

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 59 № 6 2019 Ноябрь–Декабрь

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

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

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

Москва

ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2019
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2019

Подписано к печати 28.12.2018 г. Дата выхода в свет 15.03.2019 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.5
Тираж 24 экз. Зак. 2047 Бесплатно

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

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский пр., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-197-18 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,
109028 Москва, Подкопаевский пер., 5, мезонин 1, к. 2
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коныхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 59, Номер 6, 2019

Новый вид рыб-лопат рода *Halieutaea* (Ogsocephalidae) из Вьетнама

А. М. Прокофьев 623

Морфологическая характеристика парусной белокровки *Channichthys velifer* (Channichthyidae) островов Кергелен (Южный океан)

Е. А. Николаева, А. В. Балушкин 630

Генетические отношения озёрной и морской форм тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*

С. Ю. Орлова, Д. С. Курносков, Е. А. Чукурова, Д. М. Щенетов 639

О морфологической и генетической гетерогенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) крупных озёрно-речных систем Восточной и Западной Камчатки

А. М. Хрусталева, Н. В. Кловач 640

Размерно-возрастная структура, рост и созревание морского ерша *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) из вод Юго-Западного Крыма (Чёрное море)

Д. Н. Куцын, Е. Н. Скуратовская, И. И. Чеснокова 651

Ихтиопланктон южных районов Северной Атлантики. 2. Видовой состав и особенности распределения

Я. Ю. Большакова, С. А. Евсеенко 657

Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbusha* на северо-восточном побережье острова Сахалин

А. М. Каев 672

Особенности раннего онтогенеза эндемичной озёрной формы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) – малоротого гольца Кроноцкого озера (Восточная Камчатка)

М. Ю. Пичугин 681

Детали строения и функционирования аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae)

Е. С. Громова, В. В. Махотин 693

Гистоструктура локомоторного аппарата трёх глубоководных видов (*Mystophium punctatum*, *Notoscopelus kroeyeri*, *Lampanyctus macdonaldi*) светящихся анчоусов (Mystophidae)

В. П. Панов, С. С. Фалий, А. М. Орлов, Д. В. Артеменков 715

Реореакция молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в период осенней контранатантной миграции

Д. С. Павлов, В. В. Костин, А. О. Звездин, Д. А. Прозоров, С. А. Подоляко 716

Активный выход молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Salmonidae) в поток для пассивной покатной миграции

Д. С. Павлов, Е. А. Кириллова, П. И. Кириллов 724

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Фенодевианты пинагора *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae) и их выживаемость

С. М. Русяев, Дж. Кеннеди, А. М. Орлов

732

Симпатрическая диверсификация камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) в экосистеме предельно малого размера

Е. В. Есин, Н. О. Мельник, Д. В. Зленко, Ф. Н. Шкиль, Г. Н. Маркевич

733

Половое созревание и соотношение полов у тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в водах Приморья (Японское море)

А. Н. Вдовин

737

Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Состояние гонад молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при её естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области

О. В. Зеленников, М. И. Юрчак

741

УДК 597.5

НОВЫЙ ВИД РЫБ-ЛОПАТ РОДА *HALIEUTAEA* (OGCOCERHALIDAE) ИЗ ВЬЕТНАМА

© 2019 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

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

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 23.05.2019 г.

После доработки 06.06.2019 г.

Принята к публикации 04.07.2019 г.

Описан новый вид рыб-лопат *Halieutaea dromedaria* sp. n. из вод Вьетнама. От других представителей рода он отличается наличием сильного поперечного вдавления позади головы и дуговидно выгнутой спиной за ним, наличием на дорсальной поверхности диска между щитовидными шипами и на вентральной поверхности сплошного покрова из мягких бородавковидных бугорков, заключающих один–три тонких щетинковидных шипика, и другими признаками. Уточнена онтогенетическая изменчивость *H. fumosa*: для молодежи этого вида впервые описано присутствие щетинковидных шипиков на вентральной поверхности диска. Составлена определительная таблица видов рода *Halieutaea* фауны Вьетнама и Южно-Китайского моря. Виды *H. fitzsimonsi* и *H. indica* впервые указываются для фауны Вьетнама.

Ключевые слова: Ogcocerhalidae, *Halieutaea*, новый вид, фаунистика, онтогенетическая изменчивость, определительная таблица, Южно-Китайское море, Вьетнам.

DOI: 10.1134/S0042875219060158

Круглые рыбы-лопаты рода *Halieutaea* Valenciennes, 1837 широко распространены в тропической Индо-Вест-Пацифике от Южной Африки до Японии и Южного Приморья и представлены девятью валидными видами, из которых во внеавстралийских водах Западной Пацифики известно четыре (Randall, Liem, 2000; Yamada, 2002; Bradbury, 2003; Ho, Shao, 2008). Из них в фауне Вьетнама было отмечено только два вида – *H. fumosa* Alcock, 1894 и *H. stellata* (Vahl, 1797) (Nguyen, 1999). Род до сих пор не подвергался ревизии, и его видовой состав выяснен недостаточно. В водах Японии предполагается существование трёх неописанных видов (Yamada, 2002), хотя один из них (*Halieutaea* sp. 3), по всей вероятности, является цветовой формой *H. stellata*. Определение видов *Halieutaea* основывается преимущественно на строении и особенностях расположения шипов на дорсальной и вентральной поверхности диска, форме зубных пятен на языке и особенностях окраски (Bradbury, 1986; Линдберг и др., 1997; Yamada, 2002; Ho, Shao, 2008).

В 2007 г. в мористой части залива Ванфонг (юг побережья Центрального Вьетнама) мною был добыт 1 экз. очень необычного нетопыря, определение которого до вида оказалось невозможным. Многократные последующие попытки собрать

большее число особей не увенчались успехом. Нельзя исключать, что в действительности данный вид обитает на больших глубинах, недоступных местным орудиям лова, а пойманный экземпляр случайно оказался на аномально малых для вида глубинах. Подобное явление, обусловленное подъёмом глубинных вод по узким каньонам, многочисленным в районе работ, наблюдалось мною неоднократно (Prokofiev, 2008). Учитывая, что получение дополнительных материалов в обозримом будущем не представляется возможным, а морфологическое своеобразие имеющегося в наличии экземпляра не вызывает сомнений в его принадлежности к новому виду, в настоящем сообщении приводится его формальное описание.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения соответствует общепринятой для группы (Bradbury, 1980). В работе использованы следующие сокращения: *D, A, P, V, C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *sp. br* – число жаберных тычинок в наружном ряду на 1-й дуге.

Для сравнительного анализа использованы материалы коллекции Института океанологии (ИО) РАН. Координаты точек сбора даны так, как

они указаны на этикетках. *Halieutaea brevicauda* Ogilby, 1910 — 1 экз. *SL* 50 мм, Коралловое море. *Halieutaea fitzsimonsi* (Gilchrist et Thompson, 1916) — 3 экз. *SL* 110–142 мм, Вьетнам, порт в бухте Няфу (Cang Ca Vinh Luong); 3 экз. *SL* 117–147 мм, Индийский океан, 10°30' ю.ш., 61°10' в.д., глубина 115–110 м. *Halieutaea fumosa* Alcock, 1894 — 40 экз. *SL* 28–90 мм, Вьетнам, зал. Нячанг и Ванфонг, глубина 40–150 м. *Halieutaea hancocki* Regan, 1908 — 1 экз. *SL* 95 мм, банка Сая-де-Малья. *Halieutaea indica* Annandale et Jenkins, 1910 — 3 экз. *SL* 30–60 мм, Вьетнам, зал. Нячанг и Ванфонг; 13 экз. *SL* 44–71 мм, Сейшелы. *Halieutaea nigra* Alcock, 1891 — 10 экз. *SL* 30–92 мм, Индийский океан, 22° с.ш., 43° в.д., глубина 500–480 м. *Halieutaea stellata* (Vahl, 1797) — 12 экз. *SL* 45–156 мм, Вьетнам, зал. Нячанг и Ванфонг.

Данные по *H. coccinea* Alcock, 1889 и *H. retifera* Gilbert, 1905, отсутствующие в доступном мне материале, взяты из работ: Alcock, 1889, 1899; Gilbert, 1905; Линдберг и др., 1997.

Определительная таблица составлена по оригинальным данным.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Halieutaea dromedaria Prokofiev, sp. nova

(рис. 1, 2а)

Материал. Голотип ИО РАН № 3595, *SL* 33 мм (рис. 1а–1в), Вьетнам, зал. Ванфонг, 12°40'000–12°37'970 с.ш., 109°30'050–109°30'013 в.д., глубина 96–119 м, время 07.45–10.05, кустарный донный креветочный трал 6 м, трал № 1 от 30.05.–01.06.2007 г., коллектор А.М. Прокофьев.

Диагноз. Щитовидные шипы дорсальной поверхности диска более или менее прижаты, направлены в разные стороны, их вершины большей частью изогнуты, в основаниях большинства шипов развиты усиковидные придатки (рис. 1г, 1д); вся вентральная поверхность диска и хвостового стебля, как и дорсальная поверхность диска между щитовидными шипами, покрыта бородавковидными бугорками, заключающими один–три тонких щетинковидных шипика (рис. 1е). Дорсальная поверхность диска с глубоким поперечным вдавлением за затылком, спина позади этого вдавления дуговидно выгнута (рис. 1б); вентральная поверхность диска отделена от хвостовой части кожной складкой. Хвостовой отдел очень короткий. Задний край зубных пятен на языке без направленного назад выступа (рис. 2а). Лучи *D*, *A*, *V* и дистальный край *C* чёрные, *P* с широкой срединной тёмной перевязью; рисунок на дорсальной поверхности диска неотчётливый.

Описание. *D* 4, *A* 4, *P* 13/14, *V* 5, *C* 9 (5 внутренних ветвятся у вершин), *sp. br* 6. Некоторые

измерения в % *SL*: длина и максимальная ширина диска соответственно 69.7 и 93.9, длина хвостового отдела 30.3, длина *P* (от вершины “локтя”), *V* и *C* соответственно 45.5, 24.2 и 30.3, длина рыла 9.1, горизонтальный диаметр глаза 9.1, ширина межглазничного промежутка 15.2, ширина рта 30.3.

Диск поперечный, его ширина в 1.35 раза больше длины, переднебоковые углы широко закруглены; хвостовой отдел в 2.3 раза короче диска, 3.3 раза в *SL*; вентрально диск отделен от хвоста поперечной кожной складкой, пересекающей анус; “локоть” *P* хорошо обособлен; *V* хорошо развиты. Конец прижатого назад *A* едва не достигает основания *C*. Супраорбитальный гребень с пятью шипами, вокруг илициальной впадины три шипа, из них боковые раздвоены на вершине, по одному шипу с каждой стороны между верхним шипом илициальной впадины и супраорбитальным гребнем; шипы длинные, с изогнутыми вершинами; шипы вдоль затылка небольшие, за исключением одной пары, расположенной позади 4-й пары супраорбитальных шипов, соизмеримой с ней. Затылок отделён от диска отчётливой поперечной впадиной, спина перед началом *D* заметно выпуклая. Щитовидные шипы на диске расположены разрозненно, тонкие и острые, направлены вершинами в разные стороны и часто в той или иной степени прижаты к поверхности диска, обычно изогнутые у вершин. В основаниях большинства шипов имеются усиковидные кожные выросты. Поверхность между щитовидными шипами дорсальной стороны диска и хвоста сплошь усеяна уплощёнными (бородавковидными) бугорками, содержащими один–три маленьких щетинковидных шипика; промежутки между бугорками больше их диаметра, на дорсальной поверхности хвостовой части тела эти бугорки более крупные и редкие, чем на диске. Вентральная поверхность диска и хвостовой части сплошь усеяна такими же бугорками, содержащими внутри щетинковидные шипики, но расположенными гуще, чем на дорсальной стороне тела (промежутки между бугорками, как правило, не превышают их диаметра). Краевых шипов диска 18, каждый с четырьмя вершинами, расположенными крестообразно; на шипах со 2-го по 12-й вершина, направленная вниз, значительно короче примерно соразмерных вершин, ориентированных вперед, назад и вверх; на более задних шипах все вершины становятся примерно одинаково короткими.

В супраорбитальной серии 9 невромастов (4 перед орбитой), одна пара невромастов в поперечном ряду на уровне затылка; в верхнечелюстной серии 10 невромастов; 3 + 3 невромаста под нижним краем илициальной впадины; в нижнечелюстной серии 6 невромастов, в субоперкулярной — 12. В туловищной серии 10 + 9 невромастов



Рис. 1. *Halieutaea dromedaria* sp. n., голотип *SL* 33 мм: а–в – общий вид сверху, сбоку, снизу; г – ошипление дорсальной поверхности диска, д – усиковидный придаток щитовидного шипа дорсальной поверхности диска, е – шипики вентральной поверхности диска. Масштаб: г – 2, д, е – 1 мм.

(на диске и в хвостовом отделе соответственно). В челюстях мелкие конические зубы полосками, премаксиллярное озубление полностью видно при закрытом рте. Зубов на сошнике и небных

костях нет. Задний край зубных пятен на языке усечённый (рис. 2а). Эска трехдольчатая; нижние доли с вентральной бахромой, видны при взгляде сверху.

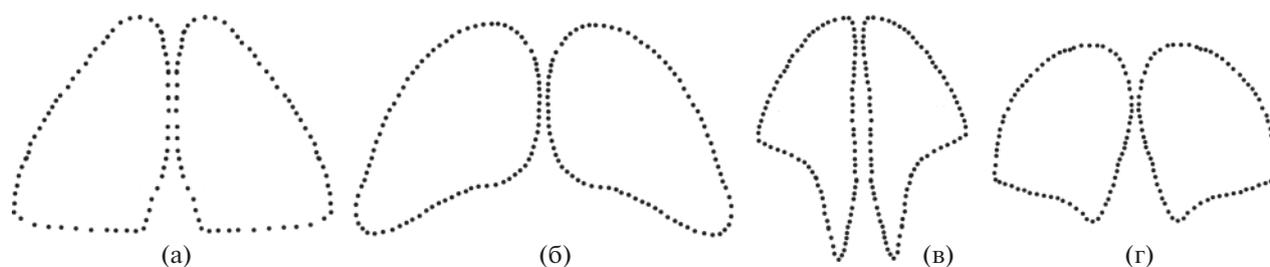


Рис. 2. Форма зубных пятен на языке *Halieutaea* (схематично): а — *H. dromedaria* sp. n., б — *H. stellata*, в — *H. indica*, г — *H. fumosa*.

О к р а с к а. Общий фон окраски коричнево-жёлтый, несколько более тёмный на дорсальной стороне. На дорсальной поверхности диска прослеживаются тонкие извилистые тёмно-коричневые линии, плохо различимые невооружённым глазом, местами образующие некоторое подобие ячеек. При увеличении видно, что вентральная поверхность диска и хвоста, а также перепонка вертикальных и брюшных плавников сплошь испещрены очень мелкими коричневыми меланофорами. Лучи *D*, *A* и *V* черноватые; дистальный край *C* черноватый, в основании *C* под бинокляром также прослеживается плохо выраженная тёмная поперечная перевязь. Базальная часть *P* светлая, густо испещренная мелкими коричневыми меланофорами; срединная часть *P* с широкой темной полосой, дистальный край светлый, почти белый. Светлый дистальный край *P* на лучах, расположенных близ “локтя”, имеется лишь на кончиках лучей, но расширяется до 1/3 длины самого переднего (наибольшего) луча к вершине плавника. Эска пигментирована густым крапом из коричневатых меланофоров, бахрома белая. Ротожаберная полость светлая.

Этимология. Вид назван по характерно выпуклому дорсальному контуру спины; видовой эпитет является прилагательным от слова “дромедар” (одногорбый верблюд).

Сравнительные замечания (рис. 2, 3). Новый вид хорошо отличается от всех известных представителей рода наличием глубокой поперечной впадины за затылком и дуговидно приподнятым позади неё спинным контуром тела; прижатыми и направленными в разные стороны щитовидными шипами на дорсальной поверхности диска (против торчащих у других видов рода) и наличием вентральной кожной складки между диском и хвостовой частью тела. По другим признакам новый вид наиболее сходен с *H. stellata* (Vahl, 1797), отличаясь от всех прочих видов рода сплошным покрытием вентральной поверхности диска щетинковидными шипиками (у других видов брюшная поверхность диска либо совершенно или большей частью голая, либо несёт в той или иной степени развитые пластинки и/или ши-

товидные шипики). Однако эти шипики у *H. dromedaria* очень тонкие и заключены в мягкие бугорки, тогда как у *H. stellata* они заметно толще, густо сидящие (рис. 3а). Помимо этого, в отличие от *H. stellata*, у нового вида хвостовая часть тела короче (3.3 раза в *SL* против 2.5–3.0 раза); большинство щитовидных шипов на дорсальной поверхности диска с развитыми усиковидными кожистыми придатками; лучи *D*, *A* и *V* чёрные (против светлых), а *P* с широкими чёрными перевязями, отсутствующими у *H. stellata*. Возрастной изменчивости по перечисленным признакам у *H. stellata* на изученном материале не выявлено.

Новый вид напоминает молодёжь *H. fumosa* Alcock, 1894 окраской и формой щитовидных шипов; кроме того, хотя для взрослых экземпляров сравниваемого вида характерна абсолютно голая и гладкая вентральная поверхность диска, у молодёжи *SL* < 50 мм имеются отдельные щетинковидные шипики (рис. 3б, 3г–3е). Однако в отличие от нового вида эти шипики очень малочисленные и разреженные, в основном присутствуют в области вокруг *V* и ануса, всегда одиночные, не заключены в бугорки. На дорсальной поверхности диска между щитовидными шипами у молодёжи *H. fumosa* имеются лишь единичные бугорки, заключающие один–два щетинковидных шипика, тогда как у нового вида они многочисленны. Щитовидные шипы у молодёжи *H. fumosa* торчащие и лишь некоторые из них могут нести слабо развитые усиковидные придатки. Кроме того, у нового вида задний край зубных пятен на языке усечённый, а у *H. fumosa* — с коротким медиальным выступом даже у самых мелких из исследованных рыб (*SL* 28 мм).

Помимо вышеназванных видов в зал. Нячанг и Ванфонг встречено еще два вида нетопырей этого рода: *H. fitsimonsi* (Gilchrist et Thompson, 1916) и *H. indica* Annandale et Jenkins, 1910 (рис. 4), причём оба они впервые отмечены для фауны Вьетнама. Для различения видов рода *Halieutaea* фауны Вьетнама и Южно-Китайского моря можно предложить следующую определительную таблицу.

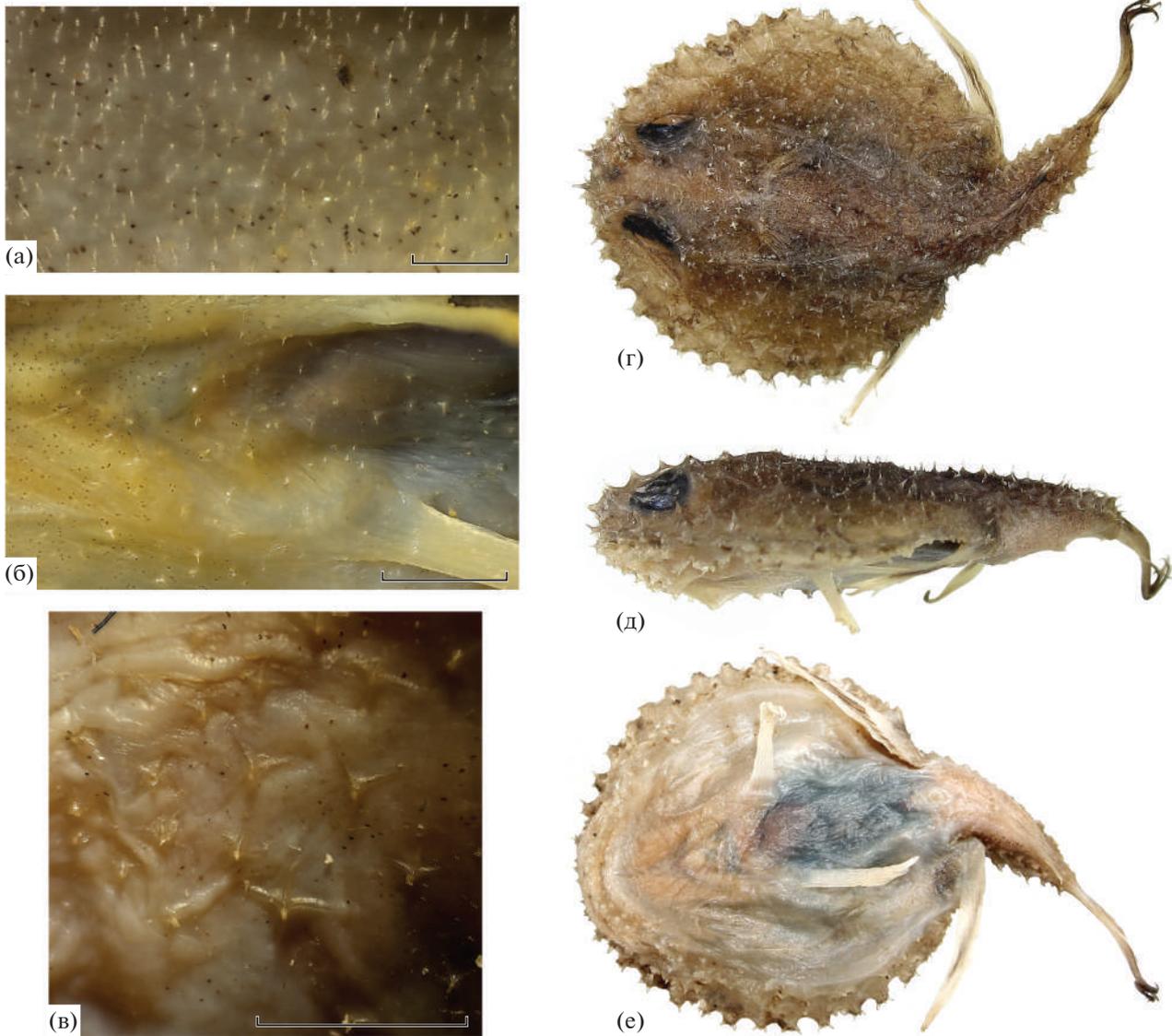


Рис. 3. Строение шипиков на вентральной поверхности диска (а–в) трёх видов *Halieutaea* (а – *H. stellata* SL 60 мм, б – *H. fumosa* SL 30 мм, в – *H. indica* SL 50 мм) и общий вид молоди *H. fumosa*, SL 30 мм (г–е вид сверху, сбоку, снизу). Масштаб: 1 мм.

1(2) Вентральная поверхность диска и хвостового стебля сплошь покрыта тесно сидящими, крепкими щетинковидными шипиками (рис. 3а); такие же шипики покрывают дорсальную поверхность диска между щитовидными шипами [*P*однотонные или с черноватыми концами; задний край зубных пятен на языке усечённый или с внешними выступами (рис. 2б)]..... *H. stellata*

2(1) Вентральная поверхность диска абсолютно голая, с единичными щетинковидными шипиками или с шипиками, заключёнными в мягкие бугорки, или с щитовидными шипиками; вентральная поверхность хвостового стебля голая либо с щетинковидными шипиками, заключёнными в мягкие бугорки; дорсальная поверхность диска между щитовидными шипами голая или

несёт шипики, заключённые в бугорки, не образующие подобия ворса **3**

3(4) Вентральная поверхность диска абсолютно голая или (у рыб *SL* < 50 мм) с единичными редкими одиночными шипиками (в основном вокруг *V* и ануса) либо с щитовидными шипиками (рис. 3б, 3в); вентральная поверхность хвостового стебля голая; щитовидные шипы на дорсальной поверхности диска торчащие, усиковидные придатки в их основаниях отсутствуют или (у молоди) слабо развиты; спина плоская, поперечное вдавление за затылком не выражено; кожная складка между вентральной поверхностью диска и хвостовым отделом отсутствует; задний край зубных пятен на языке с обращённым назад выступом..... **5**



Рис. 4. *Halieutaea fitzsimonsi* SL 130 мм, Вьетнам, порт в бухте Няфу (Cang Ca Vinh Luong) (а) и *H. indica* SL 66 мм, Вьетнам, зал. Нячанг (б).

4(3) Вентральная поверхность диска и хвостовой части сплошь покрыта мягкими бугорками, заключающими один—три тонких щетинковидных шипика (рис. 1е); поперечная складка, проходящая через анус, отделяет диск от хвостовой части тела; за затылком глубокое поперечное вдавление, позади которого спина от-

чётливо приподнята; щитовидные шипы на дорсальной поверхности прижаты и направлены в разные стороны, большинство из них с хорошо развитыми усиковидными придатками; задний край зубных пятен на языке усечённый (рис. 2а) [*P* с широкими тёмными перевязями] ...
..... *H. dromedaria*

5(6) Вентральная поверхность диска с различной густотой покрыта мелкими щитовидными шипиками и/или костными пластинками (рис. 3в)¹; щитовидные шипы на дорсальной поверхности длинные, частые, в основаниях узкие [тёмный рисунок на дорсальной поверхности диска, как правило, отчётливый, но не образует кольцевидных структур, *V* не окрашены; задний край зубных пятен на языке с длинным заострённым внутренним выступом (рис. 2в)] *H. indica*

6(5) Вентральная поверхность диска абсолютно голая (у молоди *H. fumosa* *SL* < 50 мм с единичными разреженными очень тонкими щетинковидными шипиками, в основном в области между *V* и анусом: рис. 3б); щитовидные шипы на дорсальной поверхности диска устроены иначе..... **7**

7(8) Щитовидные шипы на дорсальной поверхности одноразмерные, крупные, с широким основанием, отстоящие друг от друга, поверхность между ними совершенно голая; на дорсальной поверхности диска хорошо развит чёткий тёмный рисунок, образующий кольцевидные структуры; *V* с черноватым дистальным краем (иногда эта пигментация не выражена); задний край зубных пятен на языке имеет выступ с внешней стороны (как на рис. 2б) *H. fitsimensi*

8(7) Между более крупными щитовидными шипами дорсальной поверхности диска негусто разбросаны более мелкие щитовидные шипы, между ними поверхность голая; рисунок на дорсальной поверхности диска плохо выражен, нередко совсем отсутствует, никогда не образует кольцевидные структуры; *V*, как правило, с широкими тёмными перевязями; задний край зубных пятен на языке с небольшим округлым выступом с внутренней стороны (рис. 2г) *H. fumosa*

От всех остальных описанных видов *Halieutaea*, обитающих за пределами акватории Южно-Китайского моря, новый вид хорошо отличается по наличию сильного поперечного вдавления позади головы, дуговидно выгнутой спины, разнонаправленных щитовидных шипов и сплошного покрова из мягких бородавковидных бугорков, заключающих один–три тонких щетинковидных шипика, на дорсальной поверхности диска между щитовидными шипами и на вентральной поверхности также следующими особенностями: от *H. brevicauda* Ogilby, 1910 – отсутствием щитовидных шипиков на вентральной поверхности диска; от *H. coccinea* Alcock, 1889 – хорошо выраженным

“локтем”, не выступающим вперед рылом, присутствием ветвистых лучей в *C* и хорошо разобщёнными друг от друга щитовидными шипами дорсальной поверхности диска; от *H. hancocki* Regan, 1908 – наличием на дорсальной поверхности диска острых щитовидных шипов; от *H. nigra* Alcock, 1891 и *H. retifera* Gilbert, 1905 – отсутствием чёткого линейного или сетчатого рисунка на дорсальной поверхности диска.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Вьетнама выполнялось в рамках темы госзадания № 0109–2018–0076, изучение таксономии удильщикообразных рыб – госзадания № 0149–2018–0009. Статья написана при частичной поддержке Российского научного фонда, проект НФ № 19–14–00026 (изучение онтогенетической изменчивости рыб).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Линдберг Г.У., Федоров В.В., Красюкова З.В. 1997. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 7. Teleostomi. Osteichthyes. Actinopterygii. XXXII. Dactylopteriformes – XXXVII. Pegasiformes (CCII. Сем. Dactylopteridae – CCXIX. Сем. Pegasidae). СПб: Гидрометеиздат, 350 с.
- Alcock A.W. 1889. Natural history notes from H. M. Indian marine survey steamer “Investigator”, Commander Alfred Carpenter, R.N., D.S.O., commanding. No. 13. On the bathybial fishes of the Bay of Bengal and neighbouring waters, obtained during the seasons 1885–1889 // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6. V. 4. № 23. P. 376–399.
- Alcock A.W. 1899. A descriptive catalogue of the Indian deep-sea fishes in the Indian Museum being a revised account of the deep-sea fishes collected by the Royal Indian Marine Survey Ship Investigator. Calcutta, 211 p.
- Bradbury M.G. 1980. A revision of the fish genus *Ogcocephalus* with descriptions of new species from the western Atlantic Ocean (Ogcocephalidae; Lophiiformes) // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. V. 42. № 7. P. 229–285.
- Bradbury M.G. 1986. Family No. 104: Ogcocephalidae // Smith’s Sea Fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Berlin et al.: Springer Verlag. P. 370–373.
- Bradbury M.G. 2003. Family Ogcocephalidae Jordan 1895 batfishes // Annotated checklists of fishes. № 17. San Francisco: Calif. Acad. Sci. 17 p.
- Gilbert C.H. 1905. The deep-sea fishes of the Hawaiian Islands // Bull. US Fish Comm. V. 23. Pt. 2. P. 577–713.
- Ho H.-C., Shao K.-T. 2008. The batfishes (Lophiiformes: Ogcocephalidae) of Taiwan, with descriptions of eight new records // J. Fish. Soc. Taiwan. V. 35. № 4. P. 289–313.
- Nguyen H.P. 1999. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. V. Hochiminh: Agricult. Publ. House, 305 p.
- Prokofiev A.M. 2008. A new species of *Platygobiopsis* from Vietnam (Teleostei: Perciformes: Gobiidae) // J. Ichthyol. V. 48. № 10. P. 853–859.
- Randall J.E., Liem K.K.P. 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 8. P. 569–667.
- Yamada U. 2002. 140. Ogcocephalidae batfishes // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 460–466.

¹ Хо и Шао (Ho, Shao, 2008) указывают, что вентральная поверхность диска у этого вида иногда может быть совершенно голой, но в моём вполне представительном материале по этому виду (36 экз. *SL* 30–90 мм) из Южно-Китайского моря и западной части Индийского океана таких рыб не встречено. Если такая вариация действительно существует, то эти экземпляры могут быть отличны от *H. fitsimensi* и *H. fumosa* по другим признакам, перечисленным в данной тезе.

