей *TL* 145 мм (таблица). Выступающие над окружающей поверхностью тонкие края ноздри образуют короткую трубку (рис. 1).

Под ноздрей на медиальной стороне округлой обонятельной полости лежит обонятельная розетка стреловидного типа (рис. 2). Боковые складки не имеют вторичной складчатости, они отходят от центральной складки (септы), расположенной ростокаудально. Число боковых складок у одной и той же особи по разные стороны септы и общее число складок в левом и правом органе обоняния могут различаться на одну–две. Такие несовпадения встречаются у 5–7% особей. Септа утолщена в средней части и соединена со стенкой обонятельной полости в ростральной части. У одной из

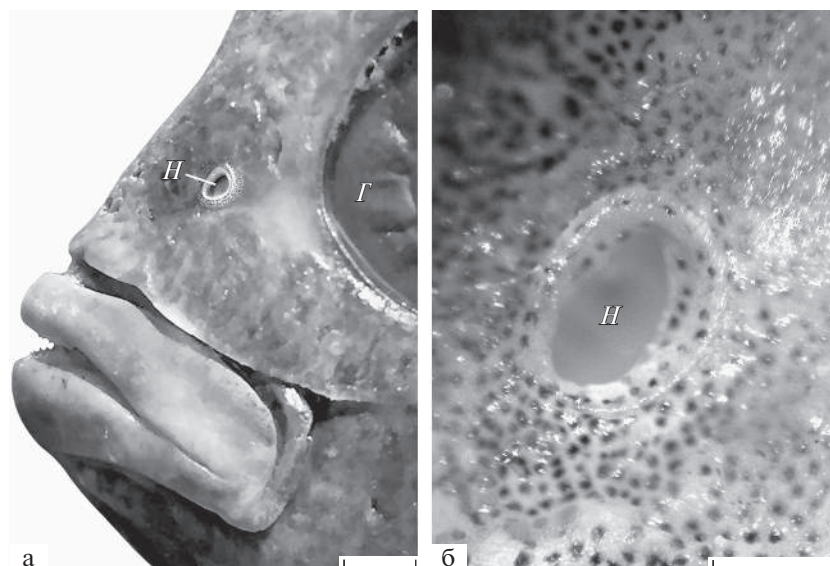


Рис. 1. Расположение и форма ноздри у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudedefduf sexfasciatus* TL 120 мм: а – голова рыбы, вид с латеральной стороны; ноздря (Н) и глаз (Г). Масштаб: а – 2, б – 1 мм.

рыб соединение отсутствовало, рostrальный конец септы был приподнят и похож по форме на боковые складки. Длина розетки слегка превосходит её ширину (таблица), форма розетки овальная, у некоторых особей круглая. Розетка занимает почти весь объём обонятельной полости.

Наиболее рostrальные складки в розетке самые мелкие и почти прямоугольные. Чем каудальнее расположены складки, тем они крупнее и тем сильнее развита и изогнута к септе их дистальная часть. Толщина складок ~75–80 мкм, но у одной из рыб толщина дистального края складок в каудаль-

ной части розетки была в несколько раз больше (~240–300 мкм).

Вентиляционные мешки и вентиляция обонятельной полости. От обонятельной полости отходят два вентиляционных мешка – лакримальный и этмоидальный, располагающиеся между костями черепа и выстланные плотной соединительной тканью. Крупное отверстие, ведущее в лакримальный мешок, расположено вентральнее обонятельной розетки, по размерам оно соизмеримо с размерами розетки и больше ноздри в 1.2–1.5 раза (рис. 3). Лакримальный мешок имеет два отсека,

Некоторые морфологические показатели особей шестиполосой рыбы-сержанта *Abudedefduf sexfasciatus* разного размера

Длина (TL), мм	Nof, шт.	с	о	Loo	Lon	Won	Lor	Lor, в % Loo	Число рыб, экз.
29	3	6.8	2.9	0.6	0.20	0.20	0.50	83.33	1
31–40	5–7	9.4	3.9	0.8	0.38	0.28	0.73	89.15	4
41–50	8	13.0	4.7	1.1	0.50	0.30	0.90	81.82	1
80–85	9–14	19.4	6.1	1.5	0.69	0.56	1.40	91.13	9
90–95	11–15	20.4	6.9	1.7	0.79	0.53	1.50	88.33	11
96–100	12–14	20.9	6.9	1.7	0.90	0.63	1.55	92.67	4
101–105	11–15	22.8	6.8	1.8	0.77	0.60	1.67	92.73	3
110–115	12–14	23.3	7.2	1.9	0.88	0.64	1.70	90.37	8
120–125	13–14	26.0	7.9	2.1	1.10	0.68	1.90	89.77	5
130–135	11–15	29.0	8.1	2.4	1.15	0.85	2.00	84.66	2
140–145	14–15	31.3	8.9	2.1	1.13	0.87	1.93	90.58	3

Примечание. Nof – число обонятельных складок, с – длина головы, о – диаметр глаза, Loo – длина обонятельной полости, Lon – длина ноздри, Won – ширина ноздри, Lor – длина обонятельной розетки.

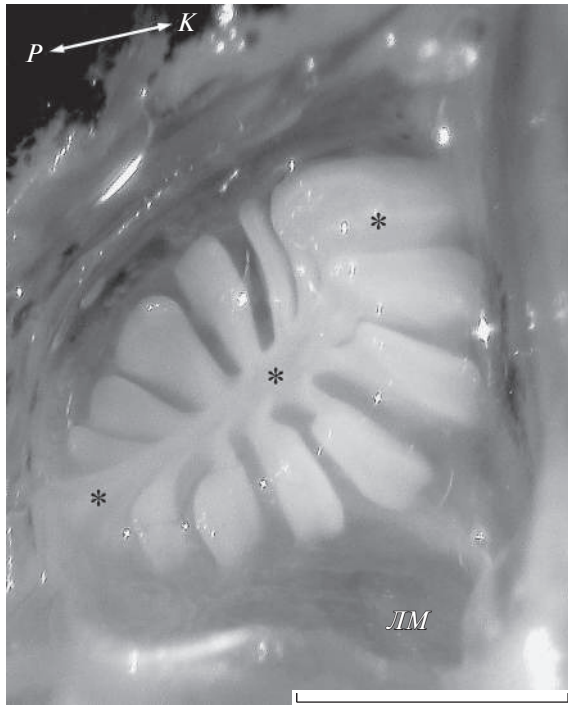


Рис. 2. Обонятельная розетка у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus* TL 110 мм; ЛМ – лакримальный вентиляционный мешок, вход; (↔) – ростокаудальное направление (РК), (*) – центральная складка (септа). Масштаб: 1 мм.

один из которых вытянут в ростромедиальном направлении и по длине и объёму примерно равен обонятельной полости. Второй отсек уходит далеко в вентральном направлении, по длине он примерно в три раза больше, чем ростромедиальный отсек. Отверстие, ведущее в этмоидальный мешок, расположено дорсальнее обонятельной розетки, размер его составляет около половины длины розетки. Мешок тянется в медиальном направлении, его объём близок к объёму обонятельной полости. Крупные входные отверстия обоих мешков располагаются близко к обонятельной розетке с дорсальной и вентральной сторон из-за чего розетка выглядит изогнутой – боковые складки располагаются ниже септы с небольшим уклоном в сторону отверстий вентиляционных мешков.

При раскрытии рта у фиксированных препаратов головы рыб вода через ноздрю входит внутрь обонятельной полости, при смыкании челюстей рыбы вода из обонятельной полости выходит наружу.

Онтогенетические изменения. У наиболее мелких из исследованных особей (TL 34 мм) имеются две ноздри – большая задняя и небольшая передняя (рис. 4) либо только задняя (TL 29 мм), но место, где находилась передняя ноздря, всё ещё хорошо различимо из-за отсутствия здесь пигментных клеток. У более крупных рыб имеется только одна ноздря, её размеры увеличиваются с ростом рыб (таблица), форма ноздри постепенно изменяется

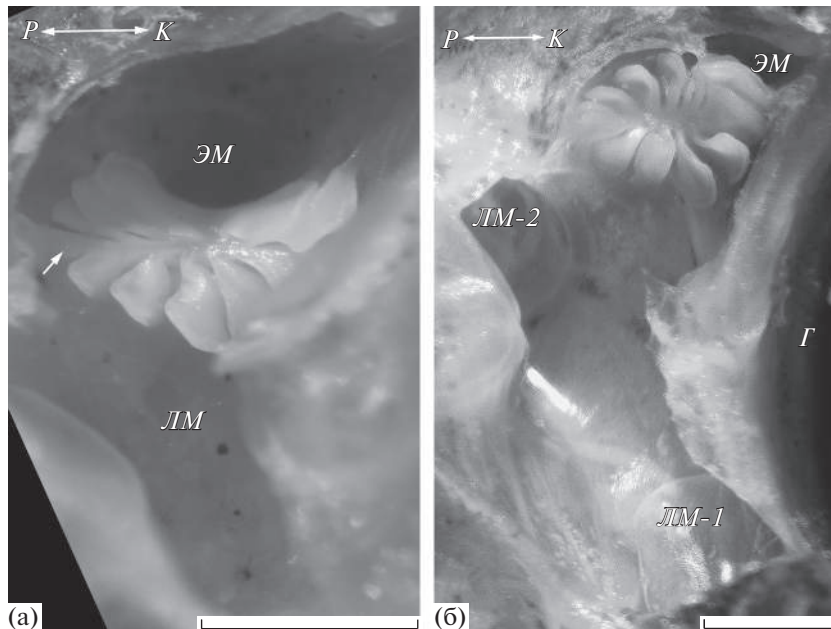


Рис. 3. Расположение и соотношение размеров обонятельной розетки и вентиляционных мешков у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus* разной длины тела (TL): а – 80, б – 100 мм. ЭМ – этмоидальный вентиляционный мешок, ЛМ-1 и ЛМ-2 – вентральная и ростральная части лакримального мешка; (→) – ростральная часть центральной складки (септы); ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: 1 мм.

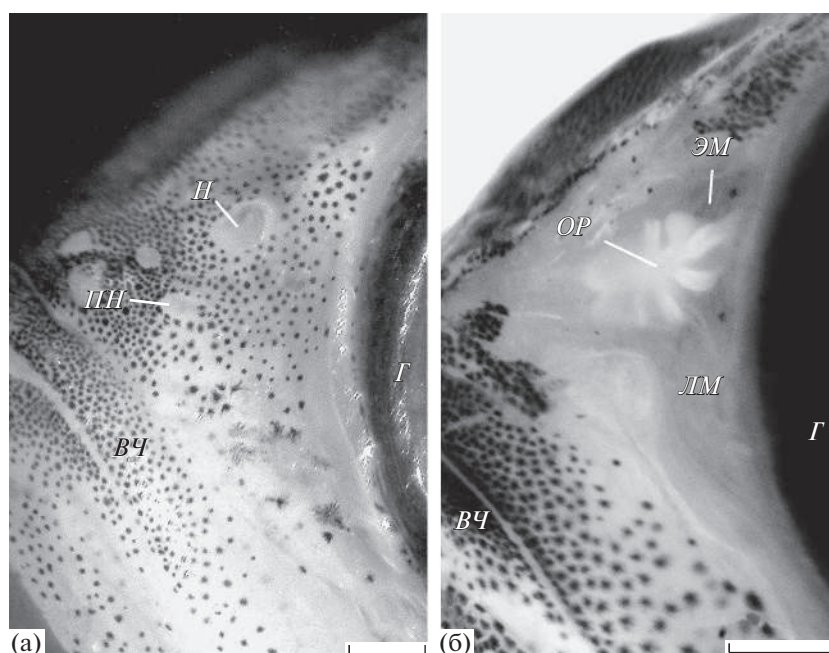


Рис. 4. Орган обоняния у молоди шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus*: а – особь *TL* 34 мм, два обонятельных отверстия; б – особь *TL* 39 мм, вскрытый орган обоняния с обонятельной розеткой. *ПН* – передняя ноздря, *ОР* – обонятельная розетка, *ВЧ* – верхняя челюсть; ост. обозначения см. на рис. 1–3. Масштаб: 0.5 мм.

от круглой к овальной и слегка расширенной в каудальной части, более заметными становятся выступающие края отверстия.

Чем крупнее рыбы, тем больше складок в обонятельной розетке (рис. 5). У самой мелкой из исследованных особей всего три веерообразно расположенных складки, у наиболее крупных рыб число складок достигает 15, включая центральную складку (септу), а розетка становится стреловидной. Новые складки закладываются, как правило, парами, симметрично относительно септы в ростральной части розетки, т.е. перед уже имеющимися в ней складками. В результате участок перед розеткой, свободный от складок у наиболее мелких особей, становится полностью заполненный складками у рыб *TL* 41–45 мм. Розетка, первоначально расположенная вентромедиально, постепенно занимает типичное для неё медиальное положение.

Лакримальный мешок становится различным у рыб *TL* 29 мм, этмоидальный – у рыб *TL* > 35 мм (рис. 4б). Оба мешка приобретают дефинитивную форму у рыб *TL* 55–65 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Орган обоняния у двух близкородственных помацентровых рыб – *A. sexfasciatus* и *A. vaigiensis* – устроен сходным образом. У половозрелых особей, как у многих представителей Pomacentridae, обонятельная полость открывается наружу одним, но до-

вольно крупным отверстием – ноздрей. У некоторых из помацентровых рыб (*Chromis*, *Dascyllus*) сохраняются две ноздри, одна из которых, выходная, у ряда видов небольшая по размерам относительно размеров входной ноздри и поэтому трудно различима (Randall et al., 1981; Nelson et al., 2016). У *A. sexfasciatus* ноздря слегка вытянута в длину и слабо расширена в каудальной части, у *A. vaigiensis* – в ростральной. Обонятельная розетка у обоих видов стреловидного типа (тип G – по: Yamamoto, 1982), располагается одинаковым образом – на медиальной стороне обонятельной полости, напротив ноздри. Розетка овальная, вытянутая в росто-

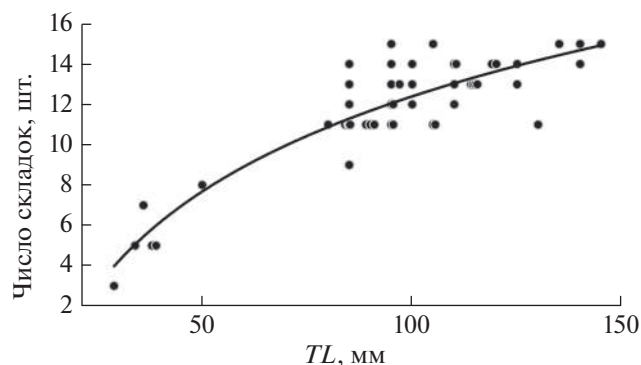


Рис. 5. Зависимость числа складок в обонятельной розетке от длины (*TL*) особи у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus*.

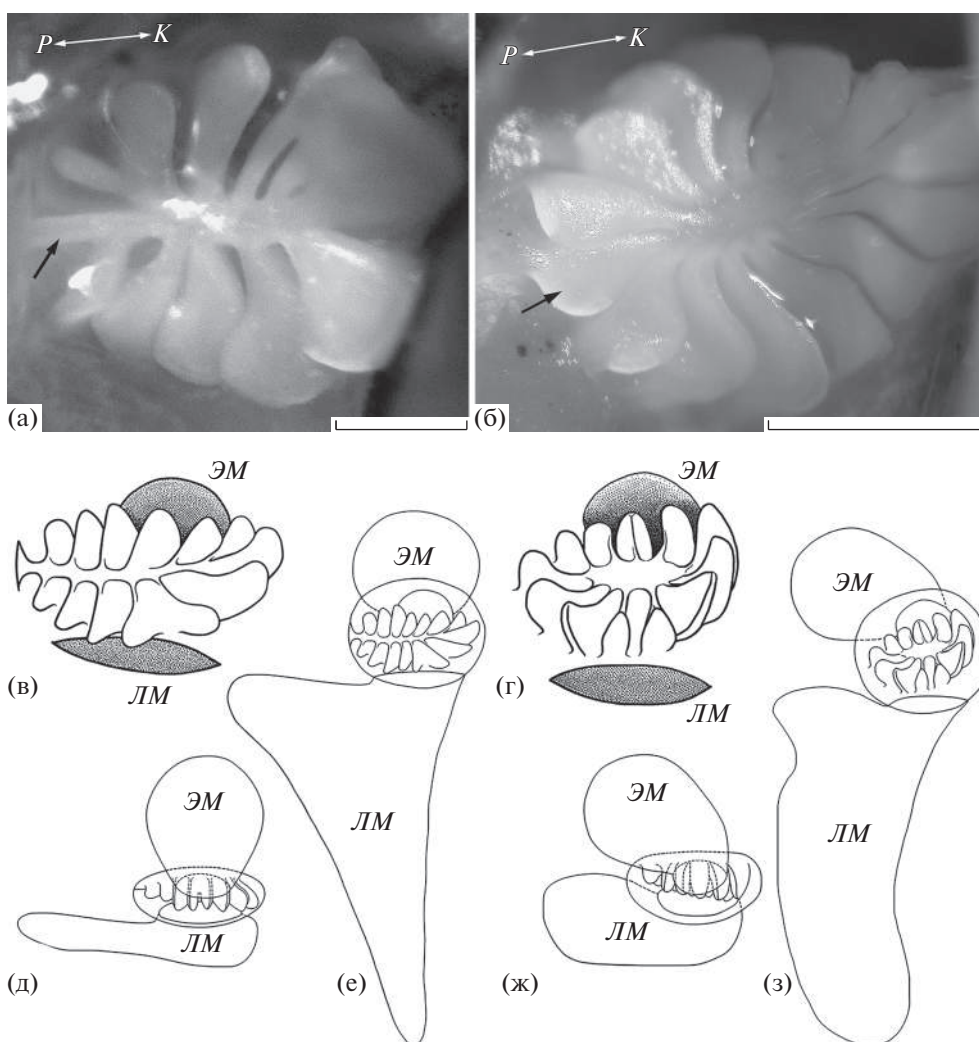


Рис. 6. Сравнительная схема строения органа обоняния шестиполосой рыбы-сержанта *Abudedefduf sexfasciatus* (а, в, д, е) и индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *A. vaigiensis* (б, г, ж, з): а, б – обонятельная розетка, общий вид, фото; в, г – обонятельная розетка, вид сбоку; д, ж – обонятельная полость и вентиляционные мешки, вид сверху; е, з – то же, вид сбоку. Обозначения см. на рис. 2, 3. Масштаб: а, б – 0.5 мм.

каудальном направлении, в ней сходное число обонятельных складок, симметрично прикрепленных к септе, закономерно увеличивающихся в размерах и меняющихся по форме к каудальному краю розетки. На складках отсутствует вторичная складчатость. У обоих видов имеются два вентиляционных мешка, причём лакримальный мешок значительно крупнее этмоидального. Сходство общего плана строения органа обоняния у двух близкородственных видов рыб подтверждает существующие данные о структурном консерватизме обонятельной системы рыб (Yamamoto, 1982; Zeiske et al., 1992; Пашенко, Касумян, 2017; Kasumyan, 2018).

A. sexfasciatus и *A. vaigiensis* не только близки филогенетически, но и похожи по биологии (Frédérich et al., 2013, 2016). Эти виды, как и многие другие помацентровые, относятся к стайным рыбам (Frédérich et al., 2016). Их особи держатся в пела-

гиали вблизи колоний кораллов, причём *A. vaigiensis* перемещается по всей толще воды, и поэтому его относят к бентопелагическим рыбам, тогда как *A. sexfasciatus* включают в группу типичных пелагических представителей рода *Abudedefduf* (Aguilar-Medrano, Barber, 2016).

Несмотря на общее сходство органа обоняния, у сравниваемых видов имеются и очевидные различия в его строении. У *A. vaigiensis* обонятельная розетка занимает лишь часть обонятельной полости, значительный её объём остаётся свободным. У *A. sexfasciatus* розетка заполняет почти всю обонятельную полость. Абсолютные размеры обонятельной розетки – длина и ширина – мало различаются у рыб обоих видов, сходных по длине тела (рис. 6). Мало различается и длина обонятельных складок, хотя их измерений мы не проводили. Более тесное расположение обонятельной розетки у

A. sexfasciatus достигается главным образом за счёт относительно меньшего размера обонятельной полости по сравнению с *A. vaigiensis*. Такая особенность рассматривается в качестве адаптации, повышающей сенсорные возможности органа (Zeiske, 1973, 1974). Она характерна для многих рыб с хорошо развитым обонянием — карповых (Cyprinidae), сомовых (Siluridae), угревых (Anguillidae), ящероголовых (Synodontidae) и других (Кароор, Ойха, 1972; Theisen, 1982; Bianchi et al., 1978; Goel, 1978; Пашенко, Касумян, 1983, 2015, 2017; Девицина, Эль-Аттар Эль-Саиед, 1987; Zeiske et al., 1994; Fishelson, 1995; Fishelson et al., 2010; Hansen, Zeiske, 1998; Ghosh, Chakrabarti, 2010, 2013, 2014; Ghosh, 2018).

Однако разное соотношение между размерами обонятельной полости и розетки вызвано скорее всего особенностями вентиляции органа обоняния. Несмотря на то что оба вида относятся к циклосмастам, т.е. к рыбам, обладающим вентиляционными мешками, процесс водообмена в органе обоняния у них различается в том числе из-за разной роли в этом процессе обонятельных складок. У *A. vaigiensis* форма обонятельных складок крайне своеобразная, не встречающаяся у других рыб. Дистальная часть наиболее крупных складок устроена так, что под действием воды, входящей в орган, складки раздвигаются, а при выходе её наружу складываются к центру розетки, подобно зонтику. Это упорядочивает потоки и благоприятствует водообмену в обонятельной полости, но требует дополнительного пространства (Пашенко, Касумян, 2019). У *A. sexfasciatus* обонятельные складки плоские.

Прямое отношение к водообмену в обонятельной полости имеют вентиляционные мешки. Согласно наблюдениям, проведённым на молоди *Apogon* spp. (Apogonidae), также обладающей вентиляционными мешками, вода попадает в орган обоняния и выбрасывается наружу синхронно с ритмичными дыхательными движениями челюстей и жаберных крышек (Atema et al., 2002). Входные отверстия мешков у сравниваемых видов *Abudefduf* располагаются одинаково, совпадает также размерное соотношение самих мешков — лакримальный значительно крупнее не только этмоидального, но и обонятельной полости (рис. бд–бз). Однако форма мешков и их пространственное расположение различается, особенно лакримального, который у *A. sexfasciatus* меньше по объёму, чем у *A. vaigiensis*, и состоит из двух хорошо выраженных и по-разному ориентированных отсеков. Вентиляционные мешки располагаются между костями головы, поэтому размеры, форма и пространственное положение мешков зависят от анатомии и морфологии головы и челюстных костей. У помацентровых эти признаки, в свою очередь, тесно связаны с питанием и образом жизни (Cooper, Westneat, 2009; Frédérick et al., 2013, 2016). Несмотря на то что в пище у обоих видов обычно преобладает зоопланктон,

в питании *A. vaigiensis* в некоторых случаях доминируют бентосные объекты (водоросли, икра демерсальных рыб и др.) (Kuo, Shao, 1991; Frédérick et al., 2009, 2016; Wyatt et al., 2012). Некоторые из авторов относят *A. vaigiensis* к бентосным рыбам, тогда как *A. sexfasciatus* рассматривают в качестве типичной пелагической рыбы (Pratchett et al., 2016). Различия в питании *A. sexfasciatus* и *A. vaigiensis* приводят к анатомическим и морфологическим изменениям костных структур челюстей и черепа (Aguilar-Medrano, Barber, 2016), что в свою очередь может обусловить наблюдаемые различия в размерах и в расположении вентиляционных мешков у этих рыб.

К процессу вентиляции имеет отношение и форма септы (центральная складка), которая у *A. sexfasciatus* лишена значительного расширения в средней части. У *A. vaigiensis* такое расширение имеется, оно принимает входящий в орган обоняния поток воды и направляет его между складками розетки к лопастям и далее в вентиляционные мешки (Пашенко, Касумян, 2019). Форма обонятельных складок и септы влияет на направление микропотоков воды в органе обоняния (рис. 7). По-видимому, с вентиляцией связано и то, что рostrальный конец септы у *A. sexfasciatus* соединяется со стенкой обонятельной полости, как, например, у карповых (Пашенко, Касумян, 2017). У *A. vaigiensis* рostrальный конец септы свободный, как и у боковых складок. Интересно, что у *A. vaigiensis* среди исследованных особей был встречен экземпляр, у которого септа в рostrальной части соединялась со стенкой обонятельной полости (Пашенко, Касумян, 2019) так же, как и у всех изученных нами *A. sexfasciatus*. Вероятно, что исследованный экземпляр — гибрид между *A. vaigiensis* и *A. sexfasciatus*. Гибридизация между этими и другими симпатрическими и биотопически сходными помацентровыми рыбами возможна (Maruska, Peyton, 2007; Hobbs, Allen, 2014; Bertrand et al., 2017). Описания морфологии органа обоняния у гибридных особей рыб в литературе мы не нашли.

У рыб структуры органа обоняния претерпевают существенные морфологические изменения в онтогенезе (Пашенко, Касумян, 2015; Døving, Kasumyan, 2008). У ранней молоди помацентровых, как у многих рыб, формируется вначале единое обонятельное отверстие, которое затем разделяется на переднюю и заднюю ноздри (Kavanagh, Alford, 2003; Lara, 2008; Roux et al. 2019). У некоторых видов одна из сформировавшихся ноздрей вскоре зарастает: у *Pomacentrus amboinensis* — передняя (Murphy et al., 2007). Такая же последовательность, по-видимому, характерна и для *A. sexfasciatus*, поскольку среди самых мелких исследованных особей были такие, у которых передняя ноздря ещё присутствовала либо хорошо выделялось место, где она располагалась ранее (рис. 4а). Процесс приобретения органом обоняния внешне дефинитивного состоя-

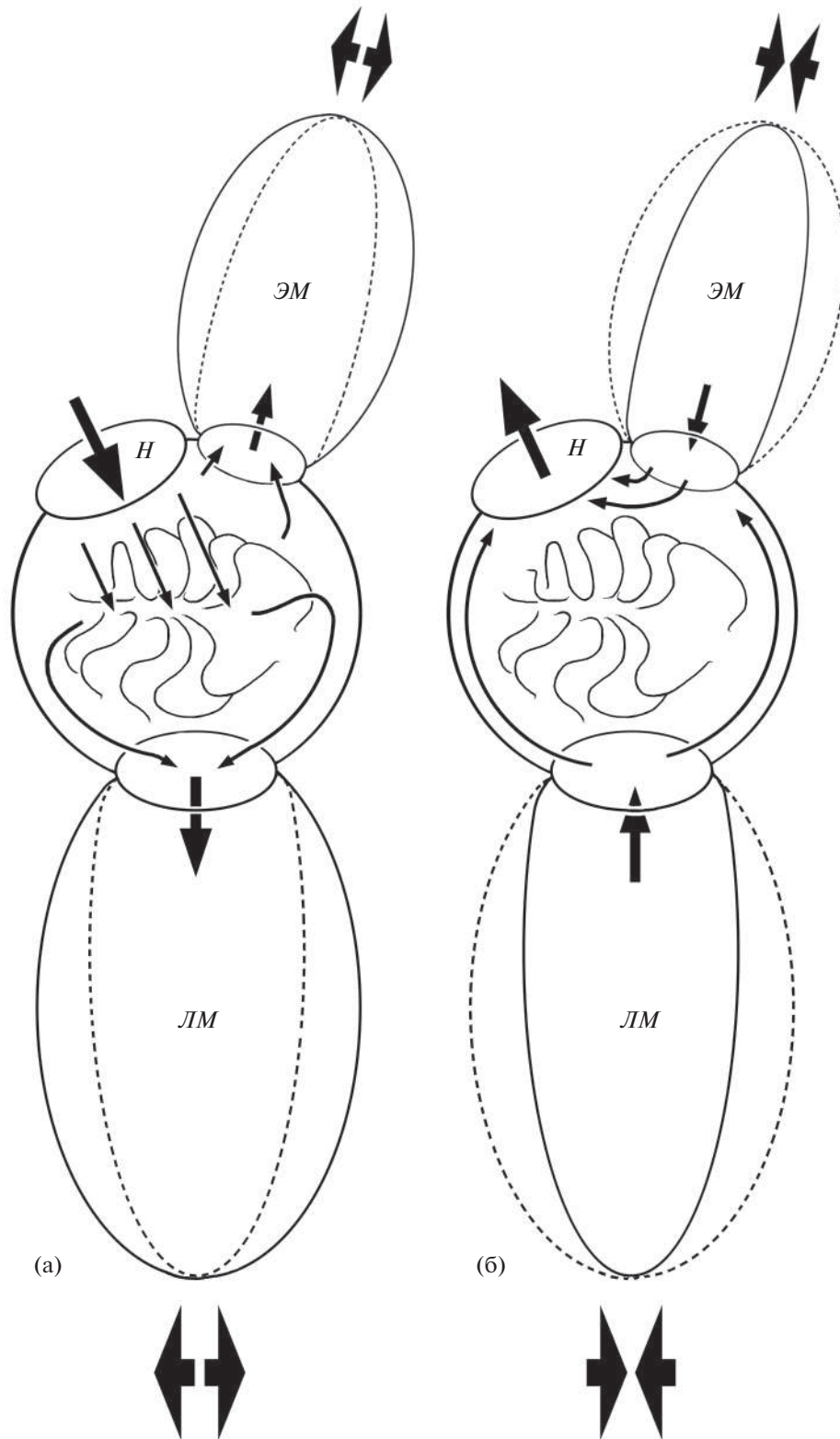


Рис. 7. Схема вентиляции обонятельной полости шестипалосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus* при поступлении воды в обонятельную полость на вдохе (а) и выходе из неё наружу на выдохе (б); (→) – потоки воды в обонятельную полость, в вентиляционные мешки и выход из них; (→) – направление движения воды в обонятельной полости; (---), (♣) – расширение и сжатие полости вентиляционных носовых мешков; ост. обозначения см. на рис. 1–3.

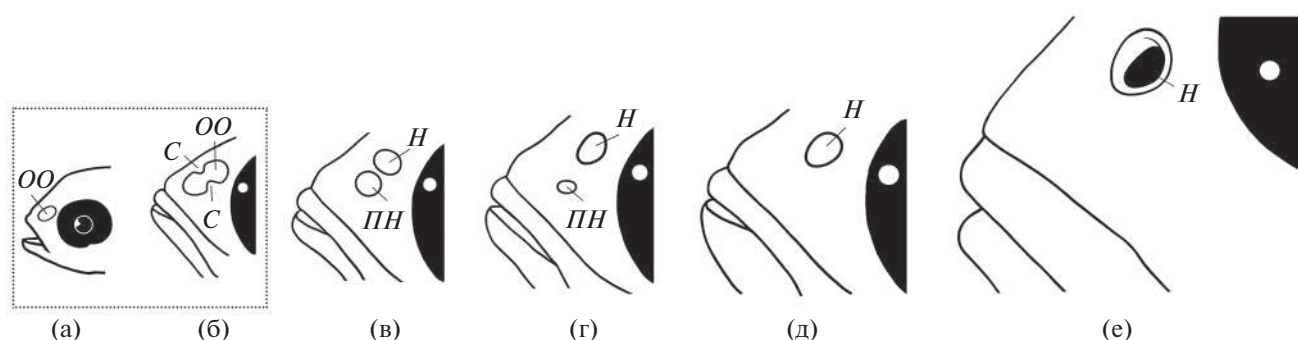


Рис. 8. Схема формирования ноздрей в онтогенезе рыб-сержантов *Abudefduf* sp.: а – отверстие обонятельной капсулы, б – образование суперфициальных выростов, в – дитремные ноздри личинки, г – дитремные ноздри малька $TL < 29$ мм, д – монотремная ноздря малька $TL > 35$ мм, е – дефинитивная монотремная ноздря. *OO* – обонятельное отверстие, *C* – суперфициальный вырост; (....) – гипотетическое состояние органа обоняния; ост. обозначения см. на рис. 1, 4.

ния завершается у *A. sexfasciatus* при TL 30–35 мм. Полученные результаты позволяют предложить схему, отражающую происходящий в онтогенезе *A. sexfasciatus* переход исходно монотремного органа обоняния к дитремному и затем вновь к монотремному (рис. 8). Первые этапы этого процесса (рис. 8а, 8б) на настоящий момент остаются гипотетическими.

Одно обонятельное отверстие имеют многие помацентровые рыбы (Nelson et al., 2016). Пока неизвестно, у каких видов рыб орган обоняния становится монотремным в результате элиминации передней ноздри и есть ли виды, у которых это происходит при потере задней ноздри, а также при каких размерах и в каком возрасте этот процесс завершается. Известно, что темп формирования органа обоняния у разных помацентровых различается в онтогенезе (Kavanagh, Alford, 2003; Kavanagh, Frédéric, 2016). Процесс образования вентиляционных носовых мешков в онтогенезе Pomacentridae не изучен. По нашим данным, зачатки крупного лакримального мешка заметны уже у самых мелких особей (TL 29 мм), тогда как этмоидального видны позднее ($TL > 35$ мм), т.е. после того, как орган обоняния становится монотремным. Вентиляционные мешки приобретают дефинитивную форму у рыб, достигших TL 55–65 мм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на консерватизм макроморфологии органа обоняния у близкородственных видов рыб многих крупных систематических групп, таких как Pomacentridae и Labridae (Пашенко и др., 2021), вместе с очевидным сходством в строении органа наблюдаются и существенные различия. У сравниваемых видов рода *Abudefduf* большинство выявленных различий имеют отношение к вентиляции обонятельной полости, благодаря которой молекулы сигнальных веществ, находящиеся в окружающем пространстве, попадают в орган

обоняния, взаимодействуют с обонятельными рецепторами и инициируют каскад преобразований, завершающихся проявлением рыбами соответствующего поведения.

Структурные различия органа обоняния у близкородственных рыб могут быть, скорее всего, следствием особенностей их питания и вызванных этим различиями в анатомии и морфологии костных элементов, окружающих орган обоняния. Выяснение того, насколько выражена связь между расхождением рыб по пищевой специализации и выраженностью структурных различий их органа обоняния, проявляется ли эта связь у рыб, не имеющих вентиляционных мешков, требует дальнейших исследований. Рыбы коралловых рифов, такие как Pomacentridae, Labridae и другие, благодаря большому биологическому разнообразию, в том числе по трофической специализации (Frédéric et al., 2016; Eurich et al., 2019; Gajdzik et al., 2019), являются наиболее подходящими объектами для таких работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Российско-вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра. Экспериментальная часть работы, обработка первичных данных, анализ результатов и подготовка статьи выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект 19-04-00367. Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Девицина Г.В., Эль-Аттар Эль-Саид 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. 1983. Некоторые морфофункциональные особенности развития органа обоняния в онтогенезе голяна // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 3. С. 367–377.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 1986. Морфофункциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб (Cypriniformes, Cyprinidae). I. Развитие морфологии и функции органа обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) // Вопр. ихтиологии. Т. 26. № 2. С. 303–317.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2015. Исследование формирования органа обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* с помощью сканирующей электронной микроскопии // Там же. Том 55. № 6. С. 692–712.
<https://doi.org/10.7868/S004287521506017X>
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Там же. Т. 57. № 1. С. 96–111.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217010106>
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2019. Морфология и вентиляция органа обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* (Pomacentridae) // Там же. Т. 59. № 2. С. 154–161.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219010132>
- Пащенко Н.И., Касумян А.О., Оань Л.Т.К. 2021. Необычное строение органа обоняния у лунной *Thalassoma lunare* и шестиполосой *T. hardwicke* талассом (Labridae) // Там же. Т. 61. № 3. С. 273–286.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221030103>
- Aguilar-Medrano R., Barber P.H. 2016. Ecomorphological diversification in reef fish of the genus *Abudefduf* (Perciformes, Pomacentridae) // Zoomorphology. V. 135. № 1. P. 103–114.
<https://doi.org/10.1007/s00435-015-0291-6>
- Allen G.R. 1991. Damselfishes of the world. Melle: Mergus, 271 p.
- 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. Prog. Ser. V. 188. P. 207–218.
<https://doi.org/10.3354/meps188207>
- Arvedlund M., Larsen K., Winsor H. 2000. The embryonic development of the olfactory system in *Amphiprion melanopus* (Perciformes: Pomacentridae) related to the host imprinting hypothesis // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 80. № 6. P. 1103–1109.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400003179>
- Arvedlund M., Brolund T.M., Nielsen L.E. 2003. Morphology and cytology of the olfactory organs in small juvenile *Dascyllus aruanus* and *Amphiprion ocellaris* (Pisces: Pomacentridae) // Ibid. V. 83. № 6. P. 1321–1326.
<https://doi.org/10.1017/S0025315403008762>
- Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 241. P. 151–160.
<https://doi.org/10.3354/meps241151>
- Berenshtein I., Kiflawi M., Shashar N. et al. 2014. Polarized light sensitivity and orientation in coral reef fish post-larvae // PLoS ONE. V. 9. № 2. Article e88468.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088468>
- Booth D.J. 2016. Ability to home in small site-attached coral reef fishes // J. Fish Biol. V. 89. № 2. P. 1501–1506.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13043>
- Bertrand J.A.M., Borsa P., Chen W.-J. 2017. Phylogeography of the sergeants *Abudefduf sexfasciatus* and *A. vaigiensis* reveals complex introgression patterns between two widespread and sympatric Indo-West Pacific reef fishes // Mol. Ecol. V. 26. № 9. P. 2527–2542.
<https://doi.org/10.1111/mec.14044>
- Bianchi S., Delfino G., Ercolini A. 1978. Morphology and fine structure of the olfactory organ in *Uegitglanis zammarranoi* Gianferrari (Claridae Siluriformes), anophthalmic phreatic fish from Somalia // Monit. Zool. Ital. V. 10. № 1. P. 157–171.
<https://doi.org/10.1080/03749444.1978.10736866>
- Cappock A.G., Gardiner N.M., Jones G.P. 2016. Olfactory responses of coral-reef fishes to coral degradation and crown-of-thorns (*Acanthaster planci*) // Mar. Freshw. Res. V. 67. № 5. P. 605–611.
<https://doi.org/10.1071/MF14424>
- Colley O., Parmentier E. 2012. Overview on the diversity of sounds produced by clownfishes (Pomacentridae): importance of acoustic signals in their peculiar way of life // PLoS ONE. V. 7. № 11. Article e49179.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049179>
- Cooper W.J., Westneat M.W. 2009. Form and function of damselfish skulls: rapid and repeated evolution into a limited number of trophic niches // BMC Evol. Biol. № 9. Article 24.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-24>
- Dixon D.L., Jones G.P., Munday P.L. et al. 2008. Coral reef fish smell leaves to find island homes // Proc. R. Soc. B: Biol. Sci. V. 275. № 1653. P. 2831–2839.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0876>
- Dixon D.L., Munday P.L., Pratchett M.S., Jones G.P. 2011. Ontogenetic changes in responses to settlement cues by Anemonefish // Coral Reefs. V. 30. № 4. P. 903–910.
<https://doi.org/10.1007/s00338-011-0776-9>
- 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. № 1. P. 99–107.
<https://doi.org/10.1007/s00442-013-2755-z>
- Døving K.B., Kasumyan A.O. 2008. Chemoreception // Fish Larval Physiology / Eds. Finn R.N., Kapoor B.G. Enfield: Sci. Publ. P. 331–394.
<https://doi.org/10.1201/9780429061608-15>
- Elliot J., Elliot J.M., Mariscal R.N. 1995. Host selection, location, and association behaviors of anemonefishes in field settlement experiments // Mar. Biol. V. 122. № 3. P. 377–389.
<https://doi.org/10.1007/BF00350870>
- Eurich J.G., Matley J.K., Baker R. et al. 2019. Stable isotope analysis reveals trophic diversity and partitioning in territorial damselfishes on a low-latitude coral reef // Ibid. V. 166. № 17.
<https://doi.org/10.1007/s00227-018-3463-3>
- Fishelson L. 1995. Comparative morphology and cytology of the olfactory organs in moray eels with remarks on their foraging behavior // Anat. Rec. V. 243. № 4. P. 403–412.
<https://doi.org/10.1002/ar.1092430402>
- Fishelson L., Golani D., Galil B., Goren M. 2010. Comparison of the nasal olfactory organs of various species of lizardfishes (Teleostei, Aulopiformes, Synodontidae), with additional re-

- marks on the brain // *Int. J. Zool.* V. 2010. Article 807913. <https://doi.org/10.1155/2010/807913>
- Frédérich B., Fabri G., Lepoint G. et al. 2009. Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the Grand Récif of Toliara, Madagascar // *Ichthyol. Res.* V. 56. № 1. P. 10–17. <https://doi.org/10.1007/s10228-008-0053-2>
- Frédérich B., Sorenson L., Santini F. et al. 2013. Iterative ecological radiation and convergence during the evolutionary history of damselfishes (Pomacentridae) // *Am. Nat.* V. 181. № 1. P. 94–113. <https://doi.org/10.1086/668599>
- Frédérich B., Olivier D., Gajdzik L., Parmentier E. 2016. Trophic ecology of damselfishes // *Biology of damselfishes* / Eds. Frédéric B., Parmentier E. Boca Raton: CRC Press. P. 152–167. Available: <http://hdl.handle.net/2268/190309>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 08/2021).
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 08/2021).
- Gajdzik L., Aguilar-Medrano R., Frédéric B. 2019. Diversification and functional evolution of reef fish feeding guilds // *Ecol. Lett.* V. 22. № 4. P. 572–582. <https://doi.org/10.1111/ele.13219>
- Gerlach G., Atema J. 2012. The use of chemical cues in habitat recognition and settlement // *Chemical ecology in aquatic systems* / Eds. Brönmark C., Hansson L.-A. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 72–81. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199583096.003.0006>
- Gerlach G., Atema J., Kingsford M.J. et al. 2007. Smelling home can prevent dispersal of reef fish larvae // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 104. № 3. P. 858–863. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606777104>
- Ghosh S.K. 2018. Cellular organization of the olfactory epithelium during growth, maturation, spawning and post-spawning phases of freshwater catfish, *Eutropiichthys vacha* (Hamilton, 1822) (Teleostei: Siluriformes) // *Iran. J. Ichthyol.* V. 5. № 2. P. 126–138. <https://doi.org/10.22034/iji.v5i2.278>
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2010. Histological and scanning electron microscopic organization and functional aspects of the surface olfactory epithelium of the freshwater minor carp, *Puntius sophore* (Hamilton) // *Proc. Zool. Soc. V.* 63. № 2. P. 115–119. <https://doi.org/10.1007/s12595-010-0016-2>
- 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. <https://doi.org/10.22034/ijab.v2i3.78>
- Goel H.R. 1978. Functional anatomy of the olfactory organ in the fresh water teleost, *Heteropneustes fossilis* (BL.) // *Okajimas Folia Anat. Jpn.* V. 55. № 5. P. 289–300.
- Hansen A., Zeiske E. 1998. The peripheral olfactory organ of the zebrafish, *Danio rerio*: an ultrastructural study // *Chem. Senses.* V. 23. № 1. P. 39–48. <https://doi.org/10.1093/chemse/23.1.39>
- Hobbs J.-P.A., Allen G.R. 2014. Hybridisation among coral reef fishes at Christmas island and the Cocos (Keeling) islands // *Raffles Bull. Zool.* V. 30. P. 220–226. (<http://hdl.handle.net/20.500.11937/26586>)
- Kapoor A.S., Ojha P.P. 1972. Functional anatomy of the olfactory organs in the moray, *Muraena undulata* // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 19. № 2. P. 82–88. <https://doi.org/10.11369/jji1950.19.82>
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // *J. Ichthyol.* V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kasumyan A. 2018. Olfaction and gustation in Acipenseridae, with special references to the Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* // *The Siberian sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869). V. 1. Biology* / Eds. Williot P. et al. Cham: Springer. P. 173–205. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61664-3_10
- Kavanagh K.D., Alford R.A. 2003. Sensory and skeletal development and growth in relation to the duration of the embryonic and larval stages in damselfishes (Pomacentridae) // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 80. № 2. P. 187–206. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00229.x>
- Kavanagh K.D., Frédéric B. 2016. Ontogeny and early life stages of damselfishes // *Biology of damselfishes* / Eds. Frédéric B., Parmentier E. Boca Raton: CRC Press. P. 168–182. (<http://hdl.handle.net/2268/190305>)
- Kuo S.-R., Shao K.-T. 1991. Feeding habits of damselfishes (Pomacentridae) from the southern part of Taiwan // *J. Fish. Soc. Taiwan.* V. 18. P. 165–176. <https://doi.org/10.29822/JFST.199109.0001>
- Lara M.R. 2008. Development of the nasal olfactory organs in the larvae, settlement-stages and some adults of 14 species of Caribbean reef fishes (Labridae, Scaridae, Pomacentridae) // *Mar. Biol.* V. 154. № 1. P. 51–64. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0899-2>
- Lönstedt O.M., McCormick M.I. 2011. Chemical alarm cues inform prey of predation threat: the importance of ontogeny and concentration in a coral reef fish // *Anim. Behav.* V. 82. № 2. P. 213–218. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.04.015>
- Losey G.S., McFarland W.N., Loew E.R. et al. 2003. Visual biology of Hawaiian coral reef fishes. I. Ocular transmission and visual pigments // *Copeia.* V. 3. № 3. P. 433–454. <https://doi.org/10.1643/01-053>
- 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. № 4. P. 717–722. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.003>
- Maruska K.P., Peyton K.A. 2007. Interspecific spawning between a recent immigrant and an endemic damselfish (Pisces: Pomacentridae) in the Hawaiian Islands // *Pac. Sci.* V. 61. № 2. P. 211–221. [https://doi.org/10.2984/1534-6188\(2007\)61\[211:ISBARI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2984/1534-6188(2007)61[211:ISBARI]2.0.CO;2)
- Mitchell M.D., McCormick M.I., Ferrari M.C.O., Chivers D.P. 2011. Coral reef fish rapidly learn to identify multiple unknown predators upon recruitment to the reef // *PLoS ONE.* V. 6. № 1. Article e15764. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015764>

- Mitchell M.D., McCormick M.I., Chivers D.P., Ferrari M.C.O. 2013. Generalization of learned predator recognition in coral reef ecosystems: how cautious are damselfish? // *Funct. Ecol.* V. 27. № 2. P. 299–304.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12043>
- Murphy B.F., Leis J.M., Kavanagh K.D. 2007. Larval development of the ambon damselfish *Pomacentrus amboinensis*, with a summary of pomacentrid development // *J. Fish Biol.* V. 71. № 2. P. 569–584.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01524.x>
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. *Fishes of the World*. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p.
<https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- Pratchett M.S., Hoey A.S., Wilson S.K. et al. 2016. Habitat use and specialization among coral reef damselfishes // *Biology of damselfishes* / Eds. Frédérick B., Parmentier E. Boca Raton: CRC Press. P. 84–121. (<http://hdl.handle.net/20.500.11937/70865>).
- Randall J.E., Ida H., Moyer J.T. 1981. A review of the damselfishes of the genus *Chromis* from Japan and Taiwan, with description of a new species // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 28. № 3. P. 203–243.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.28.203>
- Roux N., Salis P., Lambert A. et al. 2019. Staging and normal table of postembryonic development of the clownfish (*Amphiprion ocellaris*) // *Devel. Dyn.* V. 248. № 7. P. 545–568.
<https://doi.org/10.1002/dvdy.46>
- Shanks A.L. 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited // *Biol. Bull.* V. 216. № 3. P. 373–385.
<https://doi.org/10.1086/BBLv216n3p373>
- Siebeck U.E. 2004. Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour // *Anim. Behav.* V. 68. № 2. P. 273–282.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.11.010>
- Siebeck U.E., Wallis G.M., Litherland L. 2008. Colour vision in coral reef fish // *J. Exp. Biol.* V. 211. P. 354–360.
<https://doi.org/10.1242/jeb.012880>
- Sundin J., Amcoff M., Mateos-González F. et al. 2017. Long-term exposure to elevated carbon dioxide does not alter activity levels of a coral reef fish in response to predator chemical cues // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 71. № 8. Article 108.
<https://doi.org/10.1007/s00265-017-2337-x>
- Theisen B. 1982. Functional morphology of the olfactory organ in *Spinachia spinachia* (L.) (Teleostei, Gasterosteidae) // *Acta Zool.* V. 63. № 4. P. 247–254.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1982.tb00784.x>
- Wright K.J., Higgs D.M., Belanger A.J., Leis J.M. 2005. Auditory and olfactory abilities of pre-settlement larvae and post-settlement juveniles of a coral reef damselfish (Pisces: Pomacentridae) // *Mar. Biol.* V. 147. № 6. P. 1425–1434.
<https://doi.org/10.1007/s00227-005-0028-z>
- Wyatt A.S.J., Waite A.M., Humphries S. 2012. Stable isotope analysis reveals community-level variation in fish trophodynamics across a fringing coral reef // *Coral Reefs.* V. 31. № 4. P. 1029–1044.
<https://doi.org/10.1007/s00338-012-0923-y>
- Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of fish olfactory organ in teleosts // *Chemoreception in fishes* / Ed. Hara T.J. N.Y.: 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, Cyprinodontidae) // *Z. Morph. Tiere.* V. 74. № 1. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1007/BF00291793>
- Zeiske E. 1974. Morphologische und Morphometrische untersuchungen am Geruchsorgan, oviparer Zahnkarpfen (Pisces) // *Ibid.* V. 77. № 1. P. 19–50.
<https://doi.org/10.1007/BF00284625>
- 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.
- Zeiske E., Theisen H., Breucker B. 1994. Olfactory organ of the hardhead sea catfish, *Arius felis* (L.): gross morphology and fine structure // *Acta Zool.* V. 75. № 2. P. 115–123.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1994.tb01116.x>

УДК 597.08

ИХТИОФАУНА ПРЕСНЫХ И СОЛОНОВАТЫХ ВОД РОССИИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ: АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК С ТАКСОНОМИЧЕСКИМИ КОММЕНТАРИЯМИ. 1. СЕМЕЙСТВА PETROMYZONTIDAE–PRISTIGASTERIDAE[#]

© 2022 г. Ю. В. Дылдин^{1, *}, А. М. Орлов^{1, 2, 3, 4, 5, 6}, Л. Ганель⁷,
В. И. Романов¹, Р. Фрике⁸, Е. Д. Васильева⁹

¹Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

³Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

⁴Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

⁵Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁶Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН – ПИБР ДФИЦ, Махачкала, Россия

⁷Карлов университет, Прага, Чешская Республика

⁸Государственный музей естествознания Штутгарта, Штутгарт, Германия

⁹Зоологический музей Московского государственного университета – МГУ, Москва, Россия

*E-mail: yurydyldin@gmail.com

Поступила в редакцию 02.12.2021 г.