УДК 597.58.591.4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРУСНОЙ БЕЛОКРОВКИ *CHANNICHTHYS VELIFER* (CHANNICHTHYIDAE) ОСТРОВОВ КЕРГЕЛЕН (ЮЖНЫЙ ОКЕАН)

© 2019 г. Е. А. Николаева¹, *, А. В. Балускин¹

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

*E-mail: Ekatherina.Nikolaeva@zin.ru

Поступила в редакцию 10.01.2019 г.

После доработки 10.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.

На основе репрезентативной выборки (41 экз.) описаны признаки внешней морфологии, сейсмо-сенсорной системы и осевого скелета парусной белокровки *Channichthys velifer* (Channichthyidae), а также проведено их сравнение с таковыми близкородственного вида – рыжей (морщинистой) белокровкой *Ch. rugosus*.

Ключевые слова: парусная белокровка *Channichthys velifer*, рыжая белокровка *Ch. rugosus*, Channichthyidae, внешняя морфология, синонимия, таксономический статус, острова Кергелен.

DOI: 10.1134/S0042875219060079

Носорогие белокровки рода *Channichthys* Richardson, 1844 являются эндемиками округа Кергелен-Хёрд Индоокеанской провинции Антарктики (Андрияшев, 1986). Взгляды разных исследователей на видовой состав рода существенно расходятся – число видов, признаваемых ими в качестве валидных, варьирует от 1 до 9 (Nureau, 1964, 1985; Мейснер, 1974; Андрияшев, 1986; Iwami, Kock, 1990; Шандиков, 1995а, 1995б, 1996; Балускин, 1996; Балускин, Федоров, 2002; Voskoboynikova, 2002; Duhamel et al., 2005; Николаева, 2016, 2017).

Парусная белокровка *Channichthys velifer* Meisner, 1974, подробное морфологическое описание которой является целью настоящей работы, была обнаружена экспедицией Югрыбпромразведки на научно-поисковом судне “Кара-Даг” (1972 г.) в районе о-вов Кергелен и впоследствии описана по шести типовым экземплярам (Мейснер, 1974). Мнения последующих авторов о таксономическом статусе этого вида разделились. Ряд авторов подтверждают его валидность (Андрияшев, 1986; Балускин, 1992; Miller, 1993; Balushkin, 1997, 2000; Duhamel et al., 2005), другие сводят в синонимию *Channichthys rhinoceratus* Richardson, 1844 (Iwami, Kock, 1990). Неопределённой осталась позиция Шандикова (1995а, 1995б, 1996), который, с одной стороны, формально признавал вид *Ch. velifer*, а с другой – выделяя особую форму *Ch. aff. rugosus*, разделявшую ряд важных диагностических признаков с парусной белокровкой *Ch. velifer* (первый спинной плавник с большим

(до 11) числом лучей и высокой плавниковой складкой, почти достигающей концов лучей, слабо выраженный междорсальный промежуток), практически ставил под сомнение её видовой статус. В то же время по ряду признаков (однотонная окраска, маленький диаметр глаза, наличие костных бляшек в проксимальной части медиальной боковой линии, низкое (до 18) число лучей в грудном плавнике) *Ch. aff. rugosus* сходен с рыжей (морщинистой) белокровкой *Channichthys rugosus* Regan, 1913.

В данной работе, помимо переописания *Ch. velifer* на основании данных внешней морфологии, рентгенографии осевого скелета и подробного изучения внешней морфологии сейсмо-сенсорной системы, мы приводим доказательства того, что имевшаяся в распоряжении Шандикова (1995а, 1995б, 1996) выборка, обозначенная им как *Ch. aff. rugosus*, представляет собой смесь двух видов – *Ch. velifer* и *Ch. rugosus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужил 41 экз. *Ch. velifer* из фондовых коллекций ЗИН РАН: ЗИН № 53005 – 2 экз. SL 250 и 255 мм, Индийский океан, 48°10′ ю.ш. 70°03′ в.д., север о-вов Кергелен, “Скиф”, тр. 46, 14.02.1972 г., глубина 130–135 м, коллектор АзЧерНИРО. ЗИН № 56271 – 1 экз. SL 238 мм, Индийский океан, “Аэлита”, рейс 2, ст. 126, тр. 77, 01.02.1969 г., глубина 157 м, коллекторы Н.В. Кононов и В.С. Тот.

ЗИН № 56273 – 1 экз. *SL* 307 мм, о. Кергелен, “Скиф”, рейс 2, тр. 447, 26.01.1970 г. ЗИН № 56274 – 1 экз. *SL* 360 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, рейс 2, тр. 438, 20.02.1970 г., коллектор Н.В. Кононов. ЗИН № 56275 – 2 экз. *SL* 300 и 285 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, рейс 3, ст. 968/57, тр. 38, 10.12.1970 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56276 – 1 экз. *SL* 333 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, ст. 996/85, тр. 62, 14.12.1970 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56277 – 1 экз. *SL* 400 мм, о. Кергелен, “Скиф”, ст. 1033/122, тр. 82, 22.12.1970 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56278 – 1 экз. *SL* 330 мм, о-ва Кергелен, ст. 1042, тр. 91, 24.12.1970 г., глубина 145–150 м, коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56279 – 7 экз. *SL* 450, 445, 390, 375, 370, 345 и 310 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, ст. 1047/136, тр. 96, 25.12.1970 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56280 – 3 экз. *SL* 490, 480 и 470 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, ст. 1048/137, тр. 97, 25.12.1970 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56281 – 1 экз. *SL* 443 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, ст. 1049/138, тр. 98, 25.12.1970 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56282 – 2 экз. *SL* 430 и 370 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, тр. 114, ст. 1073/162, 02.01.1971 г., глубина 230 м, коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56283 – 2 экз. *SL* 315 и 134 мм, о. Кергелен, “Скиф”, ст. 1154/243, тр. 162, 15.01.1971 г., глубина 130–134 м, коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56284 – 2 экз. *SL* 447 и 275 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, ст. 1156/245, тр. 164, 15.01.1971 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56285 – 1 экз. *SL* 250 мм, о-ва Кергелен, “Скиф”, 12.1970–01.1971 г., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56286 – 2 экз. *SL* 300 и 244 мм, о-ва Кергелен, 1970–1971 гг., коллектор А.Ф. Пушкин. ЗИН № 56287 – 1 экз. *SL* 355 мм, юго-восток о-вов Кергелен, “Скиф”, рейс 4, тр. 169, 11.09.1971 г. ЗИН № 56288 – 1 экз. *SL* 380 мм, юг о-вов Кергелен, “Скиф”, рейс 5, тр. 18, 09.02.1972 г. ЗИН № 56289 – 1 экз. *SL* 380 мм, о-ва Кергелен, северный шельф, “Кара-Даг II”, ст. 544, 22.01.1972 г., глубина 140 м, коллектор Ю.Н. Щербачёв. ЗИН № 56290 – 8 экз. *SL* 325, 370, 380, 330, 385, 335, 360 и 350 мм, о-ва Кергелен.

В сравнительных целях были изучены 8 экз. *Ch. rugosus* – 6 экз. из фондовых коллекций ЗИН РАН и 2 экз. из коллекций Британского музея естественной истории (BMNH), описанные ранее Балушкиным (1996): ЗИН № 53007 – 2 экз. *SL* 360 и 307 мм. ЗИН № 56292 – 2 экз. *SL* 340 и 330 мм. ЗИН № 56294 – 2 экз. *SL* 252 и 216 мм. BMNH 1876.3.23.4 – голотип *SL* 370 мм. BMNH 1937.9.21.95 – 1 экз. *SL* 215 мм, BANZARE exp., о-ва Кергелен.

При описании мы придерживались ранее разработанной для кергеленских белокровок методики (Балушкин, 1996). При подсчёте числа сегментов (сенсов) в медиальной боковой линии различали два участка: дистальный – на хвостовом стебле (*MII*), представленный трубчатыми чешуями, ко-

торые образуют сейсмодатчик канал, и проксимальный – на боках тела (*MII_p*), состоящий из отдельных пористых (перфорированных) чешуй или бляшек, не соединённых между собой каналом. Таким образом, общее число сегментов медиальной линии складывается из суммы трубок и перфорированных чешуй на обоих участках: $MII = MII_t + MII_p$. Осевого скелет изучали на цифровой микрофокусной рентгенодиагностической установке ПРДУ-02 (ЭЛТЕХМЕД).

Статистическая обработка материалов проведена с помощью пакетов программ STATISTICA (Version 10) и Microsoft Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Channichthys velifer Meisner, 1974 – парусная белокровка (рис. 1)

Chaenichthys velifer Meisner, 1974. С. 50 (первоописание по типовой серии из 6 экз., голотип в Институте зоологии АН Украины № 2730, о. Кергелен, гл. 140–142 м).

Chaenichthys velifer: Мейснер, Кратких, 1978. С. 19 (поймки у о-вов Кергелен).

Channichthys velifer: Hureau, 1985. Р. 273 (отличия от *Ch. rhinoceros* s.l. по числу лучей в *D1* и отсутствию перфорированных чешуй на боках тела). Андрияшев, 1986. С. 13 (в списке видов). Балушкин, 1992. С. 16 (в списке видов). Miller, 1993. Р. 423 (краткое описание, английское название “sailfish pike”). Шандиков, 1995а. С. 10 (описание, включая данные о голотипе). Шандиков, 1995б. С. 9 (в определительной таблице, информация об утере паратипов). Шандиков, 1996. С. 14 (описание, сравнение с другими видами рода). Балушкин, 1996. С. 11 (в определительной таблице). Balushkin, 1997. Р. 1080 (число позвонков 54–55). Balushkin, 2000. Р. S98 (в списке видов). Duhamel et al., 2005. Р. 328, 372 (краткое описание, сравнение с *Ch. rhinoceros* по числу лучей в плавниках).

Channichthys rhinoceros (non Richardson, 1844): Iwami, Kock, 1990. Р. 386 (part.: смесь видов *Ch. rhinoceros*, *Ch. rugosus* и *Ch. velifer*).

Channichthys aff. *rugosus*: Шандиков, 1995а. С. 7 (part.: смесь видов *Ch. rugosus* и *Ch. velifer*). Шандиков, 1995б. С. 9 (part.: смесь видов *Ch. rugosus* и *Ch. velifer*).

Channichthys rugosus (non Regan, 1913): Voskoboinikova, 2002. Р. 409 (part.: смесь видов *Ch. rhinoceros*, *Ch. rugosus* и *Ch. velifer*). Shandikov, 2011. Р. 130–133 (part.: смесь видов *Ch. rugosus* и *Ch. velifer*).

Основные счётные признаки. *D1* 9–12, *D2* 29–33, *P* 20–21, *A* 28–32, *C* 30–32, из них ветвистых 10–12 (5–6/6–6); в дорсальной боковой линии (*DII*) слева 60–75, справа 60–63, в медиальной боковой линии (*MII*) 8–19 трубчатых чешуй и 0–5 пористых чешуй слева, 8–15 трубчатых

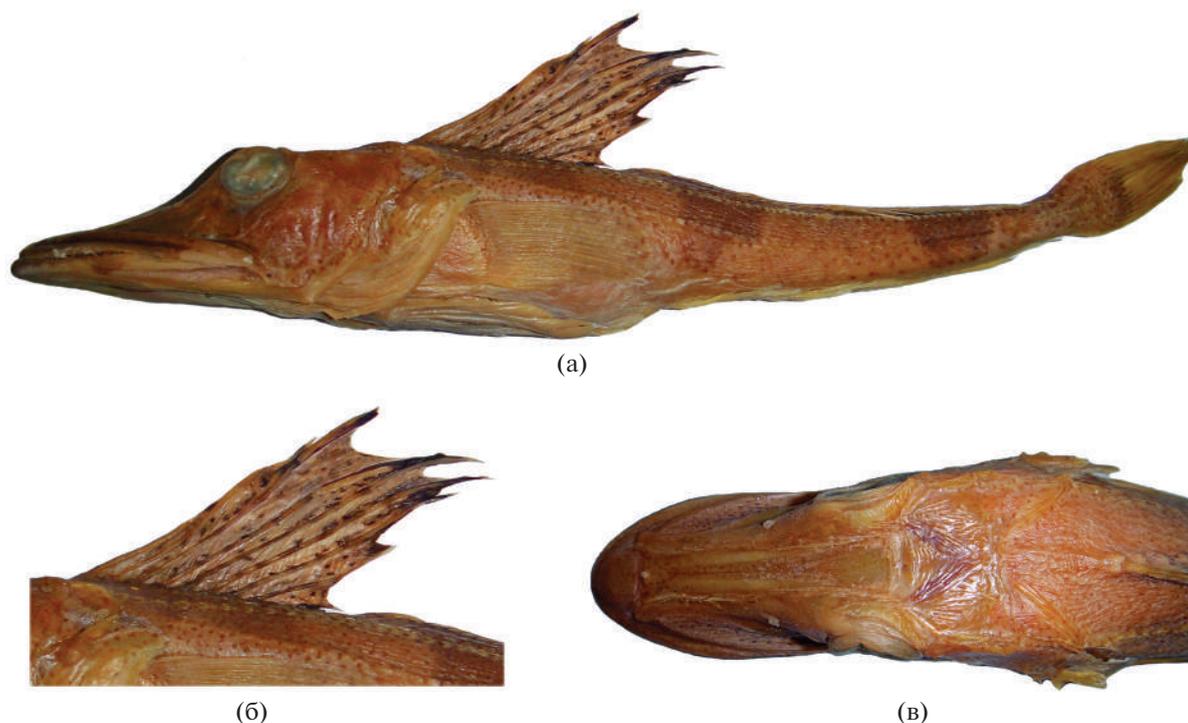


Рис. 1. Парусная белокровка *Channichthys velifer* – ЗИН № 56275, *SL* 300 мм: а – общий вид сбоку, б – первый спинной плавник, в – вид головы сверху.

чешуй и 0–5 пористых чешуй справа; жаберных тычинок (*sp.br.*) 1-й дуги в наружном ряду 10–17, во внутреннем ряду тычинок нет; позвонков (*vert.*) 54–56, из них туловищных 23–26.

Счётные признаки приведены в табл. 1, пластические – в табл. 2.

D1 высокий парусовидный; плавниковые мембраны между лучами *D1* высокие, достигают верхних концов лучей. Лучи *D1* с 3-го по 7-й (чаще 4-й или 5-й) самые длинные. Междорсальный промежуток очень узкий, задний край плавниковой складки последнего луча *D1* почти достигает основания 1-го луча *D2*. Самые длинные лучи *P* достигают ануса. Брюшные плавники немного короче или примерно равны длине *P* и не достигают ануса. Длина рыла немного меньше или примерно равна половине длины головы. Размер глаз относительно небольшой, продольный диаметр орбиты глаза обычно меньше или иногда немного больше ширины межглазничного расстояния. Верхняя челюсть больше половины длины головы. *Maxillare* снизу достигает вертикали переднего края или середины глаза. Верхняя и нижняя челюсти равной длины. Жаберные тычинки уплощённые, вооружены мелкими костными шипиками. Рostrальный шип низкий, едва заметный из-под кожи, направлен вверх. Оперкулярный шип сложный, с 4–6 обособленными вершинами. Зубы в челюстях щетинковидные, мелкие, прямые или немного загнутые внутрь рта,

расположены в 4–7 неправильных рядах на *praemaxillare* и в 4–8 неправильных рядах на *dentale*.

Сейсмочувствительная система (рис. 2, табл. 3). В супраорбитальном канале (*CSO*) 8–10 пор, в инфраорбитальном (*CIO*) обычно 8, редко 9 пор; в темпоральном канале (*CT*) всегда 6 пор; в преоперкуломандибулярном (*CPM*) 12–14; в супратемпоральной комиссуре (*CST*) всегда 3 поры, в корональной комиссуре (*CC*) 1 пора.

Грануляция. Грануляция умеренная, лучше выраженная у крупных экземпляров. Гранулы (*tubercules*) обычно организованы в линии или ряды. Эти костные гранулы в виде скоплений мелких сглаженных бугорков с разной интенсивностью покрывают определённые участки головы и тела. У большинства экземпляров (93.2–97.7%) они имеются на верху головы за глазами, вдоль всех сейсмочувствительных каналов верха головы, на костях жаберной крышки (*operculum* и *suboperculum*), на *anguloarticulare* (снизу около *retroarticulare*), на костях плечевого пояса (*cleithrum*, *supracleithrum*, *posttemporale*), у начала *DII*. Гранулы часто встречаются (65.9–88.6%) на жаберных лучах, на первых лучах спинных плавников и на трёх мягких лучах брюшного плавника; реже (11.4–25.0%) – на большей части *maxillare* (сверху до трёх рядов) и спереди на *dentale* (один–два ряда). Нет гранул на лучах *P*.

Таблица 1. Счётные признаки *Channichthys velifer*

Признак	min–max	$M \pm m$	σ
<i>D1</i>	9–12	10.49 ± 0.09	0.60
<i>D2</i>	29–33	31.46 ± 0.13	0.81
<i>P</i>	20–21	20.59 ± 0.08	0.50
$P_l + P_d$	40–42	41.17 ± 0.16	1.00
$D1 + P$	30–32	31.07 ± 0.13	0.82
$D1 + P_l + P_d$	50–53	51.66 ± 0.19	1.22
<i>A</i>	28–32	29.46 ± 0.12	0.74
<i>C</i>	30–32	30.73 ± 0.15	0.98
<i>sp.br.</i>	10–17	12.71 ± 0.26	1.68
Mll_l	8–19	11.93 ± 0.34	2.20
Mll_d	8–15	11.63 ± 0.30	1.89
Mll_{pl}	0–5	0.29 ± 0.14	0.87
Mll_d	8–18	12.10 ± 0.30	1.93
Mll_{id}	8–15	11.61 ± 0.27	1.72
Mll_{pd}	0–5	0.49 ± 0.19	1.23
Dll_l	60–75	66.71 ± 0.58	3.70
Dll_d	60–73	65.71 ± 0.54	3.43
<i>vert.</i>	54–56	55.22 ± 0.10	0.61
<i>vert.a</i>	23–26	24.93 ± 0.11	0.69
<i>vert.c</i>	29–32	30.29 ± 0.11	0.68

Примечание. *D1, D2, P, A, C* – число лучей соответственно в 1-м спинном, во 2-м спинном, грудном, анальном и хвостовом плавниках; P_l, P_d – число лучей в левом и правом грудном плавниках, *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге; Mll_l, Mll_d – общее число пор (сегментов) в левой и правой медиальных боковых линиях; Mll_{pl}, Mll_{pd} – число проксимальных трубчатых пор и чешуй в левой и правой медиальных боковых линиях; Mll_l, Mll_d – число дистальных пор (сегментов) в левой и правой медиальных боковых линиях; Dll_l, Dll_d – число пор (сегментов) в левой и правой дорсальных боковых линиях; *vert.* – общее число позвонков в позвоночнике; *vert.a, vert.c* – число позвонков в туловищном хвостовом отделе позвоночника. Здесь и в табл. 2–6: min–max – пределы варьирования значений признаков, $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, σ – стандартное отклонение.

Рентгенограмма. Позвонков до 1-й interneurale *D1* 2–3, до 1-й interneurale *D2* 14–16, до 1-й interhaemale 18–21. Свободных interneuralia между спинными плавниками 1–3. Число interhaemalia впереди 1-го хвостового позвонка 4–7. Свободных хвостовых позвонков сверху 8–11, снизу 8–10. К уростилярному позвонку причленяются три гипуральные пластинки, включая parhurigale. Общее число лучей в хвостовом плавнике 30–32. Формула лучей *C*: 8–9 верхних краевых + 14 основных + 8–9 нижних краевых. Лучи *C* распределены по гипуральным пластинам в отношении (сверху вниз) 7–5–2. Ветвистых лучей *C* 10–12 (5–6/5–6).

В первоописании *Ch. velifer* Мейснер (1974) указал низкое число позвонков (52–53) у типовой серии, что, по заключению Шандикова (1995а), было ошибочным. Переисследовав голотип, он насчитал у него 56 позвонков (24 *vert.a* + 32 *vert.c*). У пяти других исследованных им некаталогизированных экземпляров общее число позвонков

было равно 55–56, что хорошо согласуется с нашими подсчётами – 54–56 (Balushkin, 1997; настоящая работа).

Окраска. Фиксированные в формалине или спирте экземпляры имеют чаще рыжеватую, реже бежевую или коричневатую окраску разной степени насыщенности. Обычно голова, тело и плавники усыпаны мелкими тёмно-коричневыми или черноватыми мелкими округлыми пятнышками. При этом пятнистость всегда чётко выражена на *D1*, в то время как на других частях тела, таких как верхняя часть головы и спины, а также остальные плавники (*D2, P, V, A* и *C*), пятнистость может варьировать как по яркости, так и по числу пятнышек. Более тёмная верхняя часть тела с мраморным или муаровым рисунком. Низ головы, брюхо и широкие полосы вдоль оснований лучей *A* светлые (рис. 1).

Мейснер (1974), работая со свежим материалом, описал прижизненную окраску как светлую, буровато-оливковую или серовато-оливковую с

Таблица 2. Пластические признаки *Channichthys velifer*

Признак	min–max	$M \pm m$	σ
<i>TL</i> , мм	152–540	388.80 ± 12.86	82.31
<i>SL</i> , мм	134–490	349.78 ± 11.72	75.07
<i>c</i> , мм	53–170	126.05 ± 3.90	24.98
B % <i>SL</i>			
<i>hA</i>	8.61–17.18	12.26 ± 0.33	2.14
<i>aD1</i>	32.47–37.63	34.89 ± 0.19	1.20
<i>aD2</i>	48.57–55.60	52.82 ± 0.27	1.70
<i>hD1</i>	17.98–26.64	22.59 ± 0.29	1.87
<i>aA</i>	48.57–58.82	54.53 ± 0.42	2.70
<i>lP</i>	15.15–20.50	17.59 ± 0.18	1.16
<i>lV</i>	10.00–21.64	15.89 ± 0.33	2.11
<i>VA</i>	19.21–28.22	24.24 ± 0.41	2.63
<i>lcp</i>	5.04–7.37	6.28 ± 0.10	0.64
<i>hcp</i>	3.20–4.87	4.00 ± 0.06	0.40
<i>ch</i>	11.01–18.42	13.83 ± 0.24	1.51
<i>c</i>	33.23–39.55	36.23 ± 0.23	1.49
<i>o</i>	5.11–7.20	5.91 ± 0.07	0.45
<i>io</i>	5.60–7.22	6.39 ± 0.07	0.45
<i>ao</i>	16.36–19.40	17.60 ± 0.11	0.69
<i>lmx</i>	18.11–21.82	20.08 ± 0.15	0.93
<i>lmd</i>	22.97–27.61	24.84 ± 0.20	1.27
B % <i>c</i>			
<i>ch</i>	30.89–52.63	38.29 ± 0.77	4.91
<i>ao</i>	46.55–51.13	48.62 ± 0.19	1.19
<i>o</i>	14.08–18.75	16.31 ± 0.15	0.99
<i>io</i>	14.58–21.30	17.67 ± 0.24	1.54
<i>lmx</i>	51.54–59.29	55.45 ± 0.28	1.80
<i>lmd</i>	65.19–72.31	68.57 ± 0.29	1.89
Индексы			
<i>o/io</i>	0.74–1.20	0.93 ± 0.02	0.10
<i>io/o</i>	0.83–1.35	1.09 ± 0.02	0.12
<i>ao/io</i>	2.39–3.25	2.77 ± 0.03	0.22
<i>io/ao</i>	0.31–0.42	0.36 ± 0.00	0.03
<i>o/ao</i>	0.29–0.40	0.34 ± 0.00	0.02
<i>ao/o</i>	2.50–3.50	2.99 ± 0.03	0.20
<i>c/o</i>	5.33–7.10	6.15 ± 0.06	0.38
<i>c/io</i>	4.70–6.86	5.70 ± 0.08	0.50
<i>c/ao</i>	1.96–2.15	2.06 ± 0.01	0.05
<i>ch/o</i>	1.78–3.18	2.36 ± 0.06	0.37
<i>o/ch</i>	0.31–0.56	0.43 ± 0.01	0.06
<i>ch/io</i>	1.88–2.69	2.17 ± 0.04	0.24
<i>io/ch</i>	0.37–0.53	0.47 ± 0.01	0.05
<i>c/ch</i>	1.90–3.24	2.65 ± 0.05	0.33

Примечание. *TL* – абсолютная длина, *SL* – стандартная длина, *c* – длина головы, *hA* – высота тела у начала анального плавника; *aD1*, *aD2* – антедорсальные расстояния, *hD1* – наибольшая высота 1-го спинного плавника, *aA* – антеанальное расстояние; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавника, *VA* – вентроанальное расстояние; *lcp*, *hcp* – длина и высота хвостового стебля; *ch* – высота головы через середину глаза, *o* – продольный диаметр глаза, *io* – ширина межглазничного расстояния, *ao* – длина рыла, *lmx* – длина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти.

мелкими коричневыми или тёмно-бурыми пятнышками, иногда образующими нечто вроде муарового рисунка. Брюхо белое, с мелкими коричневыми или тёмно-бурыми пятнышками, иногда

чистое. Спинные, грудные и хвостовой плавники серые, с мелкими тёмными пятнышками, брюшные и анальный плавники беловатые, иногда на них тоже тёмные пятнышки.

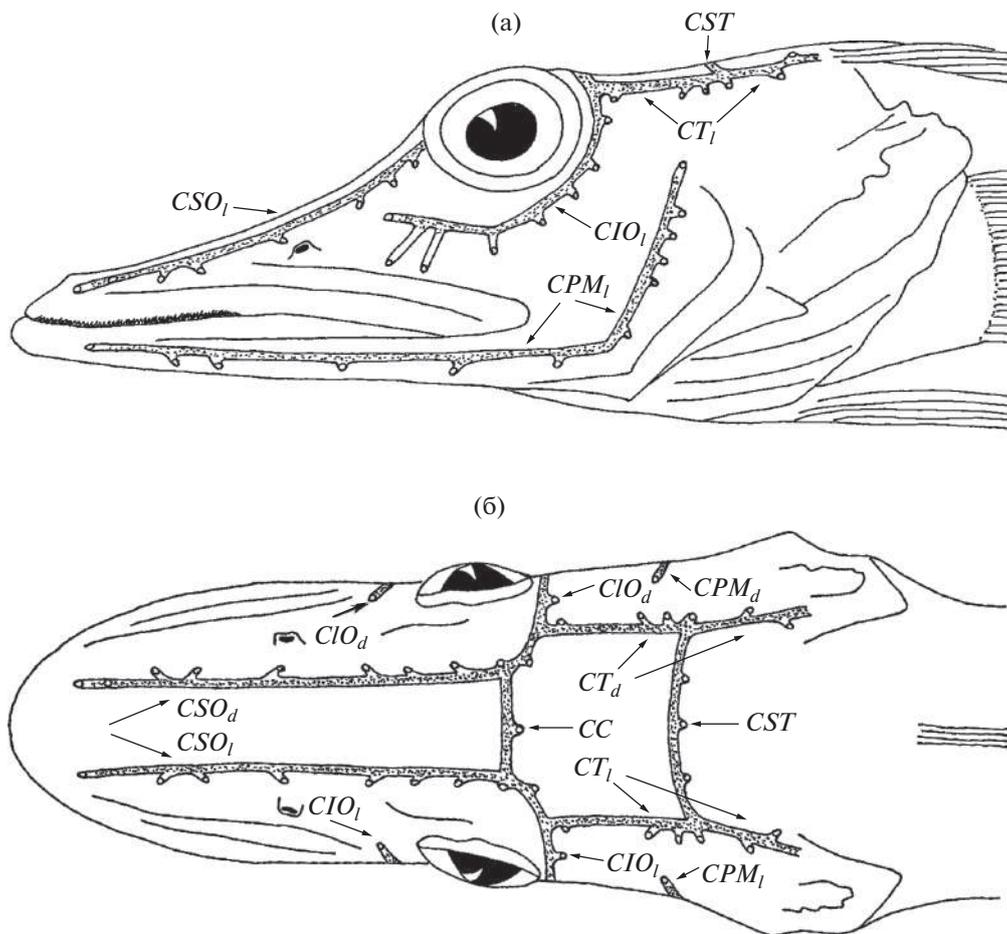


Рис. 2. Схема головных каналов сейсмодатчика парусной белокровки *Channichthys velifer* – ЗИН № 56275, SL 300 мм, вид сбоку (а) и сверху (б). *CSO₁*, *CSO₂* – левый и правый супраорбитальные каналы; *CIO₁*, *CIO₂* – левый и правый инфраорбитальные каналы; *CT₁*, *CT₂* – левый и правый темпоральные каналы; *CPM₁*, *CPM₂* – левый и правый преоперкуломандибулярные каналы, *CST* – супратемпоральная комиссура, *CC* – корональная комиссура.

Сравнительные замечания. Полученные нами данные подтверждают вывод предыдущих авторов (Мейснер 1974; Hureau, 1985; Miller, 1993; Шандиков, 1996; Duhamel et al., 2005) о том, что большое (9–12) число лучей *D1* и сама форма плавника с высокой плавниковой складкой служат важными диагностическими признаками *Ch. velifer*, надёжно отличающими его от остальных видов рода. В наших материалах высокое число лучей в *D1* (9–12, мода 10–11 у 95% экземпляров) (табл. 1) статистически достоверно отличают парусовидную белокровку от близкого вида – морщинистой белокровки *Ch. rugosus* (ANOVA: $F_{1,49} = 85.3, p < 0.001$).