После доработки 18.01.2022 г.

Принята к публикации 19.01.2022 г.

Целью исследования является составление полного аннотированного списка пресноводной и солоноватоводной ихтиофауны России и прилегающих территорий на основе критического анализа научных публикаций за последние 200 лет и собственных данных авторов. Таксономический состав пресноводной и солоноватоводной ихтиофауны России остается недостаточно изученным, что делает некорректными данные об истинном числе видов рыб этой категории не только для водоёмов России, но и в целом для всей современной ихтиофауны мира, а также не даёт полного представления о величине ареалов, степени эндемизма, численности, природоохранном статусе, промысловой ценности и других не менее важных аспектах в отношении её представителей. До настоящего времени, по разным данным, в состав пресноводной и солоноватоводной ихтиофауны России включали от 351 до 486 видов. Однако, основываясь на наших исследованиях, современное число видов этой категории включает не менее 800 с учётом видов-интродуцентов и видов, которые пока не зарегистрированы в российских водах, но могут быть обнаружены в будущем. В представленной первой части списка приводится исторический обзор ихтиологических исследований в России, а также данные о первых 77 видах, относящихся к трём классам (Petromyzonti, Elasmobranchii и Actinopteri), десяти отрядам (Petromyzontiformes, Lamniformes, Carcharhiniformes, Squaliformes, Rajiformes, Myliobatiformes, Acipenseriformes, Elopiformes, Anguilliformes, Clupeiformes), 19 семействам (Petromyzontidae, Alopidae, Lamnidae, Triakidae, Carcharhinidae, Sphyrnidae, Somniosidae, Squalidae, Rajidae, Arhynchobatidae, Dasyatidae, Acipenseridae, Polyodontidae, Megalopidae, Anguillidae, Muraenesocidae, Clupeidae, Engraulidae, Pristigasteridae) и 38 родам. Уточняются в свете новых данных, если таковые имеются, современные ареалы и таксономический статус видов. Обсуждаются так называемые “спорные” таксоны.

Ключевые слова: ихтиофауна, аннотированный список, природоохранный статус, промысловое значение, таксономия, пресноводные, солоноватоводные, Россия.

DOI: 10.31857/S0042875222030055

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ПЕРВАЯ ПОИМКА МЯГКОРОТОГО КАРНКСА *URASPIS SECUNDA* (CARANGIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ МЕКСИКАНСКОГО ЗАЛИВА И УТОЧНЕНИЕ ВСТРЕЧАЕМОСТИ БЕЛОЯЗЫЧНОГО УРАСПИСА *URASPIS HELVOLA* В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ МЕКСИКИ[#]

© 2022 г. Л. Ф. Дель Мораль-Флорес¹, *, М. Майа-Ромеро¹,
Д. Х. Дельгадо-Мичель¹, Р. Кальдерон-Баррера²

¹Национальный автономный университет Мексики, Мехико, Мексика

²Исследовательская станция Чарльза Дарвина, Пуэрто-Айора, Галапагосские острова, Эквадор

*E-mail: delmoralfer@gmail.com

Поступила в редакцию 18.06.2021 г.

После доработки 30.09.2021 г.

Принята к публикации 30.09.2021 г.

Впервые сообщается о встречаемости мягкоротого каранкса *Uraspis secunda* на мексиканском побережье Мексиканского залива на основании находок двух взрослых особей общей длиной 307 и 357 мм, пойманных к югу от Веракруса, что расширяет его ареал на юго-запад Мексиканского залива. Кроме того, документируется новая поимка белоязычного урасписа *U. helvola* общей длиной 327 мм в центральной части Тихого океана у берегов Мексики. Приводятся пластические и счётные признаки двух экземпляров *U. secunda* и двух экземпляров *U. helvola*, а также обсуждаются таксономические вопросы, связанные с возможностями дифференцирования видов.

Ключевые слова: Carangidae, рыболовство, каранкс, Мексика, новая поимка, видовой ареал.

DOI: 10.31857/S004287522203002X

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08.591.524.12

ОЦЕНКА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ИХТИОПЛАНКТОНА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКИ

© 2022 г. А. Г. Архипов¹, *, Ф. В. Коломейко¹, Р. А. Пак¹

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

*E-mail: arhipov@atlantniro.ru

Поступила в редакцию 20.04.2021 г.

После доработки 03.05.2021 г.

Принята к публикации 11.05.2021 г.

По материалам многолетних (2000–2019) исследований ихтиопланктона в смежных районах северной части Центрально-Восточной Атлантики (исключительные экономические зоны северной и южной частей Марокко и Мавритании) проанализировано видовое разнообразие ихтиопланктона с помощью индексов, широко применяемых в эколого-фаунистических исследованиях. Выявлена общая тенденция увеличения видового разнообразия от северной части Марокко к району Мавритании (средние значения индекса Маргалефа повышаются от 4.63 до 7.02). Ихтиопланктонные комплексы рассматриваемых районов характеризуются средним и высоким биотическим разнообразием (индекс Симпсона – 0.22–0.90); разная степень их монодоминантности наблюдается чаще (в 25 из 44 наблюдений индекс выравненности Пиелу ≤ 0.5), чем относительно равное обилие всех видов. В северной части Марокко динамика индексов видового разнообразия близка к таковой индексов численности европейской сардины *Sardina pilchardus* ранних стадий развития, в южной части Марокко и в Мавритании – с индексами численности икринок и личинок круглой сардинеллы *Sardinella aurita*. В ихтиопланктоне рассматриваемых районов доминирующим видом является *S. pilchardus*, субдоминантами – *S. aurita*, европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* и спаровые (Sparidae).

Ключевые слова: ихтиопланктонные комплексы, икринки, личинки, индексы видового разнообразия, Центрально-Восточная Атлантика.

DOI: 10.31857/S0042875222020011

Природные сообщества, в том числе и морские, значительно различаются по числу видов. Знания лишь качественного состава организмов не позволяют оценить многие экологические особенности сообщества. Поэтому, как правило, видовое разнообразие представляют в виде индексов, позволяющих оценить различия в биоценозах из разных районов, в разные сезоны или оценить изменения, происходящие в экосистеме под влиянием загрязнения или какого-либо другого фактора, приводящего к стрессовому состоянию сообщества (Cameron, 1972; Willson, 1974; Margalef, 1975; Odum, 1975; Серебряков, 1984; Архипов, 2006). Видовое разнообразие в сообществах также рассматривают как функцию, учитывающую не только число видов, но и выравненность распределения особей по видам (Песенко, 1982).

На выживание икринок и личинок, а соответственно, и на формирование численности будущих поколений влияют такие факторы, как температура, солёность, содержание в воде кислорода и биогенов, развитие кормовой базы и другие. Интегрированным показателем состоя-

ния любого сообщества может служить его видовое разнообразие (Jacobs, 1975; Песенко, 1982; Серебряков, 1984). Пианки (1980) отмечал, что на практике часто бывает трудно изучить видовое разнообразие всего сообщества, и поэтому внимание уделяют какой-либо его части, тем более что использование разнообразия видов имеет смысл только для систем со слабо взаимодействующими элементами. По мнению Свирежева (1977), для характеристики экологических сообществ видовое разнообразие более или менее подходит лишь при анализе ранних стадий развития, когда виды слабо конкурируют друг с другом. Икринки и личинки рыб, составляющие ихтиопланктонные комплексы, в наибольшей степени соответствуют этим условиям. Кроме того, видовой состав ихтиопланктона и численность его компонентов отражают в определённой степени условия воспроизводства и выживания рыб. Поэтому особый интерес представляет изучение видового разнообразия ихтиопланктонных комплексов. В ихтиопланктонных пробах, собранных на стандартных станциях в северной части Центрально-Восточной Атлантики

(ЦВА), число видов рыб и численность их икринок и личинок от года к году существенно менялись. Видовое разнообразие ихтиопланктона было оценено с помощью разных индексов, широко применяемых в эколого-фаунистических исследованиях (Jacobs, 1975; Пианки, 1980; Федоров, Гильманов, 1980; Песенко, 1982; Серебряков, 1984; Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Бурковский, 2006).

Цель предлагаемой работы – проанализировать видовое разнообразие ихтиопланктона с помощью разных индексов на основе материалов многолетних исследований ранних стадий развития рыб в смежных районах северной части ЦВА (с использованием ретроспективных данных и новых материалов, а также базы данных АтлантНИРО по ихтиопланктону океанических районов).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе проанализированы данные 25 ихтиопланктонных съёмок, выполненных в 2000–2019 гг. в водах исключительных экономических зон северной (32°–28° с.ш.) и южной (28°–21° с.ш.) частей Марокко (рис. 1а, 1б) и Мавритании (21°–16° с.ш.) (рис. 1в). Планктонные станции охватывали акваторию над глубинами от 20 до 1000 м. Ступенчатой лов планктоноборщиком “Бонго-20” (газ № 17–21) выполняли на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 1.5–3.0 мин на каждом горизонте при скорости судна 2–3 узла (Smith, Richardson, 1977; Методические указания ..., 1983). Собранные пробы обрабатывали в лабораторных условиях под бинокулярными микроскопами МБС-10 (увеличение 8 × 2, 8 × 4). В ходе камеральной обработки определяли количественный и качественный составы икринок и личинок рыб.

Видовое разнообразие ихтиопланктона оценено с помощью наиболее распространённого в экологии информационно-статистического императивного индекса Шеннона (Shannon, 1948; Алимов, 1989):

$$H_s = -\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

где n_i – число особей i -того вида, экз.; N – общее число особей, экз., W – общее число видов.

Хотя индекс Шеннона учитывает степень выравнивания видов, очень часто для наглядной оценки степени доминирования в биоценозах разных видов отдельно приводят показатель этой выравниваемости (императивный индекс), предложенный Пиелу (Pielou, 1966) и представляющий собой отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному: $E = H_s / \log_2 W$, где W – общее число видов. Значения этого индекса варьируют в пределах от 0 до 1. Когда индекс стремится к 0, наблюдается ситуация преобладания одного–двух видов в сообществах с относительно упрощённой орга-

низацией, а когда он приближается к 1, отмечается равное обилие многих видов в сравнительно сложно организованных сообществах (Бурковский, 2006). Кроме того, были рассчитаны императивный индекс Симпсона (Simpson, 1949) –

$$D = 1 - \sum_{i=1}^w \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

а также параметрический индекс Маргалёфа (Margalef, 1951) – $d = (W - 1) / \ln N$. Императивные индексы в основном заимствованы из теории информации и имеют то преимущество перед параметрическими, что применимы даже тогда, когда форма распределения видового разнообразия по станциям и/или по годам значительно меняется. Параметрические же индексы показывают наличие большего или меньшего числа видов в сравниваемых биоценозах вне зависимости от численности каждого вида.

Связи видового разнообразия с разными характеристиками экосистемы проанализированы по методике, предложенной Одумом (Odum, 1975). Он выделил группы с низким биотическим разнообразием (D в пределах 0.05–0.20), группы с высоким биотическим разнообразием ($D > 0.70$) и промежуточные группы со средним биотическим разнообразием ($D = 0.21–0.70$). В первую группу попадают экосистемы, находящиеся в состоянии стресса (например, в случае загрязнения), а также экосистемы, активно регулируемые человеком (например, агроценозы); во вторую – сравнительно устойчивые экосистемы, не получающие извне концентрированную энергию и биогенные материалы. Большинство же экосистем, как правило, находятся в промежуточной группе.

Для оценки вклада каждого вида в состав ихтиопланктонных комплексов применён индекс доминирования Паля–Ковнацки (Kownacki, 1971): $D_i = 100m_i / Mn_i / N$, где D_i – индекс доминирования для i -того вида, %; m_i – число проб, в которых был найден вид i ; M – общее число проб, n_i – число особей i -того вида, экз.; N – общее число особей, экз.

Индексы рассчитывали с помощью соответствующего модуля географической информационной системы (ГИС) АтлантНИРО (Коломейко, Сердобинцев, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследователи применяют индексы видового разнообразия для самых разных целей: для изучения степени загрязнённости водоёмов (Винберг, 1976; Снетков, Вавилин, 1977), для сравнения изменений видового разнообразия фито-, зоо-, ихтиопланктона и зообентоса (Гиляров, Горелов, 1974; Серебряков, 1984; Архипов, 2006; Лидванов, 2014; Дмитриева, 2017; Климова и др., 2017, 2019; Гусев, 2020), для анализа выравниваемости видовых обилий и т.д. (Виленкин, 1966; Pielou, 1966; Wilhm, 1967). Обобщая многочисленные данные литерату-

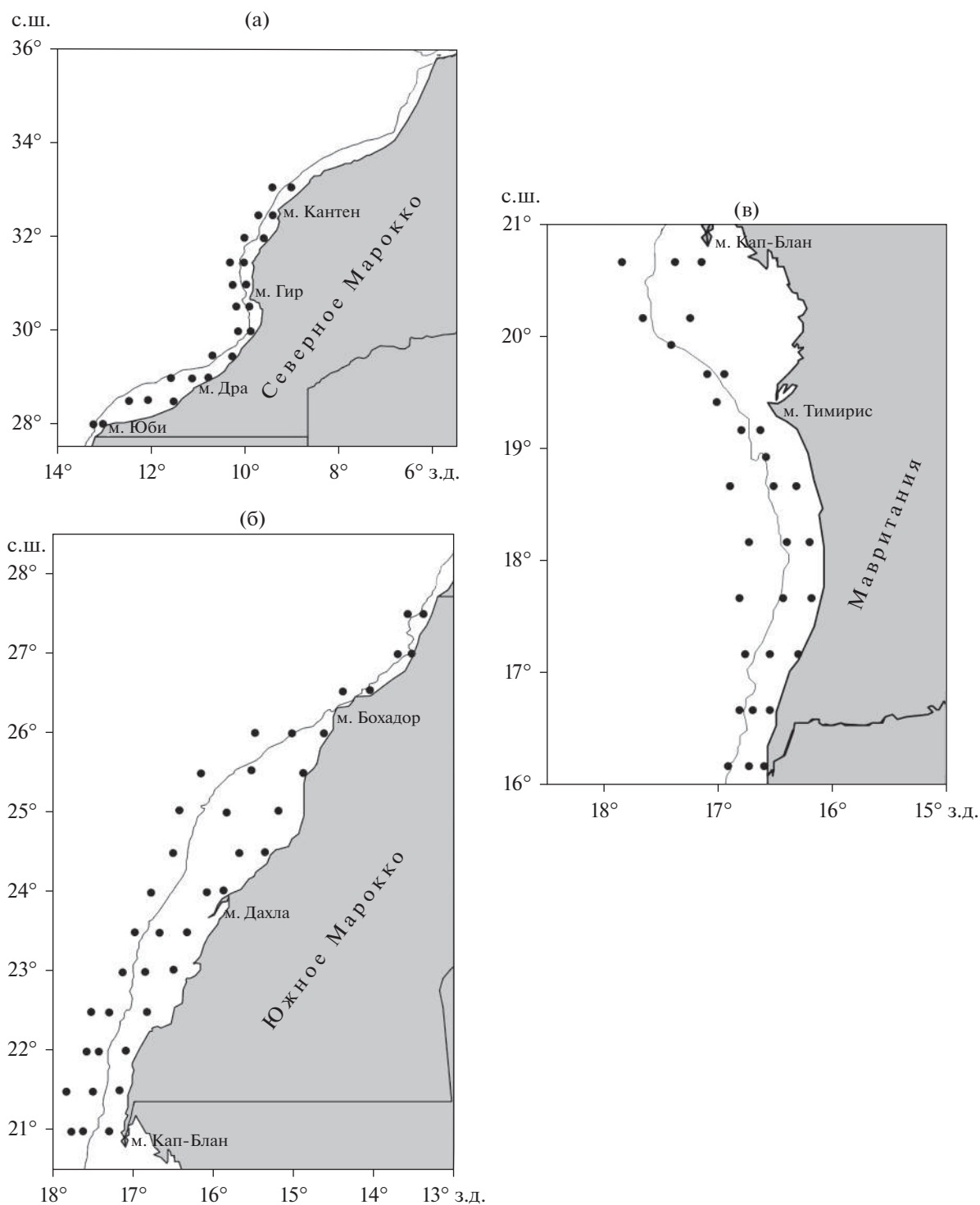


Рис. 1. Сетки станций (●) в северной (а) и южной (б) частях Марокко и в Мавритании (в); (—) — изобата 200 м.

ры по исследованию индексов видового разнообразия, Джейкобс (Jacobs, 1975) выделил ряд факторов, которые непосредственно влияют на разнообразие экологических сообществ. Он утверждал, что одним из таких факторов являются стрессовые условия среды, которые обычно отрицательно коррелируют с видовым разнообразием.

Выбор того или иного индекса видового разнообразия обосновывается и теоретически, и эмпирически, однако, как отмечал Ллойд (Lloyd, 1968), тот индекс лучше, который, будучи применимым для практических целей, даёт наиболее достоверные предсказания экологических изменений и наилучшее их объяснение. Рассмотрим динамику индек-

сов видового разнообразия ихтиопланктона северной части ЦВА по трём исследуемым районам в 2000–2019 гг.

В северной части Марокко все индексы изменялись синхронно, причём наибольшие колебания наблюдались у параметрического индекса Маргалёфа – 2.79–5.90 (в среднем 4.63) (рис. 2а). Изменения императивных индексов были более сглаженными. Индекс Симпсона менялся в пределах 0.53–0.83, следовательно, ихтиопланктонный комплекс северной части Марокко имел среднее и высокое биотическое разнообразие. Показатель выравненности Пиелу варьировал в диапазоне 0.41–0.65, т.е. иногда наблюдалась ситуация определённой степени монодоминантности (в шести из 15 лет наблюдений $E \leq 0.5$), но чаще отмечалось равное обилие всех видов в сложно организованном ихтиопланктонном комплексе.

В рассматриваемом районе преобладает субтропическая ихтиофауна. Отмеченное в 2005–2008 и 2015–2019 гг. увеличение индексов видового разнообразия ихтиопланктона (рис. 2а) согласуется с повышением индексов численности особей ранних стадий развития массового субтропического вида – европейской сардины *Sardina pilchardus* (Архипов, Пак, 2019).

В южной части Марокко, как и в северной, все индексы изменялись синхронно; но значения параметрического индекса Маргалёфа были выше, а диапазон варьирования шире – 2.88–8.76 (5.92) (рис. 2б). Изменения императивных индексов были менее выраженными. Индекс Симпсона менялся в пределах 0.35–0.87, т.е. ихтиопланктонный комплекс южной части Марокко имел среднее и высокое биотическое разнообразие. Судя по значениям показателя выравненности Пиелу (0.25–0.59), чаще наблюдалась ситуация в определённой степени монодоминантности (в 12 из 17 лет наблюдений), а в некоторые годы отмечалось равное обилие всех видов в относительно сложно организованном ихтиопланктонном комплексе.

В данном районе смешиваются субтропическая и тропическая ихтиофауны. Увеличение индексов видового разнообразия ихтиопланктона в 2008 и в 2014–2015 гг. (рис. 2б) совпадает с повышением индексов численности ранних стадий развития массового тропического вида – круглой сардинеллы *Sardinella aurita* (Архипов, Пак, 2019). Тогда как у субтропической европейской сардины тенденция сходных колебаний этих показателей явно не прослеживается.

В районе Мавритании все рассматриваемые индексы также изменялись синхронно, колебания императивных индексов были более сглаженными, чем параметрического (рис. 2в). По сравнению с северной и южной частями Марокко значения индекса Маргалёфа были больше, а диапазон варьирования наиболее значительным – 4.64–9.81

(7.02). Индекс Симпсона изменялся в пределах 0.22–0.90, т.е. ихтиопланктонный комплекс в районе Мавритании имел среднее и высокое биотическое разнообразие. Исходя из показателя выравненности Пиелу (0.15–0.70), здесь, как и в южной части Марокко, в основном наблюдалась ситуация определённой монодоминантности (в семи из 12 лет наблюдений), в остальные годы отмечалось равное обилие всех видов в сравнительно сложно организованном ихтиопланктонном комплексе.

В районе Мавритании преобладает тропическая ихтиофауна. Наиболее значимое увеличение индексов видового разнообразия ихтиопланктона в 2001 и в 2010–2012 гг. (рис. 2в) согласуется с высокими индексами численности в эти годы икринок и личинок массового тропического вида – круглой сардинеллы (Архипов, 2015).

Анализируя изменения индексов видового разнообразия по трём рассматриваемым акваториям, можно отметить общую тенденцию увеличения видового разнообразия от северной части Марокко к району Мавритании (средние значения индекса Маргалёфа увеличиваются от 4.63 до 7.02), что подтверждает выводы наших более ранних исследований (Архипов, 2015; Архипов, Пак, 2019). Ихтиопланктонные комплексы рассматриваемых районов, оцениваемые по колебаниям индекса Симпсона (0.22–0.90), согласно классификации Одума (Odum, 1975), имели среднее и высокое биотическое разнообразие. Показатель выравненности Пиелу свидетельствует, что чаще наблюдалась определённая степень монодоминантности (в 25 из 44 наблюдений $E \leq 0.5$), реже отмечалось равное обилие всех видов в относительно сложно организованных ихтиопланктонных комплексах. Отметим, что повышение и понижение значений рассматриваемых индексов в трёх исследуемых районах по годам происходило не синхронно (рис. 2).

В северной части Марокко наблюдались одинаковые тенденции динамики индексов разнообразия и индексов численности у европейской сардины, в южной части Марокко и в Мавритании – у круглой сардинеллы. Следовательно, можно заключить, что индексы видового разнообразия в определённой степени отражают условия воспроизводства и выживания массовых видов рыб на ранних стадиях развития.

Согласно значениям индекса Паляя–Ковнацки доминирующим видом в ихтиопланктоне в рассматриваемых районах является европейская сардина, субдоминантами – круглая сардинелла, европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* и спаровые (Sparidae) (рис. 3). Причём в составе ихтиопланктона доля доминанта (европейская сардина, субтропический вид) уменьшается, а доля субдоминанта (круглая сардинелла, тропический вид) увеличивается от Марокко к Мавритании.

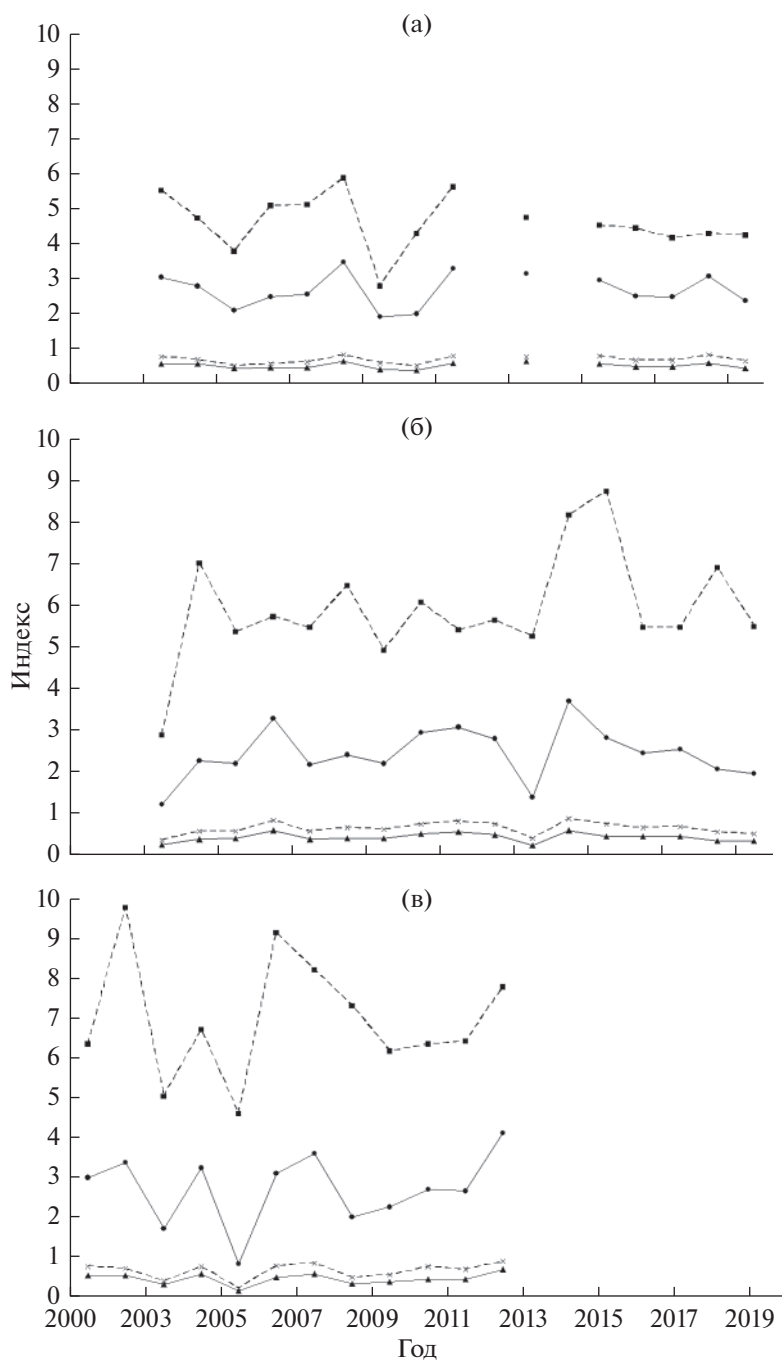


Рис. 2. Изменения индексов видового разнообразия ихтиопланктонных комплексов в смежных районах северной части Центрально-Восточной Атлантики: а – северная часть Марокко, б – южная часть Марокко, в – Мавритания; (- ■-) – индекс Маргалефа, (- ×-) – индекс Симпсона, (-▲-) – индекс Пиелу, (-●-) – индекс Шеннона.

ВЫВОДЫ

1. Наблюдается общая тенденция увеличения видового разнообразия ихтиопланктонных комплексов от северной части Марокко к району Мавритании: средние значения индекса Маргалефа повышаются от 4.63 до 7.02.

2. В рассматриваемых районах ихтиопланктонные комплексы имеют среднее и высокое

биотическое разнообразие (индекс Симпсона – 0.22–0.90).

3. Разная степень монодоминантности ихтиопланктонных комплексов (индекс выравненности Пиелу ≤ 0.5) наблюдается чаще, чем относительно равное обилие всех видов.

4. В северной части Марокко динамика индексов видового разнообразия ихтиопланктонных

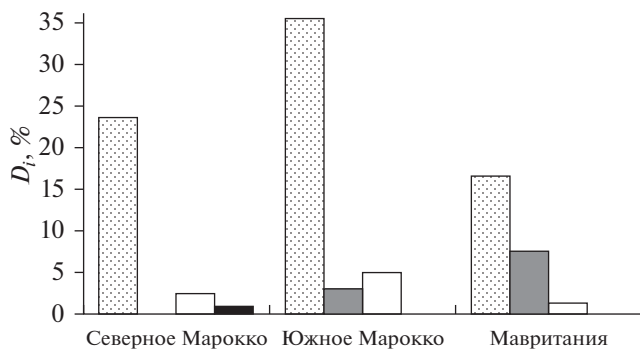


Рис. 3. Индексы доминирования Паляя–Ковнацки (D_i) массовых видов рыб в иктиопланктонных комплексах Северного и Южного Марокко и Мавритании: (▣) – европейская сардина *Sardina pilchardus*, (▢) – круглая сардинелла *Sardinella aurita*, (□) – спаровые (Sparidae), (■) – европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*.

комплексов близка к таковой индексов численности европейской сардины ранних стадий развития, в южной части Марокко и в Мавритании – к индексам численности икринок и личинок круглой сардинеллы.

5. В иктиопланктоне рассматриваемых районов доминирующим видом является европейская сардина, субдоминантами – круглая сардинелла, европейский анчоус и спаровые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 152 с.
- Архипов А.Г. 2006. Динамика численности и особенности распределения иктиопланктонных сообществ северной части центрально-восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 232 с.
- Архипов А.Г. 2015. Динамика численности икринок и личинок массовых видов рыб северной части центрально-восточной Атлантики // *Вопр. иктиологии*. Т. 55. № 2. С. 173–179. <https://doi.org/10.7868/S0042875215020010>
- Архипов А.Г., Пак Р.А. 2019. Динамика численности массовых видов иктиопланктона в водах Марокко // Там же. Т. 59. № 3. С. 278–285. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020012>
- Бигон М., Харнер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 480 с.
- Бурковский И.В. 2006. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во науч. изд. КМК, 285 с.
- Виленкин Б.Я. 1966. Кибернетический и энергетический подход к проблемам биоценологии // *Экология водных организмов*. М.: Наука. С. 66–77.
- Винберг Г.Г. 1976. Итоги исследований пресноводных сообществ всех трофических уровней // *Ресурсы биосферы*. Вып. 2. С. 145–157.
- Гиляров А.М., Горелова Т.А. 1974. Корреляция между трофической структурой, видовым разнообразием и биомассой зоопланктона северных озёр // *Зоол. журн.* Т. 53. Вып. 1. С. 25–33.
- Гусев А.А. 2020. Многолетняя динамика макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 26 с.
- Дмитриева О.А. 2017. Исследование закономерностей пространственно-временных изменений структурных и количественных показателей фитопланктона в различных районах Балтийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Климова Т.Н., Вдович И.В., Игнатьев С.М. и др. 2017. Состояние иктиопланктона в устьевой части Севастопольской бухты (Черное море) // *Журн. Сиб. федерал. ун-та. Сер. биол.* Т. 10. № 1. С. 74–86.
- Климова Т.Н., Субботин А.А., Мельников В.В. и др. 2019. Пространственное распределение иктиопланктона у крымского полуострова в летний сезон 2013 г. // *Мор. биол. журн.* Т. 4. № 1. С. 63–80. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.06>
- Коломейко Ф.В., Сердобинцев С.П. 2019. Системы поддержки принятия решений в исследованиях и промысле водных биоресурсов // *Изв. КГТУ*. № 54. С. 51–60.
- Лидванов В.В. 2014. Мезозоопланктон в районе Канарского апвеллинга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 26 с.
- Методические указания по сбору проб зоо- и иктиопланктона планктоносорщиком “Бонго” и их обработке. 1983. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 36 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир, 376 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 288 с.
- Пианки Э. 1980. Эволюционная экология. М.: Мир, 400 с.
- Свирижев Ю.М. 1977. Математические модели биологических сообществ // *Число и мысль*. Вып. 1. М.: Знание, 158 с. <http://mathemlib.ru/books/item/f00/s00/z0000015/st005.shtml>
- Серебряков В.П. 1984. Размножение и ранний онтогенез промысловых рыб Северной Атлантики: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 48 с.
- Снетков М.А., Вавилин В.А. 1977. Оценка загрязнения водоёмов по интегральным показателям качества воды // *Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям*. Л.: Гидрометеиздат. С. 65–78.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. 1980. Экология. М.: Изд-во МГУ, 464 с.
- Cameron G.N. 1972. Analysis of insect trophic diversity in two salt marsh communities // *Ecology*. V. 53. № 1. P. 58–73. <https://doi.org/10.2307/1935710>
- Jacobs I. 1975. Diversity stability and maturity in ecosystems influenced by human activities // *Unifying concepts in ecology* / Eds. van Dobben W.H., Lowe-McConnell R.H. Dordrecht: Springer. P. 187–207. https://doi.org/10.1007/978-94-010-1954-5_15
- Kownacki A. 1971. Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish High Tatra, Mts // *Acta Hydrobiol.* V. 13. № 2. P. 439–463.

- Lloyd S.K.* 1968. On the calculation of diversity // Amer. Midland Naturalist. V. 79. P. 257–272.
- Margalef R.* 1951. Diversidad de especies en las comunidades naturales // Publ. Inst. Biol. Apl. Barcelona. V. 9. № 5. P. 5–28.
- Margalef R.* 1975. Diversity stability and maturity in natural ecosystems // Unifying concepts in ecology / Eds. van Dobben W.H., Lowe-McConnell R.H. Dordrecht: Springer. P. 151–160.
https://doi.org/10.1007/978-94-010-1954-5_12.
- Odum E.P.* 1975. Diversity as a function of energy flow // Ibid. P. 11–14.
https://doi.org/10.1007/978-94-010-1954-5_1
- Pielou E.C.* 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession // J. Theor. Biol. V. 10. № 2. P. 370–383.
[https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90133-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0)
- Shannon C.E.* 1948. A mathematical theory of communication // Bell. System Tech. J. V. 27. P. 623–656.
- Simpson E.H.* 1949. Measurement of diversity // Nature. V. 163. P. 688.
<https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Smith P.E., Richardson S.L.* 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larvae surveys // FAO Fish. Tech. Pap. № 175. 100 p.
- Wilhm I.L.* 1967. Comparison of some diversity indices applied to populations of benthic macro invertebrates in a stream receiving organic wastes // J. Water Pollut. Control Federation. V. 39. № 10. P. 1673–1683.
- Willson M.F.* 1974. Avian community organization and habitat structure // Ecology. V. 55. № 5. P. 1017–1030.
<https://doi.org/10.2307/1940352>

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ЛИЧИНОК ИНВАЗИВНОГО БЫЧКА-КРУГЛЯКА *NEOGOBIOUS MELANOSTOMUS* И АБОРИГЕННОГО БЫЧКА МАЛОГО *POMATOSCHISTUS MINUTUS* (GOBIIDAE) В ИХТИОПЛАНКТОНЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ

© 2022 г. Е. М. Карасева*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: karasiova@rambler.ru

Поступила в редакцию 19.03.2021 г.

После доработки 07.09.2021 г.

Принята к публикации 15.10.2021 г.

По материалам ихтиопланктонных съёмок 1999–2020 гг. представлены данные о первом обнаружении в 2004 г. и распределении в последующие годы личинок понто-каспийского вселенца – бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* – в прибрежных водах российского сектора Юго-Восточной Балтики. Личинок бычка-кругляка отмечали исключительно в ночное время суток в узком батиметрическом диапазоне (10–17 м); личинок бычка малого *Pomatoschistus minutus* (аборигенного доминирующего вида семейства Gobiidae) – круглосуточно в широком диапазоне глубин (1–50 м). Выявлены значительные различия в массе тела личинок бычка-кругляка и бычка малого одного размерного диапазона (7–8 мм) – 5.69 против 2.52 мг. Отмечена тенденция к снижению численности и массы тела бычка малого за рассматриваемый период.

Ключевые слова: бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*, бычок малый *Pomatoschistus minutus*, личинки, ночная встречаемость, батиметрическое распределение, численность, Юго-Восточная Балтика.

DOI: 10.31857/S0042875222030080

Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* относится к фаунистическому комплексу солоноватоводных понтических реликтов и в южных морях России образует наиболее многочисленные популяции бычковых по сравнению с другими видами из семейства Gobiidae (Калинина, 1976). В Азово-Черноморском регионе обитает на каменистых, ракушечно-песчаных и даже илистых грунтах; в Каспийском море встречается также среди донной растительности (Атлас пресноводных рыб ..., 2002). В 1970–1980-е гг. началось его проникновение в другие водоёмы Европы, по-видимому, осуществлявшееся через балластные воды, а также по рекам и сети каналов (Leppäkoski, Olenin, 2000). Вселение шло по нескольким направлениям и включало в том числе водохранилища Волги (Гавлена, 1970; Шемонаев, Кириленко, 2009), р. Москва (Соколов и др., 1994), верхнюю часть бассейна р. Дунай (Jurajda et al., 2005), а также Великие озёра Америки (Kornis et al., 2012). В Балтийском регионе бычок-кругляк впервые был обнаружен у побережья Хельской косы, в юго-западной части Гданьского залива (Skóra, Stolarski, 1993). По-видимому, он появился там в 1987 г., учитывая, что первые пойман-

ные в 1990 г. экземпляры имели возраст 3–4 года. Предполагалось, что он проник в Гданьский залив с балластными водами. В российской части Юго-Восточной Балтики бычок-кругляк был впервые зарегистрирован в 2000 г. возле порта Балтийск (Тылик, Закревский, 2003). Начиная с 2011 г. этот вид массово встречался в научно-исследовательских ловах Института океанологии РАН в районе Вислинской косы (Кодухова и др., 2017). Бычок-кругляк успешно адаптировался как к солёным (Балтийское море), так и к пресным водоёмам (реки и озера) Польши (Бониславская и др., 2014). В последние годы этот вид быстро распространялся вдоль северо-восточного побережья Балтийского моря (Ojaveer et al., 2002; Ojaveer, 2006), продвинувшись к 2002 г. до побережья Эстонии (Shpilev, Ojaveer, 2003), а к 2012 г. до Ботнического залива у берегов Финляндии (Kotta et al., 2016). В водах Латвии бычок-кругляк стал промысловым видом (Knospina, Putnis, 2014). В этой стране промышленный вылов бычка-кругляка возрос с 6.3 кг в 2006 г. до 26 т в 2013 г., в то время как его уловы в научных целях увеличились за эти же годы с 0.9 до 500 кг (Knospina, Putnis, 2014).

Таблица 1. Число ихтиопланктонных ловов, выполненных в тёмное и светлое время суток у российского побережья Юго-Восточной Балтики в отдельные годы (2000–2019)

Время суток	Год							Итого
	2000	2001	2002	2004	2015	2017	2019	
Тёмное (21:30–03:30)	16	13	7	5	4	6	8	59
Светлое (03:30–21:30)	23	30	45	13	11	10	15	147
Всего	39	43	52	18	15	16	23	206

Однако, несмотря на тридцатилетнее присутствие этого вида в Балтийском регионе, до сих пор отсутствуют сведения о поимке его на ранних стадиях онтогенеза в прибрежных водах моря за исключением российского сектора Юго-Восточной Балтики (Карасева и др., 2020). Большинство описаний ранних стадий онтогенеза бычка-кругляка основаны на результатах инкубации икры и выращивания потомства в экспериментальных условиях (Москалькова, 1967, 1996; Логачев, Мордвинов, 1979; Бониславская и др., 2014). Как впервые было показано Крыжановским и Пчелиной (1941), а позднее Москальковой (1967) и Калининой (1976), сразу после выклева из икры особи кругляка характеризовались наличием остатков желточного мешка, полностью сформированными плавниками и отсутствием чешуи. Москалькова (1996) полагала, что потомство этого вида выклёвывается на стадии малька вследствие “эмбрионизации” развития, то есть прохождения стадии предличинки и начальных этапов личиночного развития под оболочкой икринки. Некогда предложенный Рассом (1972) термин “личинкомалёк” не нашёл широкого применения. В современных исследованиях (Hensler, Jude, 2007; Бониславская и др., 2014) принято считать, что после выклева происходит личиночное развитие.

В состав ихтиопланктонного комплекса рассматриваемого района входят личинки следующих видов аборигенных гобиид: бычок малый *Pomatoschistus minutus*, бычок обыкновенный *P. microps* и бычок чёрный *Gobius niger* (Казанова, 1954). Доминирующим видом летнего ихтиопланктона по численности и площади распределения является бычок малый (Карасева и др., 2020). Кроме того, в июле в ихтиопланктоне встречаются личинки других демерсальных видов, в том числе европейской малопозвонковой песчанки *Ammodytes tobianus*, саргана *Belone belone*, липариса *Liparis liparis*, длиннорылой морской иглы *Syngnathus typhle* (Karasiova, 2016).

Цель работы – выяснить суточную динамику встречаемости личинок бычка-кругляка, описать их батиметрическое распределение, размер и массу, оценить численность; сравнить вышеуказанные показатели с аналогичными для личинок аборигенного бычка малого.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран у российского побережья Юго-Восточной Балтики на глубинах 8–50 м в июле 1999–2020 гг. Схема станций, на которых чаще всего выполняли ловы, представлена на рис. 1. Сбор ихтиопланктона осуществляли вертикальным обловом слоя дно–поверхность ихтиопланктонной конусной сетью ИКС-80 с фильтрующим конусом из сита № 21 на судах СЧС “Балтика” (2000–2004), МРТК-1071 (2015), НИС “Академик Николай Страхов” (2017) и НИС “Академик Борис Петров” (2019.). Отлов на двух первых судах проводили в течение суток почти непрерывно; на двух других (суда РАН) – с перерывами для иных видов работ. В 2005–2014 гг., когда ночные ловы не проводили, сборы выполняли на НИС “Профессор Штокман” и СТМ “АтлантНИРО”, а также на судах типа МРТК.

В 2000–2002, 2004, 2015, 2017 и 2019 гг. лов проводили как в светлое время суток (147 проб), так и в тёмное (59) (табл. 1); в другие годы – только в светлое. Всего собрано 386 проб. Собранный материал фиксировали 4%-ным раствором формальдегида.

Идентификацию бычка-кругляка проводили по диагностическим признакам, указанным в публикациях Москальковой (1967, 1996); личинок бычка малого – по определителю Казановой (1954). Всех личинок измеряли индивидуально под бинокляром МБС-10 с точностью до 0.1 мм. Затем личинок бычка малого группировали по размерным классам через интервал 0.5 мм и взвешивали групповым методом на торсионных весах типа ВТ. Личинок бычка-кругляка взвешивали индивидуально, затем (для контроля) групповым методом по размерным классам. Численность особей оценивали в экз/м². Значения коэффициента корреляции при различных уровнях значимости рассчитывали согласно общепринятой методике (Рокицкий, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Впервые личинка бычка-кругляка была обнаружена в 2004 г. в ночной пробе ихтиопланктона, затем личинки этого вида были пойманы в 2015, 2017 и 2019 гг. в ходе целенаправленных ночных сборов (табл. 2). Результативные ловы были проведены между 22:00 и 01:20 ч.

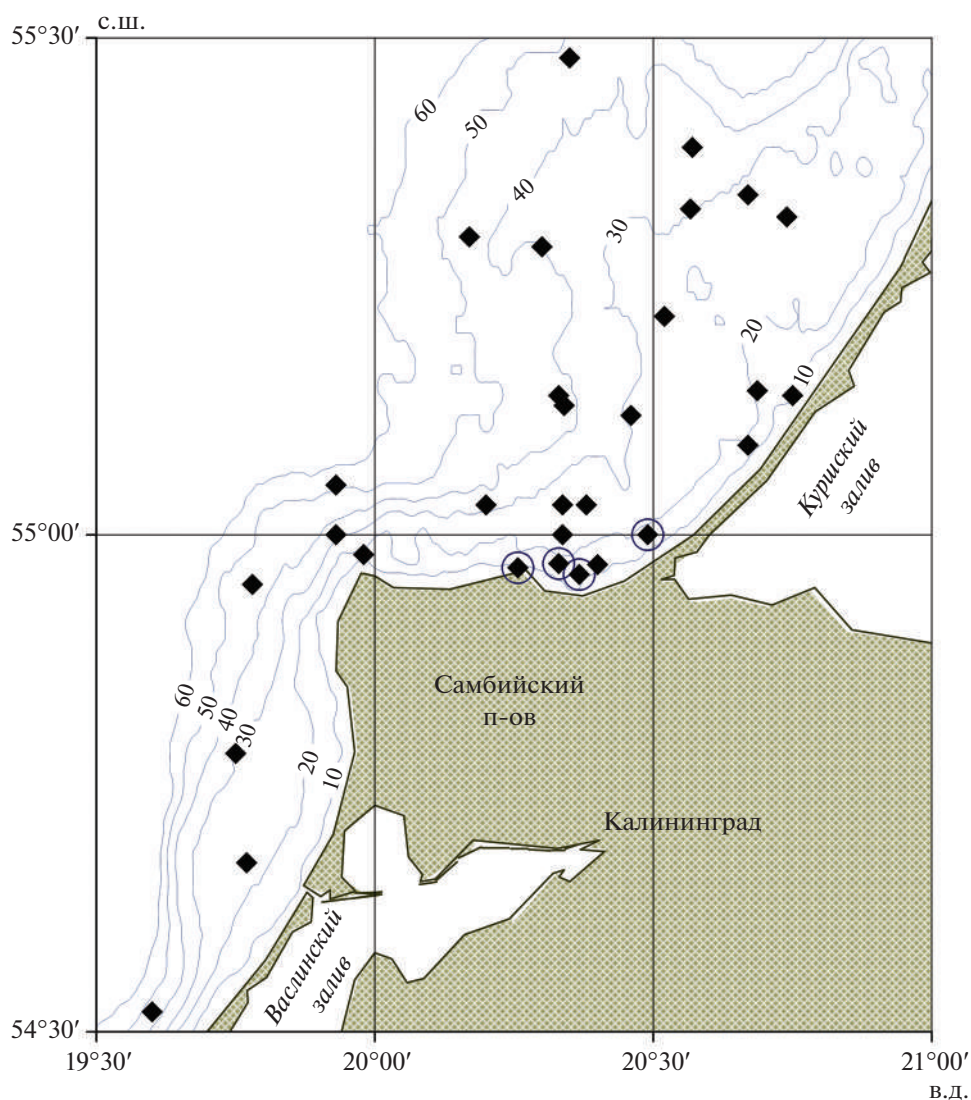


Рис. 1. Карта-схема расположения ихтиологических станций (◆), на которых наиболее часто выполняли ловы, и мест поимки (○) личинок бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*; (—) — изобаты.

Личинки были выловлены на глубинах 10–17 м в центральной части мелководья между полуостровом Самбийский и Куршской косой (рис. 1) в узком диапазоне координат: 54°56′–55°01′ с.ш. и 20°16′–20°34′ в.д. На небольших участках мелководья к северу (55°02′–55°14′ с.ш.) и к югу (54°55′–

54°45′ с.ш.), также обловленных в ночные часы, личинки вселенца обнаружены не были. Все выловленные особи общей длиной (*TL*) 6.5–8.2 (в среднем 7.8) мм имели сформированные плавники, но желточный мешок и пигментные клетки на теле отсутствовали.

Таблица 2. Результативные ловы личинок бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* у российского побережья Юго-Восточной Балтики

Дата	Время	Координаты	Глубина, м	Численность, экз/м ²	Общая длина (<i>TL</i>), мм
28.07.2004	23:50–24:00	54°57′ с.ш. 20°22′ в.д.	10	2	6.5 (1)
15.07.2015	00:45–01:20	55°00′ с.ш. 20°34′ в.д.	12	2	8.0 (1)
14.07.2017	22:00–22:15	54°58′ с.ш. 20°16′ в.д.	10	14	7.4–8.2 (7)
	23:30–23:45	54°57′ с.ш. 20°22′ в.д.	11	10	7.0–8.0 (5)
19.07.2019	23.08–23.30	54°58′ с.ш. 20°20′ в.д.	17	8	7.0–8.2 (4)

Примечание. Здесь и в табл. 3 в круглых скобках указано число личинок, экз.