Первоначально мы предполагали, что выделенная Шандиковым (1995б) форма *Ch. aff. rugosus* с большим числом лучей в *D1* (8–11) есть нечто иное, как парусная белокровка, у которой пятнистость тела и плавников была слабо выраженной или могла вовсе отсутствовать по разным причинам (например, особенности фиксации

или хранения рыб). Однако статистический анализ наших данных показал, что математическое ожидание появления у *Ch. velifer* особи с 8 лучами в *D1* ничтожно мало (3 случая из 1000, по правилу трёх сигм), что определённо указывает на смешанный характер выборки *Ch. aff. rugosus*, составленной из экземпляров *Ch. velifer* и *Ch. rugosus*. Что касается последнего вида, то ни по данным из предшествующих работ (Regan, 1913; Hureau, 1964; Балушкин, 1996), ни в наших материалах не было рыб с числом лучей в *D1* > 9 (размах вариаций у этого вида – 7–9) (табл. 1, 4). Исключение составляет лишь 1 экз. с 10 лучами в *D1*, упомянутый в работе Воскобойниковой (Voskoboinikova, 2002. P. 411). Основываясь на том, что у этого экземпляра во втором спинном плавнике и в грудном плавнике число лучей было на один меньше, чем у рыб типовой серии *Ch. velifer* (*D2* 30, *P* 19 против *D2* 31–33, *P* 20–21), она посчитала невозможным отнести его к этому виду. Изучение более обширных коллекций (Шандиков, 1996;

Таблица 3. Число пор в головных каналах сейсмосенсорной системы *Channichthys velifer*

Канал	min–max	$M \pm m$	σ
CT_l	6–6	6.00 ± 0.00	0
CT_d	6–6	6.00 ± 0.00	0
CSO_l	8–10	9.44 ± 0.11	0.71
CSO_d	8–10	9.44 ± 0.11	0.71
CIO_l	8–9	8.02 ± 0.02	0.16
CIO_d	8–8	8.00 ± 0.00	0
CPM_l	12–14	12.49 ± 0.11	0.71
CPM_d	12–14	12.49 ± 0.11	0.71
CST	3–3	3.00 ± 0.00	0
CC	1–1	1.00 ± 0.00	0

Примечание. CT_l , CT_d – число пор в левом и правом темпоральных каналах; CSO_l , CSO_d – число пор в левом и правом супраорбитальных каналах; CIO_l , CIO_d – число пор в левом и правом инфраорбитальных каналах; CPM_l , CPM_d – число пор в левом и правом преоперкуло-мандибулярных каналах, CST – число пор в супратемпоральной комиссуре, CC – число пор в корональной комиссуре.

Shandikov, 2011; настоящая статья) (табл. 1, 4, 5) показало ошибочность такого заключения: у *Ch. velifer* число лучей в обоих плавниках варьирует в более широких пределах – в $D2$ 29–33, а в P – 19–21. Нужно отметить, что выборка носорогих белокровок, обозначенная Воскобойниковой (2002) как *Ch. rugosus*, содержала смесь даже не двух, а трёх видов: *Ch. rugosus*, *Ch. velifer* и *Ch. rhinoceros*. К последнему виду в этой выборке относятся, в частности, экземпляры с большим (22) числом лучей в P и небольшим (< 9) числом лучей в $D1$.

Шандиков (1995б, 1996) полагал, что выделяемая им форма *Ch. aff. rugosus* может быть хорошо отличима от *Ch. velifer* по узкому межглазничному пространству (11.3–14.2 против 15.8–19.4% с у *Ch. velifer*), но причина этих резких различий ока-

залась связанной с небольшими размерами его выборки. При учёте наших данных по *Ch. velifer* (io 14.6–21.3% с) (табл. 2) хиатус в значениях ширины межглазничного пространства между видами практически исчезает. Более того, *Ch. rugosus*, к которому в конечном счёте отнёс свою форму Шандиков (Shandikov, 2011), имеет, по нашим данным, намного больший размах варьирования ширины межглазничного пространства (13.1–19.5% с), что значительно перекрывает соответствующие значения у *Ch. velifer*. Надо сказать, что указанные Шандиковым (1995б) у *Ch. rugosus* самые низкие значения io (11.3% с) на наших рыбах не подтвердились.

Дисперсионный анализ показал статистически значимые различия близких видов *Ch. velifer* и *Ch. rugosus* по числу лучей грудного плавника (ANOVA: $F_{1,49} = 31.7$, $p < 0.001$) и по общему числу сегментов (трубок и перфорированных чешуй) медиальной боковой линии (ANOVA: $F_{1,46} = 147.3$, $p < 0.001$). У *Ch. velifer* число лучей больше и в первом спинном, и в грудных плавниках, поэтому для целей идентификации полезным может быть учёт различий по суммам лучей в этих плавниках ($P_l + P_d$, $D1 + P$, $D1 + P_l + P_d$) (табл. 5), отличия по которым между видами также статистически достоверны (ANOVA: $F_{1,49} = 72.8$, $p < 0.001$). Оба вида практически схожи по числу трубчатых чешуй на дистальном участке медиальной боковой линии (Ml_l) (табл. 6), а различия между ними обязаны слабому развитию пористых (перфорированных) чешуй на проксимальном участке этой линии (Ml_p) (табл. 6).

По отсутствию внутреннего ряда жаберных тычинок парусная белокровка хорошо отличается от носорогих белокровок с двумя развитыми (наружным и внутренним) рядами тычинок, которых выделяют либо в один вид (Балушкин, 1996; Duhamel et al., 2005; Николаева, 2017), либо даже в три вида (Shandikov, 2011). Избегая пока

Таблица 4. Распределение исследованных экземпляров *Channichthys velifer* и *Ch. rugosus* по числу лучей в первом и втором спинных плавниках по данным разных авторов

Вид	D1									D2							Источник информации	
	6	7	8	9	10	11	12	M	σ	29	30	31	32	33	34	M		σ
<i>Ch. velifer</i>	–	–	–	1	20	19	1	10.49	0.60	1	4	12	23	1	–	31.46	0.80	Наши данные
	–	–	–	–	4	1	–	10.20	0.45	–	–	3	–	2	–	31.80	1.10	Мейснер, 1974
	–	–	–	–	6	4	–	10.40	0.52	–	–	1	3	5	1	32.60	0.84	Шандиков, 1996; Shandikov, 2011
<i>Ch. rugosus</i>	–	–	–	–	8	4	–	10.29	0.47	–	4	8	–	–	–	30.67	0.49	Duhamel et al., 2005
	–	3	2	3	–	–	–	8.00	0.93	1	2	3	1	1	–	30.87	1.25	Наши данные
	–	–	4	9	6	2	–	9.29	0.90	–	–	2	10	5	2	32.37	0.83	Шандиков, 1996; Shandikov, 2011
	–	–	–	2	–	–	–	9.00	–	–	2	–	–	–	–	30.00	–	Blanc, 1958
	1	2	7	2	–	–	–	7.83	0.83	–	7	4	1	–	–	30.50	0.67	Hureau, 1964

Таблица 5. Распределение исследованных экземпляров *Channichthys velifer* и *Ch. rigosus* по числу лучей в грудных и первом спинном плавниках по данным разных авторов

Вид	P					P _l + P _d						D1 + P _l + P _d								Источник информации					
	18	19	20	21	σ	37	38	40	42	M	σ	45	46	47	49	50	51	52	53		M	σ			
<i>Ch. velifer</i>	–	–	17	24	22.34	1.99	–	–	17	24	41.17	–	–	–	–	11	6	10	14	51.66	1.22	Наши данные			
	–	–	2	3	20.60	0.55	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Мейснер, 1974		
	–	1	7	11	20.53	0.61	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Шандиков, 1996; Shandikov, 2011	
	–	1	10	1	20.00	0.43	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Duhamel et al., 2005
	–	7	1	–	19.12	0.35	1	6	1	–	38.12	0.83	4	1	2	1	–	–	–	46.13	1.46	–	–	–	Наши данные
<i>Ch. rigosus</i>	2	30	11	–	19.20	0.51	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Шандиков, 1996; Shandikov, 2011
	2	–	–	–	18.00	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Blanc, 1958
	8	4	–	–	18.30	0.49	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Hureau, 1964

Таблица 6. Распределение исследованных экземпляров *Channichthys velifer* и *Ch. rugosus* по числу трубчатых чешуй на дистальном и проксимальном участках медиальной боковой линии (по нашим данным)

Вид	Ml_l												Ml_p														
	6	8	9	10	11	12	13	14	15	16	M	σ	0	1	2	4	5	18	20	22	24	25	26	28	M	σ	
<i>Ch. velifer</i>	—	2	3	9	4	9	7	4	3	—	11.63	1.89	34	5	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	0.29	0.87
<i>Ch. rugosus</i>	1	1	1	—	1	1	—	—	2	1	11.50	3.66	—	—	—	1	—	1	1	1	1	1	1	1	20.87	7.55	

определённых решений о таксономическом статусе этих белокровок, французские авторы обозначают их как *Channichthys* sp. (Duhamel et al., 2005. P. 370).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны коллекторам Н.В. Кононову, А.Ф. Пушкину, В.С. Тоту и Ю.Н. Щербачёву за собранный материал. Авторы выражают искреннюю благодарность К.Е. Николаеву (ББС ЗИН РАН) за участие в математической обработке данных и в обсуждении полученных результатов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственной темы № АААА-А17-117030310197-7 “Изучение строения, классификации и биогеографии рыб России и Антарктики”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1986. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // Морфология и распространение рыб Южного океана. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 153. С. 9–44.
- Балушкин А.В. 1992. Классификация, родственные связи и происхождение семейств нототениоидных рыб подотряда Notothenioidei // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 2. С. 3–19.
- Балушкин А.В. 1996. Сходство белокровных рыб сем. Channichthyidae (Notothenioidei, Perciformes) с замечанием о видовом составе семейства и описанием нового вида от островов Кергелен // Там же. Т. 36. № 1. С. 5–14.
- Балушкин А.В., Федоров В.В. 2002. Современные исследования фауны рыб Южного океана // Изв. ЗИН РАН. № 4, 34 с.
- Мейснер Э.Э. 1974. Новый вид белокровной щуки из Южного океана // Вестн. зоологии. № 6. С. 50–55.
- Мейснер Э.Э., Краткий В.Е. 1978. Новые данные о распространении антарктических рыб // Биология моря. № 4. С. 16–21.
- Николаева Е.А. 2016. Проблемы систематики кергеленских носорогих белокровок рода *Channichthys* Richardson, 1844 (сем. Channichthyidae) // Матер. III Всерос. конф. “Современные проблемы эволюционной морфологии животных”. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 86–87.
- Николаева Е.А. 2017. Таксономическая ревизия антарктических белокровных рыб рода *Channichthys* Richardson, 1844 (сем. Channichthyidae) // Матер.
- Юбилейной отчет. сессии, посвящ. 185-летию ЗИН РАН. СПб: ЗИН РАН. С. 134–137.
- Шандиков Г.А. 1995а. Новый вид белокровной рыбы *Channichthys panticapaei* sp.n. (Channichthyidae, Notothenioidei) от острова Кергелен (Антарктика) // Тр. ЮНИРО. Спец. вып. № 1. 10 с.
- Шандиков Г.А. 1995б. К вопросу о видовом составе белокровных рыб рода *Channichthys* (Channichthyidae, Notothenioidei) в районе островов Кергелен с описанием трех новых видов // Там же. Спец. вып. № 2. 18 с.
- Шандиков Г.А. 1996. О таксономическом статусе парусной белокровки *Channichthys velifer* (Pisces: Perciformes, Channichthyidae) из района подводного хребта Кергелен (Восточная Антарктика) // Вестн. зоологии. № 3. С. 13–20.
- Balushkin A.V. 1997. Topography of unpaired fins with respect to the vertebrae and similarities among icefishes of the family Channichthyidae // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Physiology. V. 118. № 4. P. 1079–1081.
- Balushkin A.V. 2000. Morphology, classification, and evolution of notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes) // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 1. P. S74–S109.
- Blanc M. 1958. Sur quelques poissons des Iles Kerguelen rapportes par le Dr. Bourland // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. 2. V. 30. № 2. P. 134–138.
- Duhamel G., Gasco N., Davaine P. 2005. Poissons des iles Kerguelen et Crozet. Guide regional de l’Ocean Austral. Paris: Mus. Nat. Hist. Natur., 419 p.
- Hureau J.C. 1964. Sur la probable identite des deux especes du genre *Chaenichthys* de la famille des Chaenichthyidae (Poissons a “sang blanc”) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. T. 36. № 4. P. 450–456.
- Hureau J.C. 1985. Channichthyidae // FAO species identification sheets for fishery purposes: Southern Ocean. V. 1 / Eds. Fischer W., Hureau J. Rome: FAO. P. 261–277.
- Iwami T., Kock K.H. 1990. Channichthyidae (icefishes) // Fishes of the South Ocean / Eds. Gon O., Heemstra P.C. Grahamstown, S. Africa: J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. P. 381–400.
- Miller R.G. 1993. A history and atlas of the fishes of the Antarctic Ocean. Carson City, Nevada: Foresta Inst. Ocean Mountain Stud., 792 p.
- Regan C.T. 1913. The Antarctic fishes of the Scottish National Antarctic Expedition // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. V. 49. P. 229–292.
- Shandikov G.A. 2011. *Channichthys richardsoni* sp. n., a new Antarctic icefish (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae) from the Kerguelen Islands area, Indian sector of the Southern Ocean // J. V.N. Karazin Kharkiv Nat. Univ. Ser. Biol. Iss. 14. № 971. P. 125–134.
- Voskoboinikova O.S. 2002. Early life history of two *Channichthys* species from the Kerguelen Islands, Antarctica (Pisces: Notothenioidei: Channichthyidae) // Zoosystematica Rossica. V. 10. № 2. P. 407–412.

УДК 597.553.1:575.8

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ОЗЁРНОЙ И МОРСКОЙ ФОРМ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII*[#]

© 2019 г. С. Ю. Орлова^{1, *}, Д. С. Курносов², Е. А. Чикурова^{1, 3}, Д. М. Щепетов^{1, 4}

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

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

³Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

⁴Институт биологии развития РАН – ИБР, Москва, Россия

*E-mail: kordicheva@rambler.ru

Поступила в редакцию 29.05.2019 г.

После доработки 11.06.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

Изучен полиморфизм вариабильного фрагмента контрольного региона мтДНК (D-loop, 373 п.н.) и четырёх микросателлитных локусов у 683 особей тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* из разных точек азиатской части ареала. Показано, что озёрные формы тихоокеанской сельди из трёх озёр Сахалина (Айнское) и Камчатки (Виллой и Нерпичье) значительно дивергировали от морской формы по данным маркеров мтДНК и яДНК. Обнаружены генетические различия как между формами разных озёр ($F_{ST} = 0.034–0.066$), так и между озёрными и морскими формами ($F_{ST} = 0.004–0.055$). Уровень генетической дифференциации между озёрными формами в большинстве случаев на порядок выше, чем между выборками морских форм, что можно объяснить эффектом основателя. Образование озёрных форм происходило вместе с геологическим формированием самих озёр.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, озёрная форма, контрольный регион мтДНК, D-loop, микросателлитные маркеры.

DOI: 10.1134/S0042875219060080

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.553.2.575.17

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIDAE) КРУПНЫХ ОЗЁРНО-РЕЧНЫХ СИСТЕМ ВОСТОЧНОЙ И ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

© 2019 г. А. М. Хрусталева¹, *, Н. В. Кловач¹

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

*E-mail: mailfed@mail.ru

Поступила в редакцию 04.12.2018 г.

После доработки 30.01.2019 г.

Принята к публикации 05.03.2019 г.

Исследована морфологическая и генетическая гетерогенность выборок нерки *Oncorhynchus nerka* (как смешанных, так и собранных в разные периоды её массового хода) из устьев рек Западной (Озерная, Большая, Палана) и Восточной Камчатки (р. Камчатка), в бассейнах которых (в притоках и озёрах) воспроизводятся её крупнейшие в Азии стада. Периодичность в течение массового нерестового хода нерки в реках западного побережья Камчатки по оценкам биологических показателей и частот аллелей 45 локусов однонуклеотидного полиморфизма ДНК не выявлена. Анализ смешанных выборок нерки из устьев западнокамчатских рек позволил выделить в выборке из р. Большая группу особей, предположительно отнесённую нами к озёрной форме, в выборках же из рек Озерная и Палана фенотипическая и генетическая неоднородность не отмечена. Выявленная гетерогенность выборки из устья р. Камчатка отражает сложную пространственно-генетическую структуру нерки в бассейне данной озёрно-речной системы, а различия между выборками, собранными в течение массового хода в основном русле, свидетельствуют о последовательном подходе к устью нерестовых группировок, воспроизводящихся в разных частях речного бассейна.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, смешанные выборки, морфологические признаки, генетическая гетерогенность, локусы однонуклеотидного полиморфизма ДНК, кластеризация и классификация выборок.

DOI: 10.1134/S0042875219060055

Нерка *Oncorhynchus nerka* является третьим по численности видом тихоокеанских лососей, ценным как в экономическом, так и в научном плане. Ей, как и другим представителям рода *Oncorhynchus*, свойственны ярко выраженная филопатрия (привязанность к местам рождения), анадромность (заход в реки на нерест) и моноцикличность (100%-ная гибель после нереста). Популяционная структура нерки чрезвычайно сложна и имеет свойства древовидной иерархически организованной системы. Изолированные локальные (географические) популяции отдельных рек чаще всего подразделены на сезонные расы, те в свою очередь – на субпопуляции и/или группы субпопуляций разных участков бассейна. Структура ветвится вплоть до малых панмиктических группировок, воспроизводящихся на отдельных нерестилищах (демы или элементарные популяции). Кроме темпоральных и географических внутривидовых единиц у нерки выделяют экологические группы – экологические (генеративные) формы и экотипы (Смирнов, 1975; Иванков, 1985; Иван-

ков, Иванкова, 2013). Первые в зависимости от степени привязанности нереста и пресноводного нагула молоди к бассейнам озёр подразделяются на озёрную (лимнофильную) и речную (реофильную) формы, те в свою очередь вследствие биотопической специализации делятся на экотипы. Речная форма может размножаться как на ключевых нерестилищах (ключи, “чаши”, лимнокрены), так и на русловых (соответственно ручьевого и речной экотипы). Озёрная нерка, как правило, представлена двумя экотипами – озёрным (нерестится на литорали) и ручьевым (ключевые нерестилища в ручьях, впадающих в озеро); причём, несмотря на то что условия инкубации икры на литорали и в притоках озёр могут существенно различаться, нагул молоди обоих экотипов происходит совместно в озере. В водоёмах, где сезонные расы у нерки хорошо выражены, они различаются не только сроками хода, но и местами нереста (эколого-темпоральные расы: ранняя нерка нерестится, как правило, в реках и ручьях, поздняя – на литорали озёр).

Существенные отличия в условиях эмбрионально-личиночного и нерестового периодов жизни экологических форм и экотипов тихоокеанских лососей приводят к возникновению морфологических различий между ними (Иванков, Иванкова, 2013). Прежде всего это касается меристических признаков (число позвонков, лучей в плавниках, чешуй в боковой линии и пр.), значения которых находятся в обратной зависимости от температуры на ранних этапах развития эмбриона; а также размерных характеристик, в большей степени обусловленных успешностью размножения на нерестилищах разных типов (в мелких реках преимущество получают более мелкие и низкотелые особи – молодые и/или тугорослые, на глубоководных нерестилищах, наоборот, крупные и высокотелые) (Иванков, 1985; Иванков, Иванкова, 2013). Помимо морфологических особенностей разным эколого-темперальным расам, а также отдельным экотипам свойственны устойчивые генетические различия, возникающие вследствие локальных адаптаций и их относительно высокой изоляции, так как стринг преимущественно наблюдается в пределах сходных экологических групп.

Изучению популяционной структуры данного вида посвящено большое число работ (Коновалов, 1980; Бугаев, 1995, 2011; Глубоковский, 1995; Wood, 1995), основанных на различных методологических подходах, среди которых на сегодняшний день лидирующую позицию занимают генетические исследования (Пустовойт, 1994; Varnavskaya et al., 1994; Алтухов и др. 1997; Beacham et al., 2006a, 2006b; Варнавская, 2006; Nabicht et al., 2010). Очевидно, что для изучения экологической дифференциации у нерки лучше подойдут генетические маркеры, выявляющие не только нейтральную, но и адаптивную изменчивость в группировках, приуроченных к разным биотопам. Такими подходящими маркерами являются локусы однонуклеотидного полиморфизма ДНК (ОНП или SNP), отличительными чертами которых являются высокая воспроизводимость результатов, точность генотипирования, простота аналитических подходов. Однако в популяционной и экологической генетике для корректной интерпретации данных необходимо соблюдать ряд требований методического характера, в том числе к проведению полевых работ и сбору материала (Животовский, 2013). К примеру, о разнокачественности выборок, взятых не одновременно, а в течение нескольких дней нерестовой миграции тихоокеанских лососей в нижних участках рек, сообщалось в ряде публикаций (Пустовойт, 1994, 2014; Пильганчук и др., 2012). В то же время не вызывает сомнений тот факт, что даже однократные выборки, собранные в устье крупной озёрно-речной системы, могут быть смесью особей из разных субпопуляций

(элементарных популяций) и экологических группировок, в той или иной степени отличающихся друг от друга, а могут, напротив, содержать особей только одной из этих субпопуляций. В первом случае в выборке, являющейся совокупностью представителей нескольких панмиктических групп, будет наблюдаться эффект Валунда, который проявляется как дефицит гетерозигот в подразделённой популяции по локусам, в которых имеется вариация аллельных частот между субпопуляциями.

Цель нашей работы – изучить морфологическую и генетическую гетерогенность выборок (как смешанных, так и собранных в разные периоды массового хода) нерки из устьевых участков рек Западной и Восточной Камчатки, в бассейнах которых (в притоках и озёрах) воспроизводятся её крупнейшие в Азии стада. Интерпретация результатов классификации смешанных выборок с привлечением данных о пространственно-генетической структуре рассматриваемых популяций позволит нам сделать важные обобщения, касающиеся стратегии дальнейших исследований сложных популяционных систем, свойственных данному виду.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали во время массового нерестового хода нерки в нижнем течении рек Западной (Палана, Большая, Озерная) и Восточной (р. Камчатка) Камчатки (рис. 1а, таблица). У пойманных рыб определяли возраст, измеряли стандартную длину (*SL*) и длину по Смитту (*FL*), а также массу тела (общую и без внутренностей) и гонад. Возраст определяли, руководствуясь рекомендациями Правдина (1966) и Бугаева (1995). Пробы ткани нерки фиксировали 96%-ным этанолом. Тотальную ДНК выделяли из фрагментов печени и плавника стандартными методами (Маниатис и др., 1984). Исследовали полиморфизм 45 описанных ранее локусов SNP, три из которых (*One_CO1*, *One_Cytb_17*, *One_Cytb_26*) локализованы в митохондриальном геноме, остальные – преимущественно в интронах и экзонах ядерных генов, диспергированных повторах и различных EST-последовательностях (Smith et al., 2005; Elfstrom et al., 2006; Nabicht et al., 2010). Три митохондриальных локуса для последующего анализа были объединены в один *Cytb_CO1*.

В работе представлены оригинальные данные по изменчивости 45 локусов SNP нерки Западной и Восточной Камчатки, полученные методом TaqMan-ПЦР. Молекулярно-генетический анализ проводили в лаборатории экологической генетики факультета гидробиологии и рыболовства Университета штата Вашингтон. Методика генотипирования детально изложена ранее (Seeb et al., 2009; Хрусталева и др., 2013). Обозначения

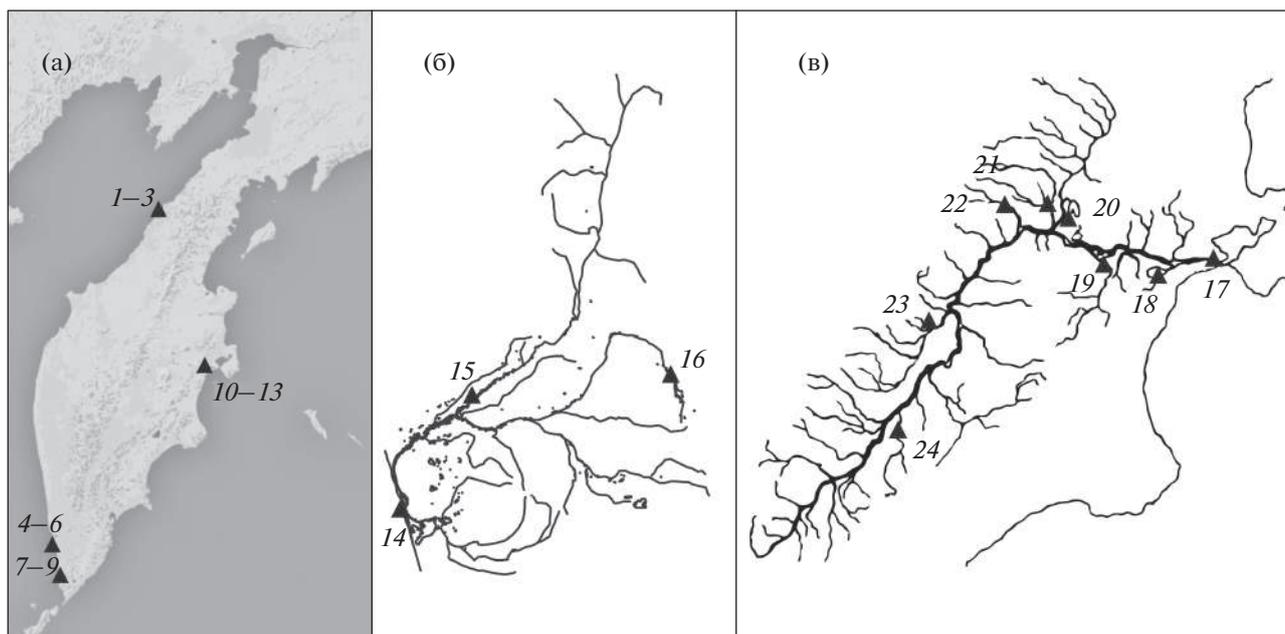


Рис. 1. Карта-схема районов сбора материала: а – п-ов Камчатка, наши данные; б – бассейн р. Большая (Хрусталева и др., 2014); в – бассейн р. Камчатка (Habicht et al., 2010; Хрусталева и др., 2015). Выборки: 1–3 – р. Палана, 4–6 – р. Большая, 7–9 – р. Озерная, 10–13 – р. Камчатка, 14 – р. Большая (устье) 2004 г., 15 – р. Быстрая, 16 – р. Плотникова, 17 – р. Камчатка (устье) 2005 г., 18 – оз. Азабачье, р. Бушуева, 19 – р. Хапица, 20 – р. Еловка, 21 – р. Двуюрточная, 22 – р. Белая, 23 – р. Козыревка, 24 – р. Китильгина.

локусов приведены в сокращённом варианте: префикс *One_*, принятый для обозначения SNP-локусов нерки, опущен для краткости изложения.

Кроме того, в работе проанализированы опубликованные ранее данные анализа полиморфизма 45 локусов SNP в следующих выборках: молодь нерки из двух основных притоков р. Большая – р. Быстрая, район пос. Карымай ($n = 33$), р. Плотникова, в 10 км от оз. Начикинское ($n = 39$); производители из устья р. Большая, 11 и 8 августа 2004 г. ($n = 90$) (рис. 1б) (Хрусталева и др., 2014); а также наши опубликованные ранее данные по нерке оз. Азабачье ($n = 39$) и ранней нерке из устья р. Камчатка в 2005 г. ($n = 20$) (Хрусталева и др., 2015) и открытые данные Хабичта с соавторами (Habicht et al., 2010) по частотам аллелей тех же локусов в выборках из притоков среднего и верхнего течения р. Камчатка – рек Хапица ($n = 146$), Белая ($n = 81$), Двуюрточная ($n = 88$), Еловка ($n = 109$), Козыревка ($n = 40$) и Китильгина ($n = 28$) (рис. 1в).

Для сравнения выборок по биологическим показателям применяли *t*-критерий Стьюдента. Расчёт оценок коэффициента инбридинга индивидов относительно субпопуляции (F_{IS}) и вероятностные тесты на соответствие равновесию по Харди–Вайнбергу (по методу полного перебора), генную дифференциацию и проверку неравновесия по сцеплению (с применением цепей Маркова) осуществляли в программе GENEPOP 3.4 (Ray-

mond, Rousset, 1995). Уровень значимости для множественных тестов корректировали с помощью FDR-поправки Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995). Для выявления подразделённости выборок генотипы были проанализированы в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), в которой методами численного моделирования (метод цепей Маркова – 1 млн итераций, период burn-in – 500 тыс. итераций) выявляли наличие устойчивых потенциальных компонент (кластеров) в анализируемой совокупности данных (admixture model, допускающая гибридное происхождение особей при условии независимости аллельных частот среди кластеров), определяли наиболее вероятный вариант разделения выборки на заданное число групп K ($K = 1–5$), затем выполняли байесовскую классификацию особей. По результатам кластеризации оценивали $\ln Pr(X|K)$ для $K = 1–5$, где X – вектор наблюдаемых генотипов. Апостериорную вероятность разбиения на K групп – $Pr(K|X)$ – оценивали по формуле Байеса. Многомерное шкалирование (MDS) и расчёт Евклидовых дистанций по частотам аллелей в выборках осуществляли в программе SPSS 19.0.01.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-массовые характеристики производителей нерки Западной Камчатки существенно

Объём собранного материала и биологические характеристики ($M \pm m$) нерки *Oncorhynchus nerka* в выборках из рек Озерная, Большая, Большая, Палана и Камчатка

№	Река (место вылова)	Дата вылова	Выборка			Длина, см		Масса, г		
			Описание	Обозначение*	Объём**, экз.	Доля самок, %	SL	FL	тела без внутренностей	гонад
1	Палана (нижнее течение)	10.07.2003, 11.07.2003, 12.07.2003	Массовый ход	КР1	93 (30)	51	61.8 ± 1.1	57.8 ± 1.0	2600.5 ± 143.9	131.4 ± 16.3
2		17.07.2003, 18.07.2003	То же	КР2	62 (44)	61	62.5 ± 1.1	58.4 ± 1.0	2568.5 ± 140.3	142.4 ± 16.5
3		20.07.2003, 21.07.2003	»	КР3	46 (20)	54	62.4 ± 1.0	58.6 ± 1.0	2554.3 ± 132.8	135.0 ± 16.3
4	Большая (нижнее течение)	23.07.2003	Начало хода летней нерки	КВ1	16 (16)	47	60.9 ± 1.2	57.2 ± 1.2	2665.7 ± 191.6	181.7 ± 29.7
5		29.07.2003	Поздняя (летняя) нерка, рунный ход	КВ2	53 (50)	42	63.8 ± 1.3	59.9 ± 1.2	2997.0 ± 183.6	166.8 ± 23.7
6		30.07.2003	То же	КВ3	54 (35)	57	64.1 ± 1.0	59.9 ± 0.9	2903.9 ± 163.3	190.0 ± 27.3
7	Озерная (устье)	04.08.2003	Рунный ход	КО1	50 (45)	68	60.8 ± 1.3	57.2 ± 1.3	2464.8 ± 165.7	138.0 ± 14.5
8		05.08.2003	То же	КО2	49 (21)	53	62.0 ± 1.1	58.0 ± 1.0	2686.9 ± 152.2	112.2 ± 16.9
9		07.08.2003	»	КО3	50 (24)	80	59.2 ± 1.0	55.6 ± 0.9	2352.4 ± 121.0	124.4 ± 13.7
10	Камчатка (нижнее течение)	29.06.2004, 30.06.2004	Поздняя (летняя) нерка, массовый ход	КК1	0 (20)	—	—	—	—	—
11		01.07.2004, 02.07.2004	То же	КК2	49 (28)	51	57.3 ± 1.4	53.3 ± 1.3	2266.1 ± 187.0	118.9 ± 19.6
12		05.07.2004, 06.07.2004, 07.07.2004	»	КК3	71 (33)	55	63.0 ± 1.2	59.1 ± 1.1	2685.6 ± 150.2	153.8 ± 15.7
13		09.07.2004	»	КК4	20 (20)	47	61.9 ± 2.4	57.8 ± 2.2	2570.0 ± 332.9	131.1 ± 42.2

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка; * см. в тексте, ** за скобками — число рыб, подвергнутых биологическому анализу, в скобках — число рыб, использованных при генетических исследованиях.