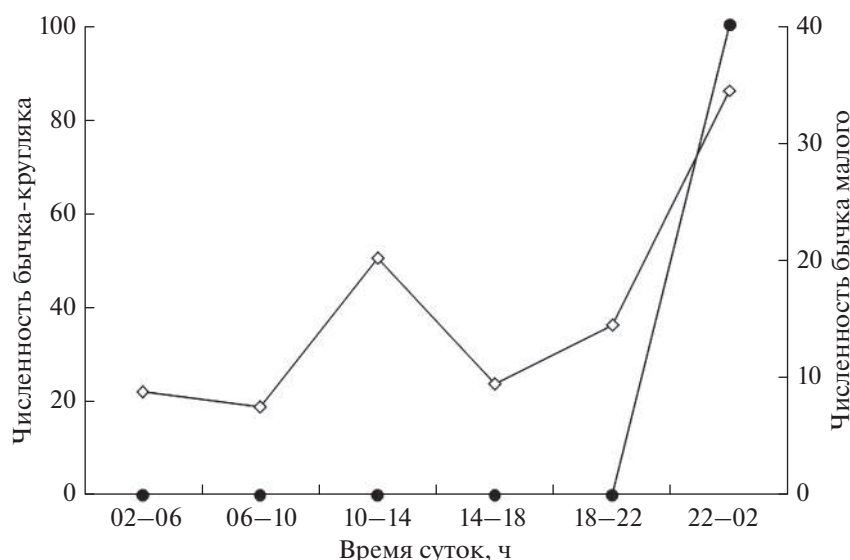


Рис. 2. Суточная динамика численности (% суммарной численности) личинок бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (—●—) и бычка малого *Pomatoschistus minutus* (—◇—) на станциях совместной встречаемости у российского побережья Юго-Восточной Балтики.

В ихтиопланктонном комплексе в июле на протяжении всех лет наблюдения доминировали по численности личинки бычка малого, обнаруженные на 299 станциях из 386. В небольшом количестве встречались также личинки бычка обыкновенного (лысуна), единично — личинки бычка чёрного. Длина личинок бычка малого вскоре после выклева составляла 2.4–2.7 мм. Плавники отсутствовали, тело окаймлено плавниковой складкой. В целом длина личинок этого вида в июле охватывала широкий диапазон — 2.4–12.1 мм, наиболее многочисленны были особи TL 3–5 мм.

Личинки бычка-кругляка отмечены в ихтиопланктоне исключительно в ночное время суток, в то время как личинки бычка малого встречались круглосуточно, но с пиком численности, приходящимся также на ночные часы (рис. 2). Средняя численность личинок аборигенного бычка малого в ночное время на тех же станциях, где были отловлены личинки бычка-кругляка, значительно различалась по годам. (рис. 3). Максимальная численность (184 экз/м²) была отмечена в 2004 г., мини-

мальная — в 2017 г., составив в среднем по двум станциям 5 экз/м² (соответственно 10 и 0 экз/м²). Численность личинок бычка-кругляка в ночных ловах варьировала от минимальных 2 экз/м² в 2004 и 2015 гг. до 14 экз/м² в 2017 г. Межгодовая вариативность размерного диапазона личинок бычка малого (от 2–9 мм в 2004 г. до 3–6 мм в 2017 г.) была значительно шире, чем у бычка-кругляка. Размерный диапазон личинок кругляка был очень узок (7–8 мм) даже в 2017 г., когда его численность превышала таковую у бычка малого (12 экз/м² против 5 экз/м² в среднем по двум станциям).

Масса мелких личинок бычка малого TL 3–4 мм в целом за исследованный период снизилась почти в 1.4 раза: с 2004–2009 по 2010–2015 гг. в 1.3 раза и незначительно (в 1.1 раза) с 2010–2015 по 2017–2019 гг. (табл. 3). Масса крупных личинок TL 7–8 мм снизилась только в 1.15 раза с 2004–2009 по 2010–2015 гг. Масса личинок бычка-кругляка TL 7–8 мм вскоре после их выклева из икринок более чем в 20 раз превышала таковую у недавно выклюнув-

Таблица 3. Средняя масса личинок в зависимости от общей длины (TL) бычка малого *Pomatoschistus minutus* и бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* из проб у российского побережья Юго-Восточной Балтики, мг

Годы	<i>P. minutus</i>		<i>N. melanostomus</i>
	TL 3–4 мм	TL 7–8 мм	TL 7–8 мм
2004–2009	0.318 (124)	2.696 (28)	
2010–2015	0.245 (105)	2.340 (33)	
2017–2019	0.231 (72)		5.690 (16)
2004–2019	0.265 (301)	2.518 (61)	5.690 (16)

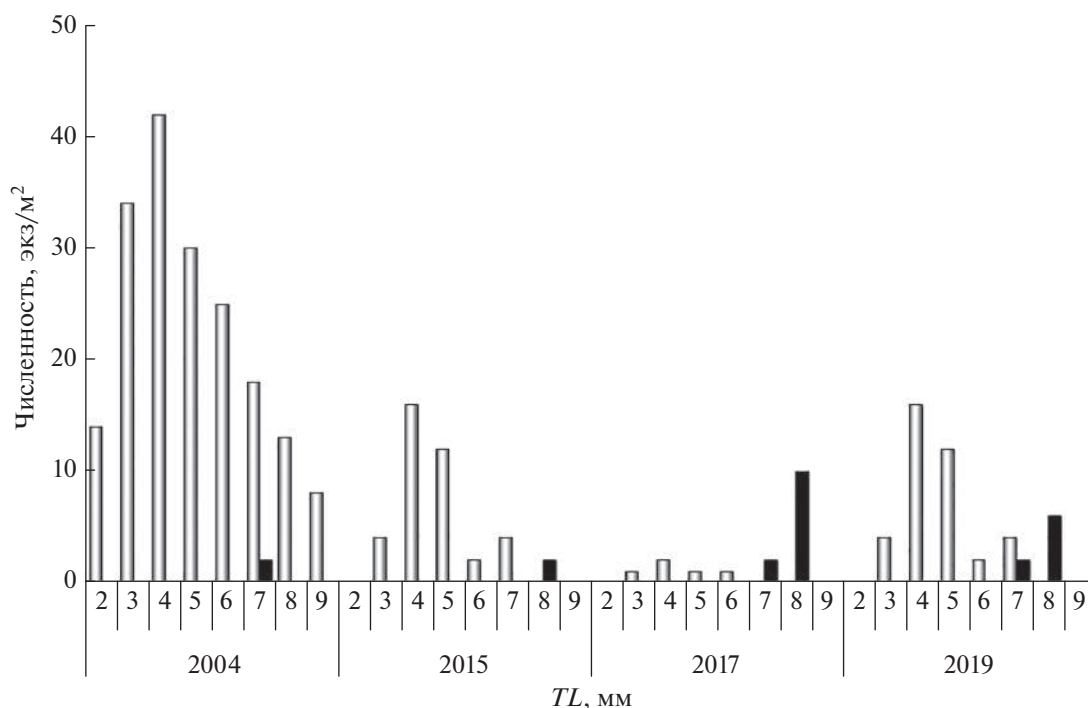


Рис. 3. Распределение по размерам (общая длина *TL*) личинок бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (■) и бычка малого *Pomatoschistus minutus* (□) в пробах ночных ловов в годы поимки личинок бычка-кругляка у российского побережья Юго-Восточной Балтики.

шихся личинок аборигенного вида-доминанта *TL* 3–4 мм. В одинаковом диапазоне длин (*TL* 7–8 мм) масса личинок бычка-кругляка превышала такую личинок бычка малого в 2.3 раза.

Средняя численность личинок бычка-кругляка заметно выросла (в четыре–шесть раз) в 2017 и 2019 гг. по сравнению с годами его первых обнаружений. В зоне глубин 10–17 м его доля в иктопланктонном комплексе среди демерсальных видов (по численности) варьировала от крайне низкого значения (0.8%) в первый год его обнаружения до максимума в 2017 г. (>60%). Однако его доля в суммарной численности личинок демерсальных видов по всей акватории съёмки была незначи-

тельной: от минимума в 2004 (0.4%) до максимума в 2017 г. (21.9%) (табл. 4).

За исследованный период помимо снижения массы тела недавно выклюнувшихся личинок бычка малого отмечены тенденции снижения их максимальной численности в скоплениях и уменьшения их максимальной длины (рис. 4). Первый показатель отражает снижение средней численности личинок этого вида за рассматриваемый период, второй, возможно, свидетельствует о снижении скорости их роста. Между временной динамикой этих показателей за 20 лет прослеживается значимая положительная корреляционная связь ($r = 0.775, p < 0.01$). Изменения численности и размерного состава личинок бычка малого совпа-

Таблица 4. Численность личинок бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в иктопланктоне у российского побережья Юго-Восточной Балтики

Дата	На станциях поимки (глубина 10–17 м)		В районе съёмки (глубина 10–50 м)	
	N_M	N_R	N_M	N_R
28.07.2004	2	0.83	0.11	0.36
15.07.2015	2	22.22	0.18	6.25
14.07.2017	12	66.67	1.5	21.93
19.07.2019	8	16.00	0.40	5.56

Примечание. N_M – средняя численность, экз/м²; N_R – относительная численность, % суммарной численности демерсальных видов.

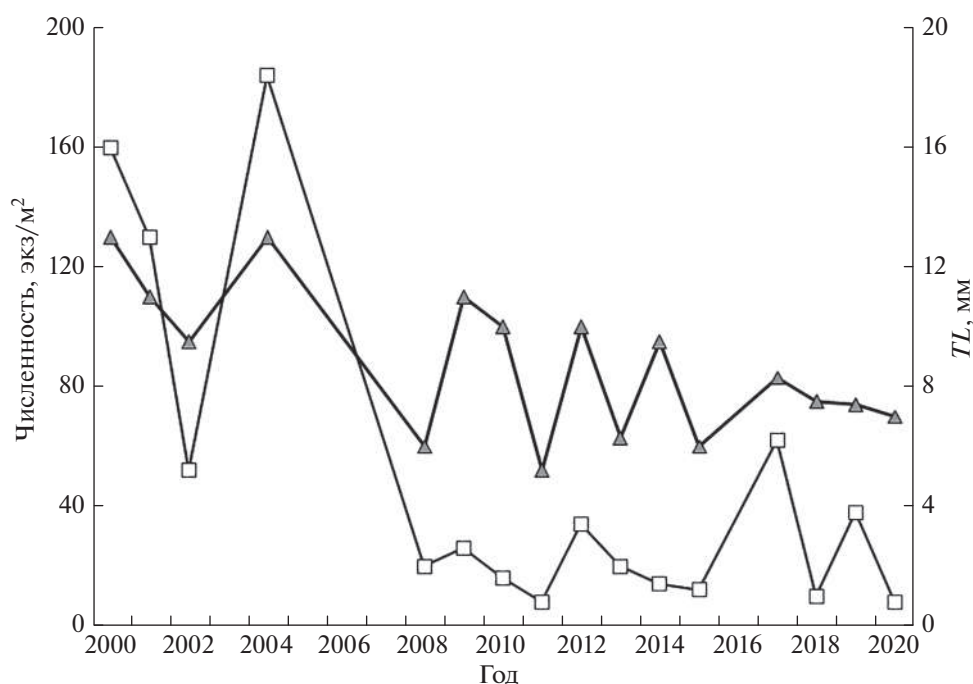


Рис. 4. Динамика максимальной численности (—□—) и общей длины TL (—▲—) личинок бычка малого *Pomatoschistus minutus* в 2000–2019 гг. у российского побережья Юго-Восточной Балтики.

ли по времени с обнаружением личинок бычка-кругляка в прибрежной зоне.

В 2015 и 2019 гг., когда основные агрегации личинок бычка малого были приурочены к глубинам <20 м, прослеживалось совпадение распределения максимальных скоплений его личинок с личинками бычка-кругляка (рис. 5). Однако в 2017 г. максимальная численность личинок бычка малого (62 экз/м²) была отмечена за пределами батиметрической зоны распределения бычка-кругляка — на глубине 27 м. На глубине 10–11 м, где были обнаружены личинки кругляка, численность личинок бычка малого не превышала 10 экз/м².

ОБСУЖДЕНИЕ

Бычок-кругляк характеризуется как солоноватоводная, донная, малоподвижная, оседлая рыба (Тылик, 2003, 2007), совершающая миграции на расстояние нескольких сот метров летом и до нескольких километров поздней осенью и ранней весной (Olenin et al., 2017). Глубины, на которых обитает бычок-кругляк в российской части Юго-Восточной Балтики, не превышают 15 м (Тылик, 2003, 2007). Учитывая относительно короткий срок, за который этот вид освоил всё побережье Балтийского моря, представлялось вероятным, что его распространение внутри этого водоёма также было связано с балластными водами (Olenin et al., 2017). Однако в совокупности вертикальная

ночная миграция личинок в поверхностный слой и северное направление поверхностного течения у восточных берегов Балтики в значительной степени могли содействовать его расселению.

Впервые массовое появление личинок кругляка в поверхностном слое в ночное время при почти полном их отсутствии днём (209 против 2 экз.) было обнаружено Хенслером и Джуде (Hensler, Jude, 2007) в результате ихтиопланктонных исследований летом 2000–2005 гг. в районе Великих Американских озёр. Дневные ловы в июне 2005 г. проводили в 09:30 и 18:00, ночные — в 23:00 и 02:30. Была высказана гипотеза о том, что ночное появление личинок кругляка в поверхностном слое является их суточной вертикальной миграцией, обеспечивающей дисперсию и расселение особей, а также способствующей поиску кормовых организмов или избеганию ими хищников. По мнению указанных выше авторов, длина выловленных особей (6.5–8.9 мм) могла быть оптимальной для ночного подъёма к поверхности личинок рыб, лишённых плавательного пузыря. В качестве подтверждения этого вывода они привели ссылку на лабораторные исследования поведения личинок кругляка (Логачев, Мордвинов, 1979), согласно которым скорость плавания личинок кругляка резко возрастала (почти в два раза) при достижении TL 6.0–6.2 мм. Данные настоящего исследования по длине личинок бычка-кругляка и ночному времени их поимки у побережья Юго-Восточной Балтики практически идентичны результа-

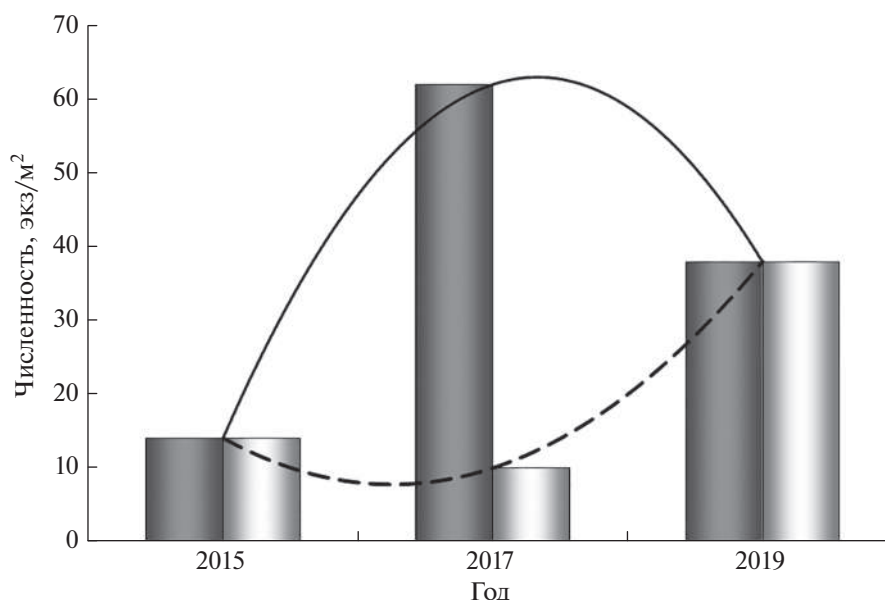


Рис. 5. Максимальная численность личинок бычка малого *Pomatoschistus minutus* у российского побережья Юго-Восточной Балтики: (■) — на акватории съёмки, (□) — в районе поимки бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*; (—), (---) — полиномиальные тренды.

там, ранее полученным Хенслером и Джуде (Hensler, Jude, 2007).

Согласно экспериментам по инкубации икры бычка-кругляка балтийской популяции (Бониславская и др., 2014), длина личинок в момент выклева составляет ~ 5.0 мм, а после резорбции желточного мешка — 8.5–11.4 мм. Таким образом в случае способности личинок кругляка всех размеров подниматься ночью в толщу воды диапазон длины отловленных особей составлял бы от 5 до 11–12 мм, чего зарегистрировано не было. Поэтому можно полагать, что число личинок кругляка, вылавливаемых в ночные часы, не является показателем численности потомства этого вида. Однако их присутствие является доказательством его размножения, и отсюда — наличия самовоспроизводящейся популяции этого вида в юго-восточной части Балтийского моря.

Для выяснения вопроса о наличии или отсутствии влияния инвазивного вида на аборигенных gobiid ранних стадий развития необходимо выяснить, насколько перекрывается батиметрическое распределение их личинок. Для этого материалы настоящего исследования дополнены ранее опубликованными данными (Karasiova, 2016) за июль 2014 г. по горизонтальным обловам прибрежных глубин 1.0–1.5 м. Установлено, что личинки бычка обыкновенного и бычка чёрного в большом количестве отлавливали у самого берега и очень редко — на глубинах >10 м. Личинки доминантного бычка малого были многочисленны на всей акватории съёмки; их отлавливали на глу-

бинах от 1.0–1.5 до 40–50 м. Таким образом, личинки этого вида имели наибольшую площадь распространения, причём пик их численности в разные годы фиксировался на разных глубинах (сменяясь с 10–20 м до 20–30 м).

Личинки кругляка были обнаружены в довольно узком диапазоне глубин — 10–17 м. Только при первой поимке его личинки в 2004 г. (глубина 10 м) одновременно на этой же глубине была зафиксирована самая высокая численность личинок бычка-малого (184 экз/м²). В 2017 г. глубины с максимальной численностью этих видов не совпадали (14 экз/м² на глубине 10 м у кругляка и 62 экз/м² на глубине 27 м у бычка малого).

Колебания численности личинок бычка малого могли зависеть от нередкого для исследованного района чередования процессов апвеллинга и даунвеллинга. Особенностью термического режима Балтики является существование летом холодного промежуточного слоя между поверхностными и придонными водами (Гидрометеорология и гидрохимия морей, 1994). В годы активизации прибрежного апвеллинга воды холодного промежуточного слоя из открытой части моря могли проникать на глубины 50–20 м, что типично для российской зоны Юго-Восточной Балтики (Голенко, Голенко, 2012). Эти процессы снижают температуру воды в придонном слое, задерживая созревание половозрелых особей и замедляя развитие выметанной икры местных видов бычковых (Karasiova, 2016). Последствием проникновения вод из этого слоя в прибрежную мелководную зону могло

быть сокращение площади с благоприятным для размножения бычка малого температурным режимом. Значительная роль температурного фактора в колебаниях численности и площади распределения личинок бычка малого была прослежена ранее (Karasiova et al., 2002) по материалам июльских съёмок 1999 и 2000 гг., когда личинки бычка-кругляка ещё не были обнаружены. В связи с тем что распределение личинок бычка-кругляка либо не совпадало с распределением бычка малого, либо совпадало лишь в малой части зоны обитания последнего (глубины 10–17 м), конкуренция между личинками бычка малого и бычка-кругляка за кормовые ресурсы их местообитаний представляется маловероятной.

Глубины более 25–30 м могут рассматриваться как зона риска для размножения бычка малого из-за возможности проникновения из промежуточного слоя холодных вод, температура которых зависит от суровости предшествующей зимы. Даже небольшое понижение температуры воды на этих глубинах могло быть причиной снижения скорости роста личинок, что и наблюдалось в рассматриваемые годы. Ещё в большей степени уязвимы нерестовые биотопы гобииид у берега на глубинах 1–2 м. Они могут функционировать только в условиях длительного сохранения маловетреной погоды и разрушаются даже при слабом шторме. Оптимальной зоной глубин, защищённой как от проникновения холодных вод промежуточного слоя, так и от воздействия штормов, в зоне РФ, по-видимому, является батиметрический диапазон от 10 до 20–25 м. Личинки бычка-кругляка в рассматриваемые годы были выловлены в пределах этих глубин.

Инвазию чужеродных видов-аквабионтов принято рассматривать как важный фактор, способствующий трансформации водных экосистем (Carlton, 1996; Olenin, Leppäkoski, 1999). Исследования в Пуцкой бухте Гданьского залива показали, что половозрелый бычок-кругляк способен вытеснять аборигенные виды гобииид – бычка чёрного, бычка обыкновенного и бычка малого (Skóra, Reznik, 2001) – и даже конкурировать с речной камбалой *Platichthys flesus* за кормовые ресурсы Гданьского залива (Karlsön et al., 2006). Это может быть связано с высокой численностью бычка-кругляка $TL > 8$ см в польских водах, достигавшей более 350 экз/100 м² (Sapota, Skóra, 2005). Максимальная длина половозрелого бычка-кругляка значительно превышает таковую у *P. minutus* и *P. microps*: соответственно 25.9 и 6.0 см (Тылик, 2007). Отсутствие данных по численности вселенца в зоне РФ пока не позволяет сделать выводы о возможности конкуренции между этими видами за нерестовые участки в мелководной зоне.

Изменения численности как аборигенных гобииид, так и вселенца могли определяться воздей-

ствием комплекса факторов. В последние десятилетия происходило усиление процессов эвтрофикации в Гданьском заливе и его прибрежной зоне (Lysiak-Pastuszek et al., 2004). По-видимому, эвтрофикация способствовала изменениям видового состава макрофитов, биомассы и продукции зообентоса (Kruk-Dowgiallo, Szaniawska, 2008; Горбунова, Есюкова, 2020; Гусев, 2020). Эти изменения могли прямо или косвенно повлиять на состав пищи бычка-кругляка, в диету которого входят разнообразнейшие виды беспозвоночных: от амфипод (Amphipoda) до двустворчатых моллюсков (Bivalvia, Dreissenidae) (Corkum et al., 2004; Cooper, Ruetz, 2009). При этом установлено, что кругляк после метаморфоза уже сам становится значимым компонентом питания морских птиц, в основном цапель *Ardea cinerea* и бакланов *Phalacrocorax carbo*, а также таких рыб, как судак *Sander lucioperca* и окунь *Perca fluviatilis* (Jakubas, Mioduszezewska, 2005; Rakauskas et al., 2013).

При планировании новых исследований необходима организация комплексных работ, включающих изучение распределения и оценку численности половозрелой части популяции кругляка, проведение ночных икhtiопланктонных сборов его личинок с целью определить продолжительность сезона размножения и местоположения нерестовых биотопов, а также ведение мониторинга основных абиотических факторов среды (температура, солёность).

ВЫВОДЫ

1. В икhtiопланктоне Юго-Восточной Балтики в июле 2004 г. впервые обнаружена личинка бычка-кругляка – инвазивного вида понто-каспийского происхождения. Личинки этого вида были также выловлены в 2015, 2017 и 2019 гг., их максимальная численность (14 экз/м²) отмечена в 2017 г.
2. Все случаи поимки бычка-кругляка были отмечены только в ночное время суток – между 22:00 и 01:20.
3. Батиметрическое распределение личинок бычка-кругляка было ограничено глубинами 10–17 м, в то время как личинки доминантного бычка малого встречались в широком диапазоне глубин – 1–50 м.
4. Отмечено снижение численности и массы тела бычка малого за последние годы.
5. Ввиду расхождения в пространственном распределении личинок инвазивного и аборигенного бычков конкуренция между ними за кормовые ресурсы, по-видимому, маловероятна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 2. М.: Наука, 253с.

- Бониславская М., Таньский А., Брисевич А. и др. 2014. Особенности эмбрионального развития бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Gobiidae) в пресной воде // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 591–598.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214050026>
- Гавлена Ф.К. 1970. Каспийский бычок-кругляк *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald.) – новый элемент ихтиофауны Средней Волги // Биология внутр. вод. Информ. бюл. № 6. С. 44–45.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. 1994. Т. III. Балтийское море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеоздат, 435с.
- Голенко М.Н., Голенко Н.Н. 2012. О структуре динамических полей в Юго-Восточной Балтике при ветровых воздействиях, приводящих к апвеллингу и даунвеллингу // Океанология. Т. 52. № 5. С. 654–667.
- Горбунова Ю.А., Есюкова Е.Е. 2020. Выбросы макроводорослей и морских трав на российской части юго-восточного побережья Балтийского моря // Изв. КГТУ. № 59. С. 24–33.
- Гусев А.А. 2020. Многолетняя динамика макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ, 26 с.
- Казанова И.И. 1954. Определитель икры и личинок рыб Балтийского моря и его заливов // Тр. ВНИРО. Т. 26. С. 221–265.
- Калинина Э.М. 1976. Размножение и развитие азово-черноморских бычков. Киев: Наукова думка, 120 с.
- Карасева Е.М., Архипов А.Г., Ежова Е.Е. 2020. Ихтиопланктон Юго-Восточной Балтики в летний сезон: современные изменения в распределении и численности икры и личинок массовых видов рыб // Тр. ВНИРО. Т. 181. С. 165–177.
- Кодухова Ю.В., Боровикова Е.А., Ежова Е.Е., Гуцин А.В. 2017. Особенности морфологии вселенца бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) Юго-Восточной Балтики // Рег. экология. № 3 (49). С. 7–16.
- Крыжановский С.Г., Пчелина З.М. 1941. О принципе построения системы бычков сем. Gobiidae // Зоол. журн. Т. 20. Вып. 3. С. 446–455.
- Логачев В.С., Мордвинов Ю.Е. 1979. Скорость плавания и активность личинок бычка-кругляка и некоторых хищных ракообразных Черного моря // Биология моря. № 3. С. 77–80.
- Москалькова К.И. 1967. Эколого-морфологические особенности развития бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) // Морфо-экологический анализ развития рыб. М.: Наука. С. 48–75.
- Москалькова К.И. 1996. Экологические и морфо-физиологические предпосылки к расширению ареала у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в условиях антропогенного загрязнения водоемов // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 5. С. 615–621.
- Расс Т.С. 1972. Систематика плавучих икринок и личинок морских рыб (ихтиопланктона) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. № 5. С. 5–18.
- Рокицкий П.Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск: Вышш. шк., 320 с.
- Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А. и др. 1994. Ихтиофауна реки Москвы в черте г. Москва и некоторые данные о ее состоянии // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 634–641.
- Шемонаев Е.В., Кириленко Е.В. 2009. Некоторые черты биологии бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Perciformes, Gobiidae) в водах Куйбышевского водохранилища // Там же. Т. 49. № 4. С. 483–487.
- Тылик К.В. 2003. Ихтиофауна Калининградской области. Калининград: Изд-во КГТУ, 128 с.
- Тылик К.В. 2007. Рыбы трансграничных водоемов России и Литвы. Калининград: Изд-во КГТУ, 126 с.
- Тылик К.В., Закревский Е.Д. 2003. Натурализация вселенца бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) в Вислинском заливе Балтийского моря // Тез. докл. Междунар. конф. “Инновации в науке и образовании–2003”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 39–40.
- Carlton J.T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology // Biol. Conserv. V. 78. P. 97–106.
- Cooper M.J., Ruetz C.R., III, Uzarski D.G., Shafer B.M. 2009. Habitat use and diet of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in coastal areas of Lake Michigan and Lake Huron // J. Freshw. Ecol. V. 24. P. 477–488.
<https://doi.org/10.1080/02705060.2009.9664321>
- Corkum L.D., Sapota M., Skóra K.E. 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean // Biol. Invasions. V. 6. P. 173–181.
<https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022136.43502.db>
- Hensler S.R., Jude D.J. 2007. Diel vertical migration of round goby larvae in the Great Lakes // J. Great Lakes Res. V. 33. P. 295–302.
- Jakubas D., Mioduszewska A. 2005. Diet composition and food consumption of the grey heron (*Ardea cinerea*) from breeding colonies in northern Poland // Eur. J. Wildl. Res. V. 51. P. 191–198.
<https://doi.org/10.1007/s10344-005-0096-x>
- Jurajda D., Černý J., Polačik M. et al. 2005. The recent distribution and abundance of non-native *Neogobius* fishes in the Slovak section of the river Danube // J. Appl. Ichthyol. V. 21. P. 319–323.
- Karasiova E.M. 2016. Ichthyoplankton biodiversity in the deep water and coastal part of the South-Eastern Baltic. Consequences of environmental changes // Baltic and Black Sea: Ecological Perspectives, Biodiversity and Management. N.Y.: Nova Sci. Publ. P. 23–46.
- Karasiova E.M., Gribov E.A., Andreeva V.M. 2002. Fish larvae assemblages in the coastal shallow zone of the south-eastern Baltic Sea: environmental factors driving environmental variability // ICES CM 2002/O:11. 10 p.
- Karlson A.M.L., Almqvist G., Skóra K.E., Appelberg M. 2006. Diet overlap and preferences of non-indigenous round goby and native flounder in the Baltic Sea indicate competition, global challenges facing oceanography and limnology. ASLO Summer Meeting. Victoria, British Columbia, 62 p.
- Knospina E., Putnis I. 2014. Round goby – Increasingly guest in the Latvian Coastal Area (Apaļais jūrasgrundulis – aizvien biežāks viesis Latvijas piekrastē) // Latvijas zivsaimniecība. Ozolnieki: LRATC. P. 46–51.
- Kornis M.S., Mercado-Silva H., Vander Zanden M.J. 2012. Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications // J. Fish Biol. V. 80. № 2. P. 235–285.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03157.x>

- Kotta J., Nurkse K., Puntila R., Ojaveer H. 2016. Shipping and natural environmental conditions determine the distribution of the invasive non-indigenous round goby *Neogobius melanostomus* in a regional sea // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 169. P. 12–24.
- Kruk-Dowgiatło L., Szaniawska A. 2008. Gulf of Gdansk and Puck Bay in the Polish coastal zone // Ecological Studies (Analysis and Synthesis). V. 197. Ecology of Baltic Coastal Waters. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 139–165.
- Leppäkoski E., Olenin S. 2000. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea // Biol. Invasions. V. 2. № 2. P. 151–163.
<https://doi.org/10.1023/A:1010052809567>
- Lysiak-Pastuszek E., Dragas N., Piatkowska Z. 2004. Eutrophication on the Polish coastal zone: the past, present status and future scenarios // Mar. Pollut. Bull. V. 49. № 3. P. 186–195.
- Ojaveer H. 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* is colonizing the NE Baltic Sea // Aquat. Invasions. V. 1. № 1. P. 44–45.
- Ojaveer H., Leppäkoski E., Olenin S., Riccardi A. 2002. Ecological impacts of Ponto-Caspian invaders in the Baltic Sea, European inland waters and the Great Lakes: an inter-ecosystem comparison // Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management. Dordrecht: Kluwer Acad. Pub. P. 412–425.
- Olenin S., Leppäkoski E. 1999. Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons // Hydrobiologia. V. 393. P. 233–243.
- Olenin S., Gollasch S., Lehtiniemi M. et al. 2017. Biological Invasions // Biological Oceanography of the Baltic Sea. Dordrecht: Springer. P. 193–228.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-0668-2_5
- Rakauskas V., Pūtys Ž., Dainys J. et al. 2013. Increasing population of the invader round goby *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and its trophic role in the Curonian Lagoon, SE Baltic Sea // Acta Ichthyol. Piscat. V. 43. P. 95–108.
<https://doi.org/10.3750/AIP2013.43.2.02>
- Sapota M.R., Skóra K.T. 2005. Spreading of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (South Baltic) // Biol. Invasions. V. 7. P. 157–164.
- Shpilev H., Ojaveer E. 2003. Round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas) // Fishes of Estonia. Tallinn: Est. Acad. Publ. P. 336–337.
- Skóra K.T., Rzeźnik J. 2001. Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea) // J. Great Lakes Res. V. 27. № 3. P. 290–299.
- Skóra K.T., Stolarski E.J. 1993. New fish species in the Gulf of Gdansk: *Neogobius* sp. (cf. *Neogobius melanostomus*) (Pallas 1811) // Bull. Sea Fish. Inst. V. 1. № 128. P. 83.

УДК 597.58.591.5

СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ МНОГОИГЛОГО КЕРЧАКА *МУХОСЕПHALUS POLYACANTHOCEPHALUS* (COTTIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2022 г. В. В. Панченко¹, *, А. Н. Вдовин²

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

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

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

Поступила в редакцию 30.03.2021 г.

После доработки 07.04.2021 г.

Принята к публикации 07.04.2021 г.

В российских водах Японского моря многоиглый керчак *Muchocephalus polyacanthocephalus* встречается на глубинах 6–640 м при температуре –1.2...+15.5°C. Его сезонные миграции носят преимущественно батиметрический характер. Широтные миграции явно прослеживаются только в северо-западной части Татарского пролива и в осенний период идут в направлении на юг, в весенний – на север. Зимой многоиглый керчак в массе избегает охлажденную до отрицательных значений температуры верхнюю часть шельфа, предпочитая его нижнюю часть и верхний отдел материкового склона. Летом концентрируется в верхней и средней частях шельфа. Молодь более эвритермна, чем взрослые особи, и во все сезоны придерживается шельфовой зоны.

Ключевые слова: многоиглый керчак *Muchocephalus polyacanthocephalus*, распределение, плотность, миграции, температура, глубина, размеры, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875222030146

Многоиглый керчак *Muchocephalus polyacanthocephalus* – наиболее крупный представитель семейства рогатковых (Cottidae), массовый элиторальный, широкобореальный вид, обитающий в открытых водах Тихого океана, в Беринговом, Охотском, и Японском морях, а также встречающийся в арктических водах (Линдберг, Красюкова, 1987; Amaoka et al., 1995; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). В настоящее время в наибольшей степени распределение этого вида изучено в северных частях ареала (Токранов, 1981, 1986; Борец, 1997; Гудков, Хованский, 2001; Орлов, 2010; Токранов, Орлов, 2013; Андронов, Датский, 2014; Матвеев, Терентьев, 2016). Распределение многоиглого керчака в Японском море исследовали лишь в отдельные сезоны на юге российских вод – в зал. Петра Великого (Панченко, 1999; Панченко, Пушина, 2004; Панченко, Зуенко, 2009) и отчасти в водах Северного Приморья (Калчугин, 1998). Однако ни в одной из известных нам работ пространственно-временная динамика размерного состава не рассмотрена.

Цель работы – охарактеризовать закономерности сезонного распределения многоиглого кер-

чака на разных стадиях развития в акватории всей российской зоны Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы донных траловых съёмок и контрольных тралений, выполненных ТИНРО в российских водах Японского моря в разные сезоны 1981–2017 гг. Проанализированы данные 10618 тралений на шельфе и материковом склоне на глубинах 2–935 м, из них 5542 сопровождали измерением придонной температуры воды.

Траления выполняли донными тралями с мягким грунтопом разных конструкций со скоростью 1.8–3.5 (в среднем 2.7) узла. Для получения сравнимых результатов уловы многоиглого керчака в каждом трале пересчитывали на плотность по формуле: $P = B/S$, где P – плотность (удельная численность), экз/км²; B – улов, экз.; S – площадь траления, км²; коэффициенты уловистости при пересчёте не вводили.

При анализе сезонного распределения учитывали деление на гидрологические сезоны по классификации Зуенко (1994): зимний период – январь–февраль, весенний – март–апрель, летний –

Число тралений (N) и изученных особей (n) многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* в разные сезоны 1981–2017 гг. в российских водах Японского моря

Глубины, м	Зима		Весна		Лето		Осень	
	N	n , экз.	N	n , экз.	N	n , экз.	N	n , экз.
2–5					55		18	
6–10	2		4		352	2	68	
11–20	9		43	67	709	87	136	13
21–40	23	11	303	319	1423	949	189	187
41–60	74	37	235	467	909	1040	127	120
61–80	65	12	226	872	899	1626	125	463
81–100	62	29	193	518	368	283	76	214
101–150	115	47	312	803	367	169	107	282
151–200	75	98	209	798	117	22	89	335
201–250	64	218	244	1193	157	20	88	208
251–300	86	297	134	284	75	9	72	90
301–400	125	180	281	721	133	1	97	130
401–500	82	48	220	205	93		65	52
501–700	60	21	230	74	83		64	9
701–935	8		61				12	
Всего	850	998	2695	6321	5740	4208	1333	2103

июнь–сентябрь, осенний – ноябрь–декабрь; май – переходный месяц между весенним и летним сезонами, октябрь – между летним и осенним. Однако, по нашим данным, в декабре многоиглый керчак в массе уже смещён к местам зимовки, а в марте ещё не покидает их. Это вполне закономерно, так как в декабре деятельный слой Японского моря уже охлаждён до близких к зимним месяцам значений, а максимальное его охлаждение происходит, как правило, в феврале–марте (Лучин, 2007). В итоге мы приняли следующую хронологию сезонной ритмики распределения многоиглого керчака: зима – декабрь–март, весна – апрель–май, лето – июнь–сентябрь, осень – октябрь–ноябрь.

Анализ пространственного распределения выполнен с использованием программного пакета Surfer. Размерный состав многоиглого керчака охарактеризован по результатам промеров (абсолютная длина – TL) 13630 экз. Число тралений в разные сезоны по диапазонам глубин и число изученных особей приведены в таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В российских водах Японского моря многоиглый керчак отнесён к элиторально-сублиторальной группировке рыб, представители которой обитают в пределах всего шельфа, однако предпочитают его нижнюю часть и верхний отдел материкового склона, но встречаются и глубже.

Летом для таких видов характерно перемещение в сторону меньших глубин, зимой – в сторону больших (Соломатов, 2008).

Наиболее широко по акватории многоиглый керчак распределён в летний нагульный период за счёт большего освоения северных областей (рис. 1). В это время в водах Татарского пролива отмечены его значительные скопления. Для данного района характерно наличие широкой шельфовой зоны, в которую со стороны материкового склона многоиглый керчак смещается после зимовки. Широкий шельф имеется и в южной части района – в зал. Петра Великого, где летом также отмечены скопления многоиглого керчака, хотя и не столь значительные. В зал. Петра Великого многоиглый керчак летом был распределён по акватории более равномерно, чем в кутовой части Татарского пролива, где его относительно высокие уловы отмечали только с материковой стороны. В островной акватории скопления многоиглого керчака располагались южнее кутовой части пролива, в которой они вовсе не были отмечены. В центральном участке материковой акватории, в водах Северного Приморья, наиболее высокие уловы вида отмечали, как правило, в его верхней части.

Во время осеннего похолодания наиболее заметное перераспределение скоплений многоиглого керчака отмечено в материковой акватории Татарского пролива (рис. 1г). Самые северные скопления у материкового побережья вообще покидали этот район. Судя по резкому возрастанию плотно-

сти южнее кутового района, происходило эшелонированное смещение всех рыб, нагуливавшихся на западном участке кутовой части. К декабрю эта миграция в основном завершалась. Вероятно, при смене сезонов повышается миграционная активность и агрегированность группировок многоиглого керчака.

Отход многоиглого керчака на зимовку из кутовой части Татарского пролива связан с его мелководностью. В холодный период у побережья о-ва Сахалин предпочитаемый район обитания многоиглого керчака существенно не изменился (рис. 1а), произошла лишь миграция рыб на зимовку в сторону глубоководной зоны. Ким Сен Ток (2001) ранее также отмечал, что многоиглый керчак у побережья о-ва Сахалин не относится к видам, смещающимся на зимовку в более северные или в более южные участки. Однако у материкового побережья произошла откочёвка гораздо далее на юг. В результате в прилегающей с севера к траверзу м. Золотой глубоководной акватории скопления многоиглого керчака не отмечены. Ранее уже было показано, что в Татарском проливе многоиглый керчак в зимовальный период с материковой стороны образует скопления в более низких широтах (ниже 48° с.ш.), чем со стороны островного побережья (Ким Сен Ток, 2001).

В весенний период проходил процесс смещения рыб к местам летнего нагула. В результате обратной миграции по направлению к кутовой части материкового побережья Татарского пролива в его акватории повышалась плотность многоиглого керчака в основном за счёт снижения его численности в прилегающих водах Северного Приморья (рис. 1б). В остальной акватории столь существенных межрайонных миграций не прослеживалось.

Особенности распределения рыб в различных участках акватории во многом обусловлены особенностями режима вод. По окончании тёплого периода года в северной части Татарского пролива формируется подповерхностный слой вод с пониженной температурой и солёностью, опускающийся за счёт зимней конвекции в придонные области и образующий холодный подстилающий слой (Зуенко, 2008). Наиболее ощутимо влияние этого фактора проявляется до 100-метровой изобаты, но затрагивает и более глубокие слои воды. Южнее м. Золотой влияние северного режима вод постепенно ослабевает и ниже 46° с.ш. для вод Приморья типичен менее суровый гидрологический режим, в особенности для расположенного на юге зал. Петра Великого. Акватория Татарского пролива у юго-западного побережья Сахалина в меньшей степени подвержена влиянию подповерхностного слоя вод, так как находится под воздействием тёплого Цусимского течения, проникающего вдоль Японских о-вов. Можно резюмировать, что выраженные широтные миграции многоиглого керчака

прослеживаются в том участке материковой акватории, в котором формируется холодный подстилающий слой. Ниже, в зоне смешения вод, характерных для материковой части Татарского пролива и для вод Приморья, между м. Золотой и 46° с.ш. скопления рыб сохраняются постоянно. Летом на этом участке в связи с откочёвкой части рыб вдоль побережья на север их плотности менее значительны, чем в остальные сезоны.

Заметим, что у многоиглого керчака нерест повсеместно протекает в холодный период года (Токранов, 1984, 1986, 1988; Борец, 1997; Новиков и др., 2002; Панченко, Пушина, 2004; Датский, 2017). В российских водах Японского моря он, как и в северных районах, проходит, видимо, в нижней части шельфа. Судя по описанным сезонным миграциям, материковая акватория Татарского пролива выше м. Золотой не используется многоиглым керчаком в качестве нерестовых участков. Сезонные различия в пространственном распределении многоиглого керчака, описанные для тихоокеанских вод северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки (Орлов, 2010; Токранов, Орлов, 2013), отчасти связываются указанными авторами с нерестовыми миграциями в холодный период года.

Общим для всех сезонов является стабильно низкая плотность многоиглого керчака в нижней области Северного Приморья, в районе 43° с.ш., а также снижение его плотности в центральной части зал. Петра Великого западнее 132° в.д. при наличии более плотных скоплений в прилегающих с запада и востока водах (рис. 1). В первом районе, между 42-й и 44-й параллелями, выражена динамика водных масс (вплоть до соприкосновения тёплых и холодных вод), в связи с чем ярко проявляется меандрирование фронтов (Яричин, Покудов, 1982; Никитин, Дьяков, 2016). В связи с особенностями гидрологии, в этом районе наблюдается разрыв в распределении многих видов рыб, и ихтиогеографическое районирование морских вод Приморья зачастую ориентировано на 43-ю параллель с.ш. (Дударев и др., 1998; Вдовин и др., 2004). Снижение плотности в центральной части залива Петра Великого, также отмечаемое для многих видов рыб, обусловлено прохождением здесь зоны раздела циркуляции вод (Зуенко, 2008). При сравнении восточной и западной акваторий залива заметно, что во все сезоны более значительные плотности многоиглого керчака отмечены в его западной части, хотя зал. Петра Великого считается южной границей его распространения (Линдберг, Красюкова, 1987; Новиков и др., 2002; Парин и др., 2014), что подразумевает снижение численности обитающих здесь рыб в направлении на юго-запад, к границе с Северной Кореей. Указанное выделение южной границы, видимо, произошло в результате отсутствия доступных достоверных сведений о составе рыбного населения в приле-

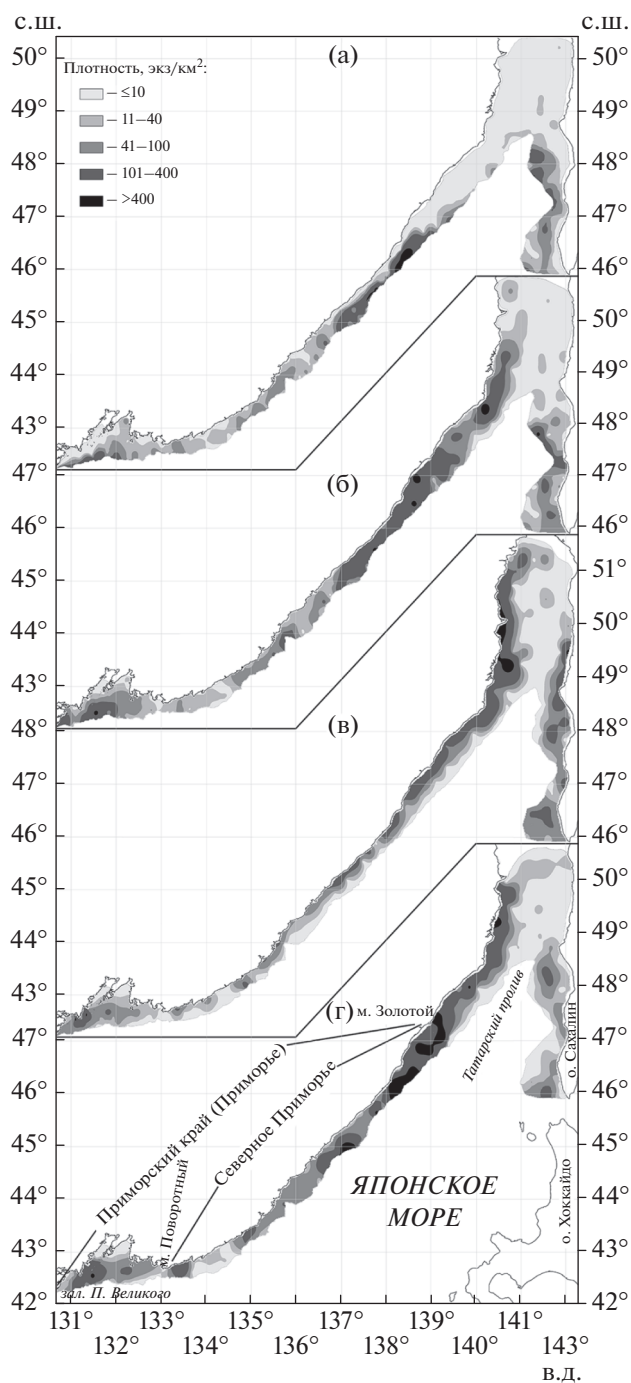


Рис. 1. Пространственное распределение многоиглоного керчака *Muxoscephalus polyacanthocephalus* в российских водах Японского моря по сезонам: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень.

гающих северокаорейских водах. Хотя зал. Петра Великого находится на стыке климатических и зоогеографических зон, испытывая влияние соседних акваторий, в целом его гидрологический режим типичен для вод Приморья (Зуенко, 1994, 2008). Здесь в период исследований мы отмечали многоиглоного керчака на предпочитаемых им глубинах, в том числе и в проведенном наиболее близко к границе с Се-

верной Кореей тралении в координатах 42°18' с.ш. 130°45' в.д. (МРТК "Янтарь", 26.08.2010 г., глубина 60 м). Однако эта поимка многоиглоного керчака не является самой южной, так как здесь на располагающемся ниже свале глубин отсутствуют участки, пригодные для работы используемыми нами орудиями лова. Наиболее южная поимка отмечена в координатах 42°16' с.ш. 131°00' в.д. (РКМРТ "Бу-

хоро”, 06.04.2000 г., глубина 372 м). Здесь, в районе 131° в.д., располагались самые южные точки тралений. Учитывая уловы многоиглового керчака вплоть до границы с корейскими водами, можно с большой вероятностью предположить, что этот вид обитает и несколько далее на юг — в северокорейских водах вблизи их границы с российскими.

Сезонная изменчивость батиметрического распределения многоиглового керчака в отличие от широтного не имеет столь явных региональных различий (рис. 2). Наиболее сходным батиметрическое распределение было в зимний период, после прошедшего “стекания” большей части рыб с шельфа на материковый склон. Минимальная глубина поимок многоиглового керчака составила 25 м (рис. 2а). В это время в верхней части шельфа повсеместно преобладала отрицательная температура. Её среднее значение в целом на глубинах до 60 м было также отрицательным. Таким образом, многоиглый керчак зимой избегал выхожденной верхней части шельфа. Глубже 80 м, где выхожденные до минусовых значений участки встречались лишь эпизодически, его уловы стали возрастать, а наибольшие плотности отмечали ниже 150-метровой изобаты до 385 м при слабоположительной температуре в основном в пределах 0.6–1.2°C. Отмеченные плотности многоиглового керчака в нижней части шельфа отчасти можно связать с подходом рыб на нерестилища, а на материковом склоне, ниже глубин ~200 м, — с зимовальными скоплениями. В водах Камчатки зимовка основной массы этого вида проходит у нижней границы шельфа, находящейся под влиянием тёплой промежуточной водной массы с температурой >0°C (Борец, 1997). В основном в нижней части шельфа и в прилегающих участках материкового склона при положительной температуре (1.2–2.5°C) его наибольшие уловы в зимний период отмечены и в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки (Токранов, Орлов, 2013).

В зимние месяцы многоиглый керчак был отмечен до 628 м в температурном диапазоне –1.2...+4.1°C. Заметим, что в весенний период, в начале апреля, максимальная глубина поимки особи, явно не отошедшей ещё с мест зимовки, была несколько большей — 640 м. На сходных глубинах (630 м) многоиглый керчак обитает зимой и в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки (Токранов, Орлов, 2013). По данным некоторых авторов, в исследуемом нами районе многоиглый керчак опускается до больших глубин. По мнению Соколовского с соавторами (2007), в российских водах Японского моря максимальная глубина его обитания достигает 775 м, а по данным Ким Сен Тока (2001), исследовавшего япономорские воды о-ва Сахалин, он доходит зимой по материковому склону до 825 м. Мы тоже располагаем данными о нахождении многоиглового керчака в нескольких тралах, поднятых с

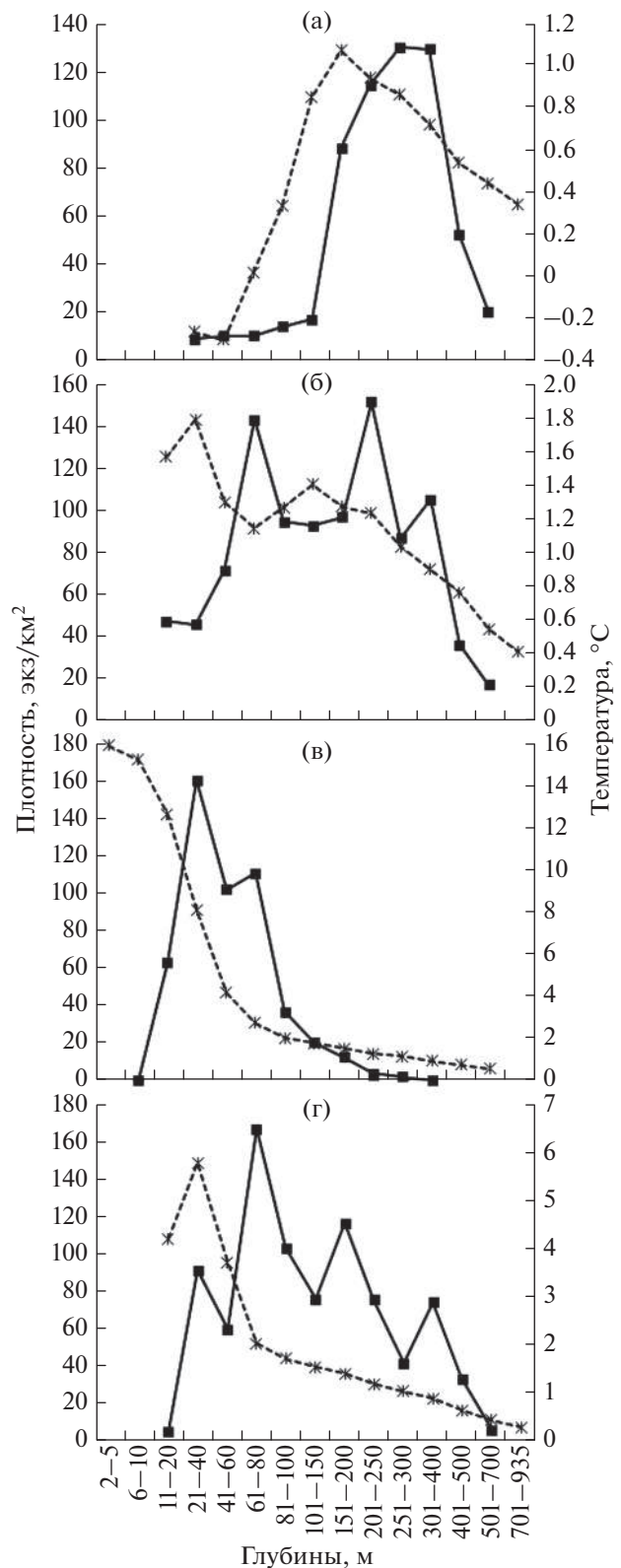


Рис. 2. Средняя плотность многоиглового керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (—■—) и средняя температура (---×---) в разных диапазонах глубин в российских водах Японского моря по сезонам: а — зима, б — весна, в — лето, г — осень.

глубин более 640 м. Из 149 проанализированных ловов, проведённых в пределах 641–935 м, в шести (на глубинах 645–715 м) присутствовали единичные особи этого вида. Однако, как показал проведённый нами анализ траловых данных для уточнения максимальных размеров и глубин обитания рыб российской зоны Японского моря (Панченко и др., 2016), поимки многоиглого керчака на глубинах свыше 640 м нельзя считать достоверными, так как каждому из этих ловов предшествовали работы на меньших глубинах, в которых присутствовали особи многоиглого керчака. Полностью очистить трал от гидробионтов до следующей его постановки в период съёмки удаётся далеко не всегда, поэтому остаётся вероятность нахождения особей из предыдущего улова.

Наиболее широко многоиглый керчак был распределён в период весенних миграций с мест зимовки к местам летнего нагула (рис. 2б) и в период обратных миграций в осенний период (рис. 2г). Соответственно, в начале весеннего сезона рыбы предпочитали ещё в основном близкие к зимним, относительно глубокие слои воды, а в конце сезона смещались мельче, на сходные с летом глубины. Осенью эти тенденции менялись на противоположные. Минимальные глубины обитания многоиглого керчака весной и осенью приближались к таковым в летний период, а максимальные — к зимним. Весной минимальная глубина его поимки составила 15 м, максимальная, как уже указывалось, — 640 м. Осенью первый показатель составил 12 м, второй приближался к 600 м.

Самый узкий батиметрический диапазон многоиглый керчак занимал летом. В это время он в наибольшей степени тяготел к мелководной зоне, встречаясь на глубинах 6–328 м при температуре 0.3–15.5°C, но концентрируясь в основном в шельфовой зоне (рис. 2в). Сходное распределение этого вида в летний период характерно и для вод Западной Камчатки. Здесь он в этот сезон обитает до 300-метровой изобаты, концентрируясь в основном на глубинах 20–100 м (Токранов, 1981; Борец, 1997; Матвеев, Терентьев, 2016). В российской зоне Японского моря по полученным нами усреднённым данным многоиглый керчак летом отдавал предпочтение диапазону 21–40 м, далее следовали глубины 41–60 и 61–80 м. Несмотря на сходство тенденций летнего батиметрического распределения многоиглого керчака на разных участках акватории Японского моря, имеются и различия. На большей части акватории Приморья, за исключением зал. Петра Великого и зоны смещения вод ниже м. Золотой, батиметрические предпочтения в целом соответствовали вышеуказанным. С продвижением далее на север, у восточного побережья Татарского пролива, прослеживалось некоторое увеличение плотностей на относительно небольших, близких к 20-метровой изобате глубинах. У побережья о-ва Сахалин также по вели-

чине плотности рыб лидировали три указанных диапазона, но на 61–80 м этот показатель был несколько выше, чем на 41–60 и 21–40 м. На юге района, в зал. Петра Великого, сдвиг в глубоководные слои более заметен: в отличие от остальной акватории до 40-метровой изобаты скопления многоиглого керчака здесь не отмечены.

В российских водах Японского моря среди керчаков, как и в целом среди рогатковых, по биомассе доминирует многоиглый керчак, за исключением зал. Петра Великого, где по этому показателю абсолютно лидирует достигающий близких размеров керчак-яок *M. jaok* (Калчугин и др., 2016). Суммарная доля этих двух видов керчаков, имеющих сходный спектр питания (Пушина и др., 2016), гораздо выше, чем в любом из остальных районов российской зоны Японского моря. Керчак-яок в зал. Петра Великого образует летом скопления в том числе и на предпочитаемых в остальной акватории многоиглым керчаком глубинах (Панченко, Зуенко, 2009). Возможно, указанные факторы в тёплый период года способствуют смещению многоиглого керчака в водах залива глубже, чем в других районах описываемой акватории.

В связи с выявленными батиметрическими предпочтениями вполне логично, что максимальные глубины распространения многоиглого керчака в летний период оказались наибольшими в зал. Петра Великого. Однако для залива оказались характерными и минимальные глубины обитания, но это может быть связано с недостатком данных по мелководной зоне остальных районов. Глубины до 5 м исследовали только в зал. Петра Великого, основную массу тралений в диапазоне 6–10 м (более 80%) также провели в этом районе.

Обращает на себя внимание более высокая в большинстве диапазонов плотность рыб в осенний и весенний периоды (рис. 2). Соответственно, при умножении показателей плотности на площадь учтённая численность рыб в периоды перемещения с мест зимовки к местам летнего нагула и обратно выше, чем в летний и зимний периоды. Площадь российских вод Японского моря на глубинах до 700 м составляет ~100 тыс. км² (Калчугин и др., 2016). При умножении полученных нами значений плотности на приведённые в указанной работе площади по диапазонам глубин учтённая численность многоиглого керчака зимой составила 4.0, весной — 8.9, летом — 5.5, осенью — 8.8 млн экз. Наименьшее число учтённых рыб в зимний период отчасти связано с особенностями сбора материала. По этому сезону мы располагаем в основном сведениями по ловам 1980–1990-х гг., когда, по всей видимости, многоиглый керчак находился большей частью на спаде численности, поскольку в это время и в остальные сезоны его скопления отмечали гораздо реже, чем в более поздний период. Однако и летом учтённая численность ока-

залась гораздо ниже, чем весной и осенью. Можно заключить, что в период межсезонных миграций, когда идёт разрушение одних и формирование других структур вод, учитываемость многоиглового керчака лучшая, чем в стабильные в гидрологическом отношении зимние и летние сезоны. В тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки после увеличения в постзимовальный весенний период также отмечено снижение его уловов летом и последующее возрастание осенью (Орлов, 2010; Токранов, Орлов, 2013). Однако отмеченные здесь указанными исследователями низкие концентрации летом отчасти связаны с отсутствием у них сведений о распределении рыб на глубинах менее 76 м. Известно (Федоров, 2000), что у северных Курильских о-вов предпочитаемый диапазон обитания многоиглового керчака составляет 40–250 м. К наименьшим глубинам он здесь, как и в других районах, тяготеет в тёплый период года.

Следует отметить, что при обсуждении рассчитанной нами для различных сезонов численности многоиглового керчака в российских водах Японского моря речь идёт о его учитываемом количестве, которое, конечно же, ниже реального. Общеизвестно, что при съёмках постоянно происходит недоучёт всех размерных групп, что связано с особенностью работы используемых орудий лова. Для уменьшения погрешности учёта рыб при расчётах их запасов применяют коэффициенты уловистости, зачастую дифференцированные для разных размерных групп, так как уловистость средне- и крупноразмерных рыб выше, чем молодых, даже при использовании в кутце трала вставки дели с мелко-размерной ячейкой. Очевидно, что особи меньшего размера недоучитываются в наибольшей степени. С уменьшением размеров уловистость молодых падает и поимки наиболее мелкоразмерных особей, в особенности сеголеток, могут быть только случайными. В период исследований мы отметили особей многоиглового керчака TL 6–81 см, в уловах обычно преобладали рыбы TL 36–50 см.

Тенденции распределения размерных групп многоиглового керчака в разных участках исследуемого района были сходными (рис. 3). Наиболее мелкоразмерные особи встречены в летний период (рис. 3в) в зал. Петра Великого. Вероятно, это вылупившиеся весной (Соколовский, Соколовская, 1997) и к лету перешедшие на донный образ жизни сеголетки. До достижения половой зрелости самцы многоиглового керчака достигают до 35–40 см, самки – до 45–50 см (Панченко, Пушина, 2004). Судя по размерному составу, во все сезоны как неполовозрелые, так и взрослые рыбы обитали практически во всех диапазонах глубин, однако мелкоразмерная молодёжь до достижения определенных размеров предпочитала относительно небольшие глубины. Самые мелкоразмерные особи TL 5.2 и 6.5 см были отмечены летом на глу-

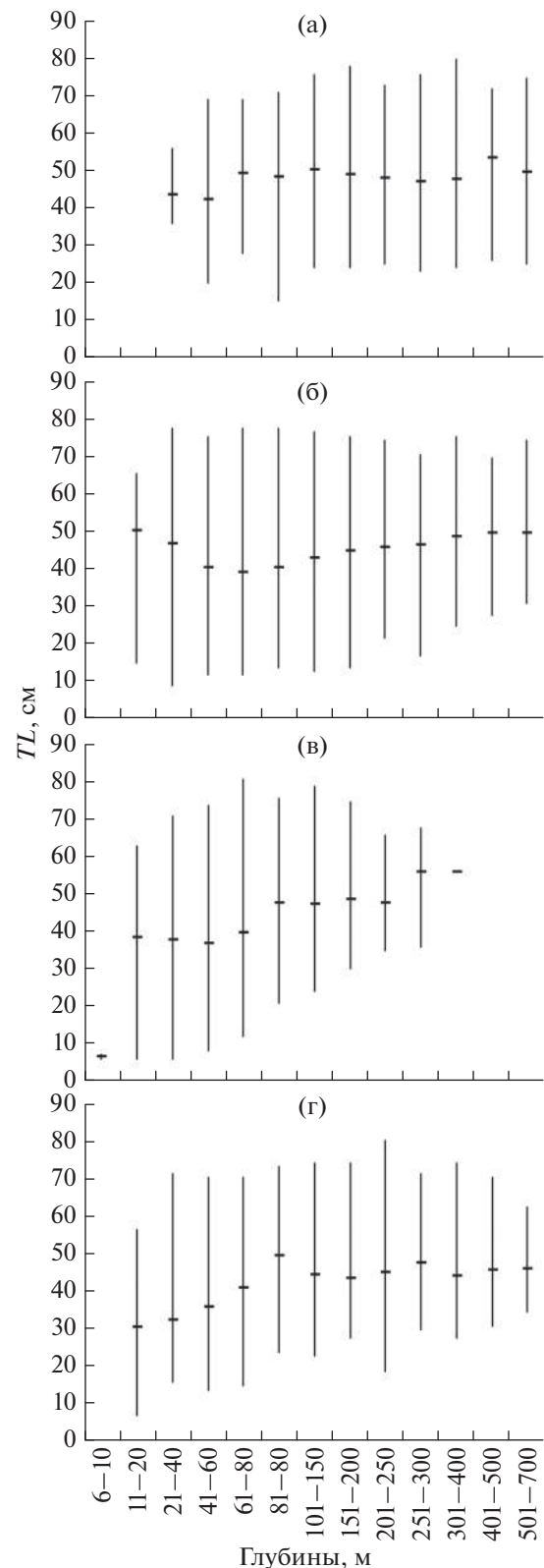


Рис. 3. Размерный состав (абсолютная длина TL) многоиглового керчака *Muxocephalus polyacanthocephalus* в уловах донного трала в российских водах Японского моря в разных диапазонах глубин по сезонам: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень; (-) – среднее значение, (|) – пределы варьирования показателя.

бинах до 10 м. Глубже 21 м минимальные размеры рыб постепенно возрастали и особой столь малой длины не отмечалось. На глубине свыше 75 м не наблюдали уже рыб $TL < 20$ см. В отличие от молодки особи $TL > 50$ см, т.е. однозначно относящиеся к взрослым рыбам, избегали минимальных глубин обитания вида, начав встречаться только с глубины 19 м. Ниже 80-метровой изобаты прослеживалась тенденция уменьшения как минимальных, так и максимальных размеров, однако у молодки она была выражена в гораздо большей степени, за счёт чего средний размер рыб с возрастанием глубины увеличивался.

В осенний и весенний периоды сохранилась тенденция предпочтения мелкоразмерной молодью многоиглого керчака верхней и средней частей шельфа (рис. 3б, 3г). В зимний период наиболее мелкоразмерные особи также отмечались лишь в шельфовой зоне до 90-метровой изобаты (рис. 3а).

Обитая летом в относительно мелководной зоне, молодь многоиглого керчака использует более прогретые слои воды, чем взрослые рыбы. Зимовка же, протекая в основном в средней, а, возможно, и в верхней частях шельфа, проходит в водах с близкими к 0°C и отрицательными значениями температуры. Ранее для северо-восточной части Японского моря уже отмечалось, что молодь этого вида предпочитает зимовать на шельфе, не опускаясь на материковый склон (Ким Сен Ток, 2001). Для прикамчатских вод также указано, что в зимнее время при отрицательных температурах на глубинах менее 100 м встречается только молодь многоиглого керчака (Борец, 1997). На возрастание во все сезоны размеров этого вида с увеличением глубины обращено внимание и в тихоокеанских северокурильских водах (Токранов, Орлов, 2013). Мы при наиболее низких температурах ($\leq -1^{\circ}\text{C}$) отмечали только особей $TL \leq 32$ см, т.е. принадлежавших к неполовозрелым рыбам. Особи, размер которых позволял однозначно отнести их к взрослым рыбам, начали встречаться лишь при температуре -0.2°C .

Можно заключить, что молодь многоиглого керчака, особенно на начальном этапе развития, является более эвритермной, чем взрослые особи. У многих рыб, совместно обитающих с многоиглым керчаком, с возрастом прослеживается стремление к большим глубинам с относительно стабильным температурным фоном (Вдовин, Зуенко, 1997). Проявляющееся с возрастом стремление холонокровных животных в биотопы с относительно невысокой и стабильной температурой способствует замедлению и стабилизации в их организмах обменных процессов, что приводит к увеличению продолжительности жизни (Бретт, Гроувс, 1983; Радзинская и др., 1987; Шмидт-Ниельсен, 1987; Вдовин, Четырбоцкий, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* в российских водах Японского моря встречается на глубинах 6–640 м при температуре $-1.2...+15.5^{\circ}\text{C}$. В осенний период отходит на зимовку из северной части материковой акватории Татарского пролива, где широко распространён летом, в южном направлении, что обусловлено особенностями гидрологического режима. В связи с широтными миграциями плотности многоиглого керчака в прилегающей к м. Золотой акватории и ниже повышаются. В остальной части материковых вод, включая расположенный на юге зал. Петра Великого, а также у островного побережья о-ва Сахалин районы скопления в течение года более стабильны.

Сезонные батиметрические различия проявляются в основном в предпочтениях диапазонов глубин в холодный и тёплый периоды. Зимой многоиглый керчак в массе избегает охлаждённую до отрицательных значений температуры верхнюю часть шельфа, предпочитая его нижнюю часть и верхний отдел материкового склона. Летом концентрируется в средней и верхней частях шельфа. В зал. Петра Великого в летний период скопления многоиглого керчака сдвинуты глубже, чем в остальных районах.

Молодь во все сезоны придерживается шельфовой зоны, являясь более эвритермной, чем взрослые особи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность членам научных групп, принимавшим в рейсах участие в сборе ихтиологической информации. Особая признательность за помощь в сборе материала участвовавшим в морских исследованиях непосредственно с авторами настоящей работы сотрудникам ТИНРО: П.В. Калчугину, Г.В. Швыдкому, Д.В. Антоненко, Д.В. Измятинскому, С.Ф. Соломатову, М.И. Бойко, В.А. Нуждину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андронов П.Ю., Датский А.В. 2014. Закономерности пространственной изменчивости структуры донных сообществ рыб шельфа северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 177. С. 40–76. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-177-40-76>
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Бретт Д.Р., Гроувс Д.Д. 1983. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 203–274.
- 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., Четырбоцкий А.Н. 2018. Рост и стадийность онтогенеза южного одноперого терпуга в водах Приморья (Японское море) // Тр. ВНИРО. Т. 170. С. 26–46.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2018-170-26-46>
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. 2004. Основные результаты исследований ихтиофауны морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 168–190.
- Гудков П.К., Хованский И.Е. 2001. Бычки рода *Муохосерфалус* (Cottidae) из районов п-ова Кони (северная часть Охотского моря) // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. Вып. 1 / Под ред. Хованского Е.И. Магадан: Изд-во МагаданНИРО. С. 232–236.
- Датский А.В. 2017. Особенности биологии массовых видов рыб в Олюторско-Наваринском районе и прилегающих водах Берингова моря. 4. Семейство рогатковые (Cottidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 251–263.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217030031>
- Дударев В.А., Зуенко Ю.И., Ильинский Е.Н., Калчугин П.В. 1998. Новые данные о структуре сообществ донных и придонных рыб на шельфе и свале глубин Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 3–15.
- 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.
- Калчугин П.В., Бойко М.И., Соломатов С.Ф., Черниченко Э.П. 2016. Современное состояние ресурсов донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Там же. Т. 184. С. 54–69.
- Ким Сен Ток. 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Лучин В.А. 2007. Сезонная изменчивость температуры воды в деятельном слое дальневосточных морей // Дальневосточные моря России. Кн. 1. Океанологические исследования / Под ред. Акуличева В.А. и др. М.: Наука. С. 232–252.
- Матвеев А.А., Терентьев Д.А. 2016. Промысел, многолетняя динамика биомассы, распределение и размерный состав массовых видов рогатковых Cottidae у западного побережья Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 41. С. 17–42.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.41.17-42>
- Никитин А.А., Дьяков Б.С. 2016. Океанологические исследования северо-западной части Японского моря по спутниковой информации и по данным океанографического разреза в зимние сезоны 2000–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 164. С. 86–99.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.
- Панченко В.В. 1999. Распределение керчаковых рыб рода *Муохосерфалус* в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Биология моря. Т. 25. № 2. С. 150–151.
- 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. 2004. Биологическая характеристика керчаковых рыб рода *Муохосерфалус* (Cottidae) зал. Петра Великого Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 120–153.
- Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 264–283.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216030152>
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- 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 // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 186–203.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Чудакова И.В. 1987. Влияние аллелектомии на дыхание, вес и продолжительность жизни домового сверчка *Achetadomestica* L. // Онтогенез. Т. 18. № 3. С. 281–287.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 1997. К идентификации личинок керчаков (*Муохосерфалус*, Cottidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 54–61.
- 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.
- Токранов А.М. 1981. Распределение керчаковых (Cottidae, Pisces) на западнокамчатском шельфе в летний период // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 2. С. 229–237.
- Токранов А.М. 1984. О размножении многоиглого бычка *Муохосерфалус polyacanthocephalus* (Pallas) (Cottidae) в прикамчатских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 4. С. 601–608.
- Токранов А.М. 1986. Керчаки и получешуйные бычки // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 319–328.
- Токранов А.М. 1988. Размножение массовых видов керчаковых рыб прикамчатских вод // Биология моря. № 4. С. 28–32.

- Токранов А.М., Орлов А.М.* 2013. Особенности распределения, экология и динамика уловов многоиглого керчака *Muohocerphalus polyacanthocerphalus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. журн. Армении. Т. 4. № 65. С. 44–52.
- 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 островов 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., Шестаков А.В., Волобуев В.В.* 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 259 с.
- Яричин В.Г., Покудов В.В.* 1982. Формирование структурных особенностей гидрофизических полей и течений в северной глубоководной части Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 96. С. 86–95.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M.* 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Amer. Fish. Soc., 1037 p.

УДК 597.554.3.574.32

ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ВЫРЕЗУБА *Rutilus frisii* (CYPRINIDAE) В ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2022 г. В. С. Болдырев*

Волгоградский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – ВолгоградНИРО, Волгоград, Россия

*E-mail: neogobius@yahoo.com

Поступила в редакцию 15.06.2021 г.

После доработки 27.09.2021 г.

Принята к публикации 11.10.2021 г.

Рассматривается внутривидовая организация и разнообразие экологических форм вырезуба *Rutilus frisii* в разных водоёмах Черноморского бассейна в позднем голоцене (2500–0 лет назад). В этой части ареала вырезубу свойственны жизненные стратегии, сходные с описанными ранее у азово-донских популяций. Рассматриваются факторы, определяющие формирование трёх типов жизненной стратегии, и демонстрируется лабильность последних путём трансформации одной формы вырезуба в другую.

Ключевые слова: вырезуб *Rutilus frisii*, жизненная стратегия, экологические формы, миграции, географическая изменчивость, внутривидовая структура, историческое распространение, бассейн Чёрного моря.

DOI: 10.31857/S0042875222030018

Вырезуб *Rutilus frisii* относится к проходным понто-каспийским рыбам, но может образовывать и жилые популяции (Kotlik et al., 2008). Распространён в бассейнах Чёрного, Азовского и Мраморного морей. Переносит солёность до 7–12‰ (Kottelat, Freyhof, 2007). В начале прошлого века отмечался во многих солоноватоводных лиманах Северо-Западного Причерноморья (Vănărescu, 1964; Замбриборщ, 1965). Встречался в самых разных речных системах: от небольших водотоков черноморского побережья Кавказа (Крыжановский, Троицкий, 1954) до таких крупных рек, как Днестр, Днепр и Дон (Мовчан, Смирнов, 1981). В бассейнах последних был широко распространён от верховий до устьевых участков. Нерестится в реках на каменистом субстрате. В XIX–начале XX вв. на большей части ареала вырезуб считался обычным, но малочисленным видом. Наибольшее промысловое значение имел в Бугском лимане и низовьях Южного Буга. К середине прошлого века его численность почти везде критически сократилась. Он полностью исчез в бассейнах Южного Буга, Днепра и большинства рек Западного Закавказья. Это послужило причиной внесения таксона в ряд международных и государственных природоохранных перечней. В то же время появление крупных водохранилищ на Дону и Днестре в результате регулирования этих рек Цимлянкой (1952 г.) и Днестровской (1981 г.) плотинами послужило толчком к формированию в них популяций этого вида

(Скільський и др., 2007; Худий, 2018; Болдырев и др., 2022).

В связи со снижением численности вырезуба в природных водоёмах с начала прошлого века ведутся работы по его разведению (Смирнова, Трушинская, 1964; Подушка, 2000). К настоящему времени отработана технология искусственного воспроизводства этого вида (Самотеева, Олисов, 2012; Мышкин, 2020). На нерегулярной основе ведётся зарыбление некоторых природных водоёмов (Болдырев и др., 2021).

Анализ внутривидовой организации вырезуба в Цимлянском водохранилище и вышерасположенном участке Дона позволил описать экологические формы с тремя типами жизненной стратегии (ЖС) – мигрантную-1 (М-1), мигрантную-2 (М-2) и речную резидентную (РР) (Болдырев и др., 2022). Первые две характеризуют относительно большие расстояния между местами нагула молоди возрастом 1–4 года в Цимлянском водохранилище и нерестилищами в р. Медведица, а также скат сеголеток начиная с октября в Дон и дальше в водохранилище. Основная часть рыб впервые нерестится в 5-годовалом возрасте; минимальная длина (SL) и масса производителей – 44 см и 1.5 кг.

Различия между формами заключаются в следующем. У формы М-1, существовавшей в водохранилище до 1990-х гг., протяжённость нерестовых

миграций составляла ~ 300 км; производители перемещались к местам нереста уже со зрелыми половыми продуктами (III–IV стадии зрелости) в возрасте от 4+–5 в осенний и ранневесенний периоды и после нереста скатывались обратно. У формы М-2, которая возникла в последние десятилетия, нерестилища расположены в р. Медведица в 300–700 км от водохранилища. Неполовозрелые особи в возрасте 4 года массой 0.9–1.3 кг покидают его в апреле–мае ещё за год до нереста; созревание происходит в речных условиях. После нереста они остаются в реках. Численность формы М-1 в водохранилище была значительно выше, чем М-2. Важной особенностью форм М-1 и М-2 являются возвратные миграции молоди (в возрасте 2–3 года массой 0.5–1.0 кг) из верхней части водохранилища в реку на 100–150 км и последующий скат обратно. Пик их приходится на октябрь и май. Весенний ход значительно мощнее осеннего. Предполагается, что причиной смены ЖС с М-1 на М-2 в начале 2000-х гг. стало удлинение нерестовой миграции. Сезонные перемещения формы РР, существовавшей в верхнем Дону ещё до зарегулирования Дона Цимлянкой плотиной, ограничиваются несколькими десятками километров от района нереста. Такая же форма до середины прошлого века существовала и в верховьях Северского Донца. Как до, так и после зарегулирования Дона формы РР пополняются мигрантами от М-1 и М-2. В условиях искусственного гидрорежима нижнего Дона за несколько десятилетий сформировалась РР-форма на участке реки между низконапорными плотинами Кочетовского, Константиновского и Николаевского гидрозловов.

ЖС форм М-1 и М-2 одинаково реализуются в системе опорный водоём–нерестовая река как в связке Цимлянское водохранилище–Медведица, так и в восточной части Азовского моря–Северский Донец. Нерест М-1 и М-2 и закрепление РР-форм выреза в Донском бассейне происходит только в относительно крупных реках (ширина на значительной протяжённости не менее 20–30 м, расход воды в низовьях > 25–30 м³/с). Помимо Дона в бассейне Азовского моря до недавнего времени существовала и малочисленная М-1-форма выреза, нерестившаяся в некоторых реках Северного Приазовья (Лошаков, 1963; Дирипаско, 2002), гидроморфологические параметры которых значительно меньше. Нерестилища в них располагались в нескольких десятках километров от устья, а производители заходили на нерест только в весенний период. Зарегулирование этих рек во второй половине прошлого века, по-видимому, привело к исчезновению в них выреза (Демченко, 2009).

Цель настоящей работы – выяснить, как описанные для бассейна Азовского моря формы выреза с разными ЖС представлены в остальном ареале и является ли их перечень исчерпывающим.

Эти вопросы решаются посредством анализа внутривидовой организации вида в разных водоёмах в позднем голоцене (2500–0 лет назад).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные литературы по особенностям биологии выреза (размерно-возрастной состав, размер и возраст полового созревания, рост, характер и динамика миграций, удалённость нерестилищ от опорных водоёмов у мигрантных форм, пространственное распределение и численность) в разных водоёмах бассейнов Чёрного и Мраморного морей, а также результаты собственных исследований в Азово-Донском бассейне. В тексте приводится стандартная длина (SL). Если в источниках литературы была указана абсолютная длина (TL), данные пересчитывали, используя соотношение: $SL = (TL - 1.1431)/1.1327$ (Gaygusuz et al., 2006).

Для сопоставимости с результатами исследования выреза Азово-Донского бассейна (Болдырев и др., 2022) приняты те же критерии выделения экологических форм. Определяющим для формы М-1 является присутствие производителей в возрасте от 5 лет $SL > 44$ см и массой > 1.5 кг как в опорном водоёме, так и на путях миграции. У М-2 производители держатся только в районе нереста, на путях миграции преобладают рыбы в возрасте 4–4+ $SL 37–44$ см, массой 0.9–1.5 кг, а в опорном водоёме присутствуют только неполовозрелые особи в возрасте ≤ 4 года. У формы РР на одном участке реки присутствуют все размерно-возрастные группы выреза.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Бассейн р. Южный Буг и Днепровско-Бугский лиман. Судя по остеологическим материалам, полученным при раскопках поселений правобережья Бугского и низовьев Днепровского лиманов, выруб был одним из обычных видов в этих водоёмах в период VII в. до н. э.–III в. н. э. (Яниш, Каминская, 2008; Яниш, 2009). Кости, по которым восстановлен размер рыб (8 экз.), принадлежали крупным особям $SL 43–70$ (в среднем 55) см (Житенёва, 1967; Яниш, Антипина, 2013). Многочисленным он был и в низовьях южного Буга. Имеются сведения, что вырез являлся основой промысла в реке в районе Бугских порогов в первой половине XIX в. (Журнал ..., 1846). В первой трети прошлого века объём добычи его в лимане и южном Буге достигал 200 т (1926 г.). В нижнем течении реки вырез отмечался на 250-километровом участке (рис. 1) (Павлов, 1964). Его основные нерестилища располагались на расстоянии 130–180 км от устья (Сироватська, 1933). Возможно, судя по находкам его костей в ходе археологических изысканий на объекте XVI в. в верхнем течении (~650 км от

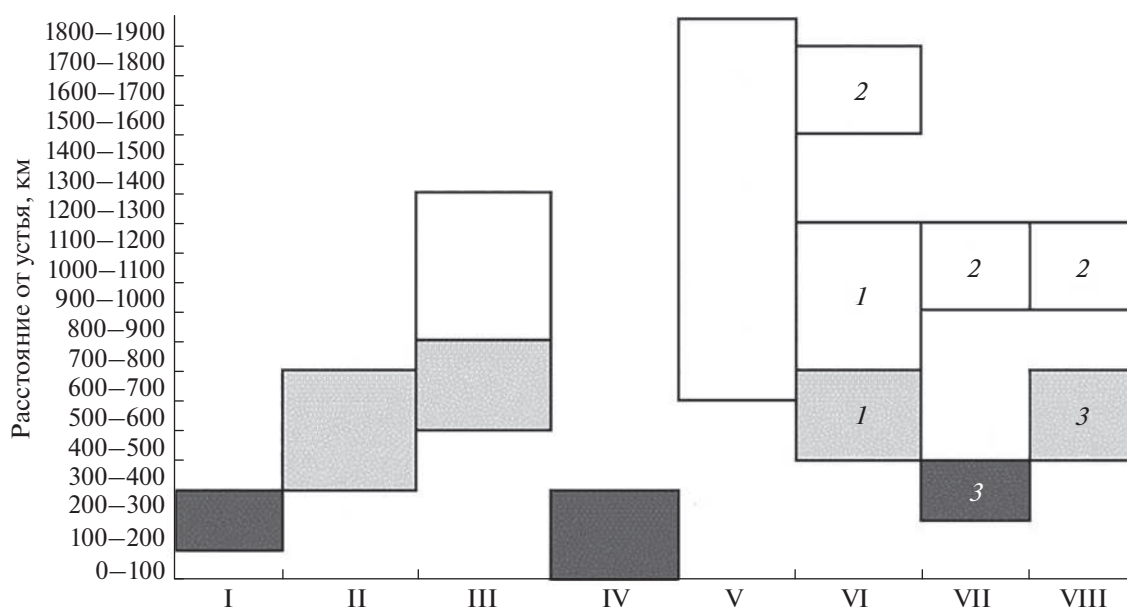


Рис. 1. Примерная локализация нерестилищ мигрантных форм М-1 (■), М-2 (▣) и нагульно-нерестовых участков речной резидентной формы (□) вырезуба *Rutilus frisii* относительно опорных водоёмов в разных речных системах в период ~ 5 тыс. лет назад—начало XX века: I – р. Южный Буг и Бугский лиман, начало XX в., II – р. Днестр и Днестровский лиман, ~ 3 тыс. лет до н. э., III – то же, начало XX в., IV – р. Днестр и Днестровское водохранилище, начало XXI в., V – р. Днепр и Днепровский лиман, XIX–начало XX вв., VI – р. Дон и Азовское море, XIX–начало XX вв., VII – р. Дон и Цимлянское водохранилище, конец XX в., VIII – то же, начало XXI в.; 1 – р. Северский Донец, 2 – реки Быстрая Сосна, Красивая Меча и смежный участок Дона, 3 – р. Медведица.

устья) (Ковальчук, 2015), раньше этот вид встречался в реке значительно выше, но не исключена вероятность завоза его как объекта торговли с низовьев.

Для бугского вырезуба были характерны все основные черты формы М-1. По наблюдениям в 1920-е гг., ход в низовье реки имел три пика (Сироватська, 1933). Половозрелые особи начинали подниматься в Южный Буг из лимана со второй половины августа, ход продолжался до начала ноября и прекращался с ледоставом. Весной он возобновлялся из-под льда в марте. Пик приходился на вскрытие реки. В апреле ход начинал ослабевать. В мае вместе с производителями в Южный Буг заходили и неполовозрелые особи. Во второй половине мая ход последних усиливался, а производителей заметно снижался. С конца весны и в июне происходил скат отнерестившихся вырезубов; неполовозрелые особи к началу лета также скатывались из низовьев реки в лиман. Осенью половые продукты производителей находились на III стадии зрелости, в марте–апреле – IV, в мае – IV–V. Основу осеннего хода составляли половозрелые 5–6-летки, весеннего – 6–7-годовики, в мае–июне – неполовозрелые 4-годовики. Масса производителей варьировала в пределах 1.3–4.1, осенью – в среднем 2.6, весной – 2.8 кг. Основная часть молоди скатывалась осенью в лиман сеголетками (Смирнова, Трушинская, 1964). Из притоков вырезуб отмечался только в низовьях р. Синюха. Сеголетки, собранные в августе 1925–1927 гг. в этой реке и в

порожистой части южного Буга, имели SL 4–9 см (Мовчан, Смирнов, 1981). По темпу роста бугский вырезуб близок к цимлянскому (рис. 2) (Болдырев и др., 2022).

Зарегулирование реки в 1927 г. у ст-цы Александровка отрезало основные нерестилища, находившиеся в её порожистой части. В новых условиях эффективность естественного воспроизводства критически упала: в 1960-е гг. в нижнем бьефе отмечались только единичные особи, в верхнем он исчез ещё раньше (Смирнова, Трушинская, 1964). В последние годы вырезуба перестали указывать и для всего Днепровско-Бугского лимана (Мовчан, Романь, 2014).

Бассейн р. Днепр. Вырезуб издревле был широко распространён в бассейне Днепра (рис. 3). На некоторых его притоках при раскопках городищ V в. до н. э.–XVI в. н. э. отмечались фрагменты скелета этого вида (Лебедев, 1960; Горбаненко, Каравайко, 2012; Зубей, 2013, 2015, 2016). Доля их среди остеологического материала рыб везде не превышала 1–2%. Единичные кости, по которым удалось определить возраст рыб, принадлежали исключительно крупным взрослым особям 5–9 лет.

В XVIII–начале XX вв. вырезуб отмечался в таких днепровских притоках как Псёл, Сула, Рось, Десна (и её приток Сейм), Припять (Горынь, Стырь, Ясельда), Сож (Ипуть, Беседь, Проня (Бася), Остёр, Вихра), Березина (Свислочь) и

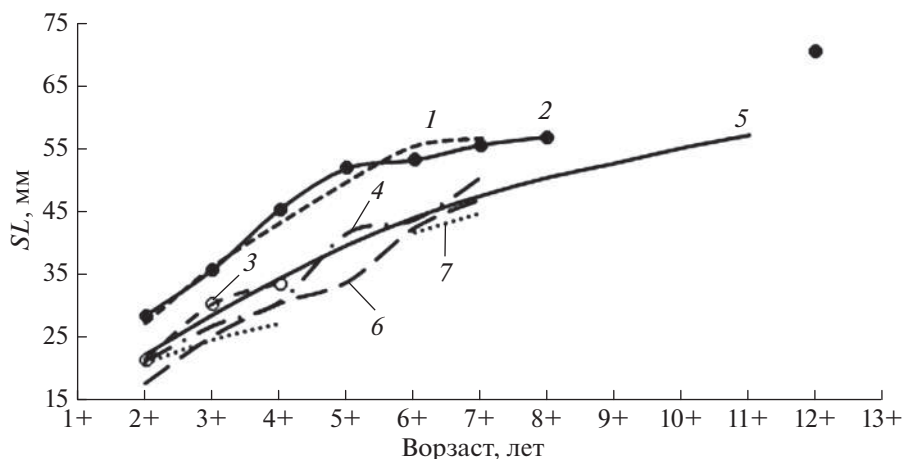


Рис. 2. Темп роста (SL) вырезуба *Rutilus frisii* в разных водоёмах: 1 – р. Южный Буг и Бугский лиман (Сироватська, 1933), 2 – Цимлянское водохранилище и р. Медведица (бассейн р. Дон) (Болдырев и др., 2022), 3 – оз. Изник (бассейн Мраморного моря) (Aspirnar, 2005), 4 – оз. Мондзе (Mondsee) (бассейн р. Дунай) (Schmall, Ratschan, 2010), 5 – оз. Кимзе (Chiemsee) (бассейн р. Дунай) (Schmall, Ratschan, 2010), 6 – Днепровское водохранилище (Худий и др., 2008), 7 – верхнее течение р. Днестр (Опалатенко, 1978).

Друть (Маркович, 1798; Кесслер, 1856; Белинг, 1914; Великохатко, 1929); ближайший из них (Псёл) впадает в Днепр в 717 км от устья. Во всех притоках, кроме р. Стырь, вырезуб считался малочисленным (Кесслер, 1856), но в русловой части Днепра был ещё более редок (Опыт ..., 1883). Немногочисленные упоминания размеров рыб чаще содержат сведения о крупных особях массой 1.7–4.0 и до 6.5–8.0 кг (Белинг, 1914; Воронцов, 1930). Максимальная зарегистрированная масса вырезуба – 8 кг (Kottelat, Freyhof, 2007). Ширина расселения вырезуба в приточной системе и указание на встречаемость его молоди в отдельных реках (Великохатко, 1931) свидетельствуют о присутствии формы РР в Днепровском бассейне.

Давно вырезуб был известен и в низовье Днепра. Доля костных остатков этого вида в палеоихтиологическом материале (~2 тыс. костей 12 видов) из Белозёрского поселения (IV в. до н. э.) (Яниш, Былкова, 2013), расположенного в 18 км от современного устья, довольно значительна – 7%. Кости принадлежали рыбам SL 27–69 (41) см, их средняя масса составляет ~ 1.2 кг. Это даёт основание предположить существование тогда здесь М-1 формы.

В начале прошлого века уловы вырезуба в низовье Днепра были значительно меньше, чем в Южном Буге (Сироватська, 1933). В русловой части выше дельты до порогов, расположенных в 300–400 км от устья, и ещё дальше до Киева он считался редким видом (Егерман, 1926). Основную массу вырезуба в реке вылавливали в низовье дельты. Какие-либо фактические сведения о местах его нереста или присутствии молоди первых лет жизни в нижнем течении в литературе отсутству-

ют. В районе Днепровских порогов встречались одиночные особи вырезуба массой 1.2–2.0 кг (Сыроватский, Гудимович, 1927). Ещё выше у Киева Кесслер (1856) тоже отмечал только относительно крупных рыб.

Исследование динамики уловов этого вида в дельте и смежном участке лимана выявило два максимума (Сыроватский, 1929). Большой осенний пик приходился на ноябрь, незначительный весенний – на март. Преобладали небольшие рыбы: средняя масса особей в период осеннего хода в реке составляла всего 1.4 кг, а в смежном участке Днепровского лимана – 1.0 кг. Важно, что почти все рыбы были неполовозрелыми. С конца апреля отмечался подход из лимана в предустьевое пространство Днепра не крупных особей SL 20–30 см массой ~ 0.2–0.5 кг. С мая по август вырезуб в низовье реки почти не встречался. Данные по темпу роста отсутствуют, но, по-видимому, он в силу одинаковых условий нагула в Днепровско-Бугском лимане должен быть близок к бугскому вырезубу.

Из всего этого следует, что осенние миграции молоди вырезуба были направлены из лимана, являющегося в тёплое время года местом её нагула, в опреснённую дельту и низовья реки (Смирнова, 1957), где складывался благоприятный кислородный режим, и их следует рассматривать как зимовальные. Основу мигрантов составляли четырёхлетки (3+). После зимовки они скатывались в лиман, т. е. ранней весной в низовье дельты отмечались не поднимающиеся в реку (Сыроватский, 1929; Берг, 1949), а скатывающиеся из неё особи. Дальше они перемещались в Бугский лиман, расстояние до которого от устья Днепра всего 30 км, и, созрев, на следующий год нерестились на



Рис. 3. Распространение выреза *Rutilus frisii* (●) в XIX—начале XX вв. в бассейнах рек Днестр (I), Южный Буг (II) и Днепр (III); плотины: 1 – Дубоссарская, 2 – Днестровская, 3 – Александровская, 4 – Каховская, 5 – Днепровская; (---) – границы бассейнов. Масштаб: 100 км.

порожистой части Южного Буга. По-видимому, какая-то часть особей выреза в Днепре поднималась к порогам и форсировала их, пополняя группировки РР-формы в его притоках. Возможно, очень незначительная часть рыб задерживалась в нижнем течении реки и, созрев, нерестилась, но точно, что больших масштабов это явление не имело. По каким-то причинам массового нереста выреза на Днепровских порогах, в отличие от Бугских, не происходило. Таким обра-

зом, численность выреза в Днепровско-Бугском лимане и низовьях Днепра определялась исключительно условиями воспроизводства в Южном Буге.

Осенние перемещения молоди выреза в дельте Днепра и его предустьевом пространстве по срокам соответствуют зимовальным миграциям неполовозрелых особей форм М-1 и М-2 в смежном с верхней частью Цимлянского водохранилища участке Дона (Болдырев и др., 2022). Отсутствие майских

возвратных миграций молоди, подобных таковым в бассейнах рек Дон и Южный Буг, когда неполовозрелые особи сопровождают на незначительное расстояние производителей в период нерестового хода, подтверждает отсутствие мигрантных форм вырезуба в нижнем течении Днепра.

Зарегулирование Днепра в нижнем и среднем течении, начавшееся в 1920-х гг., довольно быстро привело к исчезновению вырезуба как в русловой его части, так и в приточной системе (Жуков, 2002; Мовчан, Романь, 2014). В Днепропетровском водохранилище, образованном в результате зарегулирования реки в 1927–1932 гг. Днепровской плотиной в нижней части Днепровских порогов, вырезуб перестал встречаться уже к 1940-му г. (Мельников, 1955). В результате перекрытия Днепра в 1955 г. ещё ниже Каховской плотиной уже в 1960-х гг. вырезуб в низовьях реки отмечался лишь единично (Залуми, 1970).

Бассейн р. Днестр и Днестровский лиман. Кесслер (1856) считал, что в Днестре вырезуб многочисленнее, чем в Днепре. В конце XIX–начале XX вв. этот вид отмечался почти на всём протяжении руслового участка реки и в отдельных его притоках (Верещица, Ломница, Быстрица-Солотвинская, Быстрица-Надворнянская, Ворона, Збруч, Жванчик, Смогрич и Ущица). Позже указывался для рек Серет и Гнилая Липа (Мовчан, Смирнов, 1981; Мовчан и др., 2003; Худий, 2018). В большинстве притоков встречался только в самых низовьях (рис. 3). В наиболее крупных, таких как Збруч, отмечался в десятках километров от устья (Балабай, 1952). В первой половине XX века в верхнем и среднем течении Днестра вырезуб был более многочисленным, чем в низовьях (Сластененко, 1930; Ярошенко, 1957). На этих участках реки он характеризовался одновременным присутствием молоди разного возраста и производителей $SL < 53$ см (Опалатенко, 1978) (масса ~ 2.0–2.5 кг). Это даёт основание считать вырезуба здесь РР-формой.

На нижнем участке Днестра и в лимане вырезуб до зарегулирования был редок (Егерман, 1924; Ярошенко, 1957; Замбриборщ, 1965) и характеризовался преобладанием некрупных особей массой до 1 кг. Присутствие этих рыб здесь объясняется либо их скатом сверху, либо существованием малочисленной формы М-2. В первые годы после возведения в 350 км от устья Дубоссарской плотины (начало 1950-х гг.) в её нижнем бьефе в мае–июне отмечали в небольшом количестве особей вырезуба SL 31–46 см массой 0.6–1.2 кг (Владимиров, Батыр, 1966). К 1980-м гг. вырезуб ниже плотины считался исчезнувшим (Полищук и др., 1990). Указание на его присутствие в 2010-е гг. на этом участке реки, возможно, обусловлено скатом из Дубоссарского водохранилища, где в последние годы наблю-

дается рост численности этого вида (Bulat et al., 2019).

В 1980-е гг. в результате перекрытия реки плотиной в 678 км от устья образовалось Днестровское водохранилище. Улучшение условий нагула и зимовки вырезуба в этом водоёме по сравнению с рекой и сохранившийся доступ производителей к нерестилищам верхнего течения послужили причиной роста его численности. В водохранилище встречаются особи всех возрастных групп со второго года жизни (Худий и др., 2008; Худий, 2018). Отмечается несколько усиления хода крупных половозрелых особей вырезуба массой до 4 кг из водохранилища в реку: осенний приходится на конец сентября–начало ноября, весенний, по одним данным, на конец февраля–начало марта (Скільський и др., 2007), по другим – конец марта–апрель (Худий, 2008). После нереста производители скатываются в водохранилище. Чаще встречается в верховьях водоёма и смежном 50-километровом участке реки между городами Хотин и Залещики. Все эти факты свидетельствуют о том, что в водохранилище сформировалась М-1-форма вырезуба.