не различались по выделенным периодам массового хода. Так, в р. Палана различий по биологическим характеристикам особей разных сроков массового нерестового хода не выявлено. Производители летней нерки из первых партий хода в р. Большая были заметно мельче выловленных в течение массового хода 29 и 30 июля. При этом достоверные различия выявлены лишь по длине рыб ($p = 0.03$), по массе значимых различий не наблюдалось. В р. Озерная производители, выловленные 4 и 5 августа (выборки КО1 и КО2), были крупнее выловленных двумя днями позже (КО3). При сравнении двух первых выборок были выявлены достоверные различия по массе гонад ($p = 0.022$), которые наиболее вероятно объясняются разным соотношением самцов и самок в улове. По остальным показателям выборки не различались. Пойманные 5 августа особи были значимо крупнее выловленных 7 августа, различия обнаружены по всем исследуемым биологическим показателям ($p < 0.001$). Причина выявленных различий также, скорее всего, кроется в разном соотношении полов в выборках, так как самцы западнокамчатской нерки существенно крупнее самок (Бугаев, 1995): в выборке КО2 доля самцов была гораздо выше, чем в КО3. Производители из первой и третьей выборок не отличались ни по одному из рассмотренных признаков.

В р. Камчатка (Восточная Камчатка), напротив, размерно-массовые характеристики производителей, выловленных 1–2 июля, были значимо ниже ($p < 0.05$), чем в выборках более поздних сроков хода. Последние же не различались между собой ни по длине, ни по массе.

Для оценки генетической гетерогенности нерестового хода нерки были проанализированы выборки, собранные из уловов речных неводов в устьях рек Западной и Восточной Камчатки. Из 43 исследованных локусов SNP в выборках из р. Камчатка были полиморфны 34 локуса, р. Палана – 31, р. Большая – 36, р. Озерная – 37. По результатам тестов на генную и генотипическую дифференциацию частоты аллелей анализируемых локусов в выборках, собранных в разные дни массового хода в нижних участках рек Западной Камчатки (Озерная, Большая, Палана), значимо не различались.

Гетерогенность аллельных частот 34 полиморфных локусов SNP выявлена по периодам массового хода нерки в устье р. Камчатка: выборки первой (конец июня–первые числа июля) и второй (середина–конец I декады июля) половины массового хода летней нерки достоверно различались. Однако эти различия были обусловлены преимущественно изменчивостью двух локусов: *RF-295* (по которому выборка третьей четверти хода отличалась от первых двух) и *MHC2_251v2* (по которому четко разделялись выборки первой и второй по-

ловины хода). Выявленная генетическая и морфологическая неоднородность выборок вполне может объясняться последовательным подходом к устью нерестовых группировок, воспроизводящихся в разных частях речного бассейна. Обнаруженные различия между этими группировками могут быть следствием локальных адаптаций к конкретным условиям обитания субпопуляций нерки данной озёрно-речной системы, а могут быть следствием их относительной изоляции и случайных (дрейф генов, мутации), исторических (эффект основателя) и демографических (волны численности, бутылочное горлышко) процессов, приводящих к смещению аллельных частот по данным локусам. Однако последние факторы должны воздействовать в той или иной степени одинаково на все локусы при более или менее равных скоростях эволюции в них. Поэтому гипотеза о селективной природе выявленных различий кажется вполне состоятельной. Тем более что первый из этих локусов расположен в экзоне гена *12-RF* амидпептида гипоталамуса, отвечающего за регуляцию различных физиологических и поведенческих процессов у животных, в том числе гормональную регуляцию, регуляцию потребления пищи, терморегуляцию и болевую рецепцию, а второй – в интроне гена *Onne-DAB*, транслирующегося в антигенсвязывающие области молекулы главного комплекса гистосовместимости класса II (МСНII) и отвечающего за формирование иммунитета к экстрацеллюлярным патогенам. О различиях между группировками нерки бассейна р. Камчатка, воспроизводимыми в притоках верхнего, среднего и нижнего течения, по однонуклеотидным заменам в гене *Onne-DAB*, обусловленных действием различных форм отбора в отдельных локальностях данной озёрно-речной системы, сообщалось в наших предыдущих работах (Хрусталева, 2018; Хрусталева и др., 2018).

В популяционной генетике признаками гетерогенности выборки являются в первую очередь отклонения от равновесия Харди–Вайнберга по некоторым локусам, проявляющиеся в дефиците гетерозигот (эффект Валунда), а также положительные тесты на неравновесие по сцеплению между физически несцепленными генами (Nei, Li, 1973). Анализ генотипических распределений в объединённых выборках нерки из устьев рек Западной и Восточной Камчатки показал, что значимое несоответствие наблюдаемых и ожидаемых при равновесии Харди–Вайнберга частот генотипов по наибольшему числу локусов (по 7 из 34) наблюдалось в выборке из р. Камчатка; тогда как в выборках из рек Большая, Озерная и Палана – соответственно по трём, двум и одному локусу. Все отмеченные отклонения, как и ожидалось, были связаны с дефицитом гетерозигот. В выборках из нижнего течения рек Камчатка и Большая статистически значимый дефицит гетерозигот

отмечался и после введения поправки на множественные сравнения: в первом случае по локусам *MHC2_190v2* ($p = 0.0003$, $F_{IS} = 0.652$) и *MHC2_251v2* ($p = 0$, $F_{IS} = 0.955$), во втором – по *ZNF-61* ($p = 0.0004$, $F_{IS} = 0.386$). Столь высокие значения коэффициента инбридинга в локусах группы МНС наиболее вероятно объясняются эффектом Валунда в смешанной выборке из устья крупной озёрно-речной системы, в разных локальностях которой по данным локусам действует разнонаправленный отбор.

Нам доподлинно известно о физическом сцеплении лишь двух пар используемых в работе SNP: это локусы в составе гена глицерол-3-фосфат де-гидрогеназы (*GPDH* и *GPDH2*) и главного комплекса гистосовместимости (*MHC2_190v2* и *MHC2_251v2*). Однако незначимых тестов на независимое наследование ($p < 0.05$) было значительно больше: в р. Камчатка – 31 тест из 561, в р. Палана – 28 из 465, в р. Большая – 36 из 630, в р. Озерная – 23 из 666. После FDR-коррекции корреляция между генотипами двух пар локусов, *GPDH–GPDH2* ($p = 0.000024$) и *GPH-414–MHC2_251v2* ($p = 0.000004$), отмечена в выборке из бассейна р. Камчатка, а также в выборке из р. Большая для zP3b – MARCKS-2 ($p = 0.000002$). Таким образом, мы имеем все основания предполагать реальную генетическую гетерогенность лишь для выборок из устьев рек Большая и Камчатка. Обоим речным бассейнам свойственны большая протяжённость основного русла, развитая система притоков и наличие изолированных озёр, подходящих для размножения нерки. В реках Палана и Озерная воспроизводство нерки сосредоточено в бассейне одного крупного озера, следовательно, условия существования популяций в них более однородны, а изоляция между ними преимущественно симпатрическая. Кроме того, нерка обоих озёр представлена главным образом одной сезонной (эколого-темпоральной) расой: в бассейне р. Палана 99%, а в р. Озерная 98% всей нерки приходится на позднюю форму (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2002а).

Частоты аллелей полиморфных локусов в объединённых выборках из устьев рек Западной Камчатки были проанализированы с помощью программы STRUCTURE для выявления в смешанных выборках относительно генетически однородных групп особей. Так, в выборке из устья р. Большая были выделены три группы: наиболее многочисленная первая, меньшая по объёму вторая и самая малочисленная третья (рис. 2а, 2б). При этом морфологически особи из этих групп не различались. Однако доля рыб, проживших в пресной воде один год, в первых двух группах была не менее 80%, в то время как в третьей не превышала 40%. При анализе распределений аллельных частот 36 полиморфных локусов SNP в данных

группах оказалось, что первые две различаются лишь по частотам гаплотипов объединённого митохондриального локуса *CytB_COI*, в то время как третья группа отличалась от первых двух по большинству локусов. Для выяснения происхождения выделенных групп были проанализированы выборки молоди нерки из основных притоков р. Большая – рек Быстрая и Плотникова, а также выборка производителей, собранная в 2004 г. в устье. В объединённых данных по всем четырём выборкам также были идентифицированы три группы особей, совпадающие с выделенными ранее в выборке из устья реки 2003 г. (рис. 2в, 2г). Примечательно, что в выборках из устья реки встречались особи всех трёх групп, в выборке молоди из низовий р. Быстрая особи, отнесённые к группе 3, отсутствовали, а в выборке молоди из верховий р. Плотникова лишь 2 экз. идентифицированы как представители третьей группы (рис. 2в). Как и в предыдущем случае, установлено, что за дифференциацию первых двух групп отвечает лишь локус *CytB_COI*. Исключение данного локуса привело к существенному ослаблению кластеризации на первые две группы (фактически их выделение стало неправомерным), в то время как группа 3 сохранилась в неизменном виде (рис. 2д, 2е).

В бассейне р. Большая поздняя нерка представлена двумя экологическими формами – озёрной (главным образом, популяциями оз. Начикинское и в значительно меньшей степени – оз. Сокоц; оба озера расположены в верхнем течении р. Плотникова) и речной, отдельные субпопуляции которой воспроизводятся в крупных притоках – в реках Быстрая, Плотникова, Карымчина, Банная и других (Крохин, Крогиус, 1937; Семко, 1954; Бугаев и др., 2002б; Запорожец и др., 2013). Молодь речных локальных группировок нерки р. Большая скатывается преимущественно в возрасте одного года, а нередко – сеголетками. Случаи задержки молоди нерки в реке до двух лет единичны (Wood et al., 1987). Молоди озёрных стад нерки, т.е. нерестующих в бассейне озера (на литорали и в притоках) и нагуливающих в нём в течение всего пресноводного периода жизни, свойственно более продолжительное время пресноводного нагула: озёрная нерка совершает катадромную миграцию преимущественно в возрасте 2 лет, хотя в зависимости от конкретных условий молодь из озера может скатываться и в более раннем возрасте (Burgner, 1991; Wood, 1995). Анализируя полученные нами результаты, можно предположить, что группа 3 главным образом представлена озёрной неркой, наиболее вероятно, из оз. Начикинское. В пользу данного предположения свидетельствует тот факт, что в бассейне р. Быстрая особи, отнесённые к данной группе, отсутствовали, а среди сеголетов верховья р. Плотникова встречались единично. Обнаружение сеголетов начикинской нерки в реке не

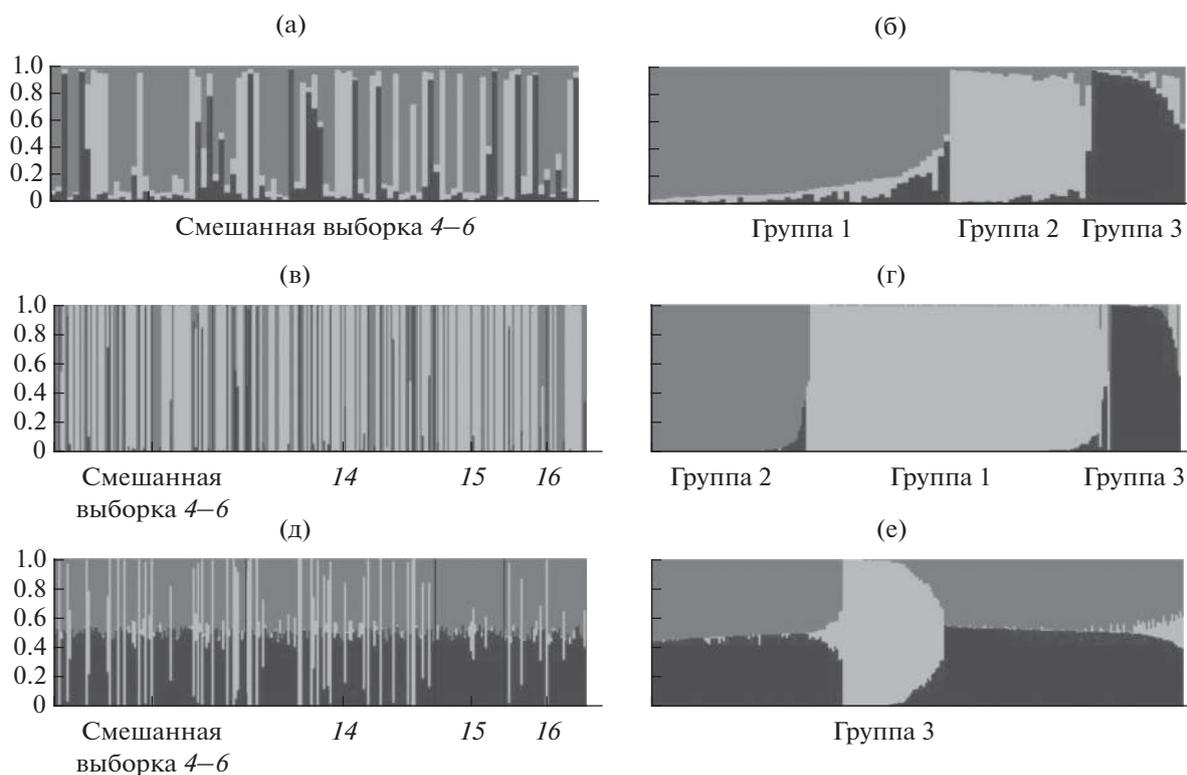


Рис. 2. Классификация смешанных выборок нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Большая на основе алгоритма программы STRUCTURE 2.3.4: а, в, д – особи отсортированы по датам и местам вылова; б, г, е – особи ранжированы по вероятности отнесения их к группам. Разные оттенки серого соответствуют трём кластерам ($K = 3$) и отображают вероятность принадлежности к ним особей, пояснения в тексте. Обозначения см. на рис. 1.

является артефактом, так как незначительная часть особей озёрной формы всё же скатывается из озера, не достигнув среднего возраста катадромной миграции, по случайным причинам. Кроме того группа 3 была относительно немногочисленной и в основном представлена возрастным классом 2.3. Первые же две группы, скорее всего, можно интерпретировать как смешанные выборки речной нерки разных притоков данного бассейна. Дифференциация их на две группы происходит главным образом вследствие существования двух филогенетических линий мтДНК нерки на азиатской части ареала в связи с особенностями её палеорасселения (Брыков и др., 2005; Хрусталева, 2016). Причём на Западной Камчатке центральные гаплотипы обеих линий более или менее равномерно распределены в бассейнах р. Большая и оз. Курильское (р. Озерная), в отличие от р. Камчатка, где в притоках среднего течения доминирует один из двух массовых на азиатском побережье гаплотипов мтДНК.

Аналогичным образом была проведена кластеризация объединённых выборок из устьев рек Палана и Озерная. Обе выборки разделились на две группы (рис. 3), но, как и в предыдущем случае, за их дифференциацию отвечал лишь один

локус *CytB_COI*, исключение которого привело к неудовлетворительным вариантам кластеризации: $Pr(K = 1|X) > Pr(K = 2|X) > Pr(K = 3|X)$ и т.д. В обеих выборках также не наблюдалось генетической подразделённости по периодам нерестового хода. Таким образом обе выборки в первом приближении можно считать однородными.

По итогам анализа в программе STRUCTURE в смешанной выборке из устья р. Камчатка 2004 г. были выделены две группы особей – 1 и 2 (рис. 4). Причём выборки первой половины хода в основном представлены более многочисленной группой 2, а в выборках второй половины хода особи, отнесённые к группе 1, встречались гораздо чаще (рис. 4а). Группы значительно дифференцируются по большинству локусов (20 из 34), при этом наиболее весомый вклад вносят *MHC2_251v2* и *GPH-414*, последний расположен в интроне гена, кодирующего α -субъединицу гликопротеиновых гормонов гипофиза. Анализ фенотипических признаков производителей нерки из обеих групп показал, что группа 2 представлена преимущественно мелкими и более молодыми особями за счёт менее продолжительного периода морского нагула (2–3 года). В группе 1 рыбы были в среднем старше и крупнее за счёт значительной доли (45%) производителей,

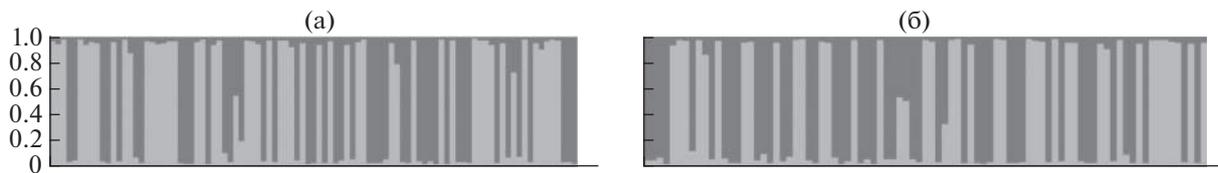


Рис. 3. Классификация смешанных выборок нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерная (а) и Палана (б) на основе алгоритма программы STRUCTURE 2.3.4. ($K = 2$).

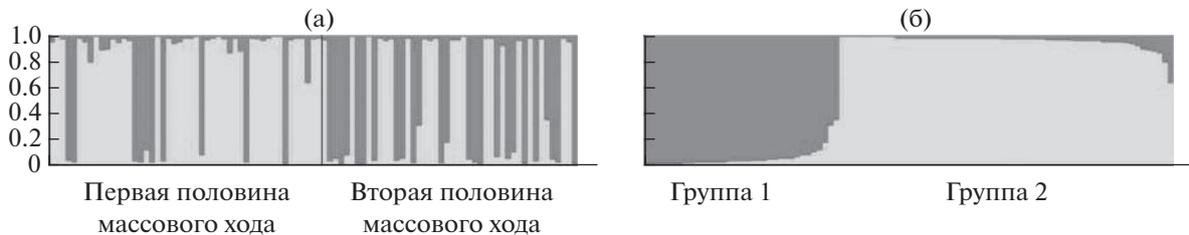


Рис. 4. Классификация объединённой выборки нерки *Oncorhynchus nerka*, собранной 2004 г. в устье р. Камчатка, на основе алгоритма программы STRUCTURE 2.3.4. ($K = 2$): а – особи отсортированы по датам вылова, б – особи ранжированы по вероятности отнесения к группам.

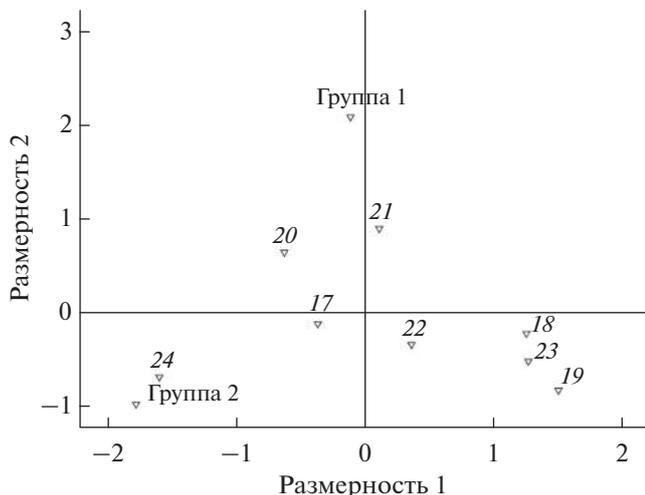


Рис. 5. Диаграмма многомерного шкалирования (MDS), построенная по Евклидовым дистанциям, для выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из бассейна р. Камчатка; обозначения выборок см. на рис. 1.

проживших в море 4 года. Кроме того, доля особей, нагуливающих в пресной воде 2 года, была существенно выше в группе 1. В этом контексте можно предположить, что различия между выделенными группами обусловлены их принадлежностью к разным группировкам локальных стад второго порядка летней нерки в бассейне р. Камчатка (Бугаев, 1995): группу 1 в первом приближении можно отнести к группировке Е, воспроизводимой на нерестилищах среднего и нижнего течения реки, часть особей которой нагуливаются

до ската в море в оз. Азабачье, группу 2 – преимущественно к группировке В, занимающей притоки верхнего течения, молодь которой зимует на нерестилищах и скатывается в возрасте 1+ (Хрусталева и др., 2015). Наши выводы подтверждаются результатами MDS-шкалирования по матрице Евклидовых расстояний, вычисленных по аллельным частотам локусов SNP в выборках нерки из разных частей бассейна р. Камчатка (рис. 5). По первой координате на диаграмме выделяются три чётко обособленные группы популяций: группировка притоков среднего течения, куда также попали выделенная нами группа 1 и выборка ранней нерки из устья 2005 г.; нерка из притоков верхнего течения, представленная одной выборкой из р. Китильгина и формирующая общий кластер с группой 2; совокупность выборок из притоков нижнего течения и из р. Козыревка. Эти результаты хорошо согласуются с общей картиной генетической дифференциации нерки р. Камчатка по однонуклеотидным заменам в гене *Onne-DAB* (Хрусталева, 2018; Хрусталева и др., 2018), а также с особенностями пространственного распределения частот гаплотипов мтДНК в бассейне р. Камчатка.

Судя по присутствию особей, проживших в пресной воде 2 года (две речные зоны роста на чешуе), в обеих группах, можно предположить, что наиболее многочисленная в бассейне р. Камчатка нерка оз. Азабачье также может быть единично представлена в них. Наиболее вероятно, она мигрирует несколько позднее, и наши выборки не охватили её в полной мере. Так, по визуальным наблюдениям, проведённым нами на литорали

оз. Азабачье 13.07.2004 г., особи летней нерки, имеющие серебристую окраску, были немногочисленны и встречались в скоплениях ранней нерки с нерестовыми изменениями спорадически. Таким образом, можно сделать предварительный вывод о темпоральной подразделённости нерестового хода нерки данной озёрно-речной системы: несмотря на значительное перекрытие сроков миграции каждой группировки, в начале хода преобладают особи, воспроизводящиеся на нерестилищах среднего течения реки, затем преимущественно мигрируют группировки верхнего течения и, вероятно, несколько позднее в массе заходит азабачинская нерка. Несмотря на практическую важность полученных результатов, заметим, что наши выводы пока не окончательны и требуют дальнейших экспериментальных подтверждений.

В контексте стратегии исследований сложных популяционных систем данного вида, таких как популяции рек Большая и Камчатка, необходимо отметить, что выделяемые на основе численного моделирования компоненты смешанных выборок из устьев могут быть корректно интерпретированы лишь в случае наличия данных по внутривидовым группировкам в конкретном речном бассейне. Как правило, невозможно отнести генетически различающиеся группы из смеси к реальным группировкам, воспроизводимым в разных участках речного бассейна без какой-либо дополнительной информации (о географической, возрастной и размерной структуре популяции, наличии темпоральных и/или экологических форм, о времени и месте сбора материала, данных биоанализа и пр.). Однако уже на этапе оценки популяционно-генетических параметров и характера наследования локусов можно судить о неоднородности выборок, что должно стать сигналом о необходимости более обстоятельных исследований пространственно-генетической структуры данной популяции. Наши соображения о необходимой и достаточной степени детализации изучения подразделённых популяций/популяционных систем нерки изложены ранее (Хрусталева и др., 2017). Тем не менее не всегда возможно собрать более или менее представительный материал по всем локальным субпопуляциям (тем более по отдельным нерестилищам), в этом случае наиболее оптимальным решением будет использование численного моделирования, результаты которого, как показано в нашей работе, вполне адекватно отражают реальную ситуацию.

В заключение следует подчеркнуть, что у нас нет достаточных оснований для выделения каких-либо периодов в массовом нерестовом ходе нерки в нижнем течении рек Озерная, Большая и Палана, а выборки, собранные в пик хода в устье, можно объединять для дальнейшего анализа. Смешанные выборки из нижних участков русла рек Палана и Озерная, воспроизводство нерки в

которых сосредоточено в бассейне крупных озёр Паланское и Курильское, можно считать гомогенными. Очевидно, что такие выборки представляют собой смесь экотипов (озёрного, речного и ручьевого), между которыми должны наблюдаться различия по селективным маркерам. Однако генетическая дифференциация в бассейнах этих молодых по палеонтологическим меркам озёр не выявляется с использованием относительно медленно эволюционирующих нейтральных и/или находящихся под слабым давлением отбора SNP. Отсутствие различий между группировками, воспроизводимыми на речных и озёрных нерестилищах, может объясняться также действием балансирующего отбора по некоторым локусам (например, локусам в составе генов МНС класса II) в силу общности условий раннего пресноводного нагула молоди (Хрусталева и др., 2018). Возможно, различия между экотипами в данных водоёмах удастся обнаружить, расширяя охват исследований (выборки из конкретных нерестилищ, ручьевых и литоральных) и привлекая больше селективных или же нейтральных, но более изменчивых, маркеров (к примеру, микросателлитов).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность д-ру Дж. Сибу (J. Seeb – School of Aquatic and Fishery Sciences, University of Washington, Seattle) за всестороннюю помощь и поддержку, организацию и финансирование работ, предоставленные методики, реактивы и оборудование. Авторы благодарны всем сотрудникам лаборатории экологической геномики факультета гидробиологии и рыболовства Университета штата Вашингтон, а также М.В. Шитовой (ИОГен РАН) и П.К. Афанасьеву (ВНИРО) за участие в лабораторной обработке материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, грант № 17-04-00668А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 288 с.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. и др. 2005. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. Т. 41. № 5. С. 635–645.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX–начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 380 с.

- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А. 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. ТНИРО. Т. 130. С. 679–757.
- Бугаев В.Ф., Миловская Л.В., Ленская Е.В. и др. 2002а. Исследования нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Паланского в 1990–2001 гг. (северо-западная Камчатка) // Там же. Т. 130. С. 777–791.
- Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. 2002б. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (Западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Там же. Т. 130. С. 758–776.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Животовский Л.А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 371–376. <https://doi.org/10.7868/S0042875213030144>
- Запорожец О.М., Запорожец, Г.В., Зорбиди Ж.Х. 2013. Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТНИРО. Т. 174. С. 38–68.
- Иванков В.Н. 1985. Экоотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевых рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 47–54.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальные сходства и видовые различия) // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 103–118.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука, 237 с.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. ТИНРО. Т. 9. С. 3–156.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Д. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 480 с.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Дубынин В.А. и др. 2012. Предварительные результаты оценки генетической гетерогенности нерестового хода нерки р. Озерная // Матер. Всерос. науч. конф. “Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 431–438.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пустовойт С.П. 1994. Внутривидовая генетическая изменчивость и межпопуляционная дифференциация азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. Т. 30. № 1. С. 101–106.
- Пустовойт С.П. 2014. Морфометрическое изучение нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) р. Палана (западное побережье п-ова Камчатка) // Вестн. СВГУ. № 21. С. 67–72.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 3–109.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Хрусталева А.М. 2016. Филогеография азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* по данным изменчивости митохондриальных локусов ОНП: анализ сценариев послеледникового расселения вида на азиатском побережье Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 186. С. 93–106. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-186-93-106>
- Хрусталева А.М. 2018. Исследование приспособительного характера полиморфизма главного комплекса гистосовместимости (МНС) по однонуклеотидным заменам в популяциях азиатской нерки: II. Факторы, определяющие изменчивость гена *Onne-DAB* в бассейне р. Камчатка // Генетика. Т. 54. № 11. С. 1298–1308. <https://doi.org/10.1134/S0016675818110085>
- Хрусталева А.М., Гриценко О.Ф., Кловач Н.В. 2013. Полиморфизм по однонуклеотидным заменам (SNP) в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* п-ова Камчатка // Там же. Т. 49. № 11. С. 1322–1336. <https://doi.org/10.7868/S001667581311009X>
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Гриценко О.Ф., Сиб Дж.Е. 2014. Внутри- и межпопуляционная изменчивость нерки *Oncorhynchus nerka* юго-западного побережья Камчатки на основе анализа локусов однонуклеотидного полиморфизма // Там же. Т. 50. № 7. С. 840–853. <https://doi.org/10.7868/S0016675814070091>
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Ведищева Е.В., Сиб Дж.Е. 2015. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Камчатка и озерно-речных систем западного побережья Берингова моря по данным анализа локусов однонуклеотидного полиморфизма // Там же. Т. 51. № 10. С. 1141–1153. <https://doi.org/10.7868/S0016675815090052>
- Хрусталева А.М., Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Кловач Н.В. 2017. Исследование однонуклеотидного полиморфизма ДНК в популяциях нерки Камчатки, северо-западного Побережья Охотского моря и Чукотки // Изв. ТИНРО. Т. 190. С. 18–32. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-82-89>
- Хрусталева А.М., Пономарева Е.В., Пономарева М.В. и др. 2018. Исследование приспособительного характера полиморфизма главного комплекса гистосовместимости (МНС) по однонуклеотидным заменам в популяциях азиатской нерки: I. В популяциях нерки рек Озерная и Камчатка действуют разные формы отбора // Генетика. Т. 54. № 10. С. 1177–1187. <https://doi.org/10.1134/S0016675818100077>
- Beacham T.D., Varnavskaya N.V., McIntosh B., MacConnachie C. 2006a. Population structure of sockeye salmon from Russia determined with microsatellite DNA variation // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 135. P. 97–109. <https://doi.org/10.1577/T05-118.1>
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. 2006b. Pacific Rim population structure of sockeye salmon as determined from microsatellite analysis // Ibid. V. 135. P. 174–187. <https://doi.org/10.1577/T05-149.1>
- Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a powerful and practical approach to multiple testing // J. Roy. Stat. Soc. Ser. B. V. 57. № 1. P. 289–300.
- Burgner R.L. 1991. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / Eds. Groot C., Margolis L. Vancouver: UBC Press. P. 3–117.