Темп роста формы РР вырезуба в верхнем участке Днестра до зарегулирования (Опалатенко, 1978) и формы М-1 в Днестровском водохранилище (Худий и др., 2008) близок и существенно ниже, чем формы М-1 Южного Буга (Сироватська, 1933) и форм М-1 и М-2 Цимлянского водохранилища (рис. 2). Это обусловлено, очевидно, более богатой кормовой базой Днепровско-Бугского лимана и Цимлянского водохранилища по сравнению с русловой частью Днестра и Днестровским водохранилищем.

Сопоставление расстояний между разными опорными водоёмами, куда скатываются сеголетки и происходит нагул молоди возрастом 1–4 года, и местами нереста форм М-1 и М-2 вырезуба подтверждает, что каждой из них соответствует определённый диапазон протяжённости миграционных путей (рис. 1). Так, у М-1 он варьирует от нескольких десятков до примерно 300 км, а у М-2 – 300–700 км. Ещё на большем удалении в условиях незарегулированных низовий рек формируются формы РР при наличии определённых условий.

Данные о наличии костных остатков вырезуба из раскопок культурного слоя позднеголоценовых поселений на Днестре отсутствуют. Находки костей этого вида из нижнего и среднего течения реки (Бибикина, 1963; Житенёва, 1969; Цепкин, 1970, 1995; Шпет, 1972) известны из палеоихтиологического материала более раннего периода — 8–4 тыс. лет назад. Доля костных останков вырезуба в них выше (5–97%), чем в раскопках поселений голоценового периода в его ареале, и все они принадлежат исключительно крупным экземплярам SL 40–75 см. Следовательно, численность этого ви-

да на рассматриваемом участке реки была тогда очень высокой. По некоторым оценкам (Иноземцев и др., 2014), 5.0–4.5 тыс. лет назад наблюдалось максимальное в последние 18–17 тысячелетий поднятие уровня Чёрного моря, в результате чего вершина Днестровского лимана находилась примерно на 200 км выше современной. По-видимому, это временное сокращение расстояния между местами нагула в лимане и участком реки в границах Подольской возвышенности, где, в отличие от низовий, преобладают каменистые грунты (Ярошенко, 1957), являющиеся продуктивными нерестилищами для литофилов, послужило причиной формирования какой-то массовой мигрантной формы вырезуба. Причём, скорее, формы М-2 или сочетания двух, так как, с одной стороны, участок Днестра, на котором в рассматриваемый период (Цепкин, 1995) в большом количестве добывали вырезуба, был удалён от лимана примерно на расстояние 300–700 км (рис. 1), а с другой — при относительной примитивности способов добычи рыбы в те времена легче обосновать его большую долю в промысле, когда производители круглый год держатся на этом участке реки, а не поднимаются сюда только в период нереста. Последующая регрессия моря, повлекшая за собой критическое удлинение путей миграции, постепенно привела к угасанию этой формы. В то же время условия обитания вырезуба в верхнем и среднем течении Днестра оказались приемлемы для формирования здесь его РР-формы.

Бассейн р. Дунай. В нижней и средней части Дуная в настоящее время вырезуб не встречается. Единично он отмечался в приэстуарном участке (Bănărescu, 1964). В верхнем течении реки и в нескольких субальпийских озёрах обитает *R. meidingeri*, морфологически близкий к *R. frisii*. Недавнее исследование (Kotlik et al., 2008), включающее мультигенный филогеографический анализ нескольких популяций *R. frisii* и *R. kutum* в Понто-Каспийском бассейне и *R. meidingeri* из оз. Мондзе, выявило принадлежность последней к *R. frisii*. Находки и молекулярно-генетические исследования костных останков вырезуба из культурного слоя поселений эпох мезолита и неолита (11.5–7.9 тыс. лет назад) в среднем течении Дуная (Živaljević et al., 2017) выявили существование, по крайней мере до среднего голоцена, на этом участке предположительно анадромных рыб этого вида. Это дало основание рассматривать его во всём Дунайском бассейне на тот период как единую генетическую общность, имеющую связь с другими черноморскими популяциями.

В настоящее время вырезуб в Дунае достигает *SL* 60 см, массы 2.4 кг и возраста 15 лет. Половозрелым становится в возрасте 4 года. Из озёр весной на нерест поднимается в небольшие притоки. Протяжённость миграций составляет от нескольких сот метров до 30 км. После нереста скаты-

вается обратно. Сеголетки, по-видимому, задерживаются в реках до осени, после чего мигрируют в опорный водоём (Kottelat, Freyhof, 2007; Schmall, Ratschan, 2010). Эти биологические особенности соответствуют форме М-1. Линейный рост близок к днестровскому и ниже, чем у цимлянского и бугского вырезуба (рис. 2).

Черноморские реки Болгарии, Кавказа и восточной части Малой Азии. В прошлом столетии вырезуб отмечался в примерно двух десятках рек Болгарии (Карпеткова, Живков, 2000), Кавказа (Барач, 1941; Крыжановский, Троицкий, 1954; Олейников, 1961; Эланидзе, 1983) и Малой Азии (Kotlik et al., 2008). К настоящему времени в результате усиления негативного антропогенного воздействия в большинстве из них он исчез (Лужняк, 2003; Решетников, Пашков, 2009; Red Data Book ..., 2011; Ninua et al., 2013). Условия обитания вырезуба в них по сравнению с крупными реками Азово-Черноморского бассейна (Днестр, Южный Буг, Днепр и Дон) сильно отличаются из-за небольших размеров водотоков и прямого соединения их с морем. Протяжённость большинства этих рек не превышает нескольких десятков километров. Отсутствие в низовьях обширных солоноватых зон исключает возможность существования в этих водотоках каких-либо экологических групп вырезуба, кроме РР. Популяции этого вида в каждой реке, по-видимому, характеризуются высокой степенью изоляции. Предполагается, что единственной возможностью взаимообмена между представителями пресноводной ихтиофауны является их случайный занос в периоды выпадения большого количества осадков, когда вдоль береговой полосы формируются обширные непрерывные опреснённые зоны (Туниев, Акатов, 2009). Сведения о регулярной встречаемости вырезуба на черноморском шельфе в условиях морской солёности отсутствуют (Замбриборщ, 1965; Плотников, Пашков, 2001; Пашков, Решетников, 2017). Известна поимка лишь 1 экз. в море у кавказского побережья примерно в 30 км от низовьев р. Риони — ближайшего водотока, откуда известен вырезуб (Берг, 1912).

Небольшие размеры кавказских рек, где отмечался этот вид, и связанные с этим ограниченность жизненного пространства и кормовых ресурсов, видимо, стали причиной формирования в них популяций, состоящих из раносозревающих особей мелкого размера. Самые крупные известные экземпляры достигают *SL* 24 см массой ~ 0.3 кг (Берг, 1912) и 18 см массой ~ 0.1 кг (Эланидзе, 1983). В ходе обследования кавказских рек в последние годы отмечали только особей значительно меньшей длины (по личным сообщениям: А.Н. Пашкова, В.А. Лужняка — Азово-Черноморский филиал ВНИРО; С.И. Решетникова — Кубанский государственный университет). Сведения о темпе роста и размерно-возрастных параметрах полового созревания вырезуба в этих водотоках отсутствуют.

Схожая картина наблюдается и в болгарских реках. Вырезуб в них становится половозрелым уже в возрасте 2–4 года, масса самых крупных особей не превышают 1.5 кг.

Озёра Теркос (бассейн Чёрного моря) и Изник (бассейн Мраморного моря). Данные по биологии вырезуба в турецких озёрах очень ограничены. Известно, что он характеризуется небольшими размерами и коротким возрастным рядом. В оз. Изник достигает *SL* 41 см, массы 1.2 кг и возраста 4 лет (Acipinar, 2005), в оз. Теркос – *SL* 40 см (Tarkan et al., 2006). На нерест, по-видимому, как форма М-1, мигрирует в притоки (Kottelat, Freyhof, 2007). По темпу линейного роста вырезуб из оз. Изник близок к днестровскому и озёрному дунайскому (рис. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бассейнах Чёрного и Мраморного морей вырезубу свойственны ЖС, аналогичные выявленным у данного вида в Азово-Донском бассейне.

Форма М-1, характеризующаяся растянутым с осени по весну нерестовым ходом, обитавшая до начала прошлого века в низовьях Южного Буга и в Днепроовско-Бугском лимане, сформировалась после зарегулирования Днестра и Дона в Днестровском и Цимлянском водохранилищах. В последнем существовала по 1990-е гг. Максимальная протяжённость миграционных путей в этих локальностях между нерестилищами и опорными водоёмами, в которые скатывается молодь, составляет ~ 300 км. Своеобразные формы М-1 обитают в некоторых крупных озёрах Дуная, Малой Азии и Балканского п-ова. Из них производители поднимаются на нерест в небольшие притоки только в весенний период. Протяжённость миграции незначительная (до 30 км).

Форма М-2, по-видимому, существовала до начала XX века в Днестровском лимане и низовьях Днестра, а в настоящее время обитает только в Азово-Донском районе и Цимлянском водохранилище. Расстояние между опорными водоёмами и местами нереста в этих локальностях составляет ~300–700 км.

Формы РР вырезуба в прошлом имели широкое распространение в русловой части Днестра, а также в крупных притоках Дона и особенно Днепра, ширина которых на значительной протяжённости составляет не менее 20–30 м, а расход воды в низовьях – >25–30 м³/с. Характерной их чертой, особенно в последних двух реках, было постоянное пополнение особями от мигрантных форм, обитавших в низовьях этих водотоков и в смежных распреснённых участках морей. Днестровская форма была значительно более массовой, чем донские и днепровские, что, видимо, определялось лучшими условиями воспроизвод-

ства. К настоящему времени в Днепроовском бассейне вырезуб полностью исчез.

Не связанные с мигрантными формы РР обитают в некоторых небольших черноморских реках Болгарии, Кавказа и в восточной части Малой Азии. В силу прямого впадения этих водотоков в море популяции вырезуба в них характеризуются высокой степенью изоляции и уязвимости. Небольшая протяжённость, маловодность и малокормность рек обуславливают низкий темп роста и мелкие размеры обитающих в них рыб. Сохранился вырезуб, по-видимому, в этих реках как в рефугиумах после последнего осолонения Чёрного моря, произошедшего 9–7 тыс. лет назад. В позднем плейстоцене (40–9 тыс. лет назад), когда в Черноморской котловине существовали водоёмы с солёностью 0–5‰ (Богуцкая и др., 2013), вырезуб в них, по-видимому, был довольно многочислен. Об этом можно судить по массовым находкам костей этого вида из позднепалеолитических стоянок человека на крымских реках. Судя по небольшой протяжённости этих водотоков и крупным размерам вырезуба в палеоихтиологическом материале (*SL* 35–45 см (Tichij, 1929); *SL* 39–58 (50) см (Лебедев, 1960)), в то время он существовал в них как форма М-1, похожая на ту, что обитала до недавнего времени в Северном Приазовье. Особи разного возраста формы М-1 нагуливались на распреснённой акватории Сурожского и затем Новозёвскийского озёр, а производители на нерест заходили в реки только в весенний период.

Самым высоким темпом роста, длинным возрастным рядом, поздним половым созреванием и относительно большой численностью в ареале характеризуются цимлянская и исчезнувшая бугская формы М-1. Эти биологические особенности формируются в условиях сравнительной близости к опорным водоёмам продуктивных нерестилищ и хорошей обеспеченности пищей Днепроовско-Бугского лимана и Цимлянского водохранилища. Самыми тугорослыми и мелкоразмерными, по-видимому, являются формы РР кавказских рек.

Вариации ЖС вырезуба определяются конкретными условиями окружающей среды. Их разнообразие, по-видимому, является, с одной стороны, отражением сложной геологической истории Понто-Каспия и изменчивых условий формирования его фауны (Kotlik et al., 2008), с другой – высокой экологической пластичности вида. До начала XX века оно способствовало распространению вырезуба на значительной территории через заселение водоёмов с различными гидроморфологическим и гидрохимическими параметрами. Лабильность ЖС подтверждается примерами трансформации одних форм в другие (М-1 в М-2 (Цимлянское водохранилище), РР в М-1 (Днепр – Днестровское водохранилище), М-2 в РР (нижний Дон – межплотинный участок нижнедонских гидроузлов).

В результате ряда причин ареал вида к настоящему времени существенно сократился, но благодаря описанным биологическим особенностям с появлением крупных водохранилищ в результате зарегулирования Дона и Днестра численность вырезаба в их бассейнах в последние десятилетия возросла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балабай П.П.* 1952. До вивчення іхтіофауни басейну Верхнього Дністра // Наук. зап. Природ. муз. Ін-ту агробіол. АН УРСР. Т. 2. С. 3–26.
- Барач Г.П.* 1941. Рыбы пресных вод // Фауна Грузии. Т. 1. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 287 с.
- Белинг Д.Е.* 1914. Очерки по ихтиофауне Днепра // Тр. Днепр. биост. № 1. С. 53–110.
- Берг Л.С.* 1912. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы. Т. 3. Вып. 1. СПб.: Тип. Императ. АН, 336 с.
- Берг Л.С.* 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 467–925.
- Бибикова В.И.* 1963. Из истории голоценовой фауны позвоночных в Восточной Европе // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 1. Киев: Изд-во АН УССР. С. 119–146.
- Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М. и др.* 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 543 с.
- Болдырев В.С., Вехов Д.А., Хоружая В.В. и др.* 2021. Ихтиофауна Цимлянского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 36–45.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221010057>
- Болдырев В.С., Вехов Д.А., Вунхло Е.В.* 2022. Особенности биологии вырезаба *Rutilus frisii* Цимлянского водохранилища и разнообразие его жизненных стратегий в Донском бассейне // Там же. Т. 62. № 1. С. 88–99.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222010015>
- Великохатко Ф.Д.* 1929. Білоцерківщина. Риби Білоцерківщини. Т. 2. Вып. 3. Біла Церква: Білоцерк. краев. т-во, 35 с.
- Великохатко Ф.Д.* 1931. Новые данные о распространении и биологии вырезаба, *Rutilus frisii* Nordmann // Изв. Ленинград. НИИ ихтиол. Т. 12. Вып. 1. С. 270–272.
- Владимиров М.З., Батыр А.К.* 1966. Поведение и численность рыб в нерестовый период ниже плотины Дубоссарской ГЭС // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 2. С. 314–318.
- Воронцов В.М.* 1930. Материалы по ихтиофауне Днепровского бассейна. Рыбы и рыболовство верховьев р. Днепра // Тр. О-ва изуч. природы Смоленского края. Т. 5. Вып. 2. С. 138–148.
- Горбаненко С.А., Каравайко Д.В.* 2012. Рыболовный промысел населения юхновской культуры // Revista Arheologică. V. VII. № 1–2. С. 37–49.
- Демченко Н.А.* 2009. Динаміка іхтіофауни річок північно-західного Приазов'я у ХХ ст. // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. Вып. 50. С. 72–84.
- Дирипаско О.А.* 2002. Анализ состава ихтиофауны малых рек Северного Приазовья в связи с геоморфологическими особенностями их бассейнов // Гидробиол. журн. Т. 38. № 3. С. 52–58.
- Егерман Ф.* 1924. О рыбах Кучурганского лимана // Бюл. Всеукр. гос. Черн.-Азов. науч.-промысл. опыт. ст. № 12. С. 11–21.
- Егерман Ф.* 1926. Рыболовство по Днепру в районе порог Вильный–р. Ингулец в летнюю пору 1925 г. // Там же. № 17–18. С. 29–57.
- Житенёва Л.Д.* 1967. Промысловые рыбы и рыболовство в древней Ольвии (VII–VI вв. до н.э.–III в. н.э.) // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 1. С. 101–102.
- Житенёва Л.Д.* 1969. Рыбы поселения Маяки (конец III тысячелетия до н.э.) // Там же. Т. XLVIII. Вып. 1. С. 93–98.
- Жуков П.И.* 2002. Общая характеристика ихтиофауны водоемов Беларуси // Вопр. рыб. хоз-ва Беларуси. Вып. 18. С. 28–36.
- Журнал Министерства внутренних дел. 1846. Ч. 13. СПб.: Тип. М-ва внутр. дел, 482 с.
- Залуми С.Г.* 1970. Современный состав и некоторые закономерности формирования ихтиофауны низовьев Днепра в условиях зарегулирования и сокращения речного стока // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 5. С. 779–789.
- Замбрибориц Ф.С.* 1965. Рыбы низовьев рек и приморских водоемов северо-западной части Черного моря и условия их существования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Одесса: ОГУ, 46 с.
- Зубей А.В.* 2013. Видовой состав и размерно-возрастная характеристика рыб субфоссиальной коллекции археологического памятника Туров-2004 // Вуспі НАН Беларусі. Сер. біол. наук. № 3. С. 78–84.
- Зубей А.В.* 2015. Видовой состав и возрастная характеристика рыб субфоссиальной коллекции археологического памятника Гомель-1988 детинец (р. Сож, бассейн р. Днепр) // Там же. № 3. С. 61–66.
- Зубей А.В.* 2016. Видовой состав и возрастная характеристика рыб субфоссиальной коллекции археологического памятника Струга-поселение (р. Горынь, бассейн р. Днепр) // Там же. № 2. С. 27–34.
- Иноземцев Ю.И., Ступина Л.В., Тюленева Н.В. и др.* 2014. Палеогеография северо-западного шельфа Черного моря в голоцене // Вісник ОНУ. Сер. географ. геол. науки. Т. 19. Вып. 1. С. 43–53.
- Караетикова М.С., Живков М.Т.* 2000. Рыбные в България. София: Гей-Либрис, 208 с.
- Кесслер К.Ф.* 1856. Естественная история губерний Киевского учебного округа. Вып. VI. Рыбы. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 98 с.
- Ковальчук А.Н.* 2015. Карповые рыбы (Cyprinidae) позднего миоцена юга Украины. Сумы: Университетская книга, 156 с.
- Крыжановский С.Г., Троицкий С.К.* 1954. Материалы об ихтиофауне рек Черноморского побережья // Вопр. ихтиологии. Вып. 2. С. 144–150.
- Лебедев В.Д.* 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 404 с.
- Лошаков А.С.* 1963. Ихтиофауна рек Берды и Обиточной // Вопр. ихтиологии. Т. 3. № 2. С. 235–242.
- Лужняк В.А.* 2003. Ихтиофауна рек и лиманов Черноморского побережья России // Там же. Т. 43. № 4. С. 457–463.
- Маркович Я.М.* 1798. Записки о Малороссии, ее жителях и произведениях. Ч. 1. СПб.: При Губ. правлении, 98 с.

- Мельников Г.Б. 1955. Состав ихтиофауны и пути рыбохозяйственного освоения озера Ленина и малых водохранилищ Украины // Вопр. ихтиологии. Вып. 3. С. 32–49.
- Мовчан Ю.В., Романь А.М. 2014. Сучасний склад іхтіофауни басейну Середнього Дніпра (фауністичний огляд) // Збір. праць Зоол. муз. Вип. 45. С. 25–45.
- Мовчан Ю.В., Смірнов А.І. 1981. Фауна України. Т. 8. Риби. Вип. 2. Коропові. Ч. 1. Київ: Наук. думка, 425 с.
- Мовчан Ю.В., Манило Л.Г., Смирнов А.И., Щербуха А.Я. 2003. Каталог коллекций зоологического музея ННПМ НАН Украины. Круглоротые и рыбы. Киев: Изд-во Зоомуз. ННПМ НАНУ, 241 с.
- Мышкин А.В. 2020. Рыбоводно-биологические особенности разведения вырезуба (*Rutilus frisii frisii* Nordmann, 1840) в условиях аквакультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 19 с.
- Олейников Н.С. 1961. Материалы по биологии рыб кавказских рек Черноморского побережья // Тр. Новороссийск. биост. Вып. 3. С. 97–120.
- Опалатенко Л.К. 1978. О морфологии и экологии вырезуба (*Rutilus frisii*) (Pisces, Cyprinidae) Верхнего Днестра // Вестн. зоол. № 4. С. 83–85.
- Опыт описания Могилевской губернии. 1883. Кн. 2 / Под ред. Дембовецкого А.С. Могилев: Тип. Губерн. правл., 1000 с.
- Павлов П.И. 1964. Современное состояние запасов промысловых рыб нижнего Днестра и Днепро-Бугского лимана и их охрана. Киев: Изд-во Ин-та гидробиол. АН УССР, 298 с.
- Пашков А.Н., Решетников С.И. 2017. Случай поимки рыбка *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) (Pisces: Cypriniformes, Cyprinidae) в прибрежной зоне Чёрного моря у берегов Кавказа // Уч. зап. ПетрГУ. № 4 (165). С. 90–94.
- Плотников Г.К., Пашков А.Н. 2001. Ихтиофауна Чёрного моря у побережья северо-западного Кавказа // Матер. XIV Межреспубл. науч.-практ. конф. “Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий”. Краснодар: Изд-во КубГУ. С. 124–128.
- Подушка С.Б. 2000. О целесообразности организации воспроизводства вырезуба на азовских рыбоводных предприятиях // Вопр. рыболовства. Т. 1. № 2–3. Ч. 2. С. 90.
- Полищук В.С., Замбриборщ Ф.С., Тимченко В.М. и др. 1990. Лиманы Северного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 201 с.
- Решетников С.И., Пашков А.Н. 2009. Экосистемы малых рек Черноморского побережья северо-западного Кавказа. Краснодар: Биотех-Юг, 152 с.
- Самотеева В.В., Олисов В.Н. 2012. Результаты искусственного воспроизводства вырезуба в Волгоградской области // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж: Изд-во Воронеж. ЦНТИ. С. 181–185.
- Сироватська Н.І. 1933. Вирозуб *Rutilus frisii* (Nordmann) // Праці Українск. філії Озів.-Чорном. інстит. морс. рибн. господ. Т. 7. Вип. 1. Харків: Видавництво нарком. УРСР, 80 с.
- Скільський І.В., Хлус Л.М., Череватов В.Ф. и др. 2007. Червона книга Буковини. Тваринний світ. Т. 2. Ч. 1. Чернівці: ДрукАрт, 260 с.
- Сластененко Ю.П. 1930. Матеріяли до іхтіофауни р. Дністра та його головніших допливів // Записки Кам'янець-Подільської науково-дослідчої катедри. Т. 1. С. 45–70.
- Смирнова Е.Н. 1957. Морфо-экологические особенности развития вырезуба *Rutilus frisii* (Nordm.) // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 20. С. 95–120.
- Смирнова Е.Н., Трушинская М.Б. 1964. Основные задачи по восстановлению и увеличению численности запасов вырезуба // Изв. ГосНИОРХ. Т. 57. С. 69–76.
- Сыроватский И.Я. 1929. Рыболовство дельты реки Днестра // Тр. Гос. ихтиол. опыт. ст. Т. 4. Вып. 2. 247 с.
- Сыроватский И.Я., Гудимович П.К. 1927. Рыболовство в районе Днепровских порогов // Тр. Гос. ихтиол. опыт. ст. Т. 3. Вып. 1. С. 109–178.
- Туниев С.Б., Акатов В.В. 2009. Длина и видовое богатство рыб горных рек Черноморского побережья Кавказа (на примере Сочинского Причерноморья) // Экол. вестн. Сев. Кавказа. Т. 5. № 3. С. 37–45.
- Худий О.І. 2018. Поширення “червонокнижних” видів риб в басейнах Дністра, Пруту та Сирету в межах західного регіону України // Матер. 4-го видання Червоної книги України. Тваринний світ. Вип. 7. Т. 2. Київ. С. 339–346.
- Худий О.І., Худа Л.В., Цанок О.Л. 2008. Характеристика ростових процесів вирезуба *Rutilus frisii* (Nordmann) в умовах Дністровського водосховища // Доповіді НАН України. № 7. С. 175–178.
- Худий А.И. 2008. К вопросу о распространении и численности туводной популяции вырезуба в системе Днестр-Днепровское водохранилища // Матер. Междунар. конф. “Управление бассейном трансграничной реки Днестр и водная рамочная директива Европейского Союза”. Кишинёв: Eco-Tiras. С. 160–162.
- Цепкин Е.А. 1970. К истории ихтиофауны Днестра // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. № 3. С. 127–132.
- Цепкин Е.А. 1995. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 3–17.
- Шпет П.И. 1972. Остатки сазана (карпа) в поселениях древнего человека на Украине // Вестн. зоол. № 5. С. 84–85.
- Эланидзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 318 с.
- Яниш Е.Ю. 2009. Ихтиофауна низовий Южного Буга и Днепро-Бугского лимана в IV в. до н. э.–III в. н. э. на основании анализа остеологических материалов, полученных в ходе археологических раскопок // Матер. Всерос. совещания “200 лет отечественной палеонтологии”. Москва. С. 142–143.
- Яниш Е.Ю., Антипина Е.Е. 2013. Промысловые рыбы древней Ольвии (I–III вв. до н. э.) и ее окрестностей // Зоол. журн. Т. 92. № 9. С. 1190–1200. <https://doi.org/10.7868/S0044513413090195>
- Яниш Е.Ю., Былкова В.П. 2013. Анализ остеологического материала из археологического памятника Белозерское поселение (IV до н.э.) // Матер. III Всерос. научн. конф. “Динамика современных экосистем в голоцене”. Казань: Отечество. С. 354–357.
- Яниш Е.Ю., Каминская Н.В. 2008. Ихтиофауна низовий Южного Буга в I–III вв. н. э. // Биоразнообразие: про-

- блемы и перспективы сохранения. Ч. II. Пенза: Изд-во ПГПУ. С. 177–178.
- Ярошенко М. Ф. 1957. Гидрофауна Днестра. М.: Изд-во АН СССР, 172 с.
- Acipinar H. 2005. İznik Gölü'nde Yaşayan Levkit Balığı (*Rutilus frisii* Nordmann, 1840) Populasyonu Üzerine Bir Araştırma. Yüksek Lisans Tezi, İstanbul Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, İstanbul, 36 p.
- Bănărescu P. 1964. Fauna Republicii Populare Române, Pisces—Osteichthyes. V. 13. Bucureşti: Acad. R. P. Române, 959 p.
- Bulat Dm., Bulat Dn., Zubkov E. 2019. Rare fish species in The Republic of Moldova // Proc. Int. Sci. Pract. Conf. “Modern technologies of propagation and restocking of native fish species”. Mukachevo. P. 16–19.
- Gaygusuz Ö., Gürsoy Ç., Özuluğ M. et al. 2006. Conversions of total, fork and standard length measurements based on 42 marine and freshwater fish species (from Turkish waters) // Turkish J. Fish. Aquat. Sciences. V. 6. P. 79–84.
- Kotlik P., Markova S., Choleva L. et al. 2008. Divergence with gene flow between Ponto–Caspian refugia in an anadromous cyprinid *Rutilus frisii* revealed by multiple gene phylogeography // Mol. Ecol. V. 17. P. 1076–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03638.x>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Ninua N., Japoshvili B., Bochorishvili V. 2013. Fishes of Georgia. Tbilisi: Tsigni-ERI, 180 p.
- Red Data Book of the Republic of Bulgaria. 2011. V. 2. Animals / Eds. Golemski V. et al. Sofia: Bulg. Acad. Sci.; Min. Environ. Water Bulg., 386 p.
- Schmall B., Ratschan C. 2010. Artinformation perlfisch *Rutilus meidingeri* (Heckel 1851) // Digitaler Fischartenatlas von Deutschland und Österreich. Eine ichthyologische Informations- und Kommunikationsplattform. Gesellschaft für Ichthyologie / Eds. Brunken H. et al. (www.fischartenatlas.de. Version 8/2020).
- Tarkan A.S., Gaygusuz Ö., Acipinar H. et al. 2006. Length–weight relationship of fishes from the Marmara region (NW-Turkey) // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 4. P. 271–273. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00711.x>
- Tichij M. 1929. Fische aus dem Paläolithikum um der Krim // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 1. С. 43–48.
- Živaljević I., Popović D., Snoj A. et al. 2017. Ancient DNA analysis of cyprinid remains from the Mesolithic–Neolithic Danube Gorges reveals an extirpated fish species *Rutilus frisii* (Nordmann, 1840) // J. Archaeol. Sci. V. 79. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2017.01.002>

УДК 597.08

ДАЮТ ЛИ РАЗЛИЧНЫЕ МОДЕЛИ ОБРАТНОГО РАСЧЁТА ДЛИНЫ АНАЛОГИЧНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ? КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД ДЛЯ *ALBURNOIDES TABARESTANENSIS* (LEUCISCIDAE)[#]

© 2022 г. М. Сейфали¹, Р. Садеги^{2, 3}, Х. Р. Эсмаэили^{2, *}

¹Университет Аль-Захра, Тегеран, Иран

²Университет Шираз, Шираз, Иран

³Исламский университет Азад, Буруджерд, Иран

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

Поступила в редакцию 22.06.2021 г.

После доработки 05.10.2021 г.

Принята к публикации 06.10.2021 г.

Модели обратного расчёта являются важными инструментами в программах исследования и управления рыболовством и используются для изучения длины и параметров роста по костным структурам рыб. Мы оценили и сравнили четыре модели обратного расчёта, включая прямо пропорциональный метод, метод Фрейзера–Ли, масштабно-пропорциональный метод и метод пропорций тела у *Alburnoides tabarestanensis* (Leuciscidae), чтобы оценить эффективность моделей и определить, дают ли указанные методы аналогичные результаты. Были обнаружены линейные зависимости между длиной тела и радиусом чешуи *A. tabarestanensis*. Результаты продемонстрировали значительные различия между разными моделями для возрастов 1 и 2 лет и отсутствие существенных различий для старших возрастных классов (3–5 лет). Это указывает на то, что любой из четырёх опробованных методов может быть использован для рыб старших возрастов. Обратные расчёты значений длины, оценённые прямо пропорциональным методом, оказались меньше в сравнении с таковыми, полученными другими методами, а те, которые были оценены методом Фрейзера–Ли и методом пропорций тела, были больше, чем рассчитанные другими методами для всех возрастных групп.

Ключевые слова: чешуя, определение возраста, прямо пропорциональный метод, метод Фрейзера–Ли, масштабно-пропорциональный метод, метод пропорций тела.

DOI: 10.31857/S0042875222030195

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.553.2.574.3.575.174

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ – ЕДИНИЦЫ ЗАПАСА КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2022 г. Л. А. Животовский^{1, 2, *}, Г. А. Рубцова¹, А. М. Каев³, М. В. Шитова¹,
Б. П. Смирнов², Т. Г. Точилина², К. И. Афанасьев^{1, 2}

¹Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

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

³Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: levazh@gmail.com

Поступила в редакцию 04.10.2021 г.

После доработки 08.11.2021 г.

Принята к публикации 15.11.2021 г.

У кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), нерестящейся в реках о-вов Итуруп и Кунашир, верифицировано шесть экогеографических единиц на основе зоогеографического районирования – биологических особенностей группировок, выделяемых исходя из физико-географических районов их нереста и определённых экологических форм (экотипов), и генетических различий между ними. Это – озёрная кета оз. Сопочное, речная кета бассейнов рек Рейдовая и Курилка (о. Итуруп), речная и озёрная кета о-ва Кунашир. В качестве особой (шестой экогеографической единицы) выделена речная кета р. Рыбачья (о. Итуруп), подлежащая охране из-за её генетической уникальности. Выделенные экогеографические единицы верифицировали путём оценки их дифференциации по микросателлитным ДНК-маркерам. Дополнительно на о-ве Итуруп, по всей вероятности, следует выделить в качестве отдельных экогеографических единиц кету бассейна р. Куйбышевка, водоёмов севернее перешейка Ветровое и водоёмов южной части острова; однако слабая генетическая изученность не позволяет надёжно верифицировать их. Все перечисленные экогеографические единицы вместе могут рассматриваться как базовые единицы запаса кеты южных Курильских островов. Озёрный экотип южных Курильских о-вов как уникальная форма кеты Дальнего Востока подлежит охране и предосторожному подходу при рыболовных и рыбоводных мероприятиях.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, экогеографическая единица, ДНК-маркеры, популяционная структура, единица запаса, о. Итуруп, о. Кунашир.

DOI: 10.31857/S0042875222030249

Чтобы эффективно управлять природными биологическими ресурсами, следует выделять единицы запаса соответственно в популяционно-биологической и генетической структуре вида. Для конкретного вида существуют границы, определяемые физико-географической гетерогенностью ареала, разнообразием геобиоценозов и его биологическими особенностями: сроком и местом размножения, поведением, миграционными обменами и др. В частности, одной из границ нерестовых группировок тихоокеанских лососей и других лососёвых рыб дальневосточного региона, у которых критический период онтогенеза или вся жизнь проходят в реках и озёрах, может служить биота пресноводных бассейнов, формирующая среду обитания этих группировок. Согласно ихтиологическому районированию Дальнего Востока по Черешневу (1998), выделен

Курильский район (Приморская биогеографическая провинция), включающий южнокурильские о-ва Итуруп и Кунашир. Уникальность этих островов ещё и в том, что по распределению пресноводных рыб граница между Голарктической и Амурской переходными областями проходит по прол. Фриза, между о-вами Уруп и Итуруп (Берг, 1949). Итуруп и Кунашир – самые крупные по площади острова Большой Курильской гряды с наибольшим ландшафтным разнообразием (Ганзей, 2010), что обуславливает их большее биоразнообразие.

Одним из важных видов лососёвых рыб является кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792). На южных Курильских о-вах, как и на всём Дальнем Востоке, кета является в настоящее время основ-

ным объектом пастбищного лососеводства России (Глубоковский и др., 2010; Леман и др., 2015). В частности, на о-ве Итуруп с лососёвых рыбо-разводных заводов (ЛРЗ) в начале 2000-х выпускали не более 25 млн мальков кеты, в конце 2000-х — уже ~120 млн, а в 2020 г. — ~300 млн (Каев и др., 2021; Klovach et al., 2021). Кета — второй по численности вид тихоокеанских лососей после горбуши *O. gorbuscha* (Walbaum, 1792). В азиатской части ареала она нагуливается в северных районах Тихого океана и заходит на нерест в реки азиатского и американского побережий (Urawa et al., 2018). В пределах российского Дальнего Востока выделяют от шести до семи основных региональных нерестовых группировок этого вида (Карпенко, Рассадников, 2004), в том числе южнокурильскую кету. Она образует один из пяти крупных генетических кластеров кеты Дальнего Востока, выделяемых по ДНК-маркерам (Животовский и др., 2010). Важной особенностью кеты, как и других тихоокеанских лососей, является наличие у неё различных экологических форм. В частности, кета о-вов Итуруп и Кунашир характеризуется наличием речной и озёрной форм, определяемых по месту нереста (Иванков, 1984, 1985; Каев, 2003).

Таким образом, кета является значительно подразделённым видом. Опираясь на экологические и генетические данные, можно попытаться выделить в достаточно чётких географических границах независимые популяционные группировки, чтобы результат можно было применить в практической работе. Цель нашего исследования — используя эколого-географические и генетические данные, выделить популяционные группировки кеты южных Курильских о-вов для рационального использования её запасов.

Для кеты, как и для любых других видов, важно установить единицы запаса, которые позволят, учитывая популяционную структуру вида и требования к эффективности воспроизводства как заводской, так и дикой кеты, определить биологически оправданные соотношения норм вылова, регуляцию воспроизводства вида и ограничения на перевозки оплодотворённой икры между ЛРЗ. Последнее тем более актуально, поскольку нередко бессистемные перевозки искусственно воспроизводимых видов лососей, в том числе кеты. Так, по данным Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства, деятельность двух имеющихся на сегодня ЛРЗ на о-ве Кунашир осуществляется за счёт перевозок икры кеты, собранной в реках о-ва Итуруп и даже о-ва Сахалин — т.е. осуществляется интродукция “чужого” речного экотипа кеты, в том числе и в озёрно-речную систему на о-ве Кунашир (оз. Лагунное), где нерестится кета озёрного экотипа.

Для выделения единиц запаса мы воспользуемся концепцией экогеографических единиц (ЭГЕ)

(Zhivotovsky et al., 2015b; Животовский, 2016а). Каждая ЭГЕ определяется как группа географически близких популяций, обитающих в сходных условиях, между которыми возможен обмен генами, но значительно изолированная от других таких единиц, что можно тестировать с помощью ДНК-маркеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Согласно концепции ЭГЕ, процедура их выделения состоит из двух этапов (Zhivotovsky et al., 2015b; Животовский, 2016а, 2021). На первом этапе следует предварительно разбить ареал вида на географические “провинции” по характеристикам местообитаний, затем подразделить их, учитывая биологию исследуемого вида (миграционные, репродуктивные и другие характеристики). В частности, для кеты южных Курильских о-вов важно учитывать наличие речного и озёрного экотипов, различающихся не только фенотипически и экологически (Иванков, 1984, 1985; Каев, 2003), но и по параметрам динамики стад (Каев, Ромасенко, 2010, 2017). Такое, композитное, подразделение (с одновременным учётом экологии и географии вида) и образует ЭГЕ. Каждая ЭГЕ может включать несколько популяций (водоёмов). На втором этапе выделенные ЭГЕ проверяют на генетическую близость или отдалённость друг от друга, имея множественные выборки особей из популяций каждой ЭГЕ.

Физико-географическое районирование островов

По ландшафтной классификации Кунашир и Итуруп (рис. 1а) разделяются физико-географической границей, проходящей по проливу Екатерины (Ганзей, 2010). Остров Кунашир относят к Южно-Курильскому физико-географическому округу (Мартыненко, Бочарников, 2008; Ганзей, 2010) и делят его на два физико-географических района (Мартыненко, Бочарников, 2008), обозначенных на рис. 1б как **A** и **B**. Остров Итуруп также делят на два физико-географических района (Ганзей, 2010) — **C** и **D** (рис. 1в) — по перешейку Ветровому, на месте которого в среднем плейстоцене был широкий пролив (Богатов, 2002). Район **C** относят, как и о. Кунашир, к Южно-Курильскому округу; однако район **D** относят к Урупско-Чирповскому физико-географическому округу (Мартыненко, Бочарников, 2008; Ганзей, 2010). Среди прочих различий граница между районами **C** и **D** является северной границей обитания сахалинского тайменя *Parahucho perryi* Brevoort, 1856 на о-ве Итуруп (собственные наблюдения), и нигде севернее на Курильских о-вах этот вид никем отмечен не был. В районе **C** можно выделить три крупных подрайона по бассейновому принципу: бассейны

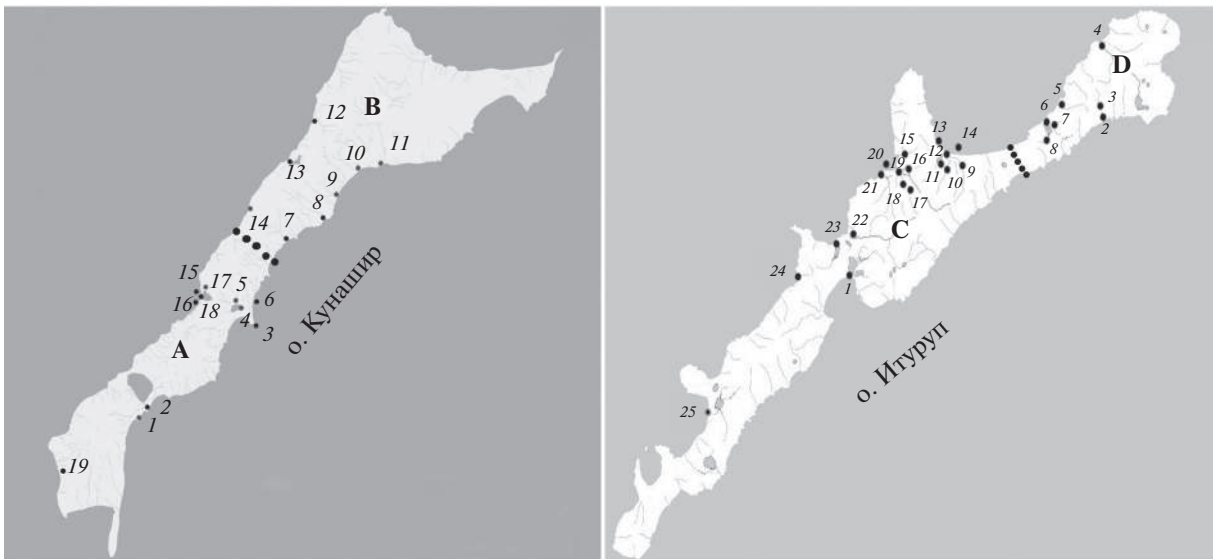
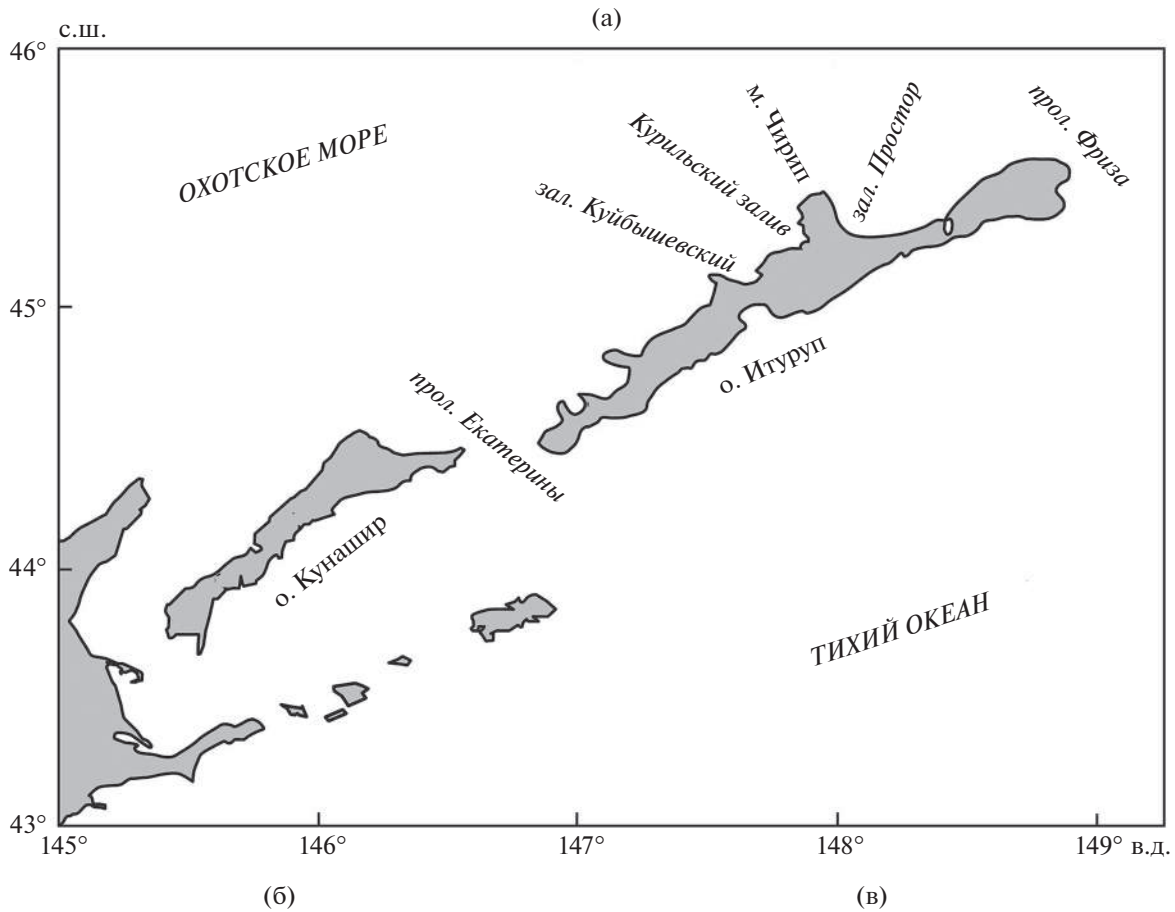


Рис. 1. Район исследований (а) и география выборок кеты *Oncorhynchus keta* на о-вах Кунашир (б) и Итуруп (в): (••••) – линия, разделяющая острова на физико-географические районы (А, В, С, D). Остров Кунашир: 1 – р. Андреевка, 2 – р. Серноводка, 3 – м. Южно-Курильский (ставной невод), 4 – оз. Серебряное, 5 – оз. Кетовое нерестилище (соединено протокой с руч. Треугольный), 6 – район скалы Палец (ставной невод), 7 – р. Илюшина, 8 – р. Филатова, 9 – р. Мостовая, 10 – р. Саратовская, 11 – р. Тятина, 12 – р. Северянка, 13 – оз. Валентины, 14 – р. Тропинка, 15 – б. Первухина (ставной невод), 16 – район оз. Алигер (ставной невод), 17 – р. Первухина, 18 – оз. Лагунное, 19 – руч. Быстрый. Остров Итуруп: 1 – оз. Благодатное, 2 – руч. Цирк, 3 – руч. Болотный, 4 – р. Славная, 5 – руч. Скальный, 6 – оз. Сопочное, 7 – руч. Порожистый, 8 – руч. Глубокий, 9 – ЛРЗ “Рейдовый”, 10 – р. Аргунь, 11 – оз. Рейдовое, 12 – устье р. Рейдовая, 13 – б. Оля, 14 – зал. Простор (ставной невод), 15 – р. Подошеска, 16 – оз. Лебедино, 17 – ЛРЗ “Курильский”, 18 – р. Курильская, 19 – устье р. Курилка, 20 – зал. Курильский (ставной невод), 21 – устье р. Рыбачья, 22 – устье р. Куйбышевка, 23 – протока оз. Куйбышевское, 24 – устье р. Осенняя, 25 – устье р. Тихая. Названия водоёмов приведены в соответствии с “Атласом...” (1993).

рек Рейдовая (зал. Простор), Курилка (Курильский залив) и Куйбышевка (Куйбышевский залив). Водосборный бассейн реки — это целостная единица в структуре ландшафта: он задаёт гидрологический режим территории, бассейны стока определяют особенности температурного режима и другие характеристики водоёмов (Мартыненко, Бочарников, 2008; Корытный, 2017), в том числе важные для воспроизводства молоди тихоокеанских лососей и других речных гидробионтов. Поэтому водоразделы между крупными озёрно-речными системами являются естественными границами экосистем и составляющих их популяций гидробионтов, а стало быть, и ЭГЕ.

Популяционные выборки кеты

Все исследованные места взятия выборок кеты указаны на рис. 1б, 1в. Из многих мест выборки брали многократно — в течение сезона или в разные годы. В основном это были производители из нерестового водоёма (из реки или озера), однако часть выборок представлена молодью (в тексте статьи это особо оговаривается для заострения внимания); несколько выборок производителей взяты из прибрежных неводов. В каждой выборке было по несколько десятков особей (30–50 экз.); лишь в редких случаях объёмы выборок были меньшими. В озёрно-речных системах брали выборки как из озера, так и из его притоков: оз. Лагунное и р. Первухина (о. Кунашир) и оз. Сопочное с впадающими в него ручьями Порожистый и Глубокий (о. Итуруп). Выборками из бассейнов рек Курилка и Рейдовая (о. Итуруп) были охвачены основное русло, притоки и пункты сбора икры на ЛРЗ. Биологический материал представлял собой небольшой кусочек плавника (от производителей) или хвостовую часть малька; в полевых условиях биологические образцы сохраняли в индивидуальных пробирках с 96%-ным этанолом. На о-ве Кунашир были взяты 36 выборок кеты (1363 экз.) из 19 водоёмов (при анализе материала выборку кеты из оз. Валентины подразделяли на две подвыборки — зрелых и незрелых производителей), на о-ве Итуруп — 122 выборки (5618 экз.) из 25 водоёмов за 13 лет исследований (2004–2016). Одна выборка была взята из промышленных уловов в притоке оз. Сопочное и разбита по морфометрии на две подвыборки: озёрного и речного фенотипов.

Популяционно-генетическая статистика

Для оценки генетической подразделённости кеты и верификации её ЭГЕ взятые биологические образцы генотипировали по десяти микросателлитным маркерам (*Ssa197*, *Ssa20–19*, *Ogo2*, *Oke3*, *Oke11*, *One103*, *One109*, *Ots3*, *Oki1–1* и *Oki1–2*) согласно методике Афанасьева с соавторами (2011).

Статистические показатели θ_S и θ_P популяционной дифференциации определяли согласно руководству Вейра (Weir, 1996) с использованием программы GDA (Lewis, Zaykin, 2001). θ_S характеризует двухфакторную иерархическую классификацию и оценивает средние различия между множественными выборками из двух (или более) сравниваемых популяционных группировок, в то время как θ_P оценивает тотальные различия между сравниваемыми группировками (как если бы все выборки в каждой группировке слили в одну). Всегда $\theta_P < \theta_S$. В случае однофакторной классификации θ_S оценивает только различия между наборами выборок (популяций) из отдельной популяционной группировки. Основным генетическим критерием выделения популяционных группировок как отдельных ЭГЕ служат большие значения статистик θ_S между этими группировками и малые различия между популяциями внутри них (Животовский, 2019, 2021). Значимость отклонений в генетическом равновесии по совокупности выборок и локусов тестировали по Бенджамини и Хохбергу (Benjamini, Hochberg, 1995); отклонения были обнаружены в связи с наличием нуль-аллелей в локусе *Oke3*. Однако ранее было показано, что это мало влияет на оценки генетической дифференциации суммарно по всем исследованным локусам (Zivotovsky et al., 2015a). Для графического представления и выделения генетически близких групп выборок мы вычисляли собственные векторы (главные оси) корреляционной матрицы попарных генетических различий (Животовский и др., 2010) с дальнейшим вращением методом Varimax и с использованием компьютерного пакета SPSS (George, Mallery, 2005). В результате выявляли группы выборок, близких по профилю их расстояний до остальных выборок, что чётче, чем просто генетические различия, указывает на общность выборок одной группы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Глобальная генетическая подразделённость южнокурильской кеты

Значительная генетическая подразделённость кеты южных Курильских о-вов наблюдается между о-вами Итуруп и Кунашир: их однозначно разделяет первая главная координата (рис. 2). Высокий процент (59.4) нагрузки на неё говорит о большой подразделённости нерестовых группировок кеты этих двух островов. Средние генетические различия между кунаширскими и итурупскими выборками — $\theta_S = 0.023$ с 95%-ным доверительным интервалом (CI) 0.017–0.028, а среднее тотальное различие между кетой двух островов — $\theta_P = 0.013$ (CI 0.007–0.019).

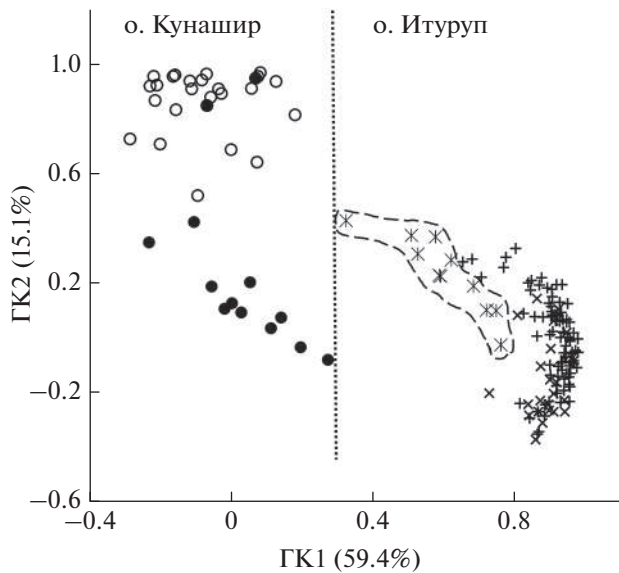


Рис. 2. Генетическая подразделённость выборок кеты *Oncorhynchus keta* из водоёмов о-вов Кунашир и Итуруп: (●) — линия, разделяющая выборки кеты из водоёмов островов; (●), (○) — выборки из районов соответственно **A** (юго-западная часть о-ва Кунашир) и **B** (северо-восточная часть) (см. далее рис. 3); (+), (×) — выборки из районов соответственно **C** (юго-западная часть о-ва Итуруп) и **D** (северо-восточная часть), за исключением кеты из р. Рыбацкая на о-ве Итуруп (*), их группа очерчена штриховой линией. Здесь и на рис. 3–5 в скобках приведены проценты нагрузки на главные координаты (ГК 1, 2).

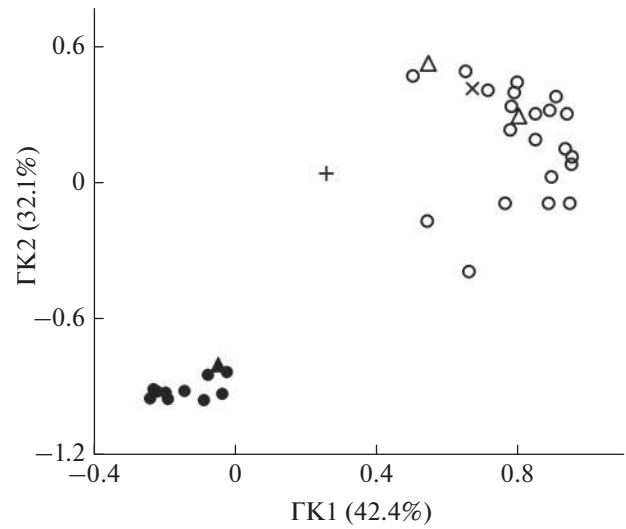


Рис. 3. Генетические кластеры выборок речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* на о. Кунашир: (●), (○) — выборки из популяций соответственно озёрной и речной форм (некоторые точки налегают друг на друга и их трудно различить); (△) — речная форма из реки Андреевка и руч. Быстрый в районе **A** (см. рис. 1б); (▲) — молодь кеты из р. Первухина, впадающей в оз. Лагунное; (+), (×) — предположительно рыбы соответственно озёрной и речной форм, выделенные по степени половой зрелости в выборке из оз. Валентины (район **B**).

Кета о-ва Кунашир заметно подразделяется на два генетических кластера, отвечающих районам **A** и **B** (рис. 2). Лишь две выборки из района **A** попадают в генетический кластер района **B** (см. далее рис. 3 и соответствующий текст). Средние генетические различия между всеми парами выборок из этих кластеров — $\theta_S = 0.024$ (CI 0.014–0.040), а средняя тотальная дистанция между этими кластерами — $\theta_P = 0.018$ (CI 0.007–0.034).

Кета о-ва Итуруп также генетически подразделена, наиболее значительно выделяется популяция р. Рыбацкая, впадающей в зал. Курильский (рис. 2). Множественные выборки с 2004 по 2013 гг. указывают на временную устойчивость генетического кластера кеты р. Рыбацкая по отношению к генетическому кластеру всех остальных выборок этого вида на о-ве Итуруп. Средние генетические различия между всеми парами выборок из этих двух кластеров $\theta_S = 0.017$ (CI 0.013–0.023), а средняя тотальная генетическая дистанция между ними $\theta_P = 0.010$ (CI 0.007–0.015).

Речная и озёрная формы кеты о-ва Кунашир

На рис. 2 вторая главная координата разделяет кету районов **A** и **B** о-ва Кунашир (кстати, третья главная координата (не указано) также разделяет

эти районы, составляя вместе со второй главной координатой более 25% изменчивости). Единственным нарушением подразделённости кеты на этом острове по районам **A** и **B** являются выборки из р. Андреевка и руч. Быстрый из района **A**, оказавшиеся в кластере района **B**. Объясняется это тем, что в эти два водотока заходит кета только речного экотипа, а остальные выборки юго-западной части Кунашира (район **A**) представлены озёрным экотипом вида. Поэтому два генетических кластера кеты Кунашира отражают как физико-географическую подразделённость острова, так и преимущественную принадлежность разных экологических форм кеты к своим географическим районам. Иллюстрацией этого служит выборка кеты из бассейна оз. Валентины (район **B**), где нерестятся рыбы озёрного экотипа, а в его притоках — речного экотипа. Разделение рыб в этой выборке по степени зрелости половых продуктов предположительно на речную (более зрелые) и озёрную (менее зрелые) формы показало тенденцию смещения подвыборки зрелых рыб в сторону генетического кластера речного экотипа кеты (знак “+” на рис. 3). Неожиданным результатом оказалось лишь смещение в кластер озёрной формы (рис. 3) выборки молоди из р. Первухина, впадающей в оз. Лагунное (объяснение — ниже).

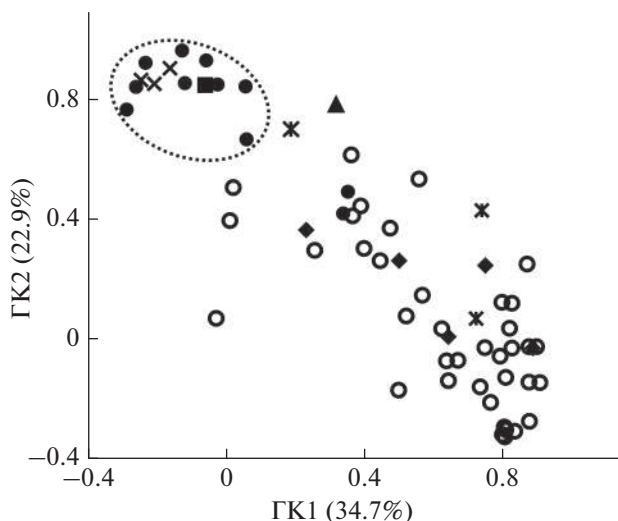


Рис. 4. Генетические кластеры выборок речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* в северной части о. Итуруп: (●) — выборки в разные годы особей озёрной формы из оз. Сопочное (см. рис. 1в: 6); (○) — выборки в разные годы особей речной формы из бассейна р. Рейдовая (район С, рис. 1в: 9–12); (×), (×) — выборки соответственно молоди и производителей кеты из притоков оз. Сопочное (рис. 1в: 7, 8); (■), (▲) — подвыборки особей соответственно озёрного и речного экотипов, взятых из промышленных уловов в протоке оз. Сопочное; (◆) — остальные выборки кеты из разных рек района D (см. рис. 1в); пунктирным овалом очерчены основные выборки озёрной кеты из оз. Сопочное.

Генетическая подразделённость кеты о-ва Итуруп

В физико-географическом районе D о-ва Итуруп мы подробно изучили озёрно-речную систему оз. Сопочное, где нерестятся обе формы кеты. Согласно ихтиологическим, экологическим (Иванков, 1984, 1985; Каев, 2003; Каев, Ромасенко, 2010) и генетическим (Каев и др., 2008; Животовский и др., 2009) данным по кете оз. Сопочное, речную и озёрную кету следует подразделять и рассматривать как отдельные репродуктивно независимые группировки. Действительно, наши многолетние данные (2004–2012) показали в целом устойчивые различия между озёрной формой из оз. Сопочное и географически близкими популяциями речной формы. А именно: выборки кеты, зашедшей в другие водоёмы того же физико-географического района D, где находится оз. Сопочное, оказались в одном генетическом кластере с кетой речного экотипа из бассейна р. Рейдовая, входящего в район С (рис. 4). Более того, даже выборки производителей из притоков оз. Сопочное (ручьи Порожистый и Глубокий), как и ожидалось, оказались в генетическом кластере кеты речного экотипа.

В то же время полученные данные по некоторым выборкам непосредственно из бассейна оз. Сопоч-

ное не соответствовали данной схеме. Так, вне основной части генетического кластера кеты озёрного экотипа (пунктирный овал на рис. 4) оказалась выборка взрослых рыб, отобранная в озере вблизи впадения руч. Глубокий. Напротив, все три выборки молоди из притоков оз. Сопочное попали в генетический кластер кеты озёрного экотипа (как и молодь из притока оз. Лагунное на о-ве Кунашир), в то время как одна выборка покатной молоди, отловленной в протоке озера, — в кластер кеты речного экотипа (объяснение см. ниже).

Генетические различия между озёрной и речной формами кеты на о-ве Итуруп меньше, чем соответствующие различия между этими формами на о-ве Кунашир. К примеру, средняя величина генетических различий (θ_S) между всеми парами выборок рыб озёрной формы из оз. Сопочное и речной формы из сравнительно близко расположенного бассейна р. Рейдовая составила 0.0086 (CI 0.0054–0.0124), а среднее тотальное различие (θ_P) между ними — 0.0051 (CI 0.0031–0.0076), что гораздо меньше, чем при аналогичном сопоставлении выборок кеты с о-ва Кунашир ($\theta_S = 0.024$, $\theta_P = 0.018$, см. выше).

В соответствии с указанным бассейновым принципом рассмотрим отдельно кету из бассейнов рек Рейдовая и Курилка, впадающих соответственно в заливы Простор и Курильский. Эти заливы разделены далеко выступающим в море пловом Чирип (рис. 1а). Судя по существенным различиям в некоторые годы в возрастном составе производителей кеты в этих заливах, связанным с дисбалансом динамики численности её подходов, маловероятно сколь-либо массовое взаимное перемещение рыб между этими заливами (Каев, 2003), что должно приводить к генетической дифференциации кеты этих двух речных бассейнов (Животовский и др., 2009). Анализ всех выборок кеты из бассейнов рек Рейдовая и Курилка показал, что они образуют два генетических кластера (рис. 5). Их небольшое наложение связано, скорее всего, с выборочным эффектом в большом наборе выборок, вследствие чего “облака” этих двух генетических кластеров размываются и оказываются прилегающими друг к другу. Генетические различия между кетой этих двух речных бассейнов небольшие, но статистически значимые, судя по средней величине различий между всеми парами выборок из этих двух кластеров ($\theta_S = 0.0069$, CI 0.0049–0.0094) и тотальными генетическими различиями между этими кластерами ($\theta_P = 0.0027$, CI 0.0013–0.0043). Несмотря на относительно малые генетические различия между стадами кеты речных бассейнов Рейдовая и Курилка, практически полное размежевание множественных выборок (рис. 5) указывает на временную (внутри- и межгодовую) устойчивость генетических разли-

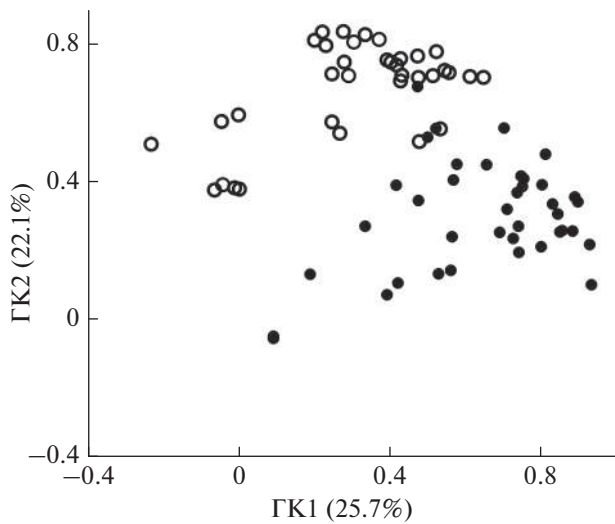


Рис. 5. Генетическая дифференциация выборок кеты *Oncorhynchus keta*: (●) – бассейн р. Рейдовая, (○) – бассейн р. Курилка.

чий между кетой этих двух речных бассейнов в период исследований (2004–2011 гг.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экогеографические единицы и единицы запаса

Ранее проведённое исследование кеты оз. Сопочное (о. Итуруп) позволило предположить, что рыбы речного и озёрного экотипов являются репродуктивно независимыми группировками этого вида (Каев и др., 2008; Животовский и др., 2009). Настоящее исследование подтверждает эту гипотезу для всей кеты южных Курильских о-вов. В связи с этим требует своего объяснения появление некоторых выборок, на первый взгляд, не соответствующих данной концепции. Например, поимка производителей кеты речного экотипа в оз. Сопочное вблизи устья руч. Глубокий. Можно полагать, что здесь произошёл отлов речной формы кеты, скопившейся перед заходом в ручей. Действительно, подобные скопления производителей кеты ежегодно (в 1970–1980-х гг.) отмечали в восточной части оз. Лебединое (бассейн р. Курилка), где значилось обширное нерестилище рыб озёрного экотипа. Однако при обследованиях здесь нерест производителей визуально не фиксировали, а при вскрытии группы площадок на песчаном дне, покрытым толстым слоем ила, не обнаружено ни одного нерестового гнезда, так что скопления кеты на данном участке озера формировались за счёт концентрации производителей перед заходом в приток (Каев, Ардавичус, 1984).

Очень интересным является обнаружение молоди кеты озёрной формы в притоках озёр Лагунное (о. Кунашир) и Сопочное (о. Итуруп).

Несмотря на изобилие в реках в апреле–июне гидробионтов, многие из которых являются основными кормовыми объектами мальков кеты (Жуйкова, 1981), часть молоди курильской кеты речного экотипа скатывается в море даже с неполностью резорбированным желточным мешком, переходя на активное внешнее питание в ранний морской период жизни. Для кеты озёрного экотипа, напротив, характерен длительный нагул молоди в пресных водах, где в её пище преобладают личинки и имаго насекомых (Insecta) – до 100% в период их массового вылета, после чего основная часть молоди в конце июня–начале июля скатывается в морские воды (Каев, Ромасенко, 2010). Не исключено, что часть мальков озёрного экотипа может заходить на какое-то время для откорма в притоки озёр, которые к тому же быстрее прогреваются с наступлением весны. Такие мальки легко облавливаются сачком на речных мелководных участках. Напротив, молодь кеты озёрного экотипа, скатывающаяся из оз. Сопочное при сравнительно крупных размерах тела, практически не облавливается мальковой ловушкой, избегая попадания в неё в условиях спокойного течения в верхней части протоки. Её удавалось отлавливать только в средней части протоки, характеризующейся вследствие большого уклона русла бурным течением, среди крупных валунов (Каев, 2003), что и могло сказаться на преимущественном представительстве особей речного экотипа в отловленной пробе покатников.

С учётом таких особенностей и согласно описанным выше географическим и экологическим принципам полученные результаты позволяют выделить и генетически верифицировать на о-вах Итуруп и Кунашир, входящих по классификации Черешнева (1998) в Курильский биогеографический район, следующие ЭГЕ кеты как сравнительно крупные нерестовые группировки этого вида: на о-ве Кунашир озёрная и речная формы, на о-ве Итуруп – речная форма отдельно в бассейнах рек Курилка и Рейдовая, озёрная форма в оз. Сопочное. Дополнительно на о-ве Итуруп мы выделяем шестую ЭГЕ – генетически уникальную кету р. Рыбацкая (рис. 2). ЭГЕ состоят из ряда популяций (субпопуляций) и генетически охарактеризованы нами по множественным выборкам, генетические дистанции между ними представлены в таблице. Генетическая верификация ЭГЕ основана на предложенном ранее критерии: большие генетические различия между популяциями разных ЭГЕ и малые генетические различия между популяциями внутри ЭГЕ (Животовский, 2019, 2021).

Помимо чётко верифицированных ЭГЕ, указанных в таблице, можно выделить ещё несколько ЭГЕ на о-ве Итуруп: кету северной части острова (район D помимо оз. Сопочного), рыб бассейна р. Куйбышевка и кету из других водоёмов

Генетические различия между верифицированными экогеографическими единицами кеты *Oncorhynchus keta* островов Кунашир и Итуруп

Остров, экотип, водоём	Кунашир		Итуруп			
	Речной экотип	Озёрный экотип	Р. Рейдовая	Р. Курилка	Оз. Сопочное	Р. Рыбацкая
Кунашир:						
– речной экотип	<i>0.0065</i>	0.0239	0.0210	0.0213	0.0278	0.0244
– озёрный экотип	0.0176	<i>0.0061</i>	0.0238	0.0268	0.0266	0.0398
Итуруп:						
– р. Рейдовая	0.0164	0.0198	<i>0.0037</i>	0.0069	0.0086	0.0151
– р. Курилка	0.0156	0.0218	0.0027	<i>0.0049</i>	0.0103	0.0138
– оз. Сопочное	0.0228	0.0225	0.0051	0.0061	<i>0.0026</i>	0.0185
– р. Рыбацкая	0.0192	0.0356	0.0116	0.0095	0.0159	<i>0.0027</i>

Примечание. В верхней правой части таблицы представлены средние различия (θ_S) между выборками разных экогеографических единиц, в нижней левой части – тотальное различие (θ_P) между ними; по диагонали (выделено курсивом) – средние различия между выборками в пределах каждой экогеографической единицы.

южной части острова. Однако небольшой набор выборок рассматриваемого вида из этих водоёмов не позволяет провести их надёжную генетическую верификацию. Тем не менее их нельзя игнорировать. Действительно, район **D** заметно отличается от района **C** по эколого-географическим характеристикам (см. выше), и мы вправе ожидать, что там нерестятся уникальные популяции кеты (в частности, в р. Славная). Более того, чтобы выявить это, необходимо изучить кету на соседнем о-ве Уруп, так как район **D** на о-ве Итуруп вместе с о-вом Уруп входят в единый физико-географический район Урупский (Ганзей, 2010). Что касается южной части Итурупа, то кета такого крупного в масштабах острова бассейна р. Куйбышевка несомненно претендует на роль отдельной ЭГЕ. Для подтверждения этого необходимо провести более детальное генетическое исследование кеты бассейна этой реки, а также неисследованных озёр южной части Итурупа: Куйбышевского, Благодатного и Доброго.

Как соотносятся между собой ЭГЕ и единица запаса? Под единицей запаса можно понимать популяцию, стадо, локальное стадо или другие группировки вида (Карпенко, 2013). С другой стороны, под ней может пониматься локальная популяция, являющаяся в том числе и единицей промысла (Иванков, Иванкова, 2020). Животовский (2016б) определил единицу запаса как отдельную ЭГЕ со своими географическими и экологическими границами, популяции которой объединены единым планом управления (воспроизводства, промысла, охраны). Выделение ЭГЕ в качестве кандидатов на роль единиц запаса может оказаться важным при разработке стратегии управления внутривидовыми группировками. Что важно: разными единицами запаса можно управлять независимо от других единиц запаса данного вида.

Из сказанного следует, в том числе, что перевозки рыбы из популяций-доноров других единиц запаса нарушают сложившуюся эколого-генетическую структуру популяции-реципиента. Для кеты южных Курильских о-вов это означает, в частности, крайнюю нежелательность (вплоть до полного запрета) перевозок оплодотворённой икры или иного генетического материала между заводскими или дикими популяциями разных островов, озёрными и речными популяциями даже в пределах острова, а также запрет осуществлять рыболовную, хозяйственную или иную деятельность, приводящую к перемешиванию озёрной и речной форм кеты. Перевозки могут осуществляться между водоёмами в пределах одной ЭГЕ, если это не затрагивает популяции другого экотипа в этих водоёмах.

Выделение ЭГЕ может оказаться важным также для разработки стратегии воспроизводства и охраны редких видов и популяций (Zhivotovsky et al., 2015b). В масштабах Дальнего Востока озёрная кета – редкая форма, отмеченная только на южных Курильских о-вах, поэтому её экологическая и генетическая уникальность должны требовать статуса, подлежащего охране. К такой же категории мы относим речную кету р. Рыбацкая (о. Итуруп).

В целом основным результатом нашей работы можно считать возможность показать на примере сложной структурированной южнокурильской кеты практически реализуемую способность выделения экогеографических единиц (ЭГЕ), на основе которых можно рационально управлять запасами вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0112-2019-0002 (подтема “Эколого-генетическая структура вида”). Финансирование работы поддержано грантом Российского научного фонда №19-16-00101.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны персоналу Сахалинрыбвода (г. Южно-Сахалинск), ЛРЗ “Рейдовый” и “Курильский” (о. Итуруп), заповедника “Курильский” (о. Кунашир), лаборатории генетических проблем идентификации ИОГен РАН, а также С.В. Сидоровой (СКТУ ФАР); В.Г. Самарскому, Г.С. Рудаковой, М.Ю. Кручинину (Сахалинрыбвод); Г.Н. Кулинскому (Южно-Курильская КНС Сахалинрыбвода); Л.К. Фёдоровой (Гидрострой); Д.В. Авдееву, Х.Ю. Киму (СахНИРО); А.И. Никифорову (МГИМО) и многим другим нашим друзьям и коллегам за помощь в сборе и анализе биологического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Сахалинской области. 1993. Южно-Сахалинск: ВКФ ДВО, 80 с.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др.* 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 39–47.
- Берг Л.С.* 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–925.
- Богатов В.В.* 2002. Биогеографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. С. 150–160.
- Ганзей К.С.* 2010. Ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 214 с.
- Глубоковский М.К., Павлов Д.С., Леман В.Н. и др.* 2010. Методические рекомендации по организации РХЗЗ на примере лососевых рыб Дальнего Востока России // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 98–122.
- Животовский Л.А.* 2016а. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. Т. 42. № 5. С. 323–333.
- Животовский Л.А.* 2016б. Провизорное районирование единиц запаса кеты Дальнего Востока России // Бюл. № 11. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 193–198.
- Животовский Л.А.* 2019. Экогеографические единицы и единицы запаса вида в пресноводных экосистемах (на примере кеты о. Сахалин) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ. С. 276–278.
- Животовский Л.А.* 2021. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Типография “Вертикаль”, 600 с.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др.* 2009. Генетические принципы экологической сертификации промысла тихоокеанских лососей // Бюл. № 4. реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 117–125.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др.* 2010. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России // Бюл. № 5. реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 53–63.
- Жуйкова Л.И.* 1981. Количественные данные о бентосе в реках Итурупа // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 60–62.
- Иванков В.Н.* 1984. Экотипы проходных рыб, роль экотипов в эволюции видов // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 5–9.
- Иванков В.Н.* 1985. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 85–91.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В.* 2020. Эколого-темпоральная дифференциация, единицы запаса и сохранение популяционного разнообразия анадромных рыб // Биология моря. Т. 46. № 2. С. 85–90.
- Каев А.М.* 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М., Ардавичус А.И.* 1984. Топография нерестилищ кеты южных Курильских островов. Сообщение 1. Нерестовые водоемы, связанные с зал. Курильский, остров Итуруп // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Сахалин. отд. Географ. о-ва СССР. С. 111–114.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.* 2010. Морфобиологические особенности речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 318–327.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.* 2017. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 124 с.
- Каев А.М., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. и др.* 2008. О генетической дифференциации кеты речного и озёрного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова) // Современное состояние водных биоресурсов. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 372–374.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А.* 2021. К вопросу об эффективности крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова) // Биология моря. Т. 47. № 6. С. 000–000.
- Карпенко В.И.* 2013. Оценка состояния запасов и управление промыслом тихоокеанских лососей на Камчатке. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ, 64 с.
- Карпенко В.И., Рассадников О.А.* 2004. Состояние запасов дальневосточных лососей (Salmonidae) в современный период (1972–2002) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 7. С. 14–26.
- Корытный Л.М.* 2017. Бассейновая концепция: от гидрологии к природопользованию // География и природ. ресурсы. № 2. С. 5–16. [https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-2\(5-16\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-2(5-16))
- Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г.* 2015. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 105–120.

- Мартыненко А.Б., Бочарников В.Н. 2008. Экологическое районирование Дальнего Востока // Изв. РАН. Сер. географ. № 2. С. 76–84.
- Черешнев И.А. 1998. Биogeография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing // J. R. Stat. Soc. Series B. Stat. Methodol. V. 57. P. 289–300.
- George D., Mallery P. 2005. SPSS for Windows step by step. Boston: Pearson, 386 p.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. GDA (Genetic data analysis): Computer program for the analysis of allelic data. Storrs: UConn. (<http://phylogeny.uconn.edu/software/>).
- Klovach N., Leman V., Gordeev I. 2021. The relative importance of enhancement to the production of salmon on Iturup Island (Kuril Islands, Russia) // Rev. Aquac. V. 13. P. 664–675.
<https://doi.org/10.1111/raq.12493>
- Urawa Sh., Beacham T.D., Fukuwaka M., Kaeriyama M. 2018. Ocean ecology of chum salmon // The ocean ecology of Pacific salmon and trout. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 161–317.
<https://doi.org/10.47886/9781934874455>
- Weir B.S. 1996. Genetic data analysis II: Methods for discrete population genetic data. Sunderland: Sinauer Assoc., 445 p.
- Zhivotovsky L.A., Kordicheva S.Yu., Shaikhaev E.G. et al. 2015a. Efficiency of the inbreeding coefficient f and other estimators in detecting null alleles, as revealed by empirical data of locus Oke3 across 65 populations of chum salmon, *Oncorhynchus keta* // J. Fish Biol. V. 86. № 1. P. 402–408.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12568>
- Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D. et al. 2015b. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // Conserv. Genet. V. 16. P. 431–441.
<https://doi.org/10.1007/s10592-014-0670-4>

КАЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЗАПАСА ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (CYPRINIDAE) УРАЛЬСКОГО СТАДА НА ОСНОВЕ МЕТОДА LB-SPR

© 2022 г. И. А. Сафаралиев¹ *, Н. Н. Попов²

¹Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – КаспНИРХ, Астрахань, Россия

²Специализированная научно-исследовательская и проектная компания – Казэкопроект,
Алма-Ата, Республика Казахстан

*E-mail: safaraliev.i.a@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2021 г.

После доработки 15.06.2021 г.

Принята к публикации 21.06.2021 г.

На основе размерного состава леща *Abramis brama* в промысловых уловах р. Урал оценивали состояние запаса уральского стада северокаспийской популяции с применением метода LB-SPR. Для леща уральского стада впервые рассчитаны значения параметров уравнения Бергаланфи: асимптотическая длина особи составляет 47.0 см, константа роста – 0.13, гипотетический возраст, при котором длина рыбы равнялась бы нулю, равна –2.17; 50% особей созревают при длине 23.2 см, а 95% – при длине 28.7 см. Полученная оценка коэффициента нерестового потенциала (0.26) меньше биологического целевого ориентира (0.40) и формально свидетельствует о состоянии перелома запаса.

Ключевые слова: лещ *Abramis brama*, параметры жизненного цикла, оценка запасов, LB-SPR, SPR.

DOI: 10.31857/S0042875222030171

В Урало-Каспийском бассейне добывается >1/3 объёма коммерческого вылова рыб Республики Казахстан. В р. Урал и его взморье обитают 17 промысловых видов пяти семейств, в том числе и лещ *Abramis brama*, уловы которого могут достигать 60% общего вылова полупроходных и речных рыб (Кузьменко, 2011).

На формирование запасов леща и на колебание его численности оказывают влияние многочисленные факторы внешней среды в период размножения и нагула в Северном Каспии, а также интенсивность промысла (Левашина, Попов, 2012). В Урало-Каспийском бассейне в 1995–2009 гг. уловы леща колебались в пределах 6–10 тыс. т (38–57% общего вылова), а в 2012–2017 гг. в среднем составляли 3.84 тыс. т (рис. 1). В некоторых случаях колебания уловов леща обусловлены организацией промысла, в том числе локализацией промысловых участков. Например, снижение объёма вылова с 2011 г. связано с введением запрета на промысел в р. Урал в весенний период, лов возможен только в открытом море в нескольких десятках километров от устья Урала, чтобы не мешать рыбе заходить на нерест. В этой связи приобретают актуальность исследования, базирующиеся на модельном анализе размерного ряда уловов, которые позволяют качественно оценить

режим эксплуатации уральского стада леща и ответить на вопросы: происходит ли перелом запаса по размерному ряду и как его изъятие из популяции влияет на воспроизводительный потенциал (коэффициент нерестового потенциала) запаса?

Цель работы – оценка качественного состояния запаса уральского стада леща с помощью характеристики размерного ряда уловов на промысловых участках Урало-Каспийского бассейна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обитающий в северной части Каспийского моря лещ представляет собой единую северокаспийскую популяцию, которая подразделяется на три локальные стада: волжское, уральское и терское. Во время нагула в море чёткой границы между распределением волжского и уральского стада нет, а в многоводные годы они могут смешиваться (Танасийчук, 1959; Левашина, Попов, 2012). Наш материал собран в р. Урал, т.е. все результаты исследования касаются леща уральского стада.

Для качественной оценки эксплуатации промыслового стада леща материал собирали в нижнем течении р. Урал на стационарных промысловых участках (тонях) на протяжении всей про-

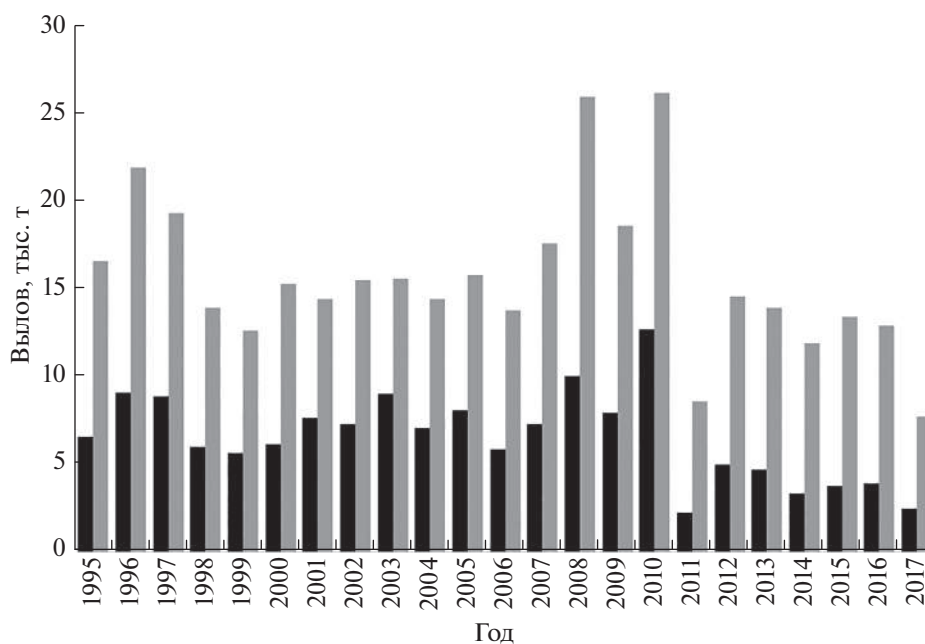


Рис. 1. Общий вылов (■) и вылов леща *Abramis brama* (■) в Урало-Каспийском бассейне в 1995–2017 гг.

мысловой компании в 2009–2017 гг. из промысловых уловов закидных неводов с ячейёй $28 \times 36 \times 40$ и $48 \times 50 \times 56$ мм. Сбор и обработку материала проводили согласно общепринятым методикам (Правдин, 1966; Судаков и др., 2011). Определяли стандартную длину (SL), массу тела и стадию зрелости гонад. Возраст рыб определяли с помощью бинокляра МБС 10 по чешуе, взятой выше боковой линии под спинным плавником (Чугунова, 1959). Всего проанализировали 4120 экз. леща.

Параметры линейного роста уравнения Бергаланфи (Bertalanffy, 1964) для леща уральского стада получены с использованием пакета FSA ver. 0.8.32 (Ogle et al., 2021) программной среды R. Данный пакет позволяет оценить значения параметров асимптотической длины рыбы (L_{∞}), коэффициента Брууди (константа роста k) и гипотетического возраста, при котором длина рыбы равнялась бы нулю (t_0).

Огива созревания леща построена на предположении о логистической форме распределения доли зрелых и незрелых рыб в зависимости от их длины. Процедура расчётов для построения данной кривой реализована в пакете FSA ver. 0.8.32 (Ogle, 2013; Ogle et al., 2021). Входными данными служили длина и состояние половой зрелости (зрелая или незрелая) каждой особи.

Мгновенный коэффициент естественной смертности (M) леща рассчитывали эмпирическими методами, основанными на биологических показателях (Рихтер, Ефанов, 1977; Roff, 1984; Jensen, 1996; Hewitt, Hoening, 2005; Zhang,

Megrey, 2006; Then et al., 2015). Полученные значения колебались в зависимости от метода, окончательная оценка коэффициента получена путём их осреднения.

Анализ состояния запаса уральского стада леща выполнен с помощью метода оценки коэффициента нерестового потенциала, основанного на анализе размерных рядов уловов (LB-SPR – length based spawning potential ratio) (Hordyk et al., 2015a). Известно, что истощение запаса происходит, когда чрезмерный промысел приводит к снижению улова из-за нехватки пополнения промысловой части популяции (Maceina, Pereira, 2007; Haddon, 2011). Отсюда встаёт вопрос: в какой степени эксплуатация запаса может повлиять на её воспроизводительную способность? Для решения этой задачи был разработан подход, позволяющий оценить теоретическую потенциальную плодовитость перед выловом и коэффициент нерестового потенциала (SPR – spawning potential ratio) в условиях промыслового изъятия (Goodyear, 1993). Потенциальная плодовитость (P) – это “количество икры, которое может произвести средняя особь при отсутствии зависимости от плотности популяции” (Maceina, Pereira, 2007. P. 177). Потенциальная плодовитость рассчитывается следующим образом (Ogle, 2016):

$$P = \sum_{i=1}^n \mu_i E_i S_i, \quad (1)$$

где n – максимальный возраст, μ_i – доля зрелых самок в возрасте i , E_i – средняя плодовитость (количество произведённой икры) при отсутствии

влияния популяционной плотности на рост, зрелость или плодовитость зрелых самок в возрасте i , S_i — кумулятивное произведение коэффициентов выживания самок с момента вылупления до возраста i , вычисляется по формуле:

$$S_i = \prod_{j=0}^{i-1} S_{ij}, \quad (2)$$

где S_{ij} — коэффициент годового выживания самок с возраста j до возраста i ; $S_{ij} = e^{-(F_j + M_j)}$, где F — мгновенная промысловая смертность с возраста j до возраста i , M — мгновенная естественная смертность с возраста j до возраста i .

Таким образом, SPR представляет собой отношение величины потенциальной плодовитости обловленного запаса (P_{fished}) к величине потенциальной плодовитости необловленного запаса (P_{unfished}) (Goodyear, 1993; Hordyk et al., 2015a):

$$\text{SPR} = \frac{P_{\text{fished}}}{P_{\text{unfished}}}. \quad (3)$$

Как было представлено выше, для проведения оценки SPR необходимы известные оценки F и M , плодовитости и селективности при соответствующих возрастах. Оценка каждого из этих параметров сложна, особенно для запасов с дефицитом информации. Тем не менее, основываясь на некоторых упрощённых допущениях о моделируемом запасе и биологических постоянных Бевертонга–Холта (M/k и L_m/L_∞) (Hordyk et al., 2015a; Prince et al., 2015a), уравнение (3) можно представить в следующем виде (Hordyk et al., 2015a):

$$\text{SPR} = \frac{\sum (1 - \tilde{L}_t)^{(M/k)(F/M+1)} \tilde{L}_t^b}{\sum (1 - \tilde{L}_t)^{M/k} \tilde{L}_t^b}, \quad (4)$$

где t — стандартизированный возраст к наибольшему возрасту в диапазоне $t_m \leq t \leq 1$, t_m — стандартизированный возраст полового созревания, \tilde{L}_t — стандартизированная длина в возрасте t ($\tilde{L}_t = L_t/L_\infty$), L_∞ — асимптотическая длина рыбы, k — коэффициент Бруды (константа роста), M — мгновенная естественная смертность, F — мгновенная промысловая смертность, b — показатель степени в соотношении длина–масса ($W = aSL^b$).

Уравнение (4) реализовано в методе LB-SPR (Hordyk et al., 2015a). Данный метод позволяет на основе информации о размерном составе уловов, значениях длины, при которых 50 и 95% (SL_{m50} и SL_{m95}) составляют зрелые особи, величинах L_∞ и отношении M/k рассчитать значение SPR, соотношение F/M (интенсивность промысла) и построить селективную кривую уловов относительно огивы полового созревания. При реализации метода LB-SPR необходимо учитывать ряд допу-

щений о состоянии запаса (Hordyk et al., 2015b; Prince et al., 2019): 1) селективность орудий лова описывается логистической кривой, 2) рост гидробионтов описывается уравнением Берталанди, 3) кривая и темп роста одинаковы для обоих полов, 4) длина особей в возрасте t имеет нормальное распределение, 5) коэффициент естественной смертности постоянен для всех возрастных и размерных классов, 6) пополнение является постоянной величиной, 7) распределение размерного ряда уловов должно быть одновершинным.

В зарубежной практике регулирования рыболовства значение SPR часто используется как целевой и граничный ориентиры (Restrepo, Powers, 1999; Clark, 2002). Значение, равное 0.4 (или 40%), используется как альтернатива целевым ориентирам максимального устойчивого улова MSY (maximum sustainable yield) и биомассе запаса, обеспечивающей максимальный устойчивый улов B_{MSY} . При $\text{SPR} > 0.4$ считается, что запас недооблавливается, а при $\text{SPR} \approx 1$ промысловая нагрузка крайне низка, состояние запаса близко к девственному. В диапазоне $\text{SPR} 0.39\text{--}0.20$ качественная оценка запаса приравнивается к состоянию перелола, но сохраняет способность к восстановлению. Значение $\text{SPR} = 0.2$ является граничным ориентиром, ниже которого состояние запаса и его эксплуатация вызывают тревогу, ожидается снижение пополнения. При $\text{SPR} \leq 0.1$ считается, что нерестовый потенциал подорван и, если своевременно не предпринять меры по управлению промыслом, ситуация может привести к исчезновению запаса (Mace, Sissenwine, 1993; Clark, 2002; Brooks et al., 2010; Prince et al., 2019).

Процедура расчётов методом LB-SPR, построение графиков и имитационное моделирование запаса на основе полученных результатов реализованы в пакете LBSPR программной среды R (Hordyk, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка биологических параметров жизненного цикла леща уральского стада

Несмотря на достаточно большое число работ, посвящённых лещу северной части Каспийского моря (Волжско-Каспийский и Урало-Каспийский районы), исследователи уделяли мало внимания теме зависимости линейно-весовых параметров от возраста по уравнению Берталанди. По данным научно-исследовательских уловов волжского стада леща в северо-западной части Каспийского моря, параметры линейного роста уравнения Берталанди для периода 1986–2004 гг. оказались следующими: $L_\infty = 59.0$ см, $k = 0.11$, $t_0 = -1.72$; для более позднего периода (2005–2016 гг.) — $L_\infty = 55.0$ см, $k = 0.10$, $t_0 = -1.78$ (Лева-

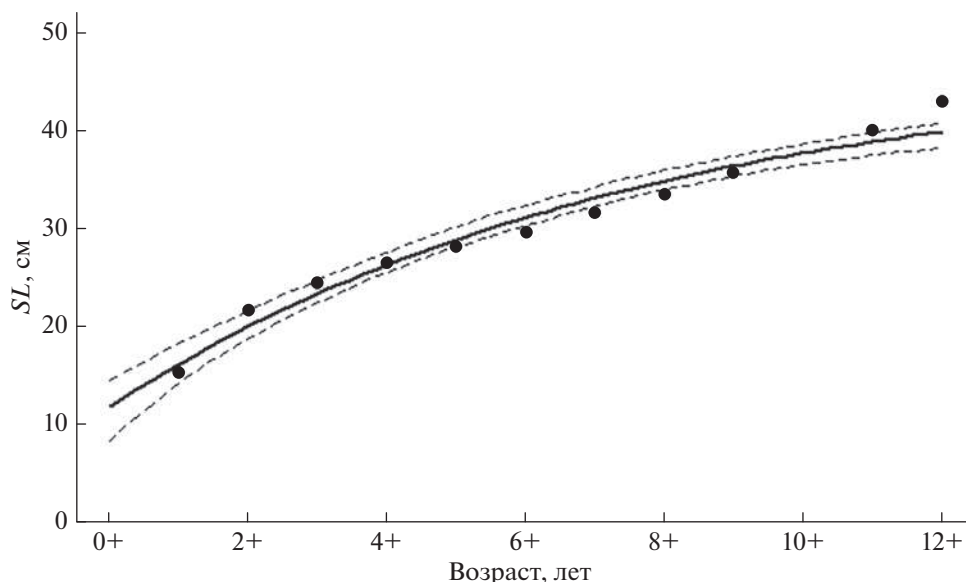


Рис. 2. Зависимость длины (SL) леща *Abramis brama* уральского стада от возраста: (●) — эмпирические данные, (—) — кривая линейного роста по Бергаланфи, (---) — 95%-ный доверительный интервал ($L_{\infty} = 47.0$ см, $k = 0.13$ год⁻¹, $t_0 = -2.17$).

шина, 2013, 2020). Уменьшение значения L_{∞} в сравниваемых двух периодах является следствием замедления темпа роста и снижения наблюдаемых максимальных размеров леща к настоящему времени. Замедление темпа роста, в свою очередь, вызвано ухудшением условий нагула в северо-западной части Каспийского моря (неблагоприятный гидролого-гидрохимический режим и снижение биомассы кормового бентоса в море).

Параметры уравнения Бергаланфи, описывающего рост леща уральского стада, рассчитанные по данным 2009–2017 гг., составили: $L_{\infty} = 47.0 \pm \pm 5.72$ см, $k = 0.133 \pm 0.046$ год⁻¹, $t_0 = -2.165 \pm 0.911$; доверительный интервал (при $p = 0.95$) — соответственно 13.19, 0.11 и 2.10; уровень значимости (α) — 0.00004, 0.021 и 0.045. Значения α найденных параметров уравнения не превышают критический уровень 0.05, что вполне достаточно для биологических исследований и, следовательно, величины L_{∞} , k и t_0 допустимо использовать для дальнейшей работы. Эмпирические данные хорошо описываются теоретической кривой (рис. 2).

Различия значений L_{∞} у уральского (настоящая работа) и волжского леща (Левашина, 2013, 2020) указывают, что с возрастом темп роста уральского леща замедляется быстрее, чем волжского. По данным Левашиной и Попова (2012), начиная с 7-летнего возраста средняя длина уральского леща несколько меньше, чем волжского.

Моделирование темпа созревания уральского леща в зависимости от длины на основе предположения об их логистической зависимости показало,

что 50% особей (SL_{m50}) созревают при SL 23.2 (95%-ный доверительный интервал 23.0–23.4) см, а 95% (SL_{m95}) — 28.7 (28.4–29.1) см (рис. 3). Согласно уравнению роста Бергаланфи для леща уральского стада $SL_{m50} = 23.2$ см соответствует возрасту 3.06 лет. Найденный возраст полового созревания соответствует данным предыдущих исследований: в 1938–1953 гг. в возрасте 3 лет доля половозрелых особей составляла 40%, а в возрасте 4 лет — 60% (Танасийчук, 1959). В 2000-е гг. темп созревания леща как волжского, так и уральского стада остался прежним: ~ 50% особей в зависимости от рассматриваемого года и условий нагула созревают в возрасте 3 или 4 года (Левашина, Попов, 2012).

Величина M уральского леща, рассчитанная разными эмпирическими методами на основе найденных значений параметров роста и биологических данных, варьирует в пределах 0.123–0.572 год⁻¹ (табл. 1). Итоговая (средняя) оценка (0.301 ± 0.13 год⁻¹) оказалась в пределах значений из немногочисленных источников литературы. По данным Левашиной (2020), естественная смертность для волжского стада в среднем составила 30%, что в пересчёте в единицы мгновенной смертности составляет 0.357 год⁻¹; по данным Зыкова (2005), $M = 0.546$ год⁻¹. У леща Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря $M = 0.150$ год⁻¹ при его максимальном возрасте 19 лет (Шибанов и др., 2012). Модельные расчёты, реализованные в пакете FishLife (Thorson et al., 2017; Thorson, 2019), основанные на данных Fishbase (Froese, Pauly, 2019) по росту, размеру, смертности и температуре обитания с

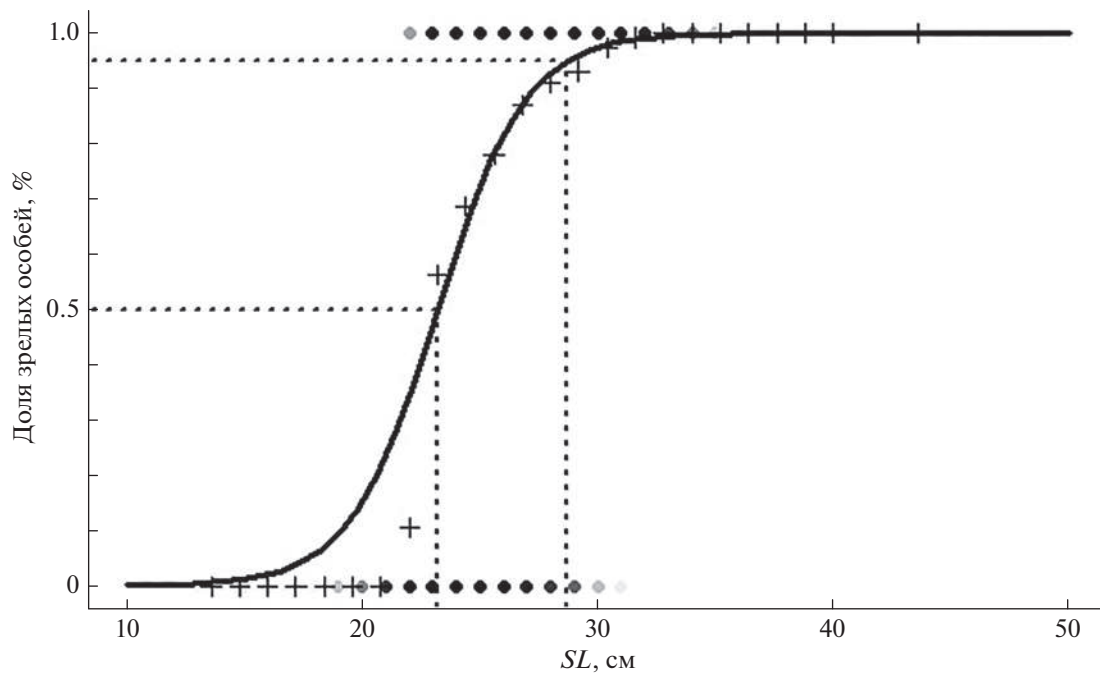


Рис. 3. Огиба полового созревания леща *Abramis brama* уральского стада: (+) – данные, сгруппированные по размерным классам; цветная тональность точек сверху означает представительность данных о половозрелых особях, снизу – о неполовозрелых.