- Elfstrom C.M., Smith C.T., Seeb J.E.* 2006. Thirty-two single nucleotide polymorphism markers for high-throughput genotyping of sockeye salmon // *Mol. Ecol. Notes*. V. 6. № 4. P. 1255–1259.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01507.x>
- Habicht C., Seeb L.W., Myers K.W. et al.* 2010. Summer–fall distribution of stocks of immature sockeye salmon in the Bering Sea as revealed by single-nucleotide polymorphisms // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 139. № 4. P. 1171–1191 (<http://www.tandfonline.com/doi/suppl/10.1577/T09-149.1?scroll=top>).
<https://doi.org/10.1577/T09-149.1>
- Nei M., Li W.H.* 1973. Linkage disequilibrium in subdivided populations // *Genetics*. V. 75. № 1. P. 213–219.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Ibid.* V. 155. № 2. P. 945–959.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x>
- Raymond M., Rousset F.* 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenism // *J. Heredity*. V. 86. P. 248–249.
- Seeb J.E., Pascal C.E., Ramakrishnan R., Seeb L.W.* 2009. SNP genotyping by the 5'-nuclease reaction: advances in high throughput genotyping with non-model organisms // *Methods in molecular biology, single nucleotide polymorphisms* / Ed. Komar A. N.Y.: Humana Press. P. 277–292.
https://doi.org/10.1007/978-1-60327-411-1_18
- Smith C.T., Elfstrom C.M., Seeb J.E., Seeb L.W.* 2005. Use of sequence data from rainbow trout and Atlantic salmon for SNP detection in Pacific salmon // *Mol. Ecol.* V. 14. P. 4193–4203.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02731.x>
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.* 1994. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 51. Suppl. 1. P. 132–146.
- Wood C.C.* 1995. Life history variation and population structure in sockeye salmon // *Amer. Fish. Soc. Symp.* V. 17. P. 195–216.
- Wood C.C., Riddell B.E., Rutherford D.T.* 1987: Alternative juvenile life histories of sock-eye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and their contribution to production in the Stikine River, Northern British Columbia // *Sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) population biology and future management* / Eds. Smith H.D. et al. *Can. Fish. Aquat. Sci. Spec. Publ.* V. 96. P. 12–24.

УДК 597.585.2.591.134

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ МОРСКОГО ЕРША *SCORPAENA PORCUS* (SCORPAENIDAE) ИЗ ВОД ЮГО-ЗАПАДНОГО КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2019 г. Д. Н. Куцын¹ *, Е. Н. Скуратовская¹, И. И. Чеснокова¹

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

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 09.01.2019 г.

После доработки 06.02.2019 г.

Принята к публикации 04.03.2019 г.

Проанализированы размерно-возрастные показатели, закономерности роста и созревания морского ерша *Scorpaena porcus* из прибрежной акватории Юго-Западного Крыма. Средняя длина и масса самок по сравнению с самцами достоверно больше (16.4 см и 93.0 г против 14.9 см и 62.0 г). Максимальный возраст самок в уловах 11 лет, самцов – 12 лет; 50% самок созревают в возрасте 3–4 года при длине 13.9 см, 50% самцов – в возрасте 2–3 года при длине 13.0 см. После достижения половой зрелости темп роста самок замедляется в меньшей степени, чем самцов. Для крымской группировки морского ерша по сравнению со средиземноморскими характерен низкий темп роста.

Ключевые слова: морской ёрш *Scorpaena porcus*, возраст, рост, половое созревание, Чёрное море.

DOI: 10.1134/S0042875219060067

Морской ёрш *Scorpaena porcus* – представитель восточноатлантическо-средиземноморского фаунистического комплекса (Виноградов и др., 2017). Это морской прибрежный теплолюбивый демерсальный широко распространённый вид. Его ареал охватывает Атлантический океан у берегов Европы и Африки, от Бискайского залива до южных берегов Великобритании, Канарские и Азорские о-ва, берега Марокко, Средиземное и прилегающие моря. В прибрежных водах Чёрного моря распространён повсеместно, в Азовском известен к северу от Керченского пролива, у м. Казантип и о-ва Бирючий (Световидов, 1964; Hureau, Litvinenko, 1986). Населяет преимущественно каменистые биотопы, где охотится из засады на придонных беспозвоночных и рыб. Активен главным образом в ночное время суток (Пашков и др., 1999). Этот непромысловый вид является объектом любительского рыболовства.

На протяжении всего ареала морской ёрш формирует локальные популяции, различающиеся биологическими особенностями, в частности, возрастной структурой и темпом роста. Возрастная структура, являясь результатом взаимодействия трёх процессов – воспроизводства, роста и элиминации особей, отражает характер взаимодействия популяции организмов и среды. Рост определяет скорость созревания, продолжительность жизни и темп воспроизводства популяции, приспособительно меняясь в зависимости от

условий обитания (Никольский, 1974). Сравнительный анализ возрастного состава и роста особей отдельных популяций позволяет выявить основные факторы, оказывающие влияние на их биологию и отбор в пределах всего ареала. Изучение закономерностей роста является ключевой задачей биологии развития, позволяет пролить свет на ряд вопросов экологии и продукционной биологии, что становится особенно актуальным в условиях климатических изменений и увеличения антропогенной нагрузки на экосистемы.

Известны работы, в которых приводятся данные по возрасту и росту черноморского морского ерша (Руднева, Жерко, 2000; Кузьминова, 2006; Скуратовская, 2009; Руднева и др., 2011). Однако в этих исследованиях внимание сфокусировано на проблеме загрязнения морской среды, где морской ёрш выступает в качестве одного из видов-индикаторов. В то же время размерно-возрастной состав и рост черноморского морского ерша заслуживают отдельного и всестороннего исследования.

Цель работы – изучить размерно-возрастной состав, закономерности роста и созревания морского ерша в прибрежной акватории Юго-Западного Крыма.

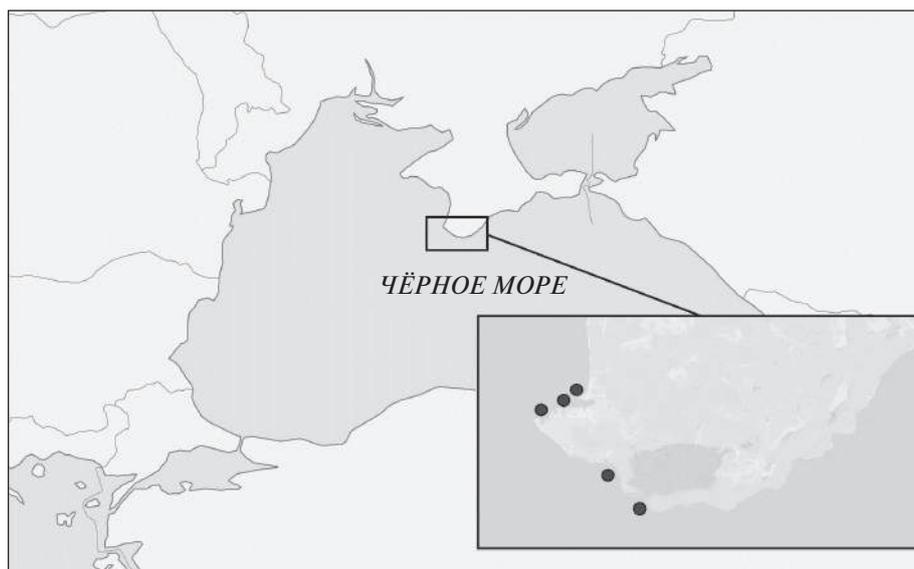


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) – места отбора проб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в весенне-летний период 2012–2017 гг. донными ловушками с ячейёй 12 мм в прибрежной акватории Юго-Западного Крыма – от бухты Ласпи до мыса Толстый (рис. 1). Всех рыб (1054 экз.) подвергали полному биологическому анализу согласно стандартным методикам (Правдин, 1966). Общую длину (TL) измеряли с точностью до 0.1 см, массу – до 0.1 г. Устанавливали половую принадлежность особей и стадию зрелости гонад по 5-балльной шкале (Holden, Raitt, 1975). Экземпляр считался половозрелым, если к началу нерестового периода (конец мая–начало июня) его гонады находились на III стадии зрелости и выше. Возраст определяли по отолитам, предварительно выдержанным в течение 5–7 сут. в 50%-ном растворе глицерина. Отолиты просматривали в падающем свете. Устанавливали регрессионную зависимость между длиной отолита (OL) и TL (Мина, Клевезаль, 1976).

При анализе линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979): $L = L_{\infty}[1 - e^{-k(t-t_0)}]$ и $W = W_{\infty}[1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$, где L_{∞} – асимптотическая длина, W_{∞} – асимптотическая масса, k – константа скорости роста, t – возраст, t_0 – возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой теоретической модели равны 0, b – показатель степени в зависимости массы от длины ($W = aL^b$). Уравнения Берталанфи верифицировали рекуррентными зависимостями Форда–Уолфорда (Ford, 1933; Walford, 1946): $L_{(t+1)} = aL_t + b$, где L_t – длина в возрасте t , $L_{(t+1)}$ – длина в возрасте $t + 1$, a и b – коэффициенты регрессии. Рассчитывали

индекс роста для линейных и весовых показателей (Pauly et al., 1988): $\phi = \lg k + 2 \lg L_{\infty}$ и $\phi' = \lg k + (2 \lg W_{\infty})/3$.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение полов и размерно-возрастная структура. В связи с тем что в отечественной литературе обычно указывается стандартная длина (SL) морского ерша, а в зарубежной полная (TL), возникла необходимость установления зависимости между данными показателями. Полученные зависимости для самок и самцов достоверно ($R^2 = 0.98$) аппроксимируются уравнениями соответственно $TL = 1.21SL + 0.82$ и $TL = 1.23SL + 0.66$.

Соотношение самцов и самок морского ерша в уловах составляло 1 : 1.2, отличия от соотношения 1 : 1 недостоверны (χ^2 -тест, $df = 1$, $p > 0.05$).

Длина самок варьировала в пределах 10.3–28.7 см, самцов – 8.1–21.4 см при средних значениях соответственно 16.4 ± 0.1 и 14.9 ± 0.1 см (рис. 2а). Распределение по линейным размерам у самок отличается от нормального (W -критерий, $n = 576$, $p < 0.001$), у самцов – близко к нормальному

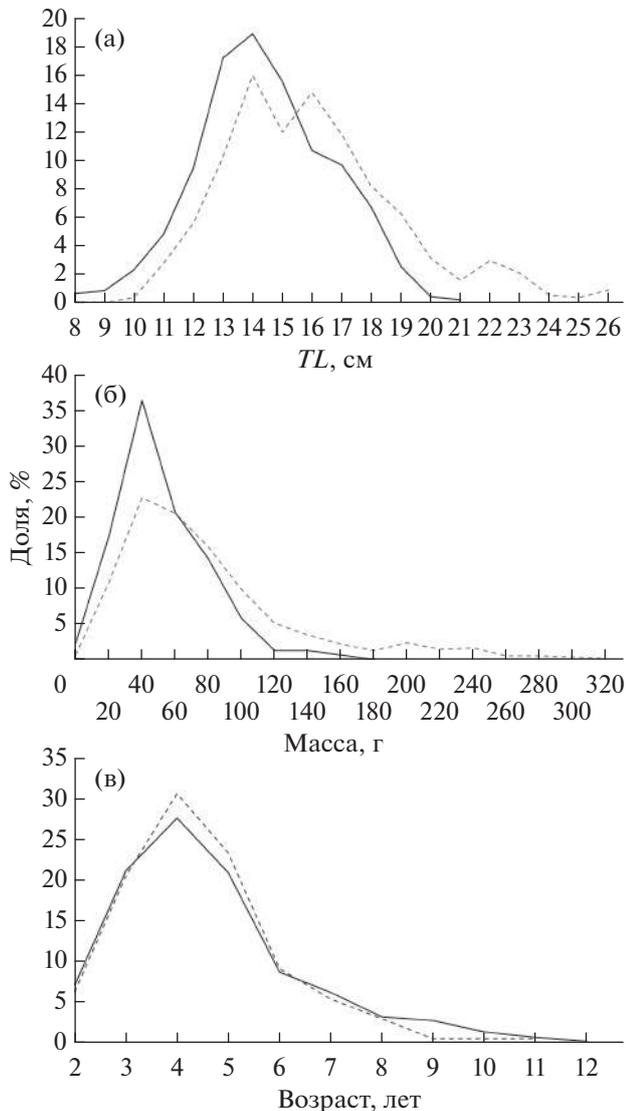


Рис. 2. Размерно-возрастной состав самок (---) и самцов (—) морского ерша *Scorpaena porcus* в выборках из прибрежных вод Юго-Западного Крыма: а — длина (TL), б — масса, в — возраст.

(W -критерий, $n = 476$, $p = 0.16$). Различия между длиной самок и самцов статистически достоверны (U -критерий, $p < 0.001$).

Масса самок составляла 6.4–531.9 (93.0 ± 2.8) г, самцов — 10.8–173.2 (62.0 ± 1.3) г (рис. 2б). Распределение по массе как самок, так и самцов отличается от нормального (W -критерий, $n_f = 552$, $n_m = 465$, $p < 0.001$). Различия между самками и самцами по массе, как и по длине, статистически достоверны (U -критерий, $n_f = 576$, $n_m = 476$, $p < 0.001$).

Максимальный возраст самок составляет 11 лет, самцов — 12 лет (рис. 2в). Распределение по возрасту отличается от нормального (W -критерий, $n_f = 549$, $n_m = 445$, $p < 0.001$). Межполовые разли-

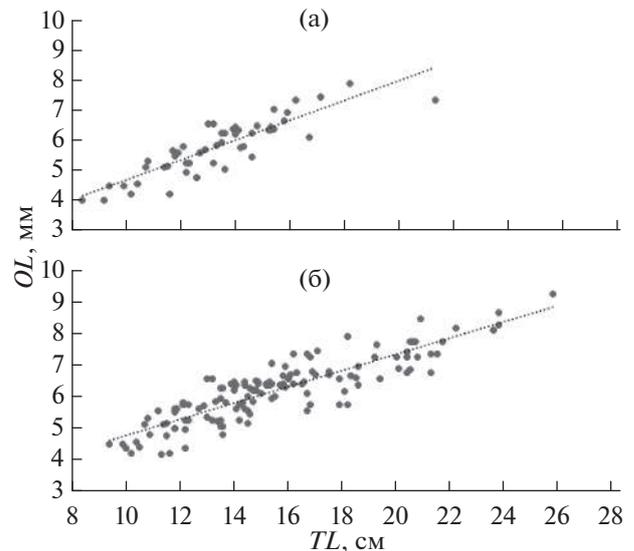


Рис. 3. Зависимости между длиной отолита (OL) и общей длиной (TL) морского ерша *Scorpaena porcus* из прибрежных вод Юго-Западного Крыма: а — самцы, $OL = 0.33TL + 1.34$, $R^2 = 0.76$, $n = 52$; б — самки, $OL = 0.27TL + 1.85$, $R^2 = 0.81$, $n = 81$.

чия в возрастном составе статистически недостоверны (U -критерий, $p = 0.49$).

Зависимость длины отолита от длины тела морского ерша аппроксимируется линейной регрессией $OL = aTL + b$ (рис. 3). Полученные уравнения статистически значимы (F -критерий, $p < 0.05$) и могут использоваться для обратных расчетов. Диаметр годового кольца при этом соответствует OL в искомом возрасте. Доверительные интервалы ($p = 0.95$) коэффициентов уравнения регрессии у самок ($a = 0.27 \pm 0.03$, $b = 1.85 \pm 0.49$) и самцов ($a = 0.33 \pm 0.05$, $b = 1.34 \pm 0.71$) перекрываются, что не позволяет сделать вывод о статистически значимых межполовых различиях зависимостей.

Темп роста и половое созревание. Линейный рост морского ерша характеризуется двумя выраженными этапами, связанными с половым созреванием. На первом этапе, протяжённостью два года, как у самцов, так и у самок происходит быстрый рост, близкий к экспоненциальному; величина абсолютных приростов на первом году жизни составляет 8.0–8.5 см, на втором — 4.0–4.5 см (рис. 4). При достижении TL 8.0 см начинают созревать первые самцы, при TL 14.0 см, к 3–4 годам, заканчивают созревание 90% особей мужского пола (рис. 5), 50% самцов созревают при TL 13.0 см в возрасте 2–3 лет. В этом возрасте наступает замедление роста, знаменуя начало второго этапа, когда ежегодный прирост не превышает 1.5 см и постепенно снижается; на 6–7-м году жизни рост фактически останавливается. Созревание первых самок начинается в возрасте 2 лет при TL 10.3 см, однако более растянуто во времени, чем у самцов:

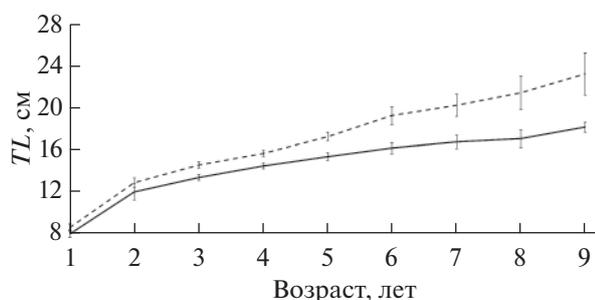


Рис. 4. Темп роста самок и самцов морского ерша *Scorpaena porcus* из прибрежных вод Юго-Западного Крыма, по наблюдаемым данным; (I) — доверительный интервал ($p = 0.95$); ост. обозначения см. на рис. 2.

заканчивается в 4–5 лет при TL 15.4 см, 50% самок созревают в возрасте 3–4 года при TL 13.9 см. В этот период начинается второй этап, для которого характерно замедление линейного роста до 1–2 см в год. Последующий рост самок замедляется не так выражено, как у самцов, в результате чего они достигают больших размеров к концу жизненного цикла.

Зависимость массы от длины хорошо аппроксимируется ($R^2 > 0.90$) следующими уравнениями: самки — $W = 0.013TL^{3.13}$, самцы — $W = 0.024TL^{2.88}$. Большое значение показателя степени у самок свидетельствует о более высоком темпе роста массы, что хорошо согласуется с большей интенсивностью генеративного роста по сравнению с самцами.

Результаты анализа рекуррентных зависимостей свидетельствуют о том, что эмпирическая кривая роста достоверно описывается уравнением Бергаланфи: самки — $L_{(t+1)} = 0.83L_t + 4.68$ ($R^2 = 0.96$), самцы — $L_{(t+1)} = 0.66L_t + 6.12$ ($R^2 = 0.94$). В частности, об этом говорит высокая достоверность аппроксимации (эмпирические значения длины лежат близко к аппроксимирующей прямой) и значения функций в точке пересечения с прямой ($L_{(t+1)} = L_t$),

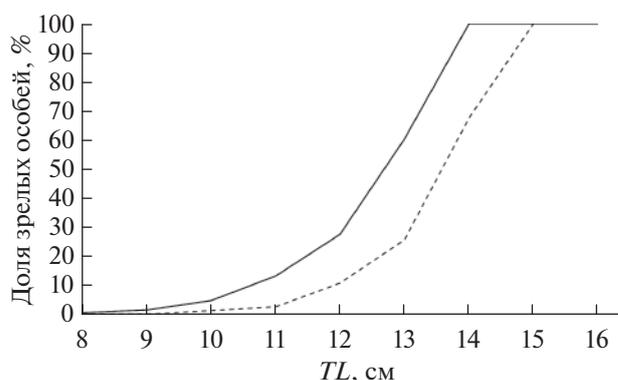


Рис. 5. Темп полового созревания самок и самцов морского ерша *Scorpaena porcus* из прибрежных вод Юго-Западного Крыма; обозначения см. на рис. 2.

которые у самок (26.8 см) и самцов (17.9 см) близки к расчётным L_∞ (таблица). При большем значении L_∞ и W_∞ по сравнению с самцами для самок характерно меньшее значение k . Согласно модели, самки достигают 80% предельной длины ($L_\infty = 19.4$ см) в возрасте 6 лет, в то время как самцы ($L_\infty = 13.7$ см) — в 3 года. За счёт значительно большего значения k у самцов межполовые различия индексов линейного (ϕ) и весового роста (ϕ') выражены незначительно. В то же время при сравнении расчётных значений TL самцы характеризуются более низким темпом роста после достижения половой зрелости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастная структура популяции и групповой рост — биологические свойства, характеризующиеся высокой лабильностью и саморегулирующиеся в соответствии с наследственными факторами и условиями среды, которые определяют направление и интенсивность отбора (Шмальгаузен, 1961; Никольский, 1974; Шварц, 1980). В этой связи допустимо предположить, что

Параметры уравнения Бергаланфи и индексы роста морского ерша *Scorpaena porcus* из Чёрного, Мраморного и Средиземного морей

Регион	Пол	L_∞ , см	k , год ⁻¹	W_∞ , г	b	t_0 , год	ϕ	ϕ'	Источник информации
Чёрное море, Юго-Западный Крым	Самки	24.2	0.24	274	3.13	-0.72	2.15	1.01	Наши данные
	Самцы	17.1	0.47	86	2.88	-0.24	2.14	0.96	
	Оба пола	19.8	0.35	175	3.03	-0.48	2.14	1.04	
Мраморное море	Самки	22.2	0.20	—	—	-0.83	1.99	—	Ünsal, Oral, 1996
	Самцы	17.2	0.26	—	—	-0.88	1.82	—	
	Оба пола	24.4	0.16	—	—	-1.19	1.98	—	
Средиземное море, зал. Габес	Самки	21.9	0.17	—	—	—	1.92	—	Bradai, Bouain, 1988
	Самцы	18.2	0.20	—	—	—	1.82	—	
	Оба пола	23.1	0.16	—	—	—	1.93	—	

в условиях Чёрного моря в целом и у юго-западного побережья Крыма, в частности, формируются и закрепляются соответствующие этим условиям биологические особенности морского ерша.

У исследуемой группировки морского ерша выявлены межполовые различия по темпу роста. При отсутствии различий в возрастном составе самки достоверно крупнее самцов и растут быстрее после полового созревания. В литературе имеются сведения и о различиях по ряду морфометрических признаков (Manilo, Peskov, 2016). Межполовые различия размеров и роста характерны также для морского ерша из Синопского залива Чёрного моря (Bilgin, Çelik, 2009), Мраморного моря (Ünsal, Oral, 1996) и зал. Габес Средиземного моря (Brdai, Bouain, 1988), однако выражены они в меньшей степени (таблица). Имеются данные о межполовых различиях некоторых морфометрических индексов морского ерша из восточной части Адриатического моря (Ferri et al., 2010), но сведения о росте и популяционных характеристиках приводятся, как правило, без дифференциации по полу в связи с их несущественными различиями (Jardas, Pallaog, 1992; Mesa et al., 2010).

По всей видимости, развитие межполовых различий в северном направлении обусловлено температурными условиями и может иметь адаптивное значение. Поскольку морской ерш является теплолюбивым видом, принадлежащим к средиземноморскому фаунистическому комплексу, температурные условия северной части Чёрного моря накладывают ограничения как на скорость метаболических процессов, непосредственно влияющих на рост, так и на продолжительность нагульного периода. Развитие половой разнокачественности в таких условиях способствует уменьшению внутривидовой конкуренции и обеспечивает самок большим количеством пищевых ресурсов, необходимых для генеративного роста и поддержания воспроизводительной способности популяции на оптимальном уровне.

При сравнении теоретических кривых роста морского ерша из разных участков ареала (рис. 6) видно, что в прибрежной акватории Крыма он характеризуется самым низким темпом линейного роста, хотя на ранних этапах онтогенеза его рост сопоставим с наиболее быстрорастущими представителями из Лигурийского и Адриатического морей. Примечательно, что в водах Юго-Западного Крыма ёрш достигает половой зрелости в том же возрасте, что и особи из других участков ареала, но при меньшей длине. Например, в Синопском заливе Чёрного моря 50% самок и самцов созревают при TL 16.7–17.5 см (Bilgin, Çelik, 2009), в то время как в исследуемой акватории — при TL 13.0–14.0 см. Наиболее правдоподобным объяснением наблюдаемых закономерностей географической изменчивости роста и созревания морского ерша является воздействие гидрометеорологических факторов и, прежде всего, тер-

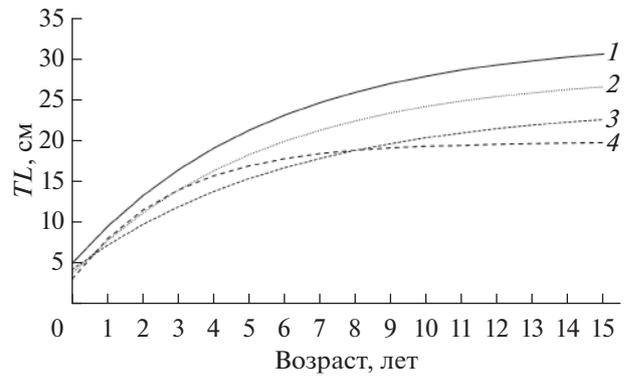


Рис. 6. Кривые роста (TL) морского ерша *Scorpaena porcus* из разных участков ареала, смоделированные с помощью уравнений Берталанфи: 1 – Лигурийское море (Silvestri et al., 2002), 2 – Адриатическое море (Mesa et al., 2010), 3 – Мраморное море (Ünsal, Oral, 1996), 4 – Чёрное море, акватория Юго-Западного Крыма (наши данные).

мического режима. Динамика среднегодовых значений температуры поверхностного слоя воды обнаруживает тенденцию снижения при продвижении от Лигурийского моря к Чёрному с 18.2 до 15.4°C, в то время как внутригодовая разница температуры, характеризующая континентальность климата, закономерно растёт с 11.1 до 17.1°C (World Sea Temperature, 2019). Это хорошо согласуется со снижением темпа роста морского ерша в рассматриваемом направлении.

Уменьшение солёности, по всей видимости, не является первостепенным фактором, поскольку для морского ерша характерен широкий диапазон оптимальных значений данного показателя (Hureau, Litvinenko, 1986). В пользу этого предположения свидетельствует и тот факт, что в Синопском заливе морской ёрш растёт быстрее, чем в районе Крыма, хотя солёность акваторий сопоставима и составляет ~ 18‰ (Bilgin, Çelik, 2009).

В качестве основной причины замедленного роста некоторых средиземноморских рыб в Чёрном море Алеев (1956) указывает резко выраженную континентальность термического режима. У морского ерша во время значительного понижения температуры воды в зимний период снижается интенсивность питания и замедляется рост. Кроме того, к паузам в росте приводят и выраженные сезонные колебания температуры, когда происходят метаболические перестройки.

У многих видов рыб замедление роста у северных границ ареала сопровождается более поздним созреванием (Никольский, 1974), что выражается в увеличении значений L_{∞} , при снижении k в уравнении Берталанфи. Однако у морского ерша из исследуемого района это не наблюдается в связи с уменьшением длины, при которой наступает половое созревание; при этом, наоборот, уменьшается L_{∞} и увеличивается k по сравнению с родственными группировками.

В качестве ещё одной возможной причины низкого темпа роста морского ерша в исследуемой акватории следует отметить практически полное отсутствие естественных врагов и селективного промысла, обеспечивающих отбор быстрорастущих особей (Алтухов, 2001).

Для лучшего понимания особенностей биологии морского ерша Чёрного моря необходимо изучить группировки прибрежных акваторий Кавказа и Болгарии. Слабоизученными остаются вопросы воспроизводства и обеспеченности пищей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена в рамках выполнения госзадания ИнБЮМ РАН “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” (№ АААА-А18-118020890074-2) и “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом” (№ АААА-А18-118021490093-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1956. О некоторых закономерностях роста рыб // Вопр. ихтиологии. Вып. 6. С. 76–95.
- Алтухов Ю.П. 2001. Генетические последствия селективного рыболовства и рыбоводства // Вопр. рыбоводства. Т. 2. № 4 (8). С. 562–603.
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А. и др. 2017. Экологические закономерности распределения морской прибрежной ихтиофауны (Черноморско-Азовский бассейн). Одесса: Астропринт, 416 с.
- Кузьминова Н.С. 2006. Оценка токсического действия хозяйственно-бытовых сточных вод на морские организмы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 23 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.
- Пашков А.Н., Шевченко Н.Ф., Овен Л.С. и др. 1999. Распределение, численность и основные популяционные характеристики морского ерша *Scorpaena porcus* в условиях антропогенного загрязнения Чёрного моря // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 5. С. 661–668.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 391 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Руднева И.И., Жерко Н.В. 2000. Действие полихлорированных бифенилов на антиоксидантную систему и перекисное окисление липидов в гонадах черноморской скорпены *Scorpaena porcus* // Экология. № 1. С. 70–73.
- Руднева И.И., Скуратовская Е.Н., Дорохова И.И. и др. 2011. Биоиндикация экологического состояния морских акваторий с помощью биомаркеров рыб // Вод. ресурсы. Т. 38. № 1. С. 92–97.
<https://doi.org/10.1134/S0097807811010106>
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Скуратовская Е.Н. 2009. Состояние антиоксидантной ферментной системы крови черноморских рыб в условиях комплексного хронического загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 24 с.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 278 с.
- Шмальгаузен И.И. 1961. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 2. С. 32–38.
- Bertalanffy L. Von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // Human Biol. V. 10. P. 181–213.
- Bilgin S., Çelik E.S. 2009. Age, growth and reproduction of the black scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Pisces, Scorpaenidae), on the Black Sea coast of Turkey // J. Appl. Ichthyol. V. 25. P. 55–60.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01157.x>
- Bradai N., Bouain A. 1988. Age et croissance de *Scorpaena porcus* et *Scorpaena scrofa* du golfe de Gabes // Bull. Inst. Nat. Sci. Tech. Océanogr. Pêche Salammbô. V. 15. P. 13–38.
- Ferri J., Petric M., Matic-Skoko S. 2010. Biometry analysis of the black scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Linnaeus, 1758) from the eastern Adriatic Sea // Acta Adriat. V. 51. № 1. P. 45–53.
- Ford E. 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924–1933 // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 19. P. 305–381.
- World Sea Temperature. 2019. (<https://www.seatemperature.org/mediterranean-sea>. Version 01/2019)
- Holden M.J., Raitt D.F.S. 1975. Method of resource investigations and their application // Manual of fisheries science. FAO Fish. Tech. Pap. V. 115. P. 1–214.
- Hureau J.C., Litvinenko N.I. 1986. Scorpaenidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 3. Paris: UNESCO. P. 1211–1229.
- Jardas I., Pallaoro A. 1992. Age and growth of black scorpionfish, *Scorpaena porcus* L., 1758 in the Adriatic Sea // Rapp. Comm. Int. Mer Médit. V. 33. P. 296.
- Manilo L.G., Peskov V.N. 2016. Comparative morphometric analysis of the smallscaled scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae, Scorpaeniformes), from the southern coast of the Crimea and eastern part of the Adriatic Sea // Vestnik Zoologii. V. 50. № 6. P. 533–538.
<https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0060>
- Mesa M., Scarcella G., Grati F. et al. 2010. Age and growth of the black scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Pisces: Scorpaenidae) from artificial structures and natural reefs in the Adriatic Sea // Sci. Mar. V. 74. № 4. P. 677–685.
<https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n4677>
- Pauly D., Moreau J., Prein M. 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // Proc. 2-nd Int. Symp. Tilapia in Aquaculture. Bangkok, Manila. P. 469–479.
- Silvestri R., Voliani A., Zucchi A. 2002. Nota sulla biologia di *Scorpaena porcus* Linneo, 1758 nel Mar Ligure meridionale // Biol. Mar. Medit. V. 9. P. 813–817.
- Ünsal N., Oral M. 1996. A study on the growth and reproduction of black scorpionfish (*Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758) in the Sea of Marmara // Turk. J. Zool. V. 20. P. 303–308.
- Walford L.A. 1946. A new graphic method of describing the growth of animals // Biol. Bull. V. 90. № 2. P. 141–147.