использованием подхода многомерного процесса случайного блуждания на таксономическом дереве *A. brama*, указывают на среднее значение 0.242 год^{-1} . Различия значений M из упомянутых источников объясняются биологическими особенностями отдельных популяций леща (северокаспийского и Вислинского залива) и разными методами оценки.

Оценка состояния запаса

В 2009–2017 гг. уловы леща уральского стада были представлены особями SL 13–43 см, преобладали рыбы SL 25–29 см (рис. 4). Во все анализируемые годы наблюдается одновершинное распределение размерного ряда, что позволяет использовать данные всего периода в качестве входной информации в методе LB-SPR.

Таблица 1. Результаты расчёта коэффициента мгновенной естественной смертности леща *Abramis brama* уральского стада разными эмпирическими методами

№	Формула	Полученная оценка	Авторы метода
1	$M = 1.65/t_{m50}$	0.413	Jensen, 1996
2	$M = 1.5k$	0.195	То же
3	$M = (1.521/t_{m70}^{0.720}) - 0.155$	0.322	Рихтер, Ефанов, 1977
4	$M = (3k)/(\exp(k(0.44t_{\max} - t_0)) - 1)$	0.123	Zhang, Megrey, 2006
5	$M = 4.2/t_{\max}$	0.210	Hewitt, Hoenig, 2005
6	$M = (3k)/(\exp(kt_{m50}) - 1)$	0.572	Roff, 1984
7	$M = 4.889t_{\max}^{-0.916}$	0.314	Then et al., 2015
8	$M = 4.118k^{0.73}L_{\infty}^{-0.33}$	0.261	То же
	Среднее значение ($M \pm \sigma$)	0.301 ± 0.13	

Примечание. L_{∞} – теоретическая предельная длина, k – коэффициент роста, M – коэффициент мгновенной естественной смертности; t_{m50} , t_{m70} – возраст, при котором половой зрелости достигают 50 и 70% особей; t_{\max} – максимальный возраст (20 лет, по: Митрофанова и др., 1988), t_0 – возраст, при котором длина рыбы равнялась бы нулю.

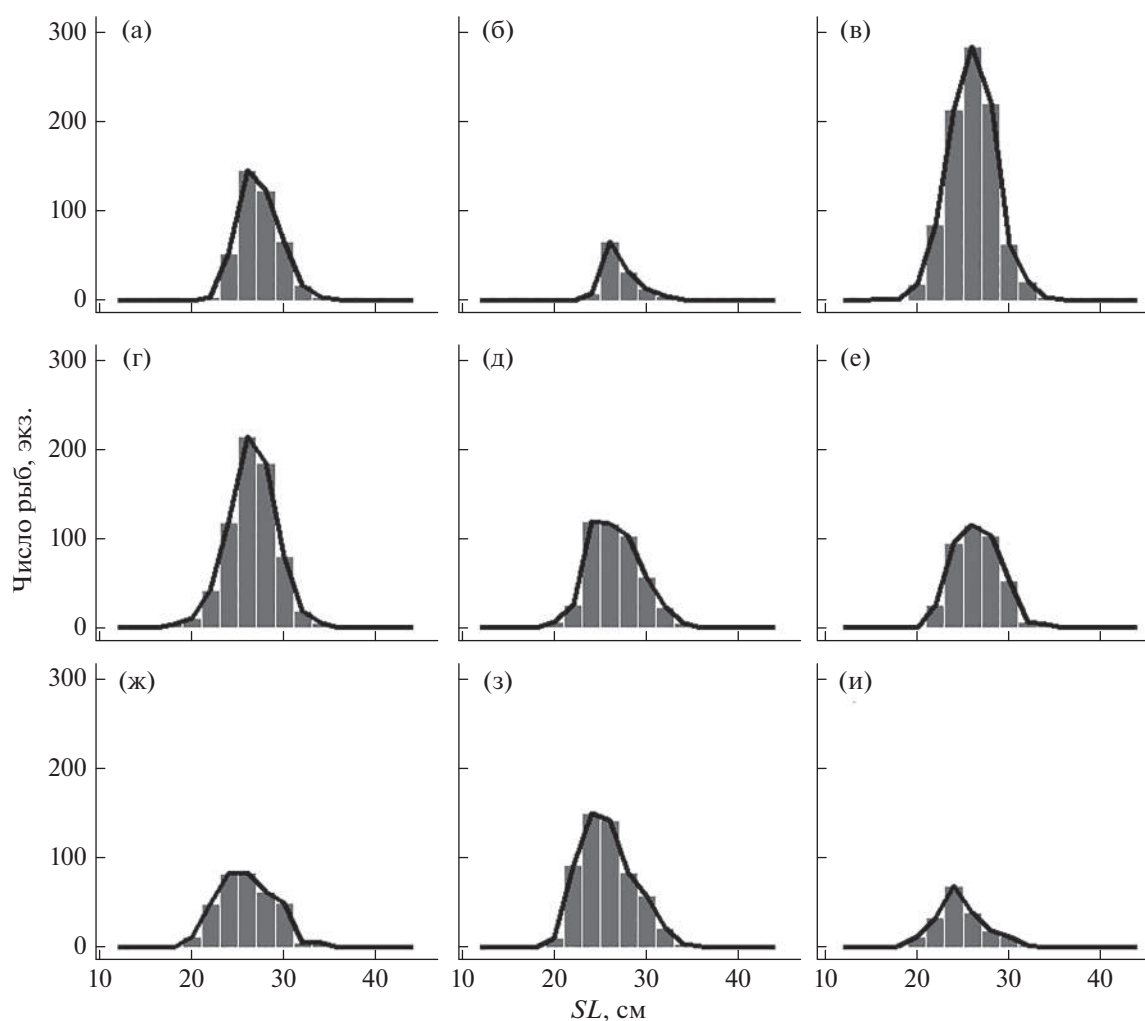


Рис. 4. Размерный состав уловов леща *Abramis brama* уральского стада в разные годы: а – 2009, б – 2010, в – 2011, г – 2012, д – 2013, е – 2014, ж – 2015, з – 2016, и – 2017.

Для сравнения темпа полового созревания и размерного ряда леща в уловах были построены огиба созревания и кривые селективности орудий лова, применяемых при промысле этого вида (рис. 5). Расположение этих кривых правее огибы созревания свидетельствует, что промыслом изымаются главным образом рыбы, достигшие половой зрелости.

Метод LB-SPR чувствителен к задаваемым значениям M , k и L_{∞} (Hordyk et al., 2015b). Наибольшую неопределённость представляет параметр M , значения которого, полученные разными методами, варьируют в диапазоне $0.123\text{--}0.572\text{ год}^{-1}$ (табл. 1). Результаты тестирования метода LB-SPR с использованием разных значений M представлены в табл. 2. Все девять значений длины, при которой доступными для орудий лова являются 50% облавливаемого скопления рыб (S_{L50}), оказались выше SL_{m50} . Значение S_{L50} не опускалось ниже точечной оценки 23.88 см. Оценка SPR в вось-

ми из девяти вариантов ниже целевого ориентира (0.4); исключение составляет вариант с наиболее высоким значением $M/k = 4.40$, при котором $SPR > 0.4$.

В нашей работе впервые за многие годы исследования запасов леща уральского стада рассматривается оценка отношения M/k , поэтому невозможно провести сравнительный анализ полученного значения с другими данными. Но на основе теоретических положений, заложенных в отношении M/k , и проведённого модельно-имитационного исследования можно сделать вывод о полученной величине M/k для леща уральского стада.

Отношение M/k характеризует размерно-возрастную динамику биомассы одного отдельно взятого поколения. Виды с низким значением $M/k (< 1)$ достигают максимальной длины и индивидуальной массы в раннем возрасте, когда численность поколения ещё велика. Следовательно, пик биомассы наблюдается в относительно ран-

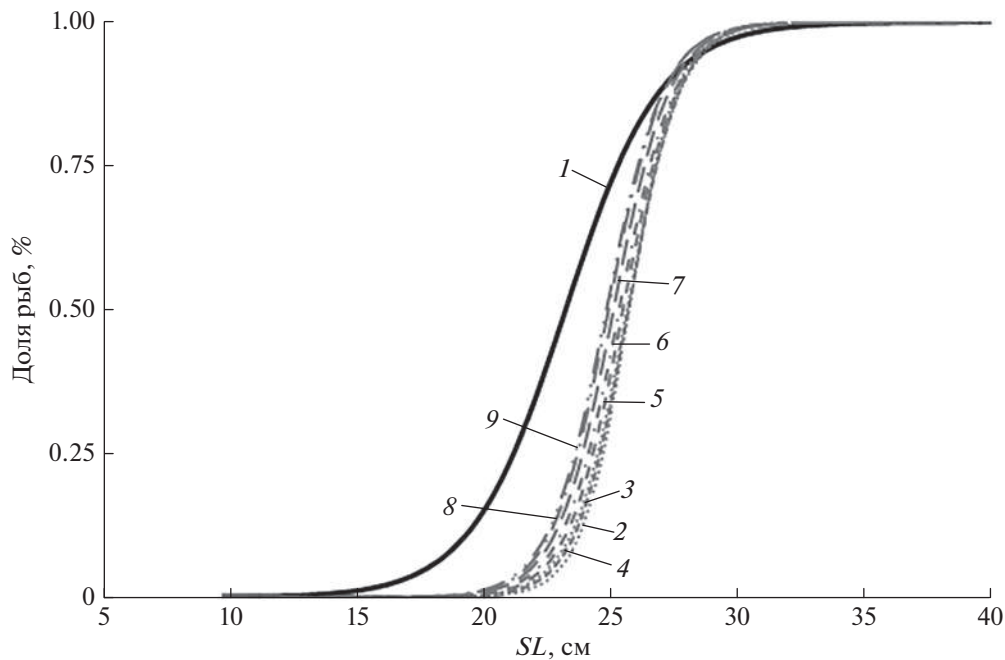


Рис. 5. Огиба полового созревания леща *Abramis brama* уральского стада (1) и кривые селективности орудий лова по годам: 2 – 2009–2010, 3 – 2011, 4 – 2012, 5 – 2013, 6 – 2014, 7 – 2015, 8 – 2016, 9 – 2017.

нем периоде жизни поколения, после чего в результате естественной смертности численность и биомасса поколения сокращаются. Например, у *Scorpiis aequipinnis*, самки которого достигают наибольшей длины в возрасте 15 лет и в последующие 50 лет не растут, $M/k = 0.33$ (Coulson et al., 2012). Высокое значение $M/k (>2)$ свойственно видам с постоянным темпом роста в течение всего жизненного цикла, т.е. максимальную длину и массу имеют особи старших возрастных групп. Поэтому пик биомассы у необловленной популяции формируется позже, чем у быстро растущих рыб (Hordyk et al., 2015a, 2015b). Например, у *Scarus rivulatus* $M/k = 2.39$, особи этого вида доживают до 8 лет, а линейно-весовой рост прослеживается в течение всей жизни (Choat et al., 1996; Choat, Robertson, 2002; Prince et al., 2015b).

У леща уральского стада при всех значениях M , за исключением наименьшего (0.123 год^{-1}), величины отношения M/k варьируют в пределах 1.5–4.4 (табл. 2), т.е. соответствуют видам, чей рост постоянен в течение всего жизненного цикла, а максимум биомассы формируют средние возрастные группы. Данные литературы (Левашина, Попов, 2012; Левашина, 2020) и представленные в настоящей работе оценки свидетельствуют, что темп роста леща постоянен в течение всей жизни с замедлением в старшем возрасте. Имитационное моделирование динамики биомассы виртуальной необлавливаемой популяции леща уральского стада, выполненное при входных значениях M (0.301 год^{-1}), найденных параметров уравнения

Бергаланфи и соотношения масса–длина ($W = 0.05657SL^{2.67}$), показало, что максимум биомассы популяции достигается в 4-летнем возрасте (рис. 6). Таким образом, результаты этого моделирования подтверждают, что осреднённая величина M и рассчитанное на её основе отношение M/k являются приемлемыми оценками.

Исходя из этого для окончательной оценки индикаторов состояния запаса леща уральского стада (S_{L50} , S_{L95} , F/M и SPR) в модели LB-SPR использовали $M/k = 2.32$. Для последующего анали-

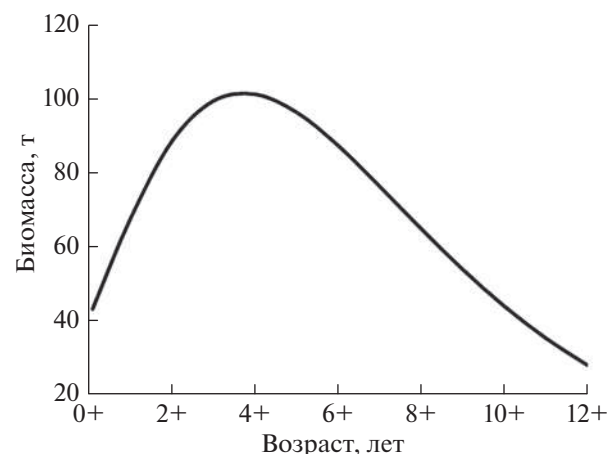


Рис. 6. Имитационное моделирование динамики биомассы виртуальной популяции леща *Abramis brama* уральского стада.

Таблица 2. Оценки индикаторов состояния запаса леща *Abramis brama* уральского стада, полученные на основе разных значений коэффициента мгновенной естественной смертности

Метод расчёта M	M	M/k	S_{L50}^*	S_{L95}^*	F/M^*	SPR^*
1	0.413	3.18	24.01 ± 0.96 24.91	27.79 ± 1.49 28.19	2.21 ± 0.85 2.04	0.28 ± 0.06 0.35
2	0.195	1.50	23.92 ± 0.98 24.83	27.93 ± 1.60 28.30	5.73 ± 1.83 5.33	0.09 ± 0.03 0.13
3	0.322	2.48	23.97 ± 0.96 24.88	27.85 ± 1.53 28.24	3.10 ± 1.10 2.87	0.19 ± 0.05 0.25
4	0.123	0.95	23.88 ± 0.98 24.80	27.98 ± 1.64 28.34	9.58 ± 2.91 8.92	0.05 ± 0.01 0.07
5	0.210	1.62	23.93 ± 0.98 24.84	27.92 ± 1.59 28.29	5.24 ± 1.69 4.86	0.10 ± 0.03 0.14
6	0.572	4.40	24.07 ± 0.94 24.97	27.70 ± 1.42 28.12	1.34 ± 0.61 1.22	0.43 ± 0.09 0.52
7	0.314	2.42	23.97 ± 0.97 24.88	27.85 ± 1.54 28.24	3.20 ± 1.12 2.96	0.19 ± 0.05 0.24
8	0.261	2.01	23.95 ± 0.97 24.86	27.88 ± 1.56 28.26	4.04 ± 1.36 3.75	0.14 ± 0.04 0.19
Среднее значение	0.301	2.32	23.93 ± 0.97 24.72	28.0 ± 1.56 28.16	3.40 ± 1.22 3.08	0.21 ± 0.05 0.26

Примечание. S_{L50} , S_{L95} – длина тела, при которой доступными для орудий лова являются соответственно 50 и 95% рыб; F – мгновенный коэффициент промысловой смертности, SPR – коэффициент нерестового потенциала; *приведены значения за 2017 г.: над чертой – точечные оценки и их доверительный интервал ($p = 0.95$), под чертой – оценки, сглаженные с помощью фильтра Калмана; нумерация методов и ост. обозначения см. в табл. 1.

за результатов модели использовали значения индикаторов, сглаженные фильтром Кальмана (рис. 7). На протяжении всего временного ряда (2009–2017) величины SPR были ниже целевого значения (0.4) с незначительным отрицательным трендом: снизились с 0.29 в 2009-м до 0.26 в 2017-м. (рис. 7в). На первый взгляд, низкое значение SPR противоречит полученным индикаторам селективности промысла леща. Индикатор S_{L50} во все анализируемые годы был выше значения параметра $SL_{m50} = 23.2$ см (рис. 7а), а кривые селективности орудий лова расположены значительно правее огивы созревания (рис. 5), т. е. условия промысла должны были быть удовлетворительными для поддержания нерестового потенциала запаса на приемлемом уровне (~0.4).

Данное противоречие объясняют высокие значения индикатора F/M (рис. 7б). Уолтерс и Мартел (Walters, Martell, 2004), а также Хордик с соавторами (Hordyk et al., 2015a) указывают, что высокое значение F/M может являться следствием селективности промысла, нацеленного на определённый размерный ряд. Например, если высокоселективный промысел изымает из запаса главным образом старшие возрастные классы, то величина F/M будет исключительно высокой, промысел, вероятно, будет устойчивым, но улов – очень низким. И, наоборот, даже при относительно низком значении F/M может резко сократить-

ся пополнение, если промысел вылавливает большую часть неполовозрелых особей. Данное объяснение вполне соответствует полученным результатам модели LB-SPR запаса леща. Эксплуатация уральского стада леща (преимущественно особей $SL \geq 25$ см) ведётся на довольно высоком уровне ($F/M \geq 3.05$). Высокий промысловый прессинг половозрелых рыб, ведущий к перелову этой части популяции, подрывает нерестовый потенциал запаса и ведёт к низкой величине SPR .

Для нахождения оптимальных условий эксплуатации запаса леща уральского стада было проведено имитационное моделирование зависимости SPR , отношения нерестовой биомассы к девственной (SSB/SSB_0) и относительного улова от F/M . В качестве входных параметров использовали следующие величины: $M/k = 2.32$, $L_\infty = 47.0$ см, $SL_{m50} = 23.2$ см, $SL_{m95} = 28.7$ см, $S_{L50} = 24.72$ см, $S_{L95} = 28.16$ см. Результаты моделирования свидетельствуют, что значение $SPR = 0.26$ не обеспечивает максимальный возможный вылов при достаточно высокой промысловой нагрузке ($F/M = 2.9$) и формирующейся низкой биомассе нерестового запаса ($SSB/SSB_0 = 0.13$) (рис. 8). В этом режиме эксплуатации запаса можно получить только 82% биомассы улова от максимально возможного. Для оптимизации промысла до целевого ориентира

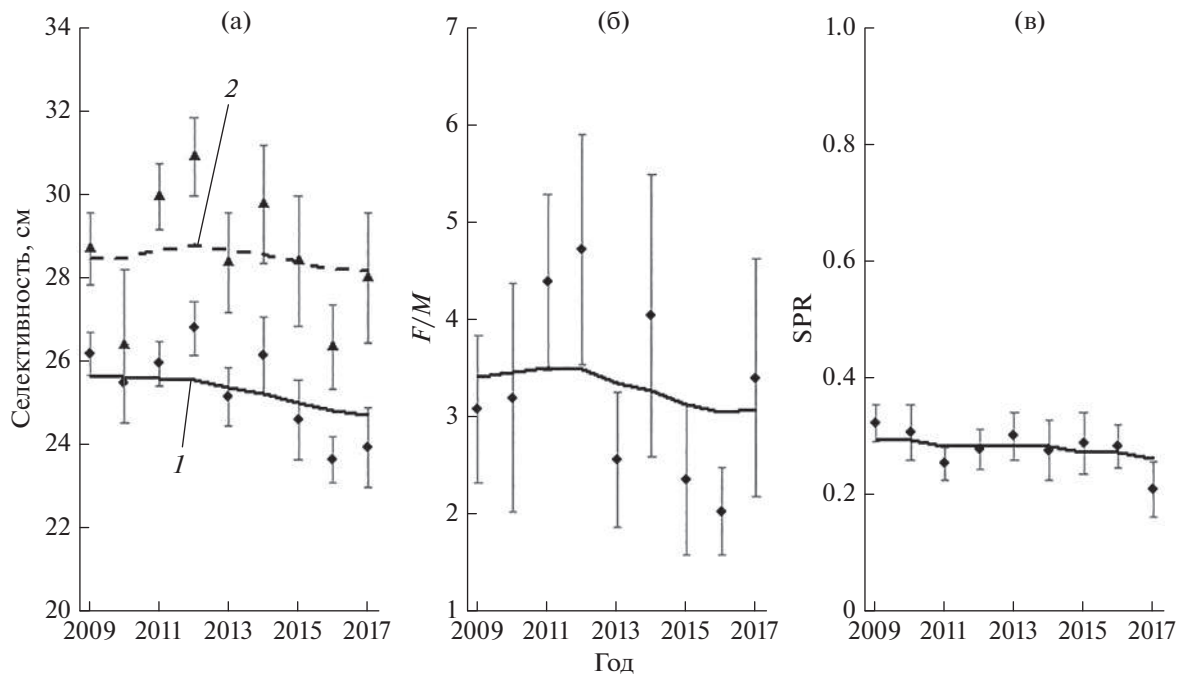


Рис. 7. Результаты оценок индикаторов состояния запаса леща *Abramis brama* уральского стада методом LB-SPR – точечные оценки и значения, сглаженные фильтром Кальмана: а – длина тела, при которой доступными для орудий лова являются 50 (♦, 1) и 95 (▲, 2) % рыб; б – промысловая нагрузка (F/M), в – коэффициент нерестового потенциала (SPR); (|) – доверительный интервал точечных оценок ($p = 0.95$).

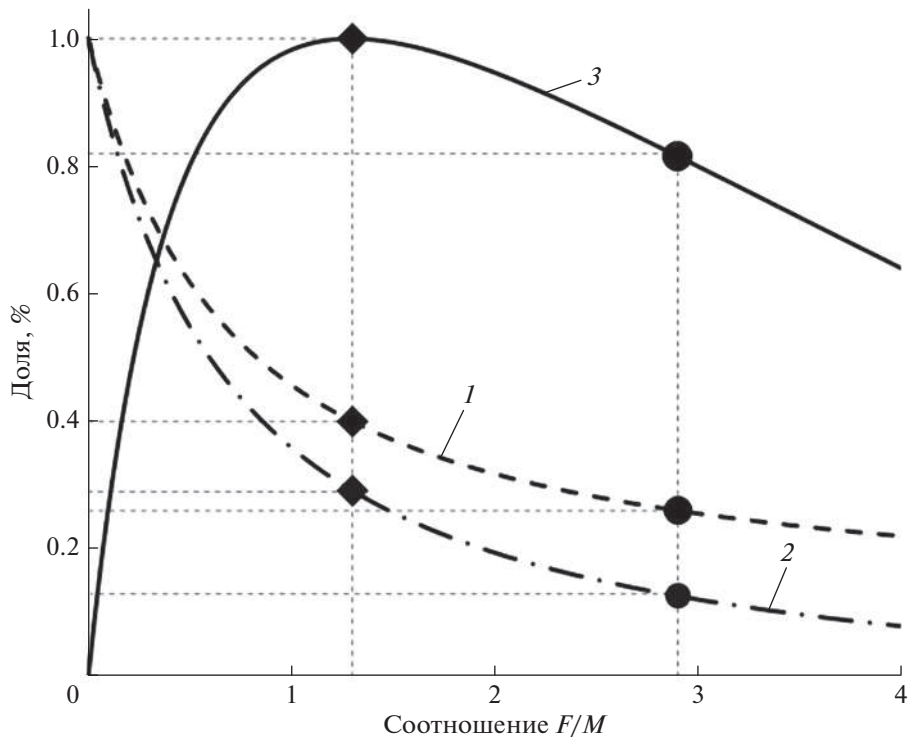


Рис. 8. Зависимость коэффициента нерестового потенциала (1), отношения нерестовой биомассы запаса к девственной (2) и относительного улова (3) от промысловой нагрузки (F/M) на запас леща *Abramis brama* уральского стада. Пояснения см. в тексте.

SPR = 0.4 и, следовательно, получения наибольшего возможного улова необходимо сократить промысловую нагрузку более чем в два раза — до $F/M = 1.3$. В этом случае сокращение F/M приведёт к восстановлению и возрастанию биомассы половозрелой части запаса леща, способствующей получению максимальных уловов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленная работа содержит несколько позиций, которые были впервые оценены для популяции леща уральского стада. Это — биологические параметры линейного роста уравнения Бергаланфи, величина естественной смертности и построение модели запаса методом LB-SPR. Метод LB-SPR, как и другие аналогичные, основанные на анализе размерных рядов уловов (LBI — length based indicators, LCA — length-cohort analysis и т.д.), применяется для оценки запасов с ограниченной информацией. При использовании таких методов вводится допущение о постоянстве условий и равновесном состоянии запаса, что, конечно же, может приводить к недооценке или переоценке получаемых результатов моделирования. Немаловажную роль в этих методах также играет репрезентативность размерного ряда, отражающая действительный размерный состав популяции, и верное предположение или знание значений их биологических параметров (биологические постоянные Бевертон—Холта) (Gerritsen, McGrath, 2007; Hordyk et al., 2015b).

В целом проведённое исследование показало, что запас леща уральского стада, оценивая в качественных показателях, находится в состоянии перелова его половозрелой части, представленной преимущественно особями $SL \geq 25$ см. Поскольку вылов подвержена взрослая часть популяции при промысловой нагрузке не более $F/M = 3.51$, такой режим промысла позволяет достаточно долго эксплуатировать запас, но с относительно низкими уловами. Важную роль в поддержании запаса, несомненно, играют введённые ограничительные меры: запрет промысла в р. Урал в весенний период 2011 г. (это был разовый запрет); с 2012 г. дата окончания весенней путины перенесена с 20 мая на 25 апреля; с 1 июля 2021 г. вводится запрет лова ставными сетями в прибрежной части Каспийского моря Атырауской области. Снижение промысловой нагрузки на облавливаемую часть запаса до $F/M = 1.3$, как показали наши расчёты, в совокупности с ограничительными мерами коммерческого промысла будут способствовать в перспективе увеличению уловов леща. Однако следует отметить, что сделанные выводы о состоянии запаса леща и рекомендации по регулированию промысла необходимо рассматривать как предварительные. Представленные в настоящей работе величины темпа роста, естественной

смертности и других показателей можно использовать в дальнейших исследованиях с применением более сложных аналитических моделей, которые позволяют более точно оценить запас и на их основе дать рекомендации к его эксплуатации.

В настоящее время по результатам отечественных рыбохозяйственных исследований опубликованы только две работы, посвящённые модели LB-SPR (Бабаян и др., 2018; Петухова, 2020); в первой даются методические рекомендации и процедура расчётов, а во второй — реализация этого метода на основе отечественных данных уловов атлантической пелагиды *Sarda sarda*. Представленная работа добавляет опыт применения метода LB-SPR в модельной оценке запасов и в последующем поможет ввести его в практику рыбохозяйственных исследований для запасов с ограниченной информацией.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность автору метода LB-SPR и разработчику одноимённого пакета А. Хордику (А. Hordyk, Centre for fish, fisheries and aquatic ecosystems research) и Н.Г. Петуховой (ВНИРО) за консультации по особенностям применения метода и интерпретации полученных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. 2018. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО, 312 с.
- Зыков Л.А. 2005. Биоэкологические аспекты теории естественной смертности рыб. Астрахань: Изд-во АГУ, 373 с.
- Кузьменко С.В. 2011. Промысел и качественная характеристика леща р. Урал // Матер. докл. I Всерос. конф. "Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов". Т. 1. М.: Акварос. С. 448–453.
- Левашина Н.В. 2013. Особенности распределения леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в северной части Каспийского моря в современный период // Естеств. науки. № 3. С. 33–51.
- Левашина Н.В. 2020. Формирование популяции леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и промысловое использование его запасов в волжско-каспийском бассейне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 26 с.
- Левашина Н.В., Попов Н.Н. 2012. Современная промыслово-биологическая характеристика леща *Abramis brama* в реках Волга и Урал // Вопр. рыболовства. Т. 13. № 4 (52). С. 805–819.
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Мельников В.А. и др. 1988. Рыбы Казахстана. Т. 3. Карповые (продолжение). Алма-Ата: Наука, 304 с.
- Петухова Н.Г. 2020. Предварительная оценка состояния запаса атлантической пелагиды *Sarda sarda* северо-восточной части Атлантического океана // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 5. С. 552–561. <https://doi.org/10.31857/S0042875220050070>

- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 323 с.
- Рихтер В.А., Ефанов В.Н. 1977. Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций // Тр. АнтлантНИРО. Вып. 73. С.75–77.
- Судаков Г.А., Власенко А.Д., Ходоревская Р.П. и др. 2011. Инструкции по сбору и первичной обработке материалов водных биоресурсов Каспийского бассейна и среды их обитания. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 193 с.
- Танасийчук Н.П. 1959. Лещ Северного Каспия (распределение, изменение возрастного состава, влияние промысла на состав популяции) // Тр. КаспНИРО. Т. 15. С. 3–37.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шубаев С.В., Голубкова Т.А., Рябчин В.А. 2012. Когортный анализ динамики численности леща (*Abramis brama* L.) Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря // Изв. КГТУ. № 24. С. 95–102.
- Bertalanffy L. 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism // Helgoländ. Wiss. Meeresunter. V. 9. P. 5–37. <https://doi.org/10.1007/BF01610024>
- Brooks E.N., Powers J.E., Cortés E. 2010. Analytical reference points for age-structured models: application to data-poor fisheries // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 1. P. 165–175. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp225>
- Choat J.H., Robertson D.R. 2002. Age-based studies on coral reef fishes // Coral reef fishes: dynamic and diversity in a complex ecosystem / Ed. Sale P.F. San Diego: Acad. Press. P. 57–80
- Choat J., Axe L., Lou D. 1996. Growth and longevity in fishes of the family Scaridae // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 145. P. 33–41. <https://doi.org/10.3354/meps145033>
- Clark W.G.W. 2002. F 35% revisited ten years later // N. Amer. J. Fish. Management. V. 22. P. 251–257. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(2002\)022<0251:FRTYL>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2002)022<0251:FRTYL>2.0.CO;2)
- Coulson P.G., Potter I.C., Hall N.G. 2012. The biological characteristics of *Scorpius aequipinnis* (Cyphosidae), including relevant comparisons with those of other species and particularly of a heavily exploited congener // Fish. Res. V. 125–126. P. 272–282. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.02.031>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. Fish Base. (www.fishbase.org. Version 12/2019)
- Gerritsen H.D., McGrath D. 2007. Precision estimates and suggested sample sizes for length-frequency data // Fish. Bull. V. 106. P. 116–120.
- Goodyear C.P. 1993. Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: Foundation and current use // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 120. P. 67–81.
- Haddon M.J. 2011. Modelling and quantitative methods in fisheries. N.Y.: Chapman and Hall/CRC, 465 p. <https://doi.org/10.1201/9781439894170>
- Hewitt D.A., Hoenig J.M. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity // Fish. Bull. V. 103. P. 433–437.
- Hordyk A.R. 2019. LBSPR: Length-Based Spawning Potential Ratio. R package version 0.1.5. <https://CRAN.R-project.org/package=LBSPR>
- Hordyk A.R., Ono K., Sainsbury K.J. et al. 2015a. Some explorations of the life history ratios to describe length composition, spawning-per-recruit, and the spawning potential ratio // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 204–216. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst235>
- Hordyk A.R., Ono K., Valencia S.R. et al. 2015b. A novel length-based empirical estimation method of spawning potential ratio (SPR), and tests of its performance, for small-scale, data-poor fisheries // Ibid. V. 72. № 1. P. 217–231. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu004>
- Jensen A.L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 820–822. <https://doi.org/10.1139/f95-233>
- Mace P., Sissenwine M. 1993. How much spawning is enough? Risk evaluation and biological reference points for fisheries management // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 120. P. 101–118.
- Maceina M.J., Pereira D.L. 2007. Recruitment // Analysis and interpretation of freshwater fisheries data / Eds. Guy C.S., Brown M.L. Maryland: Amer. Fish. Soc. P. 121–185. <https://doi.org/10.47886/9781888569773.ch4>
- Ogle D.H. 2013. FishR vignette – maturity schedules. (www.derekogle.com/fishR/examples/oldFishRVignettes/Maturity.pdf)
- Ogle D.H. 2016. Introductory fisheries analyses with R. Boca Raton: CRC Press; Taylor And Francis Group, 337 p. <https://doi.org/10.1201/9781315371986>
- Ogle D.H., Wheeler P., Dinno A. 2021. FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version (0.8.32. <https://github.com/droglen/FSA>).
- Prince J.D., Hordyk A.R., Valencia S. R. et al. 2015a. Revisiting the concept of Beverton–Holt life-history invariants with the aim of informing data-poor fisheries assessment // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 194–203. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu011>
- Prince J. D., Victor S., Kloulchad V. et al. 2015b. Length based SPR assessment of eleven Indo-Pacific coral reef fish populations in Palau // Fish. Res. V. 171. P. 42–58. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.12.012>
- Prince J.D., Lalavanua W., Tamanitoakula J. et al. 2019. Spawning potential surveys reveal an urgent need for effective management // Fish. Newsletter. V. 158. P. 28–36.
- Restrepo V., Powers J. 1999. Precautionary control rules in US fisheries management: specification and performance // ICES J. Mar. Sci. V. 56. P. 846–852.
- Roff D.A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. P. 989–1000.
- Then A.Y., Honeig J.M., Hall N.G., Hewitt D.A. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species // ICES J. Mar. Sci. V.72. № 1. P. 82–92. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu136>
- Thorson J. 2019. FishLife: Predict life history parameters for any fish. R package version 2.0.0. (<http://github.com/JamesThorson/FishLife>).
- Thorson J.T., Munch S.B., Cope J.M., Gao J. 2017. Predicting life history parameters for all fishes worldwide // Ecol. Appl. V. 27. № 8. P. 2262–2276. (<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/eap.1606/full>).
- Walters C.J., Martell S.J.D. 2004. Fisheries ecology and management. Princeton: Princeton Univ. Press, 399 p.
- Zhang C.I., Megrey B.A. 2006. A revised Alverson and Carney model for estimating the instantaneous rate of natural mortality // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 135. № 3. P. 620–633. <https://doi.org/10.1577/T04-173.1>

УДК 597.553.2.577.175.4.6

УРОВЕНЬ ТИРЕОИДНЫХ И ПОЛОВЫХ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ У ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* В МОРСКОЙ И ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИОДЫ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2022 г. Е. Д. Павлов¹, *, Е. В. Ганжа¹, Д. С. Павлов¹

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

*E-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 22.05.2021 г.

После доработки 22.06.2021 г.

Принята к публикации 23.06.2021 г.

Изучены тиреоидные и половые стероидные гормоны у производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на этапе смены морского отрезка пути нерестовой миграции на пресноводный. Самцы меньшего размера заходят в р. Кереть раньше, чем крупные особи; у самок такие различия не выявлены. По сравнению с особями, находящимися в море, самки в реке характеризуются высоким уровнем трийодтиронина и повышенной скоростью дейодирования, а самцы – высоким уровнем тестостерона. Самки как в море, так и в реке отличаются от самцов высоким уровнем эстрадиола-17β и низким значением соотношения концентраций тестостерона к эстрадиолу-17β.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, интродукция, тиреоидные гормоны, половые стероидные гормоны, Белое море, р. Кереть.

DOI: 10.31857/S004287522203016X

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* – моноциклический вид, ареал которого был существенно расширен за счёт случайного вселения в Великие озёра (Collins, 1975; Kennedy et al., 2005) и целенаправленной интродукции в реки бассейна Белого моря (Кудерский, 2001; Павлов, 2014; Алексеев и др., 2019). Предполагалось, что горбуша, освоив резервную кормовую базу Белого моря, не будет совершать дальних миграций (Смирнов, 1994). Интродукцию горбуши на Кольском п-ове проводили в несколько этапов, начиная с 1956 г. Первое время горбуша в основном возвращалась в р. Умба (Кандалакшский залив, Мурманская область), но в течение десятилетия распространилась по многим рекам Белого моря, что связывают с высокой степенью стрейнга (Алтухов и др., 1997). В текущем столетии численность подходов горбуши нечётной линии в реки Кольского п-ова увеличилась: средний вылов в 2001–2017 гг. составил 143.8 т (Алексеев и др., 2019). Возрос темп расселения горбуши, которая мигрирует не только в российские реки бассейна Баренцева моря, но и в реки ряда государств Северной Европы – Норвегии, Исландии и Великобритании (Hesthagen, Sandlund, 2007; Pettit, 2017; Sandlund et al., 2019), что указывает на высокую степень адаптации вида к условиям бассейна Северного Ледовитого океана. Горбуша Белого моря представляет уникальный материал для исследования механизмов адаптации, поскольку

ку большинство попыток переселения анадромных лососей других видов семейства Salmonidae были в основном безуспешными (Гордеева и др., 2005). При этом есть основания полагать, что лимитирующим фактором расселения вида является именно температура воды (Гордеева, 2010).

Эндокринная регуляция является основным связующим звеном между влиянием абиотических факторов, внутренними ритмами и сезонными физиологическими реакциями (Gwinner, 1981). Тиреоидные гормоны играют важную роль в покатной миграции лососёвых, принимают непосредственное участие в адаптации молоди к новым условиям среды при миграции в море (Баранникова, 1975; Iwata, 1995; Ojima, Iwata, 2010; Arjona et al., 2011; Campinho, 2019). Установлено, что у рыб концентрации тиреоидных и половых стероидных гормонов коррелируют между собой (Comeau, Campana, 2006).

В доступной литературе мы не обнаружили информацию о концентрации тиреоидных и половых стероидных гормонов у горбуши при совершении миграции из морской воды в пресную. Есть данные о динамике концентраций тиреоидных (Biddiscombe, Idler, 1983; Youngson, Webb, 1993; Leonard et al., 2001) и половых стероидных гормонов (Ueda et al., 1983; Ueda, Yamauchi, 1995; Leonard et al., 2001) у других лососёвых в процессе нерестовой миграции. Однако эти сведения не дают чёткого



Рис. 1. Карта-схема района работ: (●) – районы отлова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*; острова: 1 – Горелый, 2 – Средний, 3 – Кереть, 4 – Пезжостров.

представления о происходящих изменениях гормональной регуляции в период смены морского отрезка пути миграции на пресноводный. Всё возрастающая роль горбуши в экосистемах беломорских рек (Алексеев и др., 2019) требует всесторонней оценки её физиологического состояния, в том числе гормонального.

Цель данной работы – сравнить уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у горбуши на морском (Белое море) и пресноводном (р. Кереть) отрезках пути нерестовой миграции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объект исследования – производители горбуши нечётной линии в возрасте 2 года. Материал собирали 15–17.07.2019 г. в низовье р. Кереть (66°16'15" с.ш. 33°33'02" в.д.) и в Белом море (66°15'32" с.ш. 33°57'36" в.д.) (рис. 1) в период массовой нерестовой миграции вида. Река Кереть относится к Баренцево-Беломорскому бассейновому округу; площадь водосборного бассейна составляет 3360 км²; протяжённость реки 80 км, берёт начало в оз. Петриярви, впадает в Белое море (Государственный водный реестр, 2020) напротив двух островов Керетского архипелага (о. Горелый и о. Средний, Кандалакшский залив Белого моря, Республика Карелия). В период отбора проб температура воды в реке составляла 13°C, а в море – 10°C.

Производителей горбуши для исследований из р. Кереть нам любезно предоставляли рыбаки,

осуществлявшие её лицензионный лов в 2 км выше Керетской губы. Горбушу из моря приобрели у ООО «РиК», осуществлявшего её отлов ставными неводами вблизи восточной оконечности о-ва Пезжостров (в ~15 км от впадения р. Кереть в Белое море). Переданные в живом виде рыбы до момента отбора проб (≤30 мин) находились в садках соответственно в пресной или в морской воде.

У каждой особи прижизненно из хвостовой вены шприцом отбирали кровь (две пробы по 1.5 мл), измеряли длину по Смитту (*FL*) и массу тела; пол определяли по морфологическому строению половых желёз.

Кровь в пробирке объёмом 2 мл центрифугировали и замораживали при температуре –20°C. В камеральных условиях сыворотку (общий объём индивидуальной пробы ~ 2 мл) размораживали и методом иммуноферментного анализа с использованием тест-наборов производства DRG (ФРГ) на приборе Mindray MR 96A (КНР) определяли в ней концентрацию шести гормонов: общего (T_3) и свободного (FT_3) трийодтиронина, общего (T_4) и свободного (FT_4) тироксина, тестостерона (T_s) и эстрадиола-17β (E). Большая часть T_3 и T_4 в крови связана с белками сыворотки, а оставшаяся доля (<1%), т.е. FT_3 и FT_4 , является биологически активной фракцией гормона (Ebbesson et al., 2000; Comeau, Samrana, 2006). Рассчитывали доли свободных тиреоидных гормонов от их общего содержания (FT_3/T_3 и FT_4/T_4) в процентах, а также

Таблица 1. Длина (*FL*) и масса производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Белого моря и р. Кереть

Место отлова	Самки			Самцы		
	<i>FL</i> , см	Масса, г	<i>n</i> , экз.	<i>FL</i> , см	Масса, г	<i>n</i> , экз.
Белое море	43 ± 0.9	1009 ± 61.3	8	45 ± 0.9	1212 ± 78.9	18
	39–46	660–1200		40–52	830–2020	
Р. Кереть	44 ± 0.6	1047 ± 44.5	17	43 ± 1.4	1003 ± 115.0	11
	40–48	655–1280		37–55	625–2095	

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

Таблица 2. Содержание тиреоидных гормонов у самок и самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Белого моря и р. Кереть

Показатель	Белое море		Р. Кереть	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
T_3 , нг/мл	$1.2 \pm 0.34^{a,b}$ 0.2–3.2	2.6 ± 0.61 0.5–10.5	2.5 ± 0.40^a 0.3–4.9	3.3 ± 0.74^b 0.9–8.8
FT_3 , пг/мл	11.7 ± 2.28 4.0–20.8	14.5 ± 1.89 1.7–28.3	13.6 ± 1.34 4.8–22.7	15.5 ± 1.90 7.0–26.8
T_4 , мкг/дл	3.1 ± 1.17 0.5–10.3	6.2 ± 1.11^a 0.5–18.4	2.7 ± 0.54^a 0.1–7.7	4.2 ± 1.07 0.6–11.9
FT_4 , нг/дл	0.6 ± 0.23 0.2–1.2	0.8 ± 0.14 0.2–1.5	1.0 ± 0.06 0.5–1.4	0.8 ± 0.01 0.4–1.4
FT_3/T_3 , %	$1.44 \pm 0.318^{a,b}$ 0.46–2.79	0.84 ± 0.157 0.01–2.24	0.78 ± 0.153^a 0.30–2.55	0.68 ± 0.173^b 0.28–2.12
FT_4/T_4 , %	0.03 ± 0.014 0.01–0.07	0.01 ± 0.003^a 0.01–0.02	0.05 ± 0.012^a 0.02–0.15	0.04 ± 0.009 0.01–0.10
T_4/T_3	35.3 ± 10.20^a 5.5–92.6	25.6 ± 4.85^b 9.3–87.2	$7.5 \pm 1.44^{a,b}$ 0.6–17.0	20.2 ± 7.14 1.9–66.1

Примечание. Одинаковые буквы (^{a, b}) указывают на достоверные различия (*U*-критерий: $p < 0.05$).

показатель T_4/T_3 для оценки дейодирования – превращения T_4 в T_3 (Johnston, Eales, 1995; Comeau, Samrana, 2006) – и показатель T_3/E для оценки перехода T_3 в E (Kagawa et al., 1984; Павлов и др., 2015). Каждую пробу исследовали на содержание гормонов в двух повторностях. Всего уровень гормонов определили в крови 54 рыб: 28 экз. из реки и 26 экз. из моря.

Статистическая обработка материала выполнена по индивидуальным и обобщённым показателям. Сравнительный анализ длины и массы тела рыб выполнен с использованием *t*-критерия Стьюдента. Совокупность значений уровня гормонов в выборках соответствовала распределению, отличному от нормального: $p < 0.05$ (Колмогоров–Смирнов). Для оценки различий концентраций гормонов у разных групп рыб применяли *U*-критерий Манна–Уитни. Для оценки связи уровня в крови тиреоидных и половых стероидных гормонов рассчитан коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса рыб. В Белом море и р. Кереть самки горбуши не различались по длине и массе тела ($p > 0.05$ здесь и далее по *t*-критерию Стьюдента) (табл. 1). При этом длина и масса самок были заметно меньше, чем у самок из той же реки, исследованных в 2001 и 2003 гг. (Гордеева, 2003; Дорофеева, 2009). Самцы в реке имели меньшие размеры и массу, чем в море ($p < 0.001$). В выборке из Белого моря был один самец *FL* 55 см и массой 2020 г, что в два раза превышало среднюю массу остальных пойманных в этом районе самцов (статистический анализ длины и массы горбуши проведён без учёта этой особи).

Концентрация тиреоидных гормонов. Парное сравнение (*U*-критерий) концентраций тиреоидных гормонов и их относительных показателей выявило ряд достоверных различий при миграции горбуши из морской воды в пресную (табл. 2). Уровень T_3 у самок, зашедших в реку, по сравнению с самками из моря выше в два раза. Доля свободной

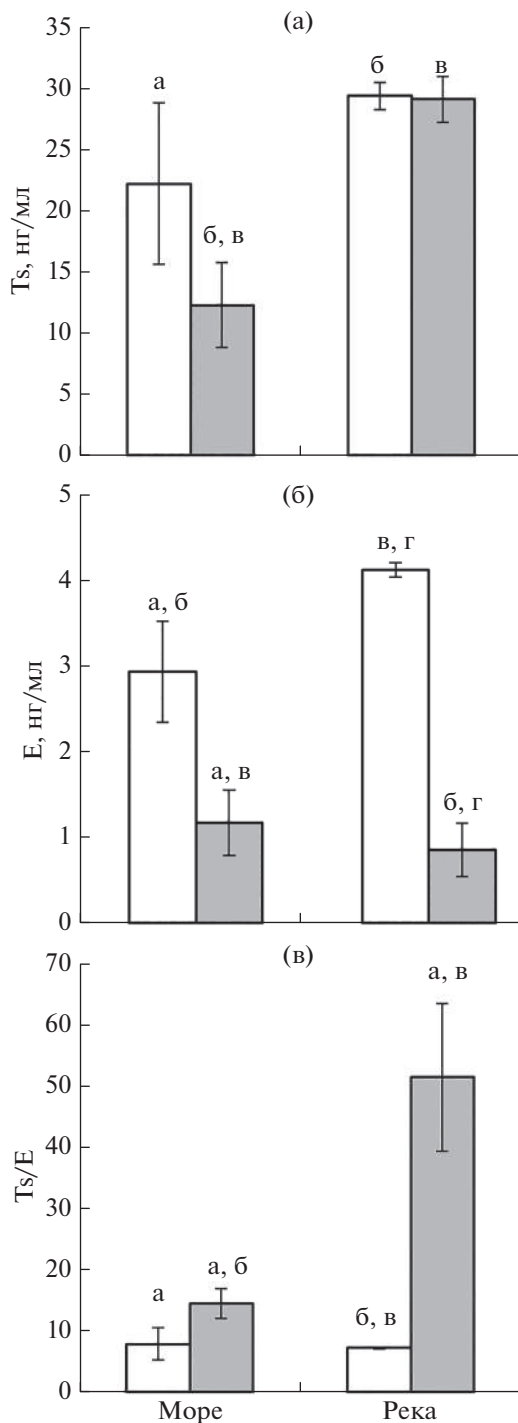


Рис. 2. Содержание половых стероидных гормонов в крови самок (□) и самцов (■) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из Белого моря и р. Кереть: а – тестостерон (Ts), б – эстрадиол-17β (E), в – соотношение концентраций Ts/E; (I) – ошибка средней; одинаковые буквы (а–г) указывают на достоверные различия (*U*-критерий: $p < 0.05$).

фракции этого гормона (FT₃/T₃) и показатель T₄/T₃, напротив, ниже соответственно в 1.9 и 4.7 раза. У самцов отмечена лишь сходная тенденция (раз-

личия недостоверны) изменения уровней T₃, FT₃ и T₄/T₃.

Концентрация половых стероидных гормонов. Концентрация Ts в крови самцов, находящихся в реке, в 2.4 раза выше, чем у самцов в море (рис. 2а). Концентрация E в первую очередь отражает половые различия: у самок уровень этого гормона значительно выше, чем у самцов – в море в 2.5 раза, а в реке в 4.8 раза (рис. 2б). Показатель Ts/E у самок при миграции из моря в реку не меняется, а у самцов возрастает в 3.6 раза преимущественно за счёт увеличения концентрации тестостерона (рис. 2в).