ИХТИОПЛАНКТОН ЮЖНЫХ РАЙОНОВ СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКИ. 2. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

© 2019 г. Я. Ю. Большакова¹, *, С. А. Евсеенко¹

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: yanusrunaa@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2019 г.

После доработки 24.05.2019 г.

Принята к публикации 24.05.2019 г.

Рассматривается видовой состав ихтиопланктона открытых вод Северной Атлантики на разрезе от 30° с.ш. до экватора, выполненного в 43-м рейсе НИС “Академик Вавилов”. Разрез проходил через центральные и южные периферические воды Северного субтропического антициклонического круговорота, а также пересекал воды Северного тропического антициклонического круговорота. В составе ихтиопланктона обнаружены личинки и мальки 121 таксономической формы. Видовое разнообразие на разрезе увеличивается по направлению с севера на юг: наибольшее число видов отмечено в водах Северного тропического антициклонического круговорота за счёт личинок шельфовых видов. На северных станциях разреза среди представителей Mусторhidae обнаружены виды с широко-тропическим типом ареала, по мере движения к экватору наряду с ними появляются виды с центральным, центрально-периферическим и экваториально-тропическим типами ареала.

Ключевые слова: разнообразие ихтиопланктона, субтропический круговорот, Северная Атлантика, Mусторhidae.

DOI: 10.1134/S0042875219060018

Исследования ихтиопланктона открытых вод Северной Атлантики носят эпизодический характер. Большинство работ касаются ихтиопланктона подводных поднятий в восточной части Центральной Атлантики (Гордина, 1991; Arkhipov et al., 2004; Nellen, Ruseler, 2004; Hanel et al., 2010). Имеется несколько работ по видовому составу ихтиопланктона Северной Атлантики (Evsenko, 1982; Fock, John, 2006). Ихтиопланктон тропической и субтропической части Атлантики изучен недостаточно. Сведения о личинках рыб в тропических водах из открытых районов южной части Атлантики, включая воды Срединно-Атлантического хребта, имеются для широтного разреза по 11° ю.ш. (Йон, Целк, 1998). Ранним стадиям развития рыб из прибрежных вод южной части Бразилии посвящена специальная работа (Bonecker, Castro, 2006). Стоит отметить работу по качественному и количественному составу ихтиопланктона в районе архипелага Св. Павла и Петра (Macedo-Soares et al., 2012). Оливар с соавторами (Olivar et al., 2018) изучили изменения видового состава, численности и вертикального распределения рыб (взрослых и личинок) на разрезе от побережья Бразилии (13° ю.ш.) до Канарских островов.

Предлагаемая работа является продолжением серии статей по ихтиопланктону открытых вод Атлантического океана (Большакова, Евсеенко, 2016а, 2016б, 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили пелагические личинки и мальки рыб из сборов в 43-м рейсе НИС “Академик Вавилов” на разрезе между 30° с.ш. и экватором в октябре 2016 г. (рисунок). Ловы ихтиопланктона проводили разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева (РТАКСА, длиной 25 м из безузловой дели с ячейёй 5 мм и кутовой вставкой из капронового сита № 15, площадь устья 6 м²) и большой планктонной сетью Богорова–Расса (БР). Всего собрано 18 проб РТАКСА на 18 станциях (ловы 200–0 и 700–0 м) и 30 проб БР на 17 станциях (ловы 200–0, 1000–0, 3000–0, 800–200, 900–200, 1000–200, 1500–800, 1500–900 и 1500–1000 м). Рыбы на ранних стадиях развития встретились во всех пробах РТАКСА и в 8 пробах БР. Пробы фиксировали и хранили в 4%-ном растворе формальдегида.

При рассмотрении состава ихтиопланктона типизация ареалов обнаруженных видов светя-

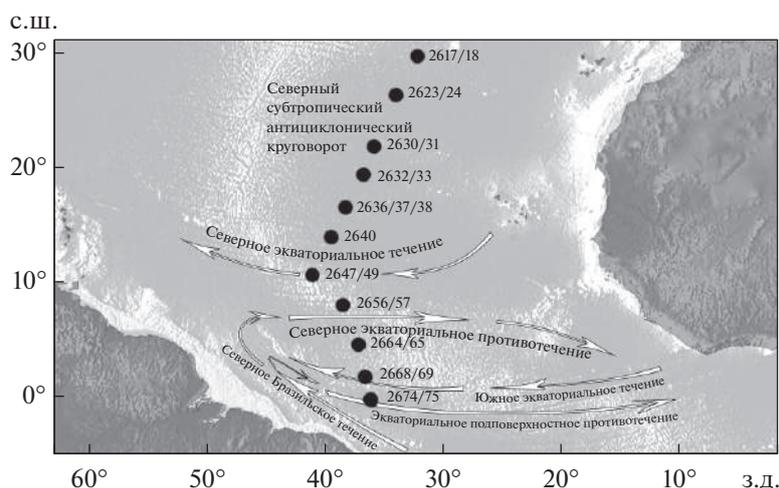


Схема расположения станций НИС “Академик Сергей Вавилов”, рейс № 43, 12–28.10.2016 г.: (→) – направления основных течений (схема течений дана по: Lumpkin, Garzoli, 2005 с уточнениями по: Stramma et al., 2003).

щихся анчоусов (Myctophidae) приводится по Беккеру (1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В составе ихтиопланктона открытых вод Северной Атлантики обнаружены личинки и мальки 121 таксономической формы, из которых 89 определены до вида, 25 – до рода, остальные до семейства (таблица). Ввиду того что разрез проходил через водные массы разного генезиса, а именно: центральные и южные периферические воды Северного субтропического антициклонического круговорота и воды Северного экваториального течения и Северного экваториального противотечения (рисунок), целесообразно рассмотреть видовой состав ихтиопланктона отдельно на перечисленных участках разреза.

Северный субтропический антициклонический круговорот

Центральные воды – 30°–19° с.ш. 32°–37° з.д. (ст. 2617–2618, 2623–2624, 2630–2633). Качественный состав ихтиопланктона показывает значительную обедненность. В сборах обнаружены личинки рыб, относящихся к 29 видам из 15 семейств. Большинство личинок принадлежит к обитателям мезо- и батипелагиали: Myctophidae (10 видов), Gonostomatidae (1 вид), Sternoptychidae (1), Evermannellidae (1), Omosudidae (1), Phosichthyidae (2), Scopelarchidae (2), Scopelosauridae (1), Stomiidae (3), Melamphaidae (1), Scombrobracridae (1), Gempylidae (2), Derichthyidae (1), Nemichthyidae (1); личинки рыб эпипелагической группировки представлены *Cubiceps pauciradius* (Nomeidae). Основу качественного состава ихтиопланктона здесь представляют личинки и мальки

рыб семейства Myctophidae. В уловах встретились *Hygophum taaningi*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Symbolophorus rufinus*, *Diaphus brachicephalus*, *Loweina interrupta* и *Mystrophum nitidulum* ранних стадий развития – миктофиды, имеющие широко-тропический тип ареала. Представители других семейств встречены единично. Столь бедный в качественном и количественном отношении состав ихтиопланктона свидетельствует о сборе материала в районе низкопродуктивных олиготрофных центральных вод Северного субтропического антициклонического круговорота.

Южные периферические воды – 16°–08° с.ш. 42°–38° з.д. (ст. 2636–2638, 2640, 2649, 2656–2657). В сборах обнаружены личинки 41 вида рыб, принадлежащих 25 семействам, что на треть больше по сравнению с обнаруженными севернее, в центральных водах субтропического антициклонического круговорота; при этом видовой состав несколько изменился. Большую часть сборов составляли личинки мезо- и батипелагических видов: Myctophidae (9), Stomiidae (4), Sternoptychidae (4), Gonostomatidae (2), Phosichthyidae (1), Evermannellidae (1), Scopelarchidae (1), Melamphaidae (1), Scombrobracridae (1), Cyematidae (1), Neoscopelidae (1), Gempylidae (2), Paralperidae (1), Chiasmodontidae (1), Bregmacerotidae (1), Microstomatidae (1). Наибольшим числом видов, как и на первом участке, представлены миктофиды: обнаружены личинки видов с центральным (*Nannobranchium cuprarium*, *Hygophum benoitii*) и центрально-периферическим типами ареалов (*Bolinichthys supralateralis*, *Diogenichthys atlanticus*, *Loweina rara*). Личинки эпипелагических видов рыб представлены тремя семействами: Bramidae (1), Nomeidae (2), Antennariidae (1). Последнее семейство представлено высокоспециализирован-

Видовой состав и число личинок рыб, пойманных РТАКСА на разрезе, выполненном в 43-м рейсе НИС "Академик Вавилов"

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2617	2623	2624	2630	2631	2631	2631*	2632*	2633*	2636*	2637	2638	2640*
1	1. <i>Albulidae</i> <i>Albula vulpes</i>													
2	2. <i>Derichthyidae</i> <i>Derichthys serpentinus</i>	1												
3	3. <i>Nemichthyidae</i> <i>Avocettina infans</i>	1			1									
4	4. <i>Congridae</i> <i>Ariosoma balearicum</i>													
5	<i>Bathycongrus dubius</i>													
6	<i>Heteroconger</i> sp.													
7	<i>Paraconger guanensis</i>													
8	<i>Xenomystax bidentatus</i>													
9	<i>Congridae</i> gen. sp.													
10	5. <i>Moringuidae</i> <i>Neconger mucronatus</i>													
11	6. <i>Muraenidae</i> <i>Gymnothorax nigromarginatus</i>													
12	<i>G. vicinus</i>													
13	7. <i>Ophichthidae</i> <i>Myrophis</i> sp. 1													
14	<i>Ophichthus</i> sp. 1													
15	8. <i>Nettastomatidae</i> <i>Nettastomatidae</i> gen. sp.													
16	9. <i>Cyematidae</i> <i>Cyema atrum</i>													
17	10. <i>Microstomatidae</i> <i>Microstoma microstoma</i>													
18	11. <i>Stomiidae</i> <i>Astronestes</i> sp.													
19	<i>Bathophilus</i> sp.													
20	<i>Borostomias</i> sp.													
21	<i>Chauliodus danae</i> ?													
22	<i>C. sloani</i>													

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2617	2623	2624	2630	2631	2631	2631*	2632*	2633*	2636*	2637	2638	2640*
23	<i>Echiosstoma barbatum</i>													
24	<i>Heterophotus ophistoma</i>													
25	<i>Idiacanthus fasciola</i>		1											
26	<i>Leptostomias</i> sp.													
27	<i>Photostomias</i> sp.	1												
28	12. Gonostomatidae													
29	<i>Cyclothone braueri</i>													
29	<i>C. microdon</i>													
30	<i>C. pallida</i>				1									
31	<i>C. parapallida</i>													
32	<i>C. spp.</i>													
33	<i>Diplophos taenia</i>													
34	<i>Gonostoma atlanticum</i>													
35	<i>Sygmops elongatus</i>													
36	13. Phosichthyidae													
36	<i>Pollichthys mauii</i>													
37	<i>Vinciguerria attenuata</i>	1												
38	<i>V. nimbaria</i>													
39	<i>V. poweriae</i>													
40	14. Sternoptychidae													
40	<i>Argyropelecus affinis</i>													
41	<i>A. hemigunnus</i>									1				
42	<i>A. sp.</i>													
43	<i>Sternoptyx diaphana</i>													
44	<i>S. pseudobscura</i>													
45	<i>Valenciennellus tripunctulatus</i>													
46	<i>Sternoptychidae</i> gen. sp.													1
47	15. Chlorophthalmidae													
47	<i>Chlorophthalmus agassizi</i>													
48	<i>Parasudis triculenta</i>													
49	16. Evermannellidae													
49	<i>Evermannella melanoderma</i>			1										1
50	17. Notosudidae													
50	<i>Scopelosaurus argenteus</i>													
51	<i>S. smithii</i>													1

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2617 200-0	2623 200-0	2624 700-0	2630 200-0	2631 200-0	2631 700-0	2631* 900-200	2632* 1000-200	2633* 200-0	2636* 900-0	2637 700-0	2638 200-0	2640* 200-0
52	18. <i>Omosudis lowii</i>							1	1					
53	19. Paralepididae													
54	<i>Lestidiops affinis</i>													
55	<i>L. jayakari</i>													
56	<i>Lestidium atlanticum</i>													
57	<i>Magnisudis atlantica</i>													
58	<i>Stemonosudis</i> sp. <i>Sudis atrox</i>										1			
59	20. Scopelarchidae			2		1						1		
60	<i>Scopelarchus guentheri</i> <i>S. michaelsarsi</i>													
61	21. Synodontidae													
62	<i>Trachinocephalus myops</i>													1
63	22. Neoscopelidae													
64	<i>Scopelengys tristis</i>													
65	23. Myctophidae													
66	<i>Bolinichthys supralateralis</i>													
67	<i>Centrobranchus nigroocellatus</i>			1	1	1								
68	<i>Ceratospilus warmingii</i>													
69	<i>Diaphus brachycephalus</i>													
70	<i>Diaphus</i> cf. <i>rafinesquii</i>													
71	<i>Diaphus</i> sp. 1													
72	<i>Diaphus</i> sp. 2													
73	<i>Diodenichthys atlanticus</i>													
74	<i>Hygophum benoiti</i>													
75	<i>H. macrochir</i>													
76	<i>H. cf. taaningi</i>			1	5	5								1
77	<i>Lampradana luminosa</i>													
78	<i>Lampanyctus nobilis</i>													
79	<i>L. tenuiformis</i>		1			1								
80	<i>L. sp.</i>													
81	<i>Lepidophanes guentheri</i>													
82	<i>Lobianchia gemellarii</i>													
83	<i>Loweina interrupta</i>			1		1								

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2617 200-0	2623 200-0	2624 700-0	2630 200-0	2631 200-0	2631 700-0	2631* 900-200	2632* 1000-200	2633* 200-0	2636* 900-0	2637 700-0	2638 200-0	2640* 200-0
81	<i>L. rara</i>													
82	<i>Myctophum asperum</i>													
83	<i>M. niitidulum</i>			1										
84	<i>M. obtusirostre</i>													
85	<i>M. selenops</i>								1					
86	<i>Nannobranchius atrum</i>									1				
87	<i>N. cuprarium</i>													
88	<i>Nannobranchium</i> sp. 1													
89	<i>Notoscopelus resplendens</i>													
90	<i>Symbolophorus rufinus</i>				2									
91	Myctophidae gen. spp.			1										
	24. Bregmacerotidae													
92	<i>Bregmaceros atlanticus</i>													
	25. Antennariidae													
93	<i>Histrio histrio</i>													
	26. Melamphaidae													
94	<i>Melamphaes</i> sp.													
95	<i>Scopeloberyx</i> sp.													
96	Melamphaidae gen. sp.	1												
	27. Holocentridae													
97	<i>Myripristis jacobus</i>													
	28. Scorpaenidae													
98	Scorpaenidae gen sp. 1													
99	<i>Pontinus nematophthalmus?</i>													
	29. Eleotridae													
100	<i>Eleotris</i> sp.													
101	<i>Dorminator maculatus</i>													
	30. Gobiidae													
102	<i>Ctenogobius</i> sp.													
103	<i>Gobioides grahamae?</i>													
104	<i>Gobionellus oceanicus</i>													

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2617	2623	2624	2630	2631	2631*	2632*	2633*	2636*	2637	2638	2640*	
105	31. Scaridae <i>Cryptotomus roseus</i>													
106	<i>Sparisoma</i> sp.													
107	32. Malacanthidae <i>Malacanthus plumieri</i>													
108	33. Serranidae <i>Pseudogramma gregoryi</i>													
109	34. Acanthuridae <i>Acanthurus chirurgus</i>													
110	35. Pomacentridae <i>Stegastes</i> cf. <i>paritius</i>													
111	36. Scombrobracidae <i>Scombrobrax heterolepis</i>			1										
112	37. Gempylidae <i>Diplospinus multistriatus</i>			1										
113	<i>Gempylus serpens</i>													
114	<i>Nesiarchus nasutus</i>				1									
115	38. Chiasmodontidae <i>Chiasmodon</i> sp.													
116	39. Nomeidae <i>Cubiceps pauciradiatus</i>													
117	<i>Cubiceps</i> sp.													
118	40. Bramidae <i>Taractichthys longipinnis</i>													
119	41. Tetraodontidae <i>Sphoeroides</i> sp.													
120	42. Bothidae <i>Bothus ocellatus/robinsi</i>													
121	43. Paralychthidae <i>Syacium papillosum/gunteri</i>													

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2641*	2647*	2647*	2647*	2649-2	2656	2657	2664	2665	2668	2669	2674	2675
		200-0	200-0	800-200	700-0	200-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	700-0
1	1. Albulidae <i>Albula vulpes</i>									1				
2	2. Derichthyidae <i>Derichthys serpentinus</i>							1						
3	3. Nemichthyidae <i>Avocettina infans</i>													
4	4. Congridae <i>Ariosoma balearicum</i>				2									
5	<i>Bathycongrus dubius</i>								1					
6	<i>Heteroconger</i> sp.													
7	<i>Paraconger guanensis</i>									2				1
8	<i>Xenomystax bidentatus</i>				1									
9	Congridae gen. sp.													
10	5. Moringuidae <i>Neoconger mucronatus</i>									1			1	
11	6. Muraenidae <i>Gymnothorax nigromarginatus</i>													
12	<i>G. vicinus</i>													
13	7. Ophichthidae <i>Myrophis</i> sp. 1													
14	<i>Ophichthus</i> sp. 1													1
15	8. Nettastomatidae <i>Nettastomidae</i> gen. sp.													
16	9. Cyematidae <i>Cyema atrum</i>													
17	10. Microstomatidae <i>Microstoma microstoma</i>													
18	11. Stomiidae <i>Astronestes</i> sp.								1					1
19	<i>Bathophilus</i> sp.													1

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2641*	2647*	2647*	2647*	2649-2	2656	2657	2664	2665	2668	2669	2674	2675
		200-0	200-0	800-200	700-0	200-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	700-0
20	<i>Borostomias</i> sp.													1
21	<i>Chauliodus danae</i> ?			1										
22	<i>C. sloani</i>													
23	<i>Echiosoma barbatum</i>													1
24	<i>Heterophotus ophistoma</i>													
25	<i>Idiacanthus fasciola</i>													
26	<i>Leptostomias</i> sp.					1								
27	<i>Photostomias</i> sp.													
	12. Gonostomatidae													
28	<i>Cyclothone braueri</i>										2			
29	<i>C. microdon</i>			1										
30	<i>C. pallida</i>			1					1					1
31	<i>C. parapallida</i>			1										
32	<i>C. spp.</i>			5										6
33	<i>Diplophos taenia</i>													
34	<i>Gonostoma atlanticum</i>													
35	<i>Sygmops elongatus</i>					1								
	13. Phosichthyidae													
36	<i>Pollichthys maui</i>													
37	<i>Vinciguerria attenuata</i>													
38	<i>V. nimbaria</i>													
39	<i>V. poweriae</i>								1					
	14. Sternoptychidae													
40	<i>Argyropelecus affinis</i>													
41	<i>A. hemigunnus</i>													
42	<i>A. sp.</i>													
43	<i>Sternoptyx diaphana</i>			1										
44	<i>S. pseudobscura</i>													
45	<i>Valenciennellus tripunctulatus</i>													
46	<i>Sternoptychidae</i> gen. sp.													
	15. Chlorophthalmidae													
47	<i>Chlorophthalmus agassizi</i>													
48	<i>Parasudis truculenta</i>													

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м												
		2641*	2647*	2647*	2649-1	2649-2	2656	2657	2664	2665	2668	2669	2674	2675
		200-0	200-0	800-200	700-0	200-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	200-0
49	16. Evermannellidae <i>Evermannella melanoderma</i>													
50	17. Notosuididae <i>Scopelosaurus argenteus</i>							1					1	2
51	<i>S. smithii</i>													
52	18. Omosudidae <i>Omosudis lowii</i>			1										
53	19. Paralepididae <i>Lestidopsis affinis</i>							1						
54	<i>L. jayakari</i>													
55	<i>Lestidium atlanticum</i>													
56	<i>Magnisudis atlantica</i>													
57	<i>Stemonosudis</i> sp.													
58	<i>Sudis atrox</i>													
59	20. Scopelarchidae <i>Scopelarchus guentheri</i>				1			1						2
60	<i>S. michaelsarsi</i>													
61	21. Synodontidae <i>Trachinocephalus myops</i>												1	
62	22. Neoscopelidae <i>Scopelengys tristis</i>													
63	23. Myctophidae <i>Bolinichthys supralateralis</i>													
64	<i>Centrobranchus nigroocellatus</i>							2						1
65	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>							1					1	5
66	<i>Diaphus brachycephalus</i>													
67	<i>Diaphus</i> cf. <i>raffinesquii</i>													
68	<i>Diaphus</i> sp. 1													
69	<i>Diaphus</i> sp. 2													1
70	<i>Diodenichthys atlanticus</i>		1											
71	<i>Hygophum benoitii</i>				1									
72	<i>H. macrochir</i>													
73	<i>H. cf. taaningi</i>													1
74	<i>Lampadena luminosa</i>													
75	<i>Lampanyctus nobilis</i>		2											1

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м													
		2641*	2647*	2647*	2647*	2649-1	2649-2	2656	2657	2664	2665	2668	2669	2674	2675
		200-0	200-0	800-200	700-0	200-0	200-0	700-0	200-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	700-0
76	<i>L. tenuiformis</i>														
77	<i>L. sp.</i>							1		1					
78	<i>Lepidophanes guentheri</i>										3				
79	<i>Lobianchia gemellarii</i>												1		
80	<i>Loweina interrupta</i>														
81	<i>L. rara</i>							1							
82	<i>Myctophum asperum</i>										2				
83	<i>M. nitidulum</i>														
84	<i>M. obtusirostre</i>										1			1	
85	<i>M. selenops</i>														
86	<i>Nannobranchius atrum</i>														1
87	<i>N. cuprarium</i>														
88	<i>Nannobranchium sp. 1</i>										1				
89	<i>Notoscopelus resplendens</i>														
90	<i>Symbolophorus rufinus</i>														
91	Myctophidae gen. spp. 24. <i>Bregmacerotidae</i>										1				
92	<i>Bregmaceros atlanticus</i>														
93	25. <i>Antennariidae</i> <i>Histrio histrio</i>														
94	26. <i>Melamphaidae</i>														
95	<i>Melamphaes sp.</i>														
96	<i>Scopeloberyx sp.</i>										1				
97	<i>Melamphaidae gen. sp.</i>														
98	27. <i>Holocentridae</i> <i>Myripristis jacobus</i>														
99	28. <i>Scorpaenidae</i> <i>Scorpaenidae gen sp. 1</i>														
100	<i>Pontinus nematophthalmus?</i>														
101	29. <i>Eleotridae</i> <i>Eleotris sp.</i>														
102	<i>Dorminator maculatus</i>														
103	30. <i>Gobiidae</i> <i>Ctenogobius sp.</i>														
104	<i>Gobioides grahamae ?</i>														
105	<i>Gobionellus oceanicus</i>														

№	Таксон	Номер станции и горизонт лова, м													
		2641*	2647*	2647*	2649-1	2649-2	2656	2657	2664	2665	2668	2669	2674	2675	
		200-0	200-0	800-200	700-0	200-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	700-0	200-0	200-0	
105	31. Scaridae <i>Cryptotomus roseus</i>												2		
106	<i>Sparisoma</i> sp.									1	2	2	5		
107	32. Malacanthidae <i>Malacanthus plumieri</i>												1		
108	33. Serranidae <i>Pseudogramma gregoryi</i>													1	
109	34. Acanthuridae <i>Acanthurus chirurgus</i>									1	1				
110	35. Pomacentridae <i>Stegastes cf. parvitus</i>													1	
111	36. Scombrobrachidae <i>Scombrobrach heterolepis</i>														
112	37. Gempylidae <i>Diplospinus multistriatus</i>														
113	<i>Gempylus serpens</i>									1				1	
114	<i>Nesitarchus nasutus</i>														
115	38. Chiasmodontidae <i>Chiasmodon</i> sp.														
116	39. Nomeidae <i>Cubiceps pauciradiatus</i>										1				
117	<i>Cubiceps</i> sp.														
118	40. Bramidae <i>Taractichthys longipinnis</i>														
119	41. Tetraodontidae <i>Sphoeroides</i> sp.												1		
120	42. Bothidae <i>Bothus ocellatus/robinsi</i>										2	3	8		
121	43. Paralychthidae <i>Syacium papillosum/gunteri</i>													2	

Примечание. РТАКСА – разноглубинный трал Айзека – Кидда в модификации Самышева – Асеева, *пробы, отобранные с помощью большой планктонной сети Борова – Рассы.

ным видом *Histrio histrio* – рыба-клоун, ассоциированная со скоплениями саргассов. На самой южной станции этого участка разреза (ст. 2657), прилегающей к Северному экваториальному противотечению, в уловах обнаружены единичные личинки шельфовых рыб семейств Gobiidae (2) и Bothidae (1), по всей вероятности, вынесенные сюда с водами Северного Бразильского течения. Несколько станций (2647, 2649, 2656, 2657) были выполнены непосредственно над Срединно-Атлантическим хребтом. Видовой состав ихтиопланктона здесь не показал увеличения разнообразия за счёт типичных представителей галассной ихтиофауны. В уловах обнаружены единичные личинки семейств Melamphidae, Congridae и Ophichthidae; лептоцефалы угреобразных рыб, однако, в силу своей длительной личиночной стадии могли быть вынесены сюда из шельфовой зоны Бразилии. Выполненные здесь станции находятся в зоне влияния Северного экваториального течения и противотечения, поэтому отсутствие в уловах личинок видов, ассоциированных с подводными поднятиями, можно связать с действием этих сильных и постоянных течений.

Наблюдаемое увеличение разнообразия рыб на рассматриваемой части разреза указывает на его положение в зоне Северного тропического фронта – раздела между экваториальными и центральными водными массами, обуславливающего здесь повышенную биологическую продуктивность.

Экваториальные и тропические воды Северного экваториального противотечения и Южного экваториального и Северного Бразильского течений

05°–00° с.ш. 37°–36° з.д. (ст. 2664–2665, 2668–2669, 2674–2675). По сравнению со значительно обеднённым составом ихтиопланктона в северной части разреза качественный и количественный состав в районе Южного тропического круговорота показывает кардинально большее разнообразие. На этом участке разреза обнаружены 75 видов из 31 семейства, из них значительная часть (30 видов из 18 семейств) принадлежат прибрежному ихтиоцелу. Личинки океанических видов рыб представлены 45 видами из 13 семейств (причём представители эпипелагической группировки среди них отсутствуют): Myctophidae (17), Gonostomatidae (5), Sternoptychidae (4), Stomiidae (4), Scopelarchidae (2), Phosichthyidae (1), Paralepididae (5), Melamphidae (1), Gempylidae (1), Bregmacerotidae (1), Nettastomatidae (1), Chlorophthalmidae (2), Scopelosauridae (1). В целом список семейств сходен с таковым в северных частях разреза, хотя семейства представлены значительно богаче в видовом отношении, что наиболее хорошо прослеживается на примере светящихся анчоусов. Чис-

ло видов миктофид на этом участке разреза фактически в два раза больше, чем на участках разреза, проходящих через центральные и периферические воды Северного субтропического антициклонического круговорота. На этом разрезе, который находится в экваториальных водах, обнаружены личинки видов с широкоэкваториальным (*Ceratoscopelus warmingii*, *Diaphus brachycephalus*, *Lepidophanes guentheri*, *Lampanyctus nobilis*, *Hygophum macrochir*), центрально-периферическим (*Bolinichthys supralateralis*, *Diogenichthys atlanticus*, *Centrobranchus nigroocellatus*), центральным (*Nannobranchium atrum*) и экваториально-тропическим типами ареалов (*Myctophum asperum*, *Myctophum obtusirostre*). Личинки неритических видов представлены следующими семействами: Albulidae (1), Congridae (6), Moringuidae (1), Muraenidae (2), Ophichthidae (2), Synodontidae (1), Serranidae (1), Holocentridae (1), Gobiidae (3), Scaridae (2), Eleotridae (2), Pomacentridae (1), Scorpaenidae (2), Malacanthidae (1), Acanthuridae (1), Diodontidae (1), Bothidae (1), Paralychthidae (1). Доминирующими по количеству экземпляров в пробах были личинки рыб семейства Gobiidae. Также многочисленными были личинки Scaridae, Eleotridae, Bothidae, Congridae. Наблюдаемое высокое разнообразие личинок шельфовых видов в районе Северного тропического антициклонического круговорота может быть обусловлено их пассивным выносом от побережья Бразилии водами Северного Бразильского течения и Экваториального подповерхностного противотечения. Можно предположить и другой путь: личинки прибрежных видов были вынесены сюда с водами Южного экваториального течения от о-вов Св. Павла и Петра, расположенных на экваторе восточнее (29° з.д.) нашей южной станции (2674/75). Однако, сопоставив видовой состав ихтиопланктона на ст. 2674/75 с таковым вокруг архипелага Св. Павла и Петра (Macedo-Soares et al., 2012), мы склонны исключить этот путь дрейфа личинок, что связано с отсутствием в составе ихтиофауны о-вов Св. Павла и Петра ряда видов, обнаруженных в наших пробах. Отличия наблюдаются в неритической составляющей: например, в водах архипелага обитает единственный вид семейства Gobiidae – *Bathygobius soporator* (Feitoza et al., 2003; Vaske et al., 2005), тогда как в наших пробах отмечены *Ctenogobius* sp., *Gobioides grahamae*, *Gobionellus oceanicus*, характерные для шельфовых вод Бразилии; то же касается представителей других семейств – Scaridae, Paralychthidae, Acanthuridae, Malacanthidae, Eleotridae.

От стерильного выноса в открытые районы северной части Атлантики личинок прибрежных видов удерживает в какой-то мере Северное экваториальное противотечение, отличающееся большей устойчивостью и скоростью. Возможность возврата личинок шельфовых рыб из Северного

тропического круговорота к мелководью Южной Америки зависит от двух факторов: присутствия направленных в сторону шельфа потоков и способности личинки пребывать долгое время в пелагиали, что рассмотрено на примере личинок рыб из района Костариканского Купола (Евсеенко, Штаут, 2005). Хорошо известно о продолжительной личиночной стадии развития у многих камбалообразных, лабрид и других видов (Евсеенко, 1982, 2008). По-видимому, прибрежные личинки имеют возможность пассивно пересекать мощное Бразильское течение благодаря побочным вихрям (по аналогии с изученными в водах Флоридского течения (Limouzy-Paris et al., 1997)). В уловах на ст. 2667, 2668, 2675 отмечены единичные личинки видов, приуроченных к подводным поднятиям, например *Chlorophthalmus agassizi*. В целом, несмотря на расположение данного участка разреза в районе Северной тропической дивергенции, здесь отмечается значительное повышение разнообразия ихтиопланктона, что связано в наибольшей степени с выносом сюда личинок прибрежных видов.

Суммируя, отметим, что основу видовой разнообразия и численности указанных групп рыб в большинстве уловов разноглубинного трала составляют личинки рыб семейства светящихся анчоусов – *Mystophidae* (29 видов). Следующими по разнообразию форм являются стомиевые (*Stomiidae*, 10), гоностомовые (*Gonostomatidae*, 8), стерноптиховые (*Sternoptychidae*, 7), веретенниковые (*Paralepididae*, 6) и конгеровые (*Congridae*, 6). Остальные семейства представлены одним–тремя видами и небольшим числом экземпляров. Кроме массовых групп мезопелагических рыб в уловах отмечены личинки и/или мальки следующих редких видов: *Chiasmodon* sp. (*Chiasmodontidae*), *Aristostomias* sp., *Bathophilus* sp., *Leptostomias* sp., *Photonectes* sp. и другие (*Stomiidae*).

Анализ разнообразия видов *Mystophidae*, собранных в ходе рейса, показывает его большую вариабельность в разных исследованных районах. Всего было поймано, по меньшей мере, 29 видов светящихся анчоусов, относящихся к 15 родам. В центральном районе Северного субтропического круговорота преобладают личинки видов с широко-тропическим типом ареала. В районе периферических вод этого круговорота наряду с видами, имеющими широко-тропический тип ареала, начинают встречаться виды с центральным и центрально-периферическим типами ареалов, а в экваториальных водах Северной Атлантики появляются виды с экваториально-тропическим типом ареала.

Большая часть работ по ихтиопланктону открытых вод Атлантического океана посвящена отдельным подводным поднятиям (Белянина, 1984; Гордина, 1991; Arkhipov et al., 2004; Nellen,

Ruseler, 2004; Hanel et al., 2010). Столь крупномасштабные разрезы в Атлантике, сравнимые с нашим, рассматриваются всего в двух работах: по ихтиопланктону на разрезе по 11° ю.ш в тропической Атлантике (Йон, Целк, 1998) и по распределению рыб на разрезе от побережья Бразилии до Канарских о-вов (Olivar et al., 2018). На трансатлантическом разрезе (Йон, Целк, 1998) максимум видовой разнообразия и численности ихтиопланктона наблюдался в шельфовой зоне Бразилии и Анголы. Минимальные значения этих параметров отмечались в западной части разреза до района Срединно-Атлантического хребта, над которым численность и разнообразие начали увеличиваться по направлению на восток. На разрезе от побережья Бразилии до Канарских о-вов (Olivar et al., 2018) наименьшее число видов и численность отмечены в начале разреза (13° ю.ш.) на удалении 420 км от берега Бразилии. Севернее экватора видовое разнообразие несколько увеличилось и достигло максимума в районе мыса Бланка (21° с.ш.). На нашем разрезе видовое разнообразие увеличивалось с севера на юг – от центральных вод Северного субтропического круговорота в сторону экватора, достигая максимума на крайних станциях разреза (2674, 2675), расположенных наиболее близко к побережью Бразилии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны С.Г. Кобылянскому (ИО РАН) за предоставленные для исследования материалы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы госзадания № 0149-2019-0009 и финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беккер В.Э. 1983. Миктофовые рыбы Мирового океана. М.: Наука, 247 с.
- Белянина Т.Н. 1984. Замечания об ихтиопланктоне открытых вод Атлантического океана в районе подводной горы Грейт-Метеор // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 4. С. 672–764.
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2016а. О видовом составе ихтиопланктона Китового хребта (Южная Атлантика) // Там же. Т. 56. № 6. С. 685–697. <https://doi.org/10.7868/S0042875216060035>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2016б. О видовом составе ихтиопланктона из вод Срединно-Атлантического хребта (Южная Атлантика) // Там же. Т. 56. № 4. С. 427–438. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040032>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2019. Ихтиопланктон южных вод северной Атлантики. 1. Морфология малоизученных личинок прибрежных видов // Там же. Т. 59. № 5. С. 556–563. <https://doi.org/10.1134/S0042875219050011>

- Гордина А.Д. 1991. Ихтиопланктон океанических поднятий Атлантического и Индийского океанов. Киев: Наук. думка, 113 с.
- Евсеев С.А. 1982. Эколого-морфологические особенности ранних стадий развития камбал западной части северной Атлантики // Тр. ИО АН СССР. Т. 118. С. 43–84.
- Евсеев С.А. 2008. Распределение и пути дрейфовых миграций личинок трёх видов камбал рода *Bothus* (Bothidae) в открытых водах северной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 825–843.
- Евсеев С.А., Штаут М.И. 2005. О видовом составе и распределении ихтиопланктона и микронектона в зоне Костариканского купола и сопредельных районах тропической восточной Пацифики // Там же. Т. 45. № 4. С. 512–524.
- Йон Г.-Х., Целк К. 1998. Численность, видовое разнообразие и зональное распределение личинок рыб на разрезе по 11° ю.ш. в южной тропической Атлантике // Там же. Т. 38. № 2. С. 231–240.
- Arkhipov A.G., Sirota A.A., Kozlov D.A., Shnar V.N. 2004. Observation on hydrographic structures, ichthyoplankton and fish populations around seamounts of the central-eastern Atlantic // Arch. Fish. Mar. Res. V. 51. № 1–3. P. 201–214.
- Bonecker A.C.T., Castro M.S. 2006. Atlas de larvas de peixes da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Rio de Janeiro: Mus. Nacional, 214 p.
- Evseenko S.A. 1982. Ichthyoplankton of slope and Gulf Stream waters off Nova Scotia in late autumn 1974 // J. Northw. Atlant. Fish. Sci. V. 3. № 2. P. 127–139. <https://doi.org/10.2960/J.v3.a12>
- Feitoza B., Rocha L.A., Luiz-Junior O.J. et al. 2003. Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on biology and zoogeography // Aqua. V. 7. № 2. P. 61–82.
- Fock H., John H.-Ch. 2006. Fish larval patterns across the Reykjanes Ridge // Mar. Biol. Res. V. 2. P. 191–199. <https://doi.org/10.1080/17451000600784159>
- Hanel R., John H.-Ch., Meyer-Klaeden O., Piatkowski U. 2010. Larval fish abundance, composition and distribution at Senghor Seamount (Cape Verde Islands) // J. Plankton Res. V. 32. № 11. P. 1541–1556. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq076>
- Limouzy-Paris C.B., Graber H.C., Jones D.L. et al. 1997. Translocation of larval coral reef fishes via sub-mesoscale spin-off eddies from the Florida Current // Bull. Mar. Sci. V. 60. № 3. P. 966–983.
- Lumpkin R., Garzoli S.L. 2005. Near-surface circulation in the tropical Atlantic Ocean // Deep-Sea Res. Pt. I. V. 52. № 3. P. 495–518. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.09.001>
- Macedo-Soares L.C.P., Freire A.S., Muelbert J.H. 2012. Small-scale spatial and temporal variability of larval fish assemblages at an isolated oceanic island // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 444. P. 207–222. <https://doi.org/10.3354/meps09436>
- Nellen W., Ruseler S. 2004. Composition, horizontal and vertical distribution of ichthyoplankton in the Great Meteor Seamount area in September 1998 // Arch. Fish. Mar. Res. № 51. № 1–3. P. 132–164.
- Olivar M.P., Contreras T., Hulley P.A. et al. 2018. Variation in the diel vertical distributions of larvae and transforming stages of oceanic fishes across the tropical and equatorial Atlantic // Progr. Oceanography. T. 160. C. 83–100. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.12.00>
- Stramma L., Fischer J., Brandt P., Schott F. 2003. Circulation, variability and near-equatorial meridional flow in the central tropical Atlantic // Interhemispheric water exchange in the Atlantic Ocean / Eds. Goni G.J., Malanotte-Rizzoli P. Amsterdam: Elsevier. P. 1–22. [https://doi.org/10.1016/S0422-9894\(03\)80141-1](https://doi.org/10.1016/S0422-9894(03)80141-1)
- Vaske T. Jr., Lessa R.P., De Nóbrega M. et al. 2005. A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil // J. Appl. Ichthyol. V. 21. № 1. P. 75–79. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00600.x>

УДК 597.553.2.574.3

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2019 г. А. М. Каев^{1,2, *}

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

²Сахалинский государственный университет – СахГУ, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 02.10.2018 г.

После доработки 18.02.2019 г.

Принята к публикации 04.03.2019 г.

Проанализированы данные, характеризующие численность отдельных поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (объём вылова, захода производителей в реки и последующего ската молоди) в северном и южном районах северо-восточного побережья Сахалина. Судя по соотношению численности производителей на нерестилищах и покатной молоди, эффективность воспроизводства в горных реках горбушевого типа южной части побережья выше, чем в сравнительно крупных равнинных реках северной части. Показано, что наблюдавшийся в последние годы рост численности горбуши был обусловлен в основном увеличением выживаемости поколений в течение морского периода жизни.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, динамика уловов, численность производителей, скат молоди, эффективность воспроизводства, северо-восточное побережье Сахалина.

DOI: 10.1134/S0042875219060043

Протяжённость северо-восточного побережья Сахалина – от м. Терпения на юге до м. Елизаветы (северная оконечность острова) – составляет ~600 км. Нерест горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* зарегистрирован в 111 реках. В 57 из них площадь нерестилищ оценивается на уровне 6.02 млн м²; остальные реки, как правило, небольшие, местами заболоченные и не имеют существенного значения в воспроизводстве горбуши. При столь огромном нерестовом фонде ежегодные уловы горбуши в 1961–1990 гг. составляли в среднем 0.61 тыс. т, что существенно ниже, чем в расположенных южнее заливах Терпения и Анива и юго-восточном побережье острова, где в эти же годы вылавливали в среднем 2.57, 2.84 и 9.43 тыс. т при площади нерестилищ в реках соответственно 6.89, 1.67 и 1.49 млн м² (Каев, 2011а). Столь малые уловы были связаны не только с низким уровнем воспроизводства горбуши, но и со слабым развитием инфраструктуры в северо-восточной части острова. Горбушу в те годы промыслили в основном в приустьевой акватории р. Тымь (зал. Ныйский), а в остальных районах лов иногда вели выездные бригады рыбаков. Малой промысловой

значимостью северо-восточного побережья Сахалина было обусловлено и небольшое число публикаций по изучению воспроизводства местной горбуши (Чуриков, 1975; Шершневу, Жульков, 1979; Гриценко и др., 1982, 1987; Шершневу и др., 1985). Для научного сопровождения промысла, география которого в этом районе стала расширяться с конца 1990-х гг., были систематизированы имеющиеся данные путём унификации расчётов численности заходов производителей в реки всех лет наблюдений и последующего ската молоди, а также биологических показателей рыб для характеристики поколений (Каев, Geraschenko, 2008). Однако в дальнейшей публикации данных по показателям воспроизводства этого стада горбуши прекратили, так как их оценка зачастую стала носить экспертный характер из-за отсутствия данных по численности покатной молоди.

В настоящее время назрела необходимость обобщить результаты предыдущих наблюдений как некой основы для наступающего нового этапа, характеризующегося расширением исследований в условиях возросшей промысловой значимости данного района.

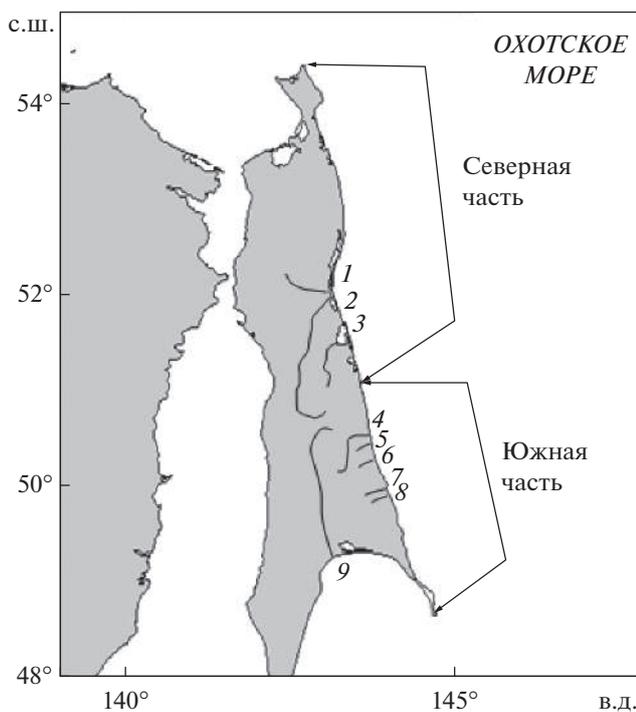


Рис. 1. Схема разделения северо-восточного побережья Сахалина на северную и южную части, реки: 1 – Даги, 2 – Тымь, 3 – Набиль, 4 – Лангери, 5 – Малая Хузи, 6 – Хой, 7 – Богатая, 8 – Мелкая, 9 – Поронай.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Межгодовая и сезонная динамика уловов представлена по данным официальной промысловой статистики (Сахалино-Курильское территориальное управление Росрыболовства). Промысел почти исключительно вели ставными неводами (пассивное орудие лова), поэтому изменения в величине уловов отражают динамику нерестовых подходов горбуши к побережью. Число выловленных рыб за тот или иной период промысла рассчитывали путём деления биомассы уловов на среднюю массу тела особей, определяемую по биологическим анализам рыб (данные СахНИРО). Для характеристики численности производителей на нерестилищах использованы данные бассейнового управления Сахалинрыбвод, полученные методом визуального учёта рыб при пеших обходах ряда рек (Шевляков и др., 2013). Данные проанализированы с 1985 г., когда началась ежегодная промысловая деятельность в южной части побережья. За исследуемый период ежегодно путем подсчёта производителей на отдельных нерестилищах с дальнейшей экстраполяцией на всю нерестовую площадь водоёма обследовали от 3 до 24 рек, в среднем по 12 рек. Особое место в этом списке занимает вторая по величине на Сахалине р. Тымь с протяжённостью основного русла 330 км и площадью водосбора 7850 км² (Ресурсы ..., 1964), имеющая 49 притоков 1-го порядка, соиз-

меримых по величине со многими реками побережья. Понятно, что о численности заходов горбуши в эту реку по результатам 17-летних наблюдений приходилось судить по эпизодическим обследованиям отдельных нерестилищ в верхней части основного русла и в 2–15 притоках разного порядка.

Следует отметить принципиальную разницу между реками южной и северной части побережья. В южной части реки в среднем короче (наиболее крупная из них Лангери с длиной основного русла 101 км) и имеют горный характер, стекая с простирающихся вдоль побережья Восточно-Сахалинских гор. Севернее 50°50' с.ш. горы отступают в глубь острова. В этой части побережья долины рек обширны и заболочены, часть рек (в том числе все крупные) впадает в заливы лагунного типа. Численность горбуши оценивали раздельно для южной и северной части побережья (рис. 1). В южных реках горбушевого типа сосредоточено 1626 тыс. м² нерестилищ, в северных – 4396 тыс. м² (Каев, Герасченко, 2008). Для расчёта суммарной величины заходов рыб в реки каждого из районов использован принцип реперных водоёмов, в соответствии с которым все реки подразделены на три группы. Первую группу составляют регулярно обследуемые реки, вторую – эпизодически обследуемые, третью – реки, в которых обследования не проводили. В первую группу вошли реки Мелкая (32 года наблюдений), Богатая (30 лет) и Даги (26 лет). Рассчитанная плотность скоплений рыб (отношение подсчитанного числа рыб в реке к площади нерестилищ) в реках первой группы принималась за действительную. В годы отсутствия данных по этим рекам использовали данные наблюдений в ближайших реках-аналогах. Для рек второй группы плотность скоплений рыб рассчитана как среднее значение между наблюденной в данной реке и определённой для рек из первой группы. Суммарные результаты наблюдений в реках первой и второй группы экстраполировали на реки третьей группы (Каев, Герасченко, 2008).

Численность покатной молоди оценивали по данным её учёта в реках Мелкая и Даги, выполненного соответственно сотрудниками СахНИРО и Сахалинрыбвода методом выборочных обловов (Воловик, 1967; Каев, 2011б). В других реках объём ската рассчитывали путём умножения численности производителей в них на коэффициент ската (K_c – число покатников, приходящихся на одного условного производителя), установленный в контрольных реках. Показателем выживаемости горбуши в морской период служит доля (%) вернувшихся рыб от численности покатной молоди соответствующего поколения. Данные по численности рыб соответствуют данным, использованным при официальном представлении СахНИРО материалов для подготовки соответствующих статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (North Pacific anadromous fish

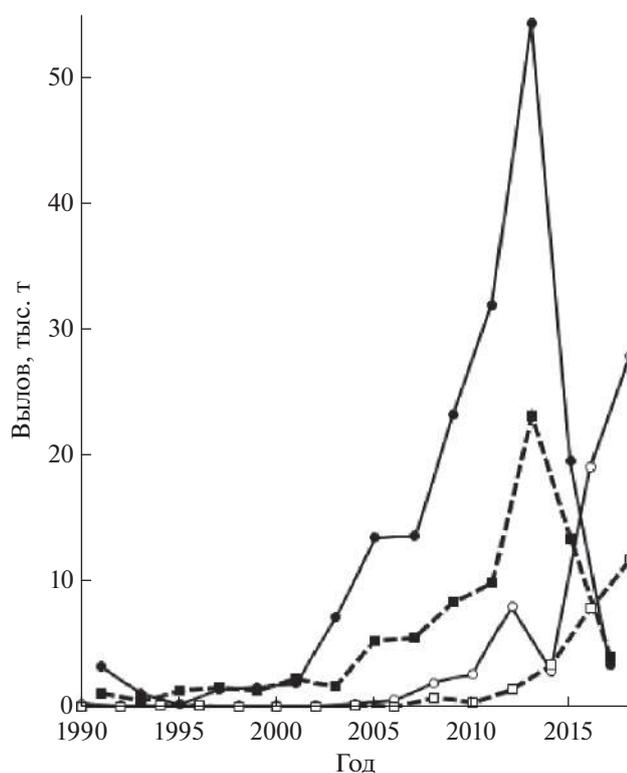


Рис. 2. Межгодовая динамика уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в нечётные (●, ■) и чётные (○, □) годы в южной (—) и северной (- -) части северо-восточного побережья Сахалина в 1990–2018 гг.

commission – NPAFC: http://www.npafc.org/new/pub_documents.html.

Биологическая характеристика рыб (длина по Смитту (FL), масса, абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП)) основана на фондовых материалах СахНИРО, собранных при полевых наблюдениях в данном районе (17544 рыб в 197 пробах). При расчёте значений биологических показателей для поколения данным каждой пробы придавалась доля, соответствующая доле промыслового вылова рыб в периоды их сбора. Результаты представлены в виде среднего значения и среднего квадратичного отклонения ($M \pm SD$), достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F). В тексте использованы следующие символы: r – коэффициент корреляции Пирсона, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – число поколений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Уловы горбуши в 1990-х гг. в северной и южной части побережья мало различались, несмотря на начавшийся в дополнение к традиционным местам лова в районе впадения Тыми и соседних рек регулярный промысел в южных районах. Однако в начале XXI в., когда наметился существенный рост запасов горбуши в регионе, наиболее за-

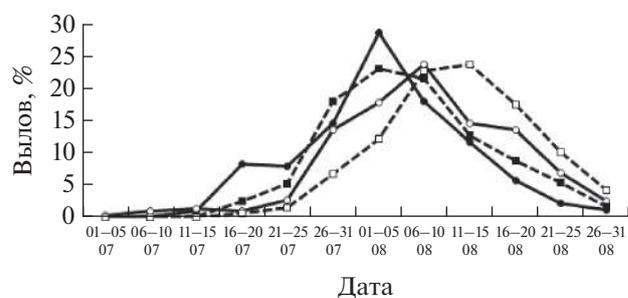


Рис. 3. Сезонная динамика уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в нечётные и чётные годы в южной и северной части северо-восточного побережья Сахалина, средние значения за период 2007–2018 гг.; обозначения см. на рис. 2.

метное увеличение уловов произошло в южной части побережья (рис. 2). В 2001–2018 гг. здесь стали добывать в нечётные годы в среднем 66%, а в чётные 78% суммарных уловов этого вида на северо-восточном побережье Сахалина. При этом чётко обозначился более высокий уровень уловов по нечётным годам, лишь в последние годы это соотношение нарушилось в результате резкого сокращения численности горбуши в 2017 г. на фоне роста её запасов в чётные годы. Судя по датам достижения половины уловов, в южной части побережья массовые подходы горбуши наблюдались несколько раньше, чем в северной, как по линии нечётных (3 августа против 6 августа), так и чётных лет (8 августа против 12 августа). Если сравнивать эти даты в каждом из районов по чётным и нечётным годам, то расхождение между датами увеличивается до 5 и 6 сут., т.е. хорошо заметно смещение подходов горбуши по чётным годам на более поздние даты (рис. 3).

В реки южной части побережья в 1985–2016 гг. ежегодно заходило от 15 до 8220 (в среднем 1993) тыс. производителей (табл. 1). После их нереста в соответствии со значениями K_c с нерестилищ мигрировало от 2.3 до 696.2 (170.6) млн мальков. Последующий возврат взрослых рыб составлял 29–43718 (7786) тыс. экз. При промысле вылавливали от 0 до 40007 (5967) тыс. рыб, т.е. коэффициент промыслового изъятия находился на уровне 46%, естественно, что его наибольшие значения (до 96%) приходились на годы с наибольшими подходами горбуши (исключая поколение 2015 г. рождения).

В реки северной части побережья в эти же годы ежегодно заходило 72–3881 (1348) тыс. производителей. В соответствии со значениями K_c после их нереста скатывалось 4.1–352.5 (82.6) млн мальков. В дополнение к этому с двух лососёвых рыбо-разводных заводов (Адо-Тымовский и Тымовское, бассейн р. Тымь) в 1992, 2004, 2007, 2008, 2010, 2012 и 2014–2017 гг. выпускали соответственно 0.5, 2.9, 0.7, 0.4, 2.2, 1.1, 1.3, 0.4, 3.5 и 0.7 млн мальков. Ввиду малочисленности и нерегулярности выпусков эти данные не представлены в

Таблица 1. Численность поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на разных этапах онтогенеза в южной и северной частях северо-восточного побережья Сахалина

Год нереста	Южная часть						Северная часть					
	Заход, тыс. экз.	Скат, млн экз.	K _c	Возврат		Заход, тыс. экз.	Скат, млн экз.	K _c	Возврат			
				тыс. экз.	% ската				тыс. экз.	% ската		
1985	8220	87.1	10.6	1662	1.91	3327	98.6	29.6	2675	2.71		
1986	15	2.3	148.3	29	1.28	72	4.5	62.5	86	1.92		
1987	1234	138.2	112.0	1644	1.19	1832	51.9	28.3	1947	3.75		
1988	29	4.4	150.1	361	8.22	86	6.6	76.5	276	4.18		
1989	1522	160.0	105.1	6400	4.00	1743	116.6	66.9	2919	2.50		
1990	184	35.2	191.4	279	0.79	269	21.7	80.7	110	0.51		
1991	3694	179.4	48.6	3230	1.80	1999	73.1	—	1232	—		
1992	246	21.4	87.1	600	2.80	110	7.2	—	299	—		
1993	2370	146.4	61.8	2752	1.88	833	38.8	—	3609	—		
1994	536	11.6	21.6	510	4.40	251	4.1	—	291	—		
1995	2600	143.5	55.2	5588	3.89	2683	111.5	—	5022	—		
1996	443	13.8	31.2	845	6.12	257	17.8	69.3	290	1.63		
1997	4600	76.9	16.7	2107	2.74	3881	71.7	18.5	3572	4.98		
1998	797	48.4	60.7	377	0.78	285	22.6	79.2	278	1.23		
1999	895	100.4	112.1	3824	3.81	2592	324.3	125.1	4341	1.34		
2000	327	20.9	64.0	695	3.32	255	27.0	106.0	173	0.64		
2001	2223	141.3	63.5	9226	6.53	2411	141.3	58.6	3323	2.35		
2002	640	86.9	—	650	—	169	17.2	102.3	166	0.96		
2003	3661	278.2	—	16162	—	2053	352.5	171.7	8486	2.39		
2004	488	69.0	—	821	—	136	14.5	106.3	180	1.24		
2005	3944	95.0	—	13315	—	3710	67.3	18.1	7249	10.77		
2006	439	85.8	—	3286	—	152	22.4	147.5	578	2.50		
2007	2933	343.7	—	19050	—	3009	265.4	88.2	8587	3.23		
2008	1882	317.2	—	3714	—	133	16.9	126.9	392	2.32		
2009	3194	170.7	—	28143	—	3074	123.8	40.3	10300	8.18		
2010	1845	429.0	—	8947	—	163	28.5	175.0	1412	4.96		
2011	2354	191.2	—	43718	—	2354	143.9	61.1	19223	13.25		
2012	2388	—	—	3035	—	261	—	—	2684	—		
2013	3712	—	—	17340	—	2211	—	—	11481	—		
2014	1119	—	—	18393	—	390	—	—	7160	—		
2015	2700	—	—	2366	—	1848	—	—	2975	—		
2016	2549	693.6	272.1	30070	4.34	584	119.7	—	13153	—		

Примечание. История каждого поколения представлена по горизонтали: число производителей в реках в указанный год нереста, число покнатной молоди в мае—июне следующего года и возврат взрослых рыб (вылов плюс заход в реки) через год после ската молоди; K_c — коэффициент ската, “—” — нет данных.

табл. 1, однако коэффициент возврата рассчитан от суммарного ската покатников дикого и заводского происхождения. Возврат взрослых рыб рассматриваемых поколений варьировал в пределах 86–19223 (3890) тыс. экз. При промысле вылавливали от 0 до 17011 (2589) тыс. рыб, коэффициент промыслового изъятия составлял в среднем 42% (максимально до 92%).

В табл. 1 для ряда поколений не рассчитаны значения коэффициентов ската и возврата, несмотря на наличие данных в прочих столбцах, что связано с отсутствием учёта покатной молоди этих поколений в данном районе. В таких случаях численность покатников рассчитывали на основе значений K_c , полученных по результатам учёта в контрольной реке другого района. Правомочность такого подхода обусловлена положительной корреляцией между значениями коэффициента в реках Даги и Мелкая (рис. 4). За все годы синхронных учётов молоди в этих реках (от нереста поколений в 1977–1990, 1996–2001 гг.) связь слабее, чем за период, начиная с поколения от нереста в 1985 г., что может быть связано с особенностями заполнения нерестилищ в р. Мелкая в условиях слабого промысла в ранние годы. За последний период (с 1985 г.) на одного условного производителя в р. Даги приходилось в среднем 67 покатников, а в р. Мелкая — 89 покатников, т.е. в 1.33 раза больше. В соответствии с этим для поколений горбуши от нереста в 1991–1995 гг. в северной части побережья при расчёте численности молоди применяли уменьшенное в 1.33 раза значение K_c , установленное для р. Мелкая, а для поколений горбуши от нереста в 2002–2011 гг. в южной части побережья — увеличенное в 1.33 раза значение K_c по р. Даги. Полученные таким образом значения численности покатной молоди отражают вероятные тенденции её изменений, но они не использованы для оценки коэффициентов ската и выживаемости поколений в морской период жизни вследствие возможных отклонений в расчётах ($r = 0.38$, $p > 0.05$). Для поколений от нереста в 2012–2015 гг. при экспертной оценке численности молоди в реках уже всего побережья использовали данные по эффективности нереста в бассейне р. Поронай (но эти данные не приведены в табл. 1 вследствие больших неопределённостей в расчётах). Для поколения от нереста 2016 г. расчёт проведён по результатам учёта покатников в р. Хой.

Воспроизводство горбуши в реках Мелкая и Даги различается не только числом покатников, приходящихся на одного условного производителя. На фоне общего для обеих рек снижения K_c с увеличением заходов горбуши в реки абсолютная численность покатников в р. Мелкая характеризовалась восходящим трендом (рис. 5а), в то время как в р. Даги при достижении плотности скопления производителей на нерестилищах 1.2 экз/м² наблюдалась смена направления тренда с увеличения на снижение (рис. 5б), в обоих случаях тренд представлен полиномиальной кривой 2-й степени.