Корреляционный анализ показал, что у самок как в море, так и в реке наблюдается положительная связь содержания Ts и E в крови: соответственно $r_s = 0.71$ при $p = 0.047$ и $r_s = 0.67$ при $p = 0.003$. У самцов в море такая связь выражена слабее ($r_s = 0.49$ при $p = 0.048$), а в реке она не выявлена ($p > 0.05$).

Самцы в море характеризуются положительной связью концентраций T₃ и FT₃ с уровнем половых стероидных гормонов (Ts и E): T₃ и Ts – $r_s = 0.53$ при $p = 0.027$; T₃ и E – $r_s = 0.68$ при $p = 0.002$; FT₃ и Ts – $r_s = 0.77$ при $p = 0.001$; FT₃ и E – $r_s = 0.84$ при $p < 0.001$. У этих рыб содержание T₄ в крови коррелирует с уровнем E ($r_s = 0.57$ при $p = 0.013$), а показатель T₄/T₃ связан с Ts/E: -0.60 при $p = 0.013$. У самцов, находящихся в реке, все указанные связи недостоверны ($p > 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют, что по ряду эндокринологических показателей производители горбуши, зашедшие в реку, отличаются от особей, ещё находящихся в море. Происходящие гормональные изменения при миграции рыб из морской воды в пресную, как правило, обусловлены двумя параллельными процессами: адаптацией особи к гипоосмолярной среде и продолжающимся половым созреванием в пресной воде. Проанализируем полученные данные, основываясь на ходе этих процессов.

Адаптация рыб при перемещении в пресную воду осуществляется путём осморегуляции, в которой могут принимать участие и гормоны щитовидной железы (Comeau, Samraha, 2006). Однако оценку уровня тиреоидных гормонов у лососёвых авторы чаще соотносят с периодом их полового созревания. Так, у атлантического лосося *Salmo salar* при содержании в морской и пресной воде отмечали повышение концентраций T₃ и T₄ в преднерестовый период и их снижение во время нереста (Dickhoff et al., 1989). Половые различия у рыб по этим гормонам регистрировали только во время нереста. Уровень T₃ у производителей атлантического лосося был максимальным при нахождении особей в

прибрежной зоне и снижался в пресноводный период миграции, достигая минимума у рыб вблизи нерестилищ (Youngson, Webb, 1993). У самок и самцов нерки *Oncorhynchus nerka* в течение нерестовой миграции (по мере достижения нерестово-выростных участков) концентрации T_3 и T_4 снижаются (Biddiscombe, Idler, 1983; Leonard et al., 2001).

В отличие от приведённых данных литературы наши исследования проведены в течение короткого периода (3 сут), поэтому они не позволяют рассмотреть динамику изменения уровня гормонов. Тем не менее с помощью них можно оценить изменения тиреоидных гормонов, связанные с адаптацией рыб к пресной воде. Достоверные различия между производителями горбуши в реке и находящимися ещё в море отмечены только у самок по T_3 и относительным показателям — FT_3/T_3 и T_4/T_3 ; у самцов наблюдается лишь сходная тенденция. Разная скорость изменения указанных показателей у самок и самцов может быть обусловлена разными сроками их захода в реку. В целом отсутствие выраженных изменений в работе щитовидной железы (по всем исследованным тиреоидным гормонам и их соотношениям) у горбуши может быть связано с реализацией её адаптации к пресной воде ещё на морском отрезке пути нерестовой миграции. Так, например, у смолтов черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* перестройка осморегуляции начинается в преддверии ската в море (Павлов и др., 2017). Подготовка к переходу из морской среды в пресную у горбуши может также происходить заранее — ещё в море. На вероятность такого механизма указывают данные по кижучу *O. kisutch* (Sower, Schreck, 1982), у которого блокировка возможности перехода из морской воды в пресную приводит к высокой смертности.

Отметим, что модификация работы эндокринной системы может быть связана не только с изменением осмолярности среды, но и с температурой воды. Так, на *Danio rerio* показано регуляторное действие тиреоидных гормонов при снижении температуры (Little et al., 2013). Есть данные, что скорость дейодирования, которую отражает показатель T_4/T_3 , у радужной форели (Eales et al., 1982; Johnston, Eales, 1995), зимней камбалы *Pseudopleuronectes americanus* (Eales, Fletcher, 1982) и трески *Gadus morhua* (Comeau, Campana, 2006) прямо коррелирует с температурой воды. В нашей работе показано, что при миграции в реку у самок горбуши за счёт увеличения скорости дейодирования (снижение T_4/T_3) возрастает уровень T_3 . Эти изменения также могут быть связаны с более высокой температурой воды в р. Кереть по сравнению с морем (13 против 10°C).

Концентрации половых стероидных гормонов, вероятно, слабо связаны с переходом рыб в гипоосмотическую среду. Например, у кеты *O. keta* высокие концентрации Е у самок и T_s у самцов наблю-

даются на протяжении морского и речного преднерестового периодов, снижаясь во время нереста (Ueda et al., 1983; Ueda, Yamauchi, 1995). В то же время похожие данные были получены на резидентной нерке (весь жизненный цикл проходит в пресной воде) в период её нерестовой миграции на озёрные нерестилища (Leonard et al., 2001). То есть концентрации половых стероидных гормонов у рыб в первую очередь отражают их половую зрелость. Сравним концентрации половых стероидных гормонов у горбуши из реки и моря. Уровень T_s в крови самцов горбуши в реке был заметно выше, чем у самцов, находящихся ещё в море, что указывает на продолжающееся половое созревание. Концентрация Е при миграции в реку практически не менялась ни у самок, ни у самцов. Половые различия хорошо отражает уровень Е (у самок выше, чем у самцов) и показатель T_s/E (у самок ниже, чем у самцов). У самцов T_s/E заметно повышается при миграции в реку преимущественно за счёт увеличения содержания тестостерона в крови. Выявленные закономерности свидетельствуют о том, что самки горбуши во время захода в реку и в море характеризуются сходным состоянием репродуктивной системы, а самцы, достигшие реки, более зрелые, чем самцы в море. Увеличение концентрации T_s у самцов горбуши в реке указывает на то, что заход в пресную воду катализирует их сперматогенез. На производителях кижуча показано (Sower, Schreck, 1982), что отсутствие возможности мигрировать из моря в реку угнетает репродуктивную функцию как самок, так и самцов.

Самцы горбуши, вероятно, могут заходить в реку раньше самок. На это указывают различия в реакции репродуктивной системы самцов (положительная реакция) и самок (отсутствие реакции) на их перемещение в пресную воду. Половой диморфизм по срокам захода в реку в период нерестовой миграции отмечали у горбуши Британской Колумбии (Pritchard, 1937), у других лососёвых (Shapovalov, Taft, 1954; Lorz, Northcote, 1965; Quinn et al., 2016), в том числе и у полициклического вида — кумжи *S. trutta*. Так, для самцов кумжи по сравнению с самками характерны поздняя покатная миграция в море и раннее возвращение в реку на нерест (Pemberton 1976; Berg, Jonsson 1990). В некоторых случаях это приводит к тому, что самцы достигают нерестовых участков раньше самок (Jonsson, Jonsson, 2011). Однако есть данные (Dahl et al., 2015) о раннем заходе самок кумжи в реку по сравнению с самцами. Отметим, что продолжительность нахождения лососёвых в море связана не только с полом, но и во многом зависит от температурных и кормовых условий (de Leeuw et al., 2007).

Длина и масса самцов горбуши в выборке из реки заметно меньше, чем в таковой из моря. Вероятно, самцы меньшего размера заходят в реку и достигают половой зрелости несколько раньше, чем

крупные особи. Это хорошо согласуется с информацией о том, что в новом регионе обитания горбуша сохранила присущую ей в нативном ареале (р. Ола, Магаданская область) особенность — увеличение к концу хода доли более крупных производителей (Дорофеева, 2009). Увеличение размеров горбуши к концу нерестового хода отмечали и в другой части ареала — Британской Колумбии (Pritchard, 1937). Мы предполагаем, что это связано с тем, что крупным особям требуется несколько больше времени для достижения полового созревания.

Выявленные изменения концентраций исследованных гормонов отражают их связь на морском и речном этапах нерестовой миграции горбуши, а также её половой диморфизм. Самки как в море, так и в реке характеризуются стабильной связью T_s с E при отсутствии значимых корреляций по концентрациям тиреоидных гормонов. У самцов в море выявлены корреляции уровней тиреоидных и половых стероидных гормонов, однако такие связи значительно ослабевают в реке. Следовательно, в период подготовки к миграции в реку самки и самцы горбуши характеризуются не только разным гормональным статусом, но и, по всей видимости, разной степенью вовлечения тиреоидных гормонов в процессы полового созревания. По сравнению с особями, находящимися в море, самки горбуши в реке характеризуются высоким уровнем T_3 и повышенной скоростью дейодирования, а самцы — более высоким уровнем T_s . Выявленные особенности указывают на половой диморфизм у горбуши при миграции из моря в реку.

ВЫВОДЫ

1. При нерестовой миграции из Белого моря в р. Кереть у самок горбуши повышается уровень трийодтиронина, снижается доля его свободной фракции, увеличивается скорость дейодирования (превращение T_4 в T_3). У самцов прослеживается сходная тенденция, но различия недостоверны.

2. Находящиеся ещё в море и зашедшие в реку самки не различаются по уровню половых стероидных гормонов и показателю их отношения (T_s/E). Самцы, зашедшие в реку, характеризуются более зрелым состоянием, чем самцы в море, на что указывают высокий уровень тестостерона и величина T_s/E .

3. На этапе смены морского отрезка пути нерестовой миграции на пресноводный самки горбуши отличаются от самцов высоким уровнем эстрадиола- 17β и низким значением T_s/E .

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Северо-Западного территориального управления Росрыболовства за

оказанное содействие; М.А. Ручьёву (ИПЭЭ РАН, КарНЦ РАН) за помощь при сборе материала; А.Б. Буракову (МГУ) и В.В. Костину (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В., Зубченко А.В. и др. 2019. Распространение, эффективность нереста и возможность промысла интродуцированной горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) в реках Мурманской области // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 12. № 1. С. 1–13.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососёвых рыб. М.: Наука, 228 с.
- Баранникова И.А. 1975. Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука, 210 с.
- Гордеева Н.В. 2003. Генетические процессы у горбуши интродуцированной в бассейне Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен РАН, 24 с.
- Гордеева Н.В. 2010. Беломорская горбуша: итоги и перспективы акклиматизации // Рыб. хоз-во. № 5. С. 65–67.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. 2005. Генетическая дифференциация тихоокеанской горбуши при освоении нового ареала // ДАН. Т. 400. № 5. С. 714–717.
- Государственный водный реестр. 2020. (<http://textual.ru/gvr/>. Version 05/2020).
- Дорофеева Е.А. 2009. Морфобиологические адаптации горбуши в Белом море // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. СПб. С. 195–202.
- Кудерский Л.А. 2001. Акклиматизация рыб в водоёмах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 1(5). С. 6–85.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2015. Содержание тиреоидных и половых стероидных гормонов у сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из двух пространственных группировок при разной продолжительности голодания // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 415–422. <https://doi.org/10.7868/S0002332915040116>
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2017. Содержание Na^+ , K^+ , Cl^- и Ca^{2+} в крови молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* при внутривидовой дифференциации // Там же. № 6. С. 585–592. <https://doi.org/10.7868/S0002332917060017>
- Павлов С.Д. 2014. Результаты акклиматизации дальневосточной горбуши в Европе и о стабилизации уловов // Рыб. хоз-во. № 2. С. 85–88.
- Смирнов А.И. 1994. Экологические подходы к работе с горбушей и кетой в бассейнах Баренцева и Белого морей // Матер. V Всерос. совещ. “Систематика, биология

- и биотехника разведения лососёвых рыб". СПб. С. 181–183.
- Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., del Río M.P. et al. 2011. Effects of cortisol and thyroid hormone on peripheral outer ring deiodination and osmoregulatory parameters in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) // J. Endocrinol. V. 208. № 3. P. 323–330.
https://doi.org/10.1530/JOE-10-0416
- Berg O.K., Jonsson B. 1990. Growth and survival rates of anadromous trout (*Salmo trutta* L.) from the Vardnes river, northern Norway // Environ. Biol. Fish. V. 29. P. 145–154.
https://doi.org/10.1007/BF00005031
- Biddiscombe S., Idler D.R. 1983. Plasma levels of thyroid hormones in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) decrease before spawning // Gen. Comp. Endocrinol. V. 52. № 3. P. 467–470.
https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90187-9
- Campinho M.A. 2019. Teleost metamorphosis: the role of thyroid hormone // Front. Endocrinol. V. 10. P. 1–12.
https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00383
- Collins J.J. 1975. Occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Lake Huron // J. Fish. Res. Board Can. V. 32. № 3. P. 402–404.
https://doi.org/10.1139/f75-047
- Comeau L.A., Campana S.E. 2006. Correlations between thyroidal and reproductive endocrine status in wild Atlantic cod // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2682. 14 p.
- Dahl J., Dannewitz J., Karlsson L. et al. 2015. The timing of spawning migration: implications of environmental variation, life history, and sex // Can. J. Zool. V. 82. № 12. P. 1864–1870.
https://doi.org/10.1139/z04-184
- de Leeuw J.J., ter Hofstede R., Winer H.V. 2007. Sea growth of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) // J. Sea. Res. V. 58. № 2. P. 163–165.
https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.12.001
- Dickhoff W.W., Yan L., Plisetskaya E.M. et al. 1989. Relationship between metabolic and reproductive hormones in salmonid fish // Fish Physiol. Biochem. V. 7. № 1–6. P. 147–155.
https://doi.org/10.1007/bf00004701
- Eales J.G., Fletcher G.L. 1982. Circannual cycles of thyroid hormones in plasma of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walbaum) // Can. J. Zool. V. 60. № 3. P. 304–309.
https://doi.org/10.1139/z82-040
- Eales J.G., Chan J.P., Van Der Kraak G.J. et al. 1982. Effects of temperature on plasma thyroxine and iodide kinetics in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 47. № 3. P. 295–307.
https://doi.org/10.1016/0016-6480(82)90237-4
- Ebbesson L.O.E., Björnsson B.T., Stefansson S.O., Ekström P. 2000. Free plasma thyroxine levels in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during parr-smolt transformation: comparison with total thyroxine, total triiodothyronine, and growth hormone levels // Fish Physiol. Biochem. V. 22. № 1. P. 45–50.
https://doi.org/10.1023/a:1007841517552
- Gwinner E. 1981. Circannual systems // Biological rhythms / Ed. Aschoff J. N.Y.: Plenum. P. 391–410.
- Hesthagen T., Sandlund O.T. 2007. Non-native freshwater fishes in Norway: history, consequences and perspectives // J. Fish Biol. V. 71. Suppl. D. P. 173–183.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01676.x
- Iwata M. 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review // Aquaculture. V. 135. № 1–3. P. 131–139.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01000-9
- Johnston C.E., Eales J.G. 1995. Effects of acclimation and assay temperature on outer- and inner-ring thyroxine and 3,5,3-triiodo-L-thyronine deiodination by liver microsomes of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Zool. V. 272. № 6. P. 426–434.
https://doi.org/10.1002/jez.1402720604
- Jonsson B., Jonsson N. 2011. Ecology of Atlantic salmon and brown trout: habitat as a template for life histories // Fish Fish. Ser. V. 33. 680 p.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-1189-1
- Kagawa H., Young G., Nagahama Y. 1984. *In vitro* estradiol-17 beta and testosterone production by ovarian follicles of the goldfish, *Carassius auratus* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 54. № 1. P. 139–143.
https://doi.org/10.1016/0016-6480(84)90209-0
- Kennedy A.J., Greil R.W., Back R.C., Sutton T.M. 2005. Population characteristics and spawning migration dynamics of pink salmon in U.S. Waters of the St. Marys river // J. Great Lakes Res. V. 31. № 1. P. 11–21.
https://doi.org/10.1016/s0380-1330(05)70234-3
- Leonard J.B.K., Iwata M., Ueda H. 2001. Seasonal changes of hormones and muscle enzymes in adult lacustrine masu (*Oncorhynchus masou*) and sockeye salmon (*O. nerka*) // Fish Physiol. Biochem. V. 25. № 2. P. 153–163.
https://doi.org/10.1023/a:1020512105096
- Little A.G., Kunisue T., Kannan K., Seebacher F. 2013. Thyroid hormone actions are temperature-specific and regulate thermal acclimation in zebrafish (*Danio rerio*) // BMC Biol. V. 11. № 1. Article 26.
https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-26
- Lorz H.W., Northcote T.G. 1965. Factors affecting stream location, and timing and intensity of entry by spawning kokanee (*Oncorhynchus nerka*) into an inlet of Nicola Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 22. № 3. P. 665–685.
https://doi.org/10.1139/f65-060
- Ojima D., Iwata M. 2010. Central administration of growth hormone-releasing hormone and corticotropin-releasing hormone stimulate downstream movement and thyroxine secretion in fall-smolting coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Gen. Comp. Endocrinol. V. 168. № 1. P. 82–87.
https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.04.007
- Pemberton R. 1976. Sea trout in North Argyll sea lochs, population, distribution and movements // J. Fish Biol. V. 9. № 2. P. 157–179.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1976.tb04670.x
- Pettit H. 2017. Britain's native salmon are under threat from a pink rival that escaped into the sea from Russian farms. (https://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-4829918/Britain-s-native-salmon-threat-pink-rival.html. Version 05/2021).
- Pritchard A.L. 1937. Variation in the time of run, sex proportions, size and egg content of adult pink salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 14. № 1. P. 1–12.

- rhynchus gorbuscha*) at McClinton Creek, Masset Inlet, B.C. // J. Biol. Board Can. V. 3. № 5. P. 403–416.
<https://doi.org/10.1139/f37-023>
- Quinn T.P., McGinnity P., Reed T.E. 2016. The paradox of “premature migration” by adult anadromous salmonid fishes: patterns and hypotheses // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 73. № 7. P. 1–68.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0345>
- Sandlund O.T., Berntsen H.H., Fiske P. et al. 2019. Pink salmon in Norway: the reluctant invader // Biol. Invasions. V. 21. № 4. P. 1033–1054.
<https://doi.org/10.1007/s10530-018-1904-z>
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Fish Bull. Cal. Dept. Fish Game. V. 98. P. 1–375.
- Sower S.A., Schreck C.B. 1982. Steroid and thyroid hormones during sexual maturation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in seawater or fresh water // Gen. Comp. Endocrinol. P. 47. № 1. P. 42–53.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(82\)90082-x](https://doi.org/10.1016/0016-6480(82)90082-x)
- Ueda H., Yamauchi K. 1995. Chapter 14. Biochemistry of fish migration // Biochemistry and molecular biology of fish V. 5 / Eds. Hochachka P.W., Mommsen T.P. Amsterdam: Elsevier Sci. P. 265–279.
[https://doi.org/10.1016/s1873-0140\(06\)80040-8](https://doi.org/10.1016/s1873-0140(06)80040-8)
- Ueda H., Hiroi O., Hara A. et al. 1983. Changes in serum concentrations of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 53. № 2. P. 203–211.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(84\)90243-0](https://doi.org/10.1016/0016-6480(84)90243-0)
- Youngson A.F., Webb J.H. 1993. Thyroid hormone levels in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the return migration from the ocean to spawn // J. Fish Biol. V. 42. № 2. P. 293–300.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00329.x>

УДК 597.08

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНОГО АМУРСКОГО БЫЧКА *RHINOGOBIUS BRUNNEUS* (GOBIIDAE), ИМЕЮЩИЕ ОТНОШЕНИЕ К КОЖНОМУ ДЫХАНИЮ[#]

© 2022 г. Х. Т. Ким¹, С. В. Юн², Дж. Я. Парк², *

¹Национальный педагогический университет Чонджу, Чонджу, Республика Корея

²Институт исследований биоразнообразия, Колледж естественных наук,
Национальный университет Чонбук, Чонджу, Республика Корея

*E-mail: park7877@jbnu.ac.kr

Поступила в редакцию 28.07.2021 г.

После доработки 06.10.2021 г.

Принята к публикации 06.10.2021 г.

Пресноводный амурский бычок *Rhinogobius brunneus* предпочитает мелководные водоёмы с галечным дном, которые легко могут обсыхать из-за недостатка воды в периоды засухи или снижения уровня воды после осадков. Гистологические исследования показали, что в зависимости от условий среды васкуляризация и интраэпителиальные кровеносные капилляры эпидермиса и дермы кожи бычка меняются. Эпидермис толщиной 38,4–156,8 мкм состоит из трёх частей. Самый внешний поверхностный слой содержит многослойные плоские и полигональные клетки, слизистые клетки и вкусовые почки. Средний слой включает стратифицированные полигональные клетки. Базальный слой состоит из стратифицированных полигональных клеток, а также интраэпителиальных кровеносных капилляров, основное развитие которых наблюдается в дерме. Следовательно, наличие внутриэпителиальных и внутрикожных кровеносных капилляров, обилие слизистых клеток, хорошо развитая васкуляризация кожи, толстый эпидермис, а также уменьшенное расстояние для диффузии газов в некоторых областях кожи могут считаться гистологическими доказательствами поддержки кожного дыхания во время гипоксических условий в стоячей воде или во время периодических сухих сезонов.

Ключевые слова: кожное дыхание, васкуляризация кожи, пресноводный бычок, внутриэпителиальные кровеносные капилляры, уменьшенное расстояние для диффузии газов, гистология кожи.

DOI: 10.31857/S0042875222030109

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 59.086

МОДИФИЦИРОВАННЫЙ МЕТОД ИМПРЕГНАЦИИ СЕРЕБРОМ ДЛЯ ВИЗУАЛИЗАЦИИ НЕРВНОЙ ТКАНИ РЫБ[#]

© 2022 г. Д. В. Капитанова^{1, 2, *}, Н. А. Веретенников¹, Ф. Н. Шкиль^{1, 2}

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

²Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

*E-mail: daryakapitanova@gmail.com

Поступила в редакцию 17.09.2021 г.

После доработки 13.10.2021 г.

Принята к публикации 18.10.2021 г.

Нервная система рыб является одним из важнейших объектов эволюционных и биомедицинских исследований. Для визуализации нервной ткани у рыб были разработаны многочисленные методы и подходы. Однако все они имеют особенности, в той или иной мере ограничивающие возможности применения. В результате чёткая и ясная гистологическая картина нервной системы личинок и ювенильных особей немодельных видов рыб до сих пор требует решения. В нашей статье мы представляем модифицированный протокол импрегнации серебром, позволяющий анализировать морфологию нервной системы лучепёрых рыб на фоне хорошо различимых костей, хрящей и мышц на ранних стадиях развития: от зародышей до ювенильных особей. Основными преимуществами этого протокола являются: 1) стабильные результаты окрашивания, 2) возможность окраски свежих и коллекционных экземпляров, зафиксированных с помощью разных методов; 3) доступные, относительно нетоксичные реактивы; 4) дифференциация всех основных видов тканей.

Ключевые слова: импрегнация серебром, нервная ткань, рыбы.

DOI: 10.31857/S0042875222030079

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.556.21 Melamphaidae

ОБНАРУЖЕНИЕ *POROMITRA MACROPHTHALMA* (MELAMPHAIIDAE) В АТЛАНТИЧЕСКОМ ОКЕАНЕ

© 2022 г. А. Н. Котляр*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: kotlyar@ocean.ru

Поступила в редакцию 13.10.2021 г.

После доработки 29.10.2021 г.

Принята к публикации 29.10.2021 г.

Впервые сообщается об обнаружении в центральной части Атлантического океана большеглазой поромитры *Poromitra macrophthalma*. Ранее этот вид был известен только в тропических и субтропических водах Индийского и Тихого (западная и центральная части) океанов.

Ключевые слова: Melamphaidae, *Poromitra macrophthalma*, *P. megalops*, Атлантический океан.

DOI: 10.31857/S0042875222030110

В результате ревизии рода *Poromitra* было установлено, что к нему относятся 22 вида рыб (Котляр, 2010). Три вида этого рода имеют очень крупные глаза (24.2–39.4% длины головы): атлантическая большеглазая поромитра *P. megalops* (Lütken, 1877) (Атлантический океан), индотихоокеанская большеглазая поромитра *P. macrophthalma* (Gilchrist, 1903) (тропические и субтропические воды Индийского и Тихого (западная и центральная части) океанов) и восточнотихоокеанская большеглазая поромитра *P. jucunda* Kotlyar, 2010 (центральная и восточная части Тихого океана).

До настоящего времени сообщений о нахождении *P. macrophthalma* в Атлантическом океане не было. В связи с тем что типовое место лова этого вида находится у южной оконечности Африки недалеко от м. Игольный (Gilchrist, 1903), нельзя исключить его обнаружение в Атлантическом океане. Однако во всех известных поимках большеглазые поромитры из близлежащих районов Юго-Восточной Атлантики (всего 4 экз.) определены как *M. megalops* (Norman, 1929, 1930; Котляр, 2012). В 2016 г. в центральной части Атлантического океана вблизи разлома Вима был выловлен экземпляр большеглазой поромитры, обладающий признаками *P. macrophthalma*. Настоящее сообщение посвящено описанию этой рыбы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экземпляр *P. macrophthalma* был пойман в октябре 2016 г. в 43-м рейсе НИС “Академик Вавилов” в Атлантическом океане при осуществлении разреза между 30° с.ш. и экватором. Ловы проводили разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в мо-

дификации Самышева–Асеева (РТАКСА), оснащённым двойным мешком длиной 25 м, площадь устья 6 м². В настоящее время пойманный экземпляр (рисунок, а, б) хранится в коллекции Института океанологии РАН: ИО РАН № 04468 – *SL* 31.5 мм, 27.10.2016 г., станция 649-1, 10°46′00″–10°48′06″ с.ш. 41°01′02″–41°08′00″ з.д., глубина лова 700–0 м, коллектор С.Г. Кобылянский. В тексте использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина, *c* – длина головы; *D*, *A*, *P*, *V* – соответственно спинной, анальный, грудные и брюшные плавники.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описание. *D* III 11, *A* I 8, *P* 13, *V* I 7, тычинок на 1-й жаберной дуге 7 + 1 + 16 = 24, тычинок на 4-й жаберной дуге 4 + 10 = 14; число поперечных рядов чешуй: от затылка до начала хвостового плавника 34, от виска до начала хвостового плавника 29; число чешуй в косом ряду от начала *D* в направлении *A* 8, число предорсальных чешуй 9, число пилорических придатков 5, число лепестков ложножабры 3, позвонков 10 + 19 = 29 (рисунок, в).

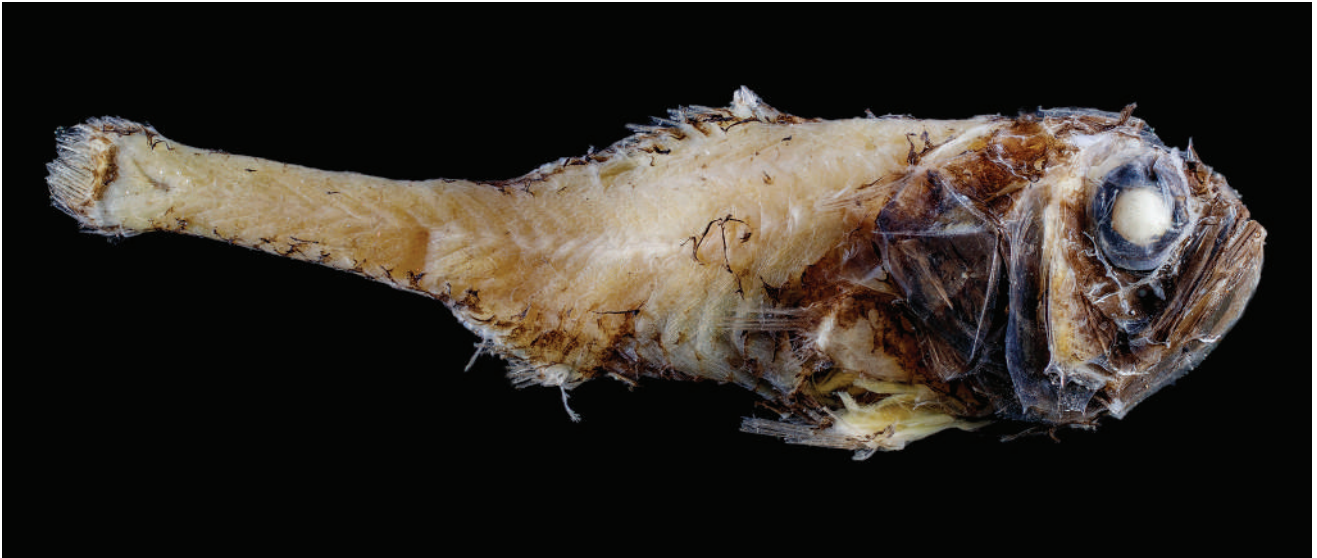
Высота тела укладывается 3.5 раза в *SL*. Хвостовой стебель укладывается 2.9 раза, его высота – 13.7 раза в *SL*. Анальный плавник начинается под 5-м лучом *D* от конца этого плавника. Брюшной плавник находится впереди вертикали начала грудного плавника. Расстояние между вертикалью начала брюшного плавника и вертикалью нижнего края основания грудного плавника укладывается 2.2 раза в длине основания анального плавника.

Длина головы 2.8 раза в *SL*. Диаметр глаза укладывается 3.2 раза в *c*; заглазничное рассто-

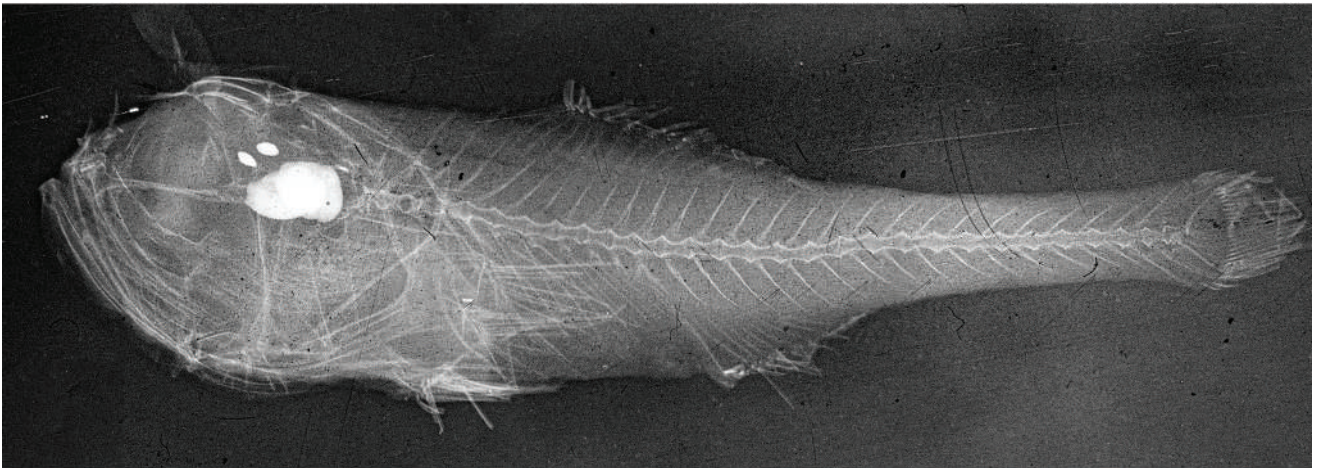
(a)



(б)



(в)



Poromitra macrophthalmal SL 31.5 мм из центральной части Атлантического океана, вид сбоку: с левой (а) и правой (б) стороны; рентгенограмма (в).

яние — 1.9 раза в *c*; расстояние от нижнего края глаза до внутреннего угла предкрышки — 4.1 раза в *c*. Длина верхней челюсти 1.9 раза в *c*, челюсть не доходит до вертикали заднего края глаза: расстояние между вертикалями конца верхней челюсти и заднего края глаза укладывается 2.5 раза в расстоянии от нижнего края глаза до внутреннего угла предкрышки. Нижняя челюсть 1.8 раза в *c*. Костные гребни переднего края предкрышки находятся по отношению друг к другу под углом 88°. Длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге укладывается 5.0 раза в *c*.

О ш и п л е н и е г о л о в ы. Число шипиков: на верхнем крае гребня *frontale* 9, на нижнем крае *praeperculum* 5, на заднем крае *praeperculum* 1 (расположен выше слабовеячатого промежутка между ним и последним (угловым) шипиком нижней части этой кости), на угловой (передней) части *praeperculum* 2, на верхнем (заднем) крае *operculum* 8, на *interoperculum* 1, на внешнем крае *suboperculum* 1.

И з м е р е н и я. В % *SL*: длина головы 36.1, длина рыла 6.8, диаметр глаза 11.3, заглазничное расстояние 19.4, высота головы 28.1, ширина межглазничного промежутка 9.0, высота лба 1.6, длина верхней челюсти 18.7, длина нижней челюсти 20.6, расстояние от нижнего края глаза до внутреннего угла предкрышки 8.7, ширина подглазничной кости 3.9, длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге 7.2, длина наибольшего лепестка ложножабры 0.8, ширина угловой части предкрышки 4.8, наибольшая высота тела 29.0, высота хвостового стебля 7.4, длина хвостового стебля 34.5; расстояния: антедорсальное 44.5, антепекторальное 39.4, антеанальное 38.7, антеанальное 58.7, пектоанальное 8.4, пектоанальное (по горизонтали между вертикалями нижнего края основания грудного плавника и началом брюшного плавника) 5.5, вентроанальное 24.2; длина основания спинного плавника 22.6, длина грудного плавника — сломан, длина брюшного плавника 16.9+, длина основания анального плавника 12.3; расстояния: постдорсальное (от начала *D* до начала хвостового плавника) 59.0, постдорсальное (от конца *D* до начала хвостового плавника) 37.7, постанальное (от начала *A* до начала хвостового плавника) 45.2, постанальное (от конца *A* до начала хвостового плавника) 34.2. В % *c*: длина рыла 18.8, диаметр глаза 31.3, заглазничное расстояние 53.6, высота головы 77.7, ширина межглазничного промежутка 25.0, высота лба 4.5, длина верхней челюсти 51.8, длина нижней челюсти 57.1, расстояние от нижнего края глаза до внутреннего угла предкрышки 24.1, ширина подглазничной кости 10.7, длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге 20.1, длина наибольшего лепестка ложножабры 2.2, ширина угловой части предкрышки 13.4.

О к р а с к а. Тело фиксированной в спирте рыбы светло-коричневое, голова тёмно-коричневая, все плавники светлые, границы чешуйных карманов тёмные (вся чешуя опала), пилорические придатки белые.

З а м е ч а н и я. Приведённые признаки исследованной рыбы не оставляют сомнений в том, что это *P. macrophthalmalma*. Для вида характерно меньшее, чем у *P. megalops*, число тычинок на 1-й жаберной дуге (у изученной особи 24) — 21–24 против 26–28 (Котляр, 2010). Также у *P. macrophthalmalma* отсутствует ошипление *praeperculum* или присутствует всего один шипик на её заднем крае (один шипик у исследованного экземпляра) против 2–15 (в среднем 6.7) у *P. megalops*. У *P. macrophthalmalma* более узкая угловая часть *praeperculum* (4.8% *c* у исследованного экземпляра) — 7.0–11.2% *c* у рыб из Индийского океана против 11.6–13.4% *c* у *P. megalops* (Котляр, 2010). Число пилорических придатков (5), как и у индотихоокеанских рыб, — 4–5 против 6 у *P. megalops*.

Недавно бразильские учёные (Afonso et al., 2021) сообщили о поимке 28 экз. *P. megalops* *SL* 25.0–59.0 мм к северо-востоку от Бразилии возле архипелага Фернанду-ди-Норонья, атолла Рокас и подводных возвышенностей мористее штата Риу-Гранди-ду-Норти. По их данным, у этих рыб 23–27 тычинок на 1-й жаберной дуге, число шипиков на заднем крае *praeperculum* 1–5, ширина угловой части *praeperculum* 10.0–16.5% *c*. Приведённые цифры могут быть частично отнесены как к *P. macrophthalmalma*, так и к *P. megalops*. Авторы ссылаются также на неопубликованную работу Кине (Keene, 1987)¹, с которой мне не удалось ознакомиться и в которой он отмечает у некоторых особей, относимых им к *P. megalops*, диаметр глаза около 20% *c* и 22–28 тычинок на 1-й жаберной дуге. На этом основании они (Afonso et al., 2021) предполагают, что *P. macrophthalmalma* и *P. jucunda* являются синонимами *P. megalops*.

Мне представляется, что в Атлантическом океане обитают два вида большеглазых поромитр, а в пробах бразильских авторов и М. Кине мог быть смешанный материал. На это указывает слишком большой размах такого важного признака, как число тычинок на 1-й жаберной дуге (22–28). В ревизии рода *Poromitra* (Котляр, 2010) у всех трёх видов большеглазых поромитр пределы варьирования числа тычинок не превышали четырёх (26–28 у *P. megalops*, 21–24 у *P. macrophthalmalma* и 23–25 у *P. jucunda*). У *P. macrophthalmalma*, имеющего огромный ареал, не было различий по этому признаку между рыбами, пойманными в очень удалённых друг от друга частях Мирового океана (к примеру,

¹ Keene M.J. 1987. Systematics and distribution of the deep-sea fish family Melamphaidae in the Atlantic Ocean: Ph. D. Diss., Kingston, Rhode Island: University of Rhode Island, unpublished.

южнее Мадагаскара в Индийском океане и в центральной части Тихого океана).

Материалы для ревизии рода *P. megalops* были собраны в Северной и Северо-Восточной Атлантике между 19° и 58° с.ш. (Котляр, 2010). Эти рыбы хорошо отличались от индотихоокеанских экземпляров *P. macrophthalma*, а их основные диагностические признаки не имели каких-то промежуточных значений.

Таким образом, учитывая описанный в данном сообщении экземпляр *P. macrophthalma*, можно предположить, что этот вид обитает в экваториальной и южной частях Атлантического океана, где его ареал частично перекрывается с ареалом *P. megalops*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам ИО РАН: С.Г. Кобылянскому, передавшему мне материалы по Melamphaidae из 43-го рейса НИС “Академик Вавилов”, и А.В. Мишину за изготовление великолепных фотографий и рентгенограммы исследованной рыбы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена по теме государственного задания № 0128-2021-0008.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Котляр А.Н. 2010. Ревизия рода *Poromitra* (Melamphaidae). 6. Виды группы *P. megalops* // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 159–173.
- Котляр А.Н. 2012. О встречаемости атлантической большеглазой поромитры *Poromitra megalops* (Melamphaidae) в юго-восточной части Атлантического океана // Там же. Т. 52. № 4. С. 500–502.
- Afonso G.V.F., Di Dario F., Eduardo L.N. et al. 2021. Taxonomy and distribution of deep-sea bigscales and whalefishes (Teleostei: Stephanoberycoidei) collected off Northeastern Brazil, including seamounts and oceanic islands // Ichthyol. Herpetol. V. 109. № 2. P. 467–488. <https://doi.org/10.1643/i2020069>
- Gilchrist M.A. 1903. Descriptions of new South African fishes // Mar. Invest. S. Afric. V. 2. P. 203–211.
- Norman J.R. 1929. A preliminary revision of the Berycoid fishes of the genus *Melamphaes* // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 10. V. 4. № 20. P. 153–168. <https://doi.org/10.1080/00222932908673038>
- Norman J.R. 1930. Oceanic fishes and flatfishes collected in 1925–1927 // Discov. Rep. V. II. P. 261–370. Available: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/15905098#page/299/mode/1up>.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ЗОЛОТОПОЛОСОГО СИГАНА *SIGANUS RIVULATUS* (SIGANIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2022 г. В. И. Мальцев^{1, 2, *}, А. В. Кулиш², М. А. Белецкая^{1, 2}

¹Карадагская научная станция – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей РАН, пос. Курортное, Феодосия, Республика Крым, Россия

²Керченский государственный морской технологический университет – КГМТУ, Керчь, Республика Крым, Россия

*E-mail: maltsev1356@gmail.com

Поступила в редакцию 12.04.2021 г.

После доработки 24.11.2021 г.

Принята к публикации 26.11.2021 г.

Сообщается о первом обнаружении у берегов Юго-Восточного Крыма нового для Чёрного моря вида рыб – золотополосого сига *Siganus rivulatus* Forsskål et Niebuhr, 1775. Двухлетняя особь (общая длина тела 124.2, стандартная – 105.0 мм) поймана 10.11.2020 г. в акватории б. Двужкорная (около г. Феодосия, северо-восточная часть Чёрного моря). Представлены основные морфологические характеристики рыбы.

Ключевые слова: золотополосый сиган *Siganus rivulatus*, инвазия, морфология, Чёрное море, Юго-Восточный Крым.

DOI: 10.31857/S0042875222030122

Золотополосый сиган *Siganus rivulatus* Forsskål et Niebuhr, 1775 – вид семейства Siganidae. Нативный ареал сига охватывает Красное море и внутреннюю часть Аденского залива (Woodland, 1990). Обитает на небольших глубинах, предпочитает участки дна с плотным песчаным и каменистым грунтом, а также скальными выходами, покрытыми растительностью, держится большими группами. Фитофаг, питается преимущественно зелёными и красными водорослями, а также морскими травами (Otero et al., 2013).

В Средиземном море у берегов Палестины золотополосый сиган впервые был обнаружен в 1927 году (Steinitz, 1927), куда он проник через Суэцкий канал, пополнив список “лесепсианских” мигрантов в средиземноморском бассейне. *S. rivulatus* к началу текущего столетия натурализовался и образовал многочисленные жилые популяции по всей восточной части Средиземного моря – у берегов Турции, Кипра, Сирии, Ливана, Израиля, Египта и Ливии (Golani, 1998). Распространился на запад до берегов Туниса (Ktari, Ktari, 1974; Raffafi-Nouira et al., 2012), о-ва Сицилия (Karachle et al., 2016), берегов Франции близ устья р. Рона (Iglésias et al., 2020); на север – в Эгейское море вплоть до Измирского залива (Papaconstantinou, 1990; Bilecenoglu, Kaş, 2002; Gurbet, Kara, 2013) и в юго-восточную часть Адриатического моря (Dulčić, Pal-

laço, 2004). В 2019 г. отмечен в Измитском заливе Мраморного моря (Karakulak et al., 2020).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особь золотополосого сига поймана 10.11.2020 г. ставным неводом около п.г.т. Орджоникидзе (г. Феодосия, Республика Крым) на расстоянии 160–170 м от берега (44°57'27" с.ш. 35°22'45" в.д.) в западной части б. Двужкорная у м. Киик-Атлама (рис. 1). Глубина в месте поимки 12 м, дно песчаное, с редкими камнями, покрытыми макроводорослями. В улове невода доминировали луфарь *Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766) и ставрида *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868).

На месте вылова рыбу зафиксировали в 10%-ном растворе формальдегида, обработку и описание выполняли в лаборатории. Для определения видовой принадлежности использовали диагностические ключи Вудленда (Woodland, 1990), возраст определяли по чешуе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изученный экземпляр – двухлетняя особь общей длиной (*TL*) 124.2 мм, стандартной (*SL*) – 105.0 мм, массой 22.8 г (рис. 2). Тело веретеновидное, сильно сжато с боков. Спина грязно-жёлтая, брюхо светло-серое, бока серые. Видовая принад-



Рис. 1. Место поимки (○) *Siganus rivulatus* 10.11.2020 г. Масштаб: 800 м.



Рис. 2. Золотополосый сиган *Siganus rivulatus* TL 124.2 мм, Чёрное море, побережье Юго-Восточного Крыма, 10.11.2020 г.

лежность установлена по совокупности следующих признаков: *D* XIII 10; *A* VI 10; *P* 16–15; *V* I 3 I; чешуя мелкая, циклоидная, плотно сидящая; жаберные крышки покрыты чешуёй; средняя часть межжаберного пространства и брюха без чешуи; рот конечный, губы хорошо выраженные, широкие и мясистые; на верхней и нижней челюстях по одному ряду крупных двувёршинных зубов; перед спинным плавником есть направленный вперёд шип, расположенный в кожной выемке; брюшные плавники с пятью лучами, из которых первый и по-

следний жёсткие, а внутренние – мягкие (рис 3); хвостовой плавник с глубокой выемкой.

Экземпляр хранится в лаборатории биохимии и физиологии гидробионтов Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Чёрном море *Siganus rivulatus* обнаружен впервые. С 1994 по 2014 гг. ихтиофауна Чёрного моря



Рис. 3. Брюшные плавники *Siganus rivulatus*: а – правый плавник (вид сбоку), б – вид с вентральной стороны.

пополнилась 25 чужеродными видами морских рыб (Болтачев, Карпова, 2014). Бассейном-донором инвазивных видов, активно проникающих в Чёрное море, является Средиземное с его многочисленными заливами-морями, что безусловно свидетельствует о прогрессирующей медитерранизации Чёрного моря. При этом пять видов, появившихся здесь в последнее время, имеют Тихо- и Индоокеанское происхождение (Болтачев, Карпова, 2014). По одному пойманному экземпляру трудно судить, имеет ли место начало натурализации сига в Чёрном море и, в частности, у берегов Крыма, – это станет ясно при условии его повторных обнаружений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам ГУП РК “Бухта Двужкорная” В.В. Сигейкину и Д.В. Шугалею за предоставление экземпляра золотополосого сига для всестороннего изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2014. Фаунистическая ревизия чужеродных видов рыб в Чёрном море // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 2–26.
- Bilecenoglu M., Kaya M. 2002. Growth of marbled spinefoot *Siganus rivulatus* Forsskal, 1775 (Teleostei: Siganidae) introduced to Antalya Bay, eastern Mediterranean Sea (Turkey) // Fish. Res. V. 54. № 2. P. 279–285. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00296-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00296-4)
- Dulčić J., Pallaoro A. 2004. First record of the marbled spinefoot *Siganus rivulatus* (Pisces: Siganidae) in the Adriatic Sea // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 84. № 5. P. 1087–1088. <https://doi.org/10.1017/S0025315404010483h>
- Golani D. 1998. Distribution of Lessepsian migrant fish in the Mediterranean // Ital. J. Zool. V. 65. № Sup1. P. 95–99. <https://doi.org/10.1080/11250009809386801>
- Gurbet R., Kara A. 2013. Record of Lessepsian marbled spinefoot *Siganus rivulatus* Forsskal and Niebuhr, 1775 from the Northern Aegean Sea (Izmir Bay, Turkey) // J. Appl. Ichthyol. V. 29. № 2. P. 463–464. <https://doi.org/10.1111/jai.12080>
- Iglésias S.P., Bergot P., Breton P. et al. 2020. French ichthyological records for 2018 // Cybium. V. 44. № 4. P. 285–307. <https://doi.org/10.26028/cybium/2020-444-001>
- Karachle P.K., Angelidis A., Apostolopoulos G. et al. 2016. New Mediterranean biodiversity Records (March 2016) // Medit. Mar. Sci. V. 17. № 1. P. 230–252. <https://doi.org/10.12681/mms.1684>
- Karakulak F.S., Yildiz T., Uzer U., Oray I.K. 2020. First record of the Lessepsian fish *Siganus rivulatus* (Forsskal & Niebuhr, 1775) in the Sea of Marmara (Izmit Bay, Turkey) // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 6. P. 952–954. <https://doi.org/10.1111/jai.14133>
- Ktari F., Ktari M.H. 1974. Présence dans le golfe de Gabès de *Siganus luridus* (Rüppell 1829) et de *Siganus rivulatus* (Forsskal 1775) (Poissons, Siganidae) parasites par *Pseudohaliothrematodides polymorphus* // Bull. Inst. Océanogr. Pêche Salammbô. V. 3. № 1–4. P. 95–98.
- Otero M., Cebrian E., Francour P. et al. 2013. Monitoring Marine Invasive Species in Mediterranean Marine Protected Areas (MPAs): A strategy and practical guide for managers. Malaga: IUCN, 136 p.
- Papaconstantinou C. 1990. The spreading of Lessepsian fish migrants into the Aegean Sea (Greece) // Sci. Mar. V. 54. № 4. P. 313–316.
- Rafrafi-Nouira S., Boumaïza M., Reynaud C., Capapé C. 2012. Additional records of Lessepsian teleost species off the Tunisian coast (Central Mediterranean) // Ann. Ser. Hist. Nat. V. 22. № 1. P. 55–62.
- Steinitz W. 1927. Beiträge zur Kenntnis der Küstenfauna Palästinas. I. // Pubbl. Stn. Zool. Napoli. V. 8. № 3–4. P. 311–353.
- Woodland D.J. 1990. Revision of the fish family Siganidae with descriptions of two new species and comments on distribution and biology // Indo-Pac. Fish. V. 19. 136 p.