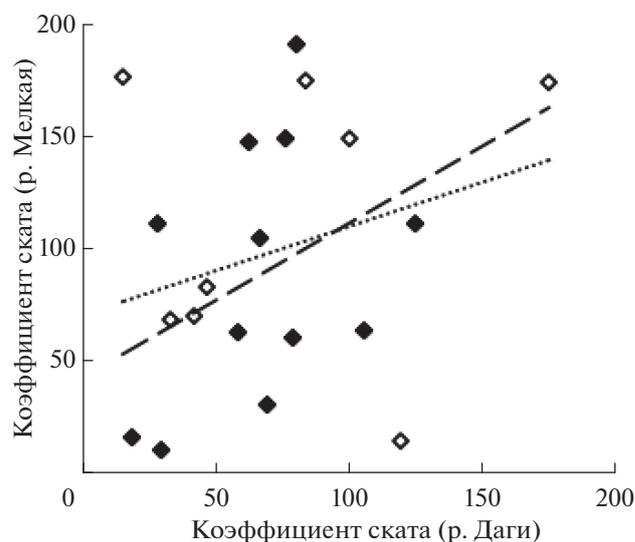


Рис. 4. Соотношение значений коэффициента ската (K_c) при нересте горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках Мелкая и Даги в 1977–1984 (◇), 1985–1990 и 1996–2001 гг. (◆) и тренды: (---) — в целом весь период наблюдений, $R^2 = 0.0715$; (—) — 1985–2001 гг., $R^2 = 0.1412$.

Пробы для биологического анализа горбуши в 1979–2002 гг. отбирали из исследовательских уловов в р. Мелкая. Помимо этого с 1997 г. начат их сбор из промысловых уловов ставных неводов, сначала (по 2003 г.) в зал. Ныйский, в который впадают реки Тымь и Даги, затем добавились сборы в южной части побережья, которые с 2007 г. стали доминировать по числу проб, а с 2011 г. их сбор осуществлялся уже только в пределах южной части побережья, заметно доминировавшей по уловам. Естественно, возникает вопрос о правомочности использования проб, собранных в пределах одного из участков, для биологической характеристики горбуши в целом на побережье. Сборы из ставных неводов в 2009 г. позволяют сопоставить длину самцов и самок на разных участках побережья (рис. 6). При попарном сравнении проб в каждой из серий (по 5-дневкам) статистически значимые различия по длине рыб одинакового пола выявлены только в 6 из 24 сравниваемых пар (табл. 2). Эти различия могут быть связаны с ходом разных темпоральных группировок, описанных ранее применительно к восточному побережью Сахалина как япономорская и две охотоморские — ранняя и самая малочисленная поздняя (Гриценко, 1981). Позже было показано, что основу промысловых подходов горбуши к юго-восточной части Сахалина и к Итурупу составляют рыбы ранней (принимаемой ранее за япономорскую) и более многочисленной поздней темпоральной формы, мигрирующие из Тихого океана в Охотское море через проливы Курильской гряды. Смена в подходах этих форм тестируется, в частности, укрупнением рыб в уловах, особенно самцов, которые становятся крупнее самок

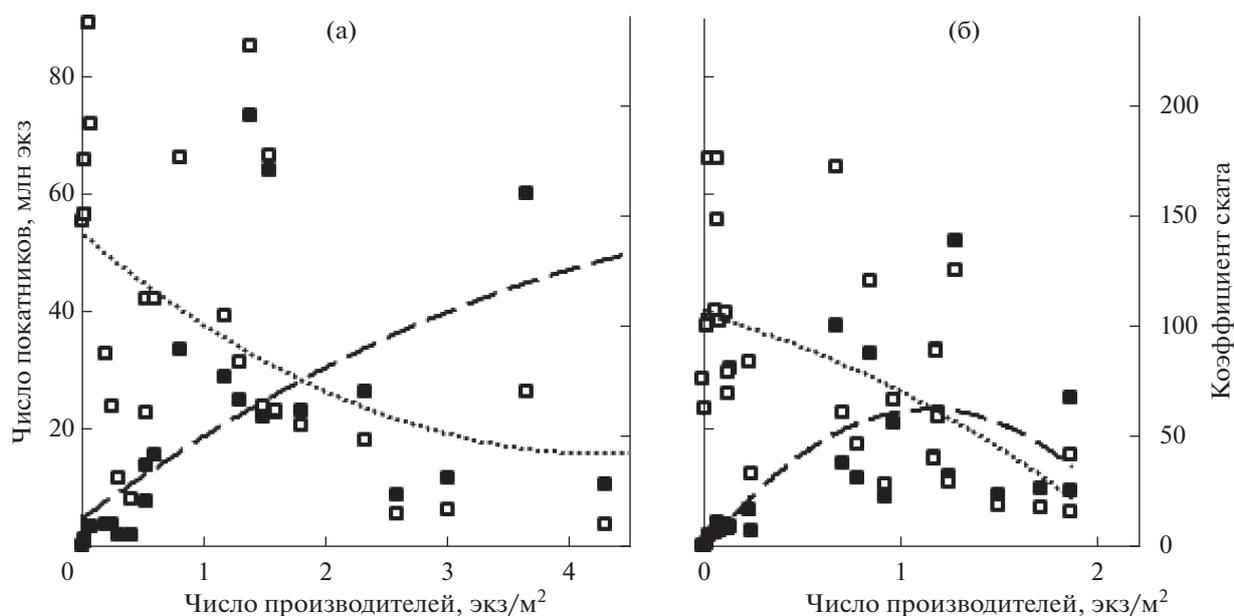


Рис. 5. Зависимость численности покатников (■) и коэффициента скага (K_c) (□) от плотности заполнения нерестилищ производителями горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках: а – Мелкая, б – Даги; (—) – тренд численности покатников, (---) – тренд значений K_c .

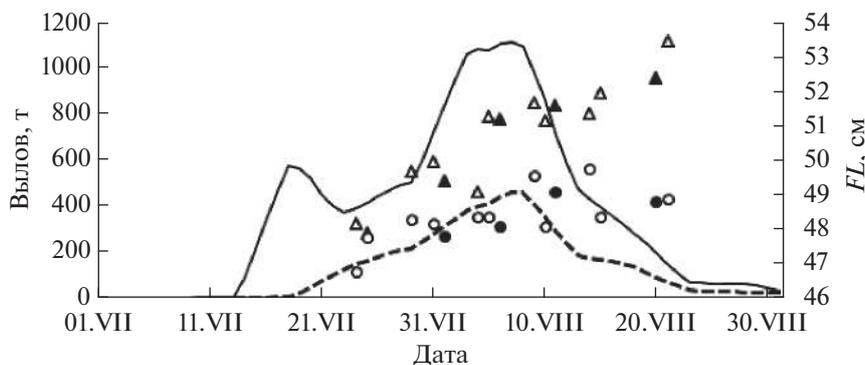


Рис. 6. Динамика уловов и длины (FL) самцов и самок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в южной и северной частях северо-восточного побережья Сахалина в июле–августе 2009 г.: уловы в южной (—) и северной (---) частях, FL самцов в южной (Δ) и северной (\blacktriangle) частях, (\circ), (\bullet) – то же самок.

(Каев, 2012). Судя по динамике уловов и размерному составу рыб, ход этих форм характерен и для более северных районов Сахалина, в том числе и на его северо-восточном побережье (Каев, Сидоренко, 2015). Наличие в этом районе разных темпоральных форм горбуши, исходя из изменений размеров тела, соотношения полов и степени развития брачного наряда в течение нерестового хода в 2014–2016 гг., предполагается в её заходах в реки Лангери и Малая Хузи (Кириллова и др., 2018).

В наших сборах самцы практически во всех случаях были крупнее самок (рис. 6), за исключением пробы в районе р. Лангери (24 июля), что было связано, видимо, со сменой в это время в подходах ранней темпоральной формы на позднюю. К концу хода половой диморфизм по длине тела становится более выраженным, поэтому появление статистически значимых различий в пе-

риод 9–15 августа могло быть связано с разным темпом нарастания таких различий на разных участках побережья. Единственным исключением из этой схемы являются неожиданно сравнительно мелкие самцы в пробе, взятой 4 августа в районе р. Мелкая, что и обусловило их статистически значимые отличия от самцов из других районов.

Таким образом, в большинстве случаев не выявлены статистически значимые различия длины рыб в пробах, синхронно собранных в разных районах, а обнаруженные немногочисленные такие различия находят своё объяснение с точки зрения последовательного подхода рыб разных темпоральных форм. Пробу за 4 августа в районе р. Мелкая можно рассматривать как исключение, которое изредка отмечается и в других районах и может быть связано, например, с доминированием в выборке особей какой-то отдельной стаи, т.е.

Таблица 2. Значения критерия Фишера при попарном сравнении длины самцов и самок горбуши *Oncorhynchus gorbusha*, отобранных из промысловых уловов ставных неводов в зал. Ныйский и в районах впадения рек Лангери и Мелкая в 2009 г.

Дата сбора	Сравниваемые пробы					
	Мелкая–Лангери		Мелкая–Ныйский		Лангери–Ныйский	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
24.VII	0.2	7.9**	—	—	—	—
29.VII–01.VIII	0.2	0.1	0.4	1.9	1.0	0.8
04–06.VIII	11.2**	< 0.1	10.8**	0.9	< 0.1	0.8
09–11.VIII	0.3	11.7***	< 0.1	2.0	0.2	7.7**
14–15.VIII	0.3	5.2*	—	—	—	—
20.VIII	—	—	—	—	2.1	0.1

Примечание. Различия достоверны при p : * < 0.5, ** < 0.01, *** < 0.001; “—” — нет данных.

с проявлением эффекта элементарных популяций (Лебедев, 1967). Эти результаты дают основания представлять пробы, собранные в той или иной части побережья, в едином массиве данных.

В нечётные годы длина рыб в среднем равна 46.7 ± 1.24 см, в чётные — 46.1 ± 1.61 см, масса соответственно — 1262 ± 120 и 1235 ± 151 г, АИП — 1469 ± 102 и 1386 ± 118 икринок. В целом в чётные годы рыбы были несколько мельче по длине ($F = 1.6$, $p > 0.05$) и массе тела ($F = 0.4$, $p > 0.05$), и именно в чётные годы трижды наблюдалось снижение размеров рыб до минимальных значений (рис. 7а, 7б). В отличие от длины и массы АИП в чётные годы была ниже статистически значимо ($F = 5.4$, $p < 0.05$). Считается, что плодовитость самок горбуши тесно связана с длиной тела, приближаясь у этого вида с наиболее упрощённой среди лососей возрастной структурой к прямолинейной зависимости (Костарев, 1965; Каев, 2003). Однако в данном случае корреляция плодовитости самок с их длиной ($r = 0.56$) и массой ($r = 0.59$) существенно слабее, чем между длиной и массой тела ($r = 0.88$). Разнонаправленность изменений в некоторые годы хорошо просматривается при сопоставлении динамики этих показателей по генеративным линиям нечётных и чётных лет (рис. 7в). Сравнение плодовитости самок в данном случае с размерами тела всех рыб вполне уместно, учитывая тесную связь длины ($r = 0.95$) и массы тела ($r = 0.96$) самок с суммарными значениями этих показателей для рыб обоих полов. Малые размеры горбуши и плодовитости самок в 2018 г., исходя из представлений о плотностно-зависимой регуляции роста (Гриценко и др., 1983; Карпенко и др., 2013), можно трактовать как следствие рекордно высокой численности рыб этого вида по линии чётных лет на северо-восточном побережье Сахалина и в целом в Охотском море (по предварительным данным, вылов ~400 тыс. т), учитывая смещение особой разных стад в районах совместного нагула сеголеток в Охотском море и зимовки в Тихом океане (Атлас ..., 2002; Шунтов, Темных, 2008, 2011). Однако в 1980 и 1998 гг. малые размеры горбуши наблюдались при её сравнительно низкой

численности на северо-восточном побережье Сахалина (Каев, Geraschenko, 2008) и небольших уловах в бассейне Охотского моря (российский вылов соответственно — 73 и 179 тыс. т). Напротив, самая крупная горбуша на побережье отмечена в 2009 г. на фоне местного роста её численности (табл. 1) и больших уловов в Охотском море (Irvine et al., 2012). То есть совокупность данных по численности и размерам горбуши на северо-восточном побережье Сахалина не в полной мере соответствует концепции плотностно-зависимой регуляции её роста.

Таким образом, на северо-восточном побережье Сахалина реки, протекающие в его северной и южной части, различаются по уровню и эффективности воспроизводства горбуши, что хорошо тестируется как величиной уловов по отношению к площади нерестилищ, так и числом покатной молоди, приходящейся на одного условного производителя. Кроме того, в северных реках при плотности скопления производителей на нерестилищах выше 1.2 экз/м² (соответствует суммарному заходу во все реки 5.3 млн рыб) отмечается снижение численности покатников (рис. 5б), что является одним из важнейших признаков превышения оптимальной численности производителей на нерестилищах (Гриценко и др., 1987). В южных реках такой перегиб кривой не наблюдается (рис. 5а), хотя значение K_c при росте численности производителей также снижается. Так, при плотности производителей >2.5 экз/м² на одно сравнительно высокое значение численности покатников приходится три крайне низких их значения, исходя из чего 4.1 млн рыб (суммарный заход рыб в реки при данной плотности) можно принять за оптимальную величину пропуска производителей в реки южной части побережья.

В зимний период северная часть Сахалина, особенно по долинам рек в центральной части и по охотоморскому побережью, характеризуется суровым климатом. Так, в Тымь-Поронайской низменности сумма отрицательных значений температуры достигает 2600–2700°С, в то время как в Сусунайской низменности (южные районы острова) — 1350–1450°С (Атлас ..., 1967). Тем не менее, коэффициент ска-

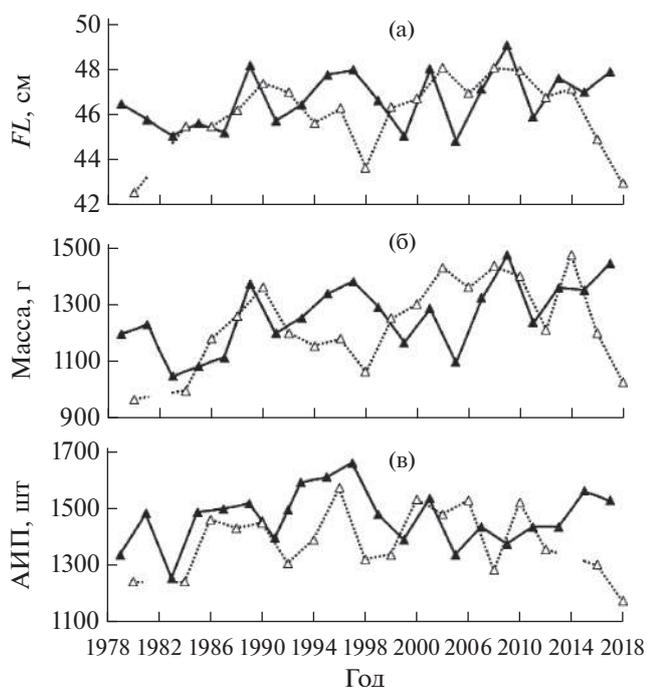


Рис. 7. Динамика биологических показателей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* у северо-восточного побережья Сахалина в нечётные (—▲—) и чётные (··△··) годы в период 1979–2018 гг.: а – длина (FL), б – масса, в – абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП).

та для поколений 1985–2001 гг. рождения в р. Мелкая (в среднем 79 экз.) находился в пределах варьирования данного показателя в реках южного и юго-восточного побережья Сахалина, таких как Быстрая (70), Кура (73), Дудинка (145) и Бахура (164 экз.). Вследствие более ранних сроков нерестового хода горбуши в реках северной части Сахалина её нерест совпадает по срокам с летней меженью, что в значительной мере в дальнейшем предохраняет нерестовые гнёзда горбуши от промерзания, так как при зимнем падении уровня подавляющее их большинство остаётся под водой (Гриценко и др., 1987). Следовательно, в среднем на треть более низкие значения K_c в одни и те же годы в р. Даги в сравнении с р. Мелкая вполне можно рассматривать как последствия нереста в равнинных северных реках, менее пригодных для воспроизводства горбуши.

По наблюдаемым данным, выживаемость в течение морского периода жизни для поколений горбуши 1985–1990, 1996–2001 гг. рождения из рек северной части побережья также была меньше, чем из рек южной части (в среднем 2.31 против 3.39%). Это существенно ниже, чем для поколений этих же лет рождения, например, у горбуши юго-восточного побережья Сахалина и о-ва Итуруп – соответственно 4.96 и 4.93% (Kaev, Irvine, 2016). Различия в выживаемости связаны, видимо, с неблагоприятными условиями обитания молоди в прибрежных водах северных районов острова след-

ствии холодного Восточно-Сахалинского течения как элемента крупномасштабной циклонической циркуляции вод в Охотском море, которое движется в южном направлении вдоль восточного побережья Сахалина с последующим выносом охотоморских вод через проливы южной части Курильской гряды (Чернявский, 1981). Так, в годы ската молоди рассматриваемых поколений температура воды в прибрежье в июне у северо-восточного побережья острова составляла 0.7–7.1 (3.2)°C, а у юго-восточного побережья – 6.3–9.4 (8.0)°C (Kaev, Geraschenko, 2008). По современным данным, интенсивность Восточно-Сахалинского течения летом сильно ослабевает вплоть до того, что южнее м. Терпения оно размывается и далее к югу не прослеживается (Пищальник и др., 2003). Возможно, поэтому выживаемость поколений горбуши южной части северо-восточного побережья Сахалина выше, чем северной части этого побережья.

При рассмотрении изменений выживаемости поколений горбуши в периоды её низкой и высокой численности (до и после 2003 г.) можно оперировать только наблюдаемыми данными для поколений нечётных лет 1985–1989, 1997–2001 и 2003–2011 гг. рождения в северной части побережья, так как в южной части реальный скат молоди для периода высокой численности не известен. По чётным годам рост численности начался позже (рис. 2), вследствие чего реальный скат молоди для этого периода известен только для одного поколения в северной (2010 г. рождения) и одного (2016 г. рождения) в южной части побережья (табл. 1), что явно недостаточно для анализа. Из имеющихся данных по первой группе поколений следует, что в период высокой численности от нереста одного условного производителя скатывалось несколько больше молоди, чем в период низкой численности (соответственно: 191 ± 116 , $n = 5$; 179 ± 98 , $n = 6$; $F = 0.03$, $p > 0.05$). В то же время существенно различалась выживаемость этих поколений в течение морского периода жизни (соответственно: 7.56 ± 4.71 , $n = 5$; 2.89 ± 1.26 , $n = 6$; $F = 5.55$, $p < 0.05$). Данный результат, полученный на небольшом числе проанализированных поколений, соответствует таковому, установленному при анализе многолетних рядов данных, в соответствии с которым наиболее значимые тенденции изменения численности горбуши юго-восточного побережья Сахалина, зал. Анива и о-ва Итуруп определялись выживаемостью поколений преимущественно в ранний морской период жизни (Kaev, Irvine, 2016). Существенному повышению выживаемости молоди могло способствовать потепление прибрежных вод. Согласно базе спутниковых данных, используемой в СахНИРО для изучения поверхностной температуры Охотского моря (Цхай, Шевченко, 2013), на контрольном полигоне у северо-восточного побережья Сахалина (средние координаты 50.5° с.ш. и 144.5° в.д.) температура воды в июле–августе при нагуле молоди поколений нечётных 1997–2001 гг. рожде-

ния составляла в среднем 8.7°C, а 2003–2011 гг. рождения – 10.4°C.

Полученные результаты показали, что наряду с общими чертами изменения численности горбуши в регионе (рост запасов в XXI в. преимущественно за счёт увеличения выживаемости в течение морского периода жизни) динамике стада этого вида на северо-восточном побережье Сахалина присущи свои особенности. В частности, они связаны с разной эффективностью нереста в крупных равнинных реках северной части побережья и в горных реках горбушёвого типа в южной части побережья. Сравнительно низкая выживаемость горбуши северо-восточного побережья Сахалина в течение морского периода жизни в первую очередь обусловлена неблагоприятным температурным режимом прибрежных морских вод, так как последующий нагул сеголеток в центрально-южной части Охотского моря и зимовка в океанских водах протекают в районах совместного обитания с горбушей других стад региона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данные получены в рамках выполнения государственного задания Министерства образования и науки России № 6.9561.2017/8.9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций. 2002 / Под ред. Гриценко О.Ф. М.: Изд-во ВНИРО, 190 с.
- Атлас Сахалинской области. 1967. М.: Изд-во ГУ геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 135 с.
- Воловик С.П. 1967. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молодежи горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Гриценко О.Ф. 1981. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 787–799.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1982. Особенности формирования численности поколений горбуши р. Тымь // Рыб. хоз-во. № 4. С. 33–35.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1983. Долгопериодные изменения размеров горбуши // Там же. № 6. С. 30–31.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М. 2011а. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 32–53.
- Каев А.М. 2011б. Методическое руководство по количественному учету покатной молодежи горбуши и кеты в малых реках методом выборочных обловов. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 16 с.
- Каев А.М. 2012. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 62–71.
- Каев А.М., Сидоренко М.Е. 2015. Прогноз и фактическое развитие промысла горбуши в 2015 г. в основных районах ее воспроизводства в Сахалинской области // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 10. С. 35–40.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 304 с.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Кузицин К.В. и др. 2018. Морфобиологическая разнокачественность и особенности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из двух рек северо-востока острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 670–683.
- Костарев В.Л. 1965. Плодовитость охотской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 59. С. 145–155.
- Лебедев Н.В. 1967. Элементарные популяции рыб. М.: Пищ. пром-сть, 212 с.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С., Юрасов Г.И., Ермоленко С.С. 2003. Сезонные вариации циркуляции вод в прибрежных районах Сахалина // Метеорология и гидрология. № 5. С. 87–95.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1964. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 3. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 124 с.
- Цхай Ж.Р., Шевченко Г.В. 2013. Оценка температурных аномалий поверхности Охотского моря и прилегающих акваторий по спутниковым данным // Исследования Земли из космоса. № 2. С. 50–61.
- Чернявский В.И. 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 105. С. 13–19.
- Чуриков А.А. 1975. Особенности ската молоди лососей рода *Oncorhynchus* из рек северо-восточного побережья о-ва Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 1078–1085.
- Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. 2013. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 8. С. 36–57.
- Шершнев А.П., Жульков А.И. 1979. Особенности ската молоди и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в р. Приторной // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 1. С. 128–133.
- Шершнев А.П., Руднев В.А., Белобржецкий В.А. 1985. Некоторые особенности нерестовой миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, Salmonidae) северо-восточного побережья Сахалина // Там же. Т. 25. Вып. 6. С. 951–956.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 473 с.
- Irvine J.R., Tompkins A., Saito T. et al. 2012. Pacific salmon status and abundance trends – 2012 update // NPAFC Doc. № 1422. Rev. 2. 90 p.
- Kaev A.M., Geraschenko G.V. 2008. Reproduction indices of the north-eastern Sakhalin pink salmon // Ibid. № 1124. 11 p.
- Kaev A.M., Irvine J.R. 2016. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region, Russia // Bull. NPAFC. № 6. P. 297–305.

УДК 597.553.2.591.5

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА ЭНДЕМИЧНОЙ ОЗЁРНОЙ ФОРМЫ *SALVELINUS MALMA* COMPLEX (SALMONIDAE) – МАЛОРОТОГО ГОЛЬЦА КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2019 г. М. Ю. Пичугин*

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: mp_icht@mail.ru

Поступила в редакцию 07.07.2018 г.

После доработки 21.09.2018 г.

Принята к публикации 12.10.2018 г.

Исследованы рост, последовательность закладки и особенности транзитивных состояний элементов скелета (костей черепа и сериальных структур – зубов, жаберных тычинок, плавниковых лучей и птеригофоров, тел позвонков, предорзалий, чешуй) у предличинок, личинок и мальков эндемичной озёрной формы северной мальмы *Salvelinus malma* complex оз. Кроноцкое – малоротого гольца, выращенных в лаборатории при постоянной температуре. Отмечена высокая индивидуальная изменчивость темпа роста и остеогенеза, профиля головы личинок малоротого гольца, демонстрирующая недавнее относительно других эндемичных кроноцких форм гольцов становление этого глубоководного озёрного морфотипа. Сравнительный анализ раннего развития симпатрических малоротого и белого гольцов Кроноцкого озера свидетельствует в пользу происхождения более тепловодного малоротого гольца от холодноводного белого.

Ключевые слова: малоротый голец *Salvelinus malma* complex, развитие, остеогенез, гетерохронии, предличинка, личинка, озёрное нерестилище, Кроноцкое озеро, Восточная Камчатка.

DOI: 10.1134/S0042875219040155

Малоротый голец – одна из семи морфологически различных симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex, обитающих в Кроноцком озере (Сенчукова и др., 2012; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014, 2017а, 2017б; Салтыкова, 2016; Бусарова и др., 2017; Есин, Маркевич, 2017). Взрослые особи малоротого гольца по пропорциям тела и окраске весьма напоминают белого гольца Кроноцкого озера, но отличаются коротким рылом (заглазничное расстояние более чем вдвое превышает предглазничное), большим диаметром глаза, меньшим конечным ртом с короткой верхнечелюстной костью. Длина по Смитту (*FL*) половозрелых особей составляет 168–330 мм, чаще не превышает 210 мм (Салтыкова, 2016; Есин, Маркевич, 2017; Маркевич и др., 2017б). В морфологии головы и тела прослеживаются педоморфные черты; у части особей, а в брачном наряде у всех производителей на боках тела хорошо видны овальные мальковые пятна (Есин, Маркевич, 2017). Малоротый голец является эврифагом со значительным преобладанием в питании бентосных организмов (хируномид, олигохет и моллюсков) и встречается только в озере на глубине 20–50 м, единично – до 100 м (Есин, Маркевич, 2017; Маркевич и др., 2017б).

На нерестилище малоротого гольца в 2014 г. впервые собрали живую икру и изучили рост, морфо- и остеогенез личинок при постоянной температуре. Первые результаты эксперимента показали, что личинки малоротого гольца хорошо отличаются от таковых длинноголового, белого и одной из форм носатых (N1) кроноцких гольцов по окраске и размерно-возрастным характеристикам (Pichugin, Markevich, 2015).

Цель настоящей работы – описать особенности роста и остеогенеза малоротого гольца в интервале онтогенеза от вылупления до окончания личиночного периода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половые продукты получили от нескольких текущих самцов и самок на озёрном нерестилище 08.11.2014 г. Икру осеменили “сухим” способом и транспортировали в Москву в течение 2 сут. в изотермическом контейнере с талым льдом. Инкубацию и подращивание молоди проводили при температуре 5–7 (6)°С. Икру и свободных эмбрионов после вылупления содержали в плавучих сетчатых садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, помещённых в холодильную установку.

Еженедельно заменяли 1/4–1/3 объёма воды. Через 1 мес. после вылупления предличинки одного возраста пересадили в аквариумы объёмом 10 и 20 л с плотностью 2.5–3.0 экз/л. Молодь развивалась при естественном фотопериоде. Часть личинок подращивали в непрозрачном аэрируемом контейнере объёмом 10 л при низкой освещённости. Кормили живыми личинками хируномид. Подращивание с периодическим отбором проб продолжали в течение 2.5 лет. Температуру воды на нерестилище малоротого гольца в озере регистрировали 06.09.2014–26.09.2015 г. при помощи температурного самописца Star-oddi Starmon mini с точностью $\pm 0.01^\circ\text{C}$.

Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников у молоди малоротого гольца проводили по ранее описанным методикам (Пичугин, 2009, 2015). В полученных размерных группах просчитали коэффициент вариации (*CV*) (Вуколов, 2004). Изучены рост 220 экз. и развитие скелета 123 экз., выращенных в эксперименте. Динамика развития некоторых элементов скелета в зависимости от возраста и длины тела (*FL*) представлена графически, кривые построены методом наименьших квадратов. Для сравнительного анализа использовали ализариновые препараты молоди белого гольца (Пичугин, Маркевич, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности размножения. Нерест малоротого гольца в 2014 г. проходил с конца октября (массовый – со II декады ноября) до середины декабря на глубине 25–35 м примерно в 1 км от истока р. Кроноцкая (рис. 1) при придонной температуре $\sim 4.5^\circ\text{C}$. Гнёзда производители не строили, так как дно на нерестилище составляют слабозаиленные каменные блоки, галечный или песчаный субстрат отсутствует (Маркевич и др., 2017б). В период нереста вследствие ветрового перемешивания среднемесячная температура на озёрном нерестилище (на глубине 35 м) снижалась с 4.58 в ноябре до 1.80°C в декабре, а после ледостава с января по апрель установилась гомотермия $2.43\text{--}2.48^\circ\text{C}$. В мае–октябре наблюдался постоянный постепенный рост температуры: V – 2.59, VI – 4.10, VII – 4.94, VIII – 5.93, IX – 6.31, X – 7.27°C .

Развитие молоди. Диаметр оплодотворённой икры варьирует в пределах 4.1–5.3 (4.80) мм, её окраска бледно-жёлтая (Пичугин, Маркевич, 2015). Вылупление эмбрионов наблюдали с 21 января до 14 марта 2015 г. Оно начиналось с образования длинной экваториальной трещины в оболочке икринки и высвобождения хвоста. Значительная часть эмбрионов долго не могли самостоятельно высвободить голову из относительно прочной оболочки. Длина свободных эмбрионов после вылупле-

ния составила 11.8–16.5 (14.7) мм (Пичугин, Маркевич, 2015). В течение 35–40 сут. наблюдали соматический рост большей части малоподвижных свободных эмбрионов до *FL* 18–19 мм без закладки окрашиваемых ализарином костных зачатков. В возрасте 47 сут. предличинки достигли *FL* 19.5–20.8 мм, 64 сут. – 20.0–22.1 мм, 90 сут. – 20.8–22.8 мм (рис. 2). Начало экзогенного питания у особей раннего вылупления (21.01–05.02) отмечено в возрасте 62–65 сут., а у особей массового вылупления (06–14.03) – в возрасте 29–36 сут. Ускорение роста не наблюдали, и более 190 сут. сохранялся желток. Воздух в плавательном пузыре у всех особей появился через 2.0–2.5 мес. после начала питания, т.е. у особей раннего вылупления – в возрасте 4–5 мес., а у особей массового вылупления – в возрасте 3.0–3.5 мес. Последние не перешедшие к экзогенному питанию предличинки погибли при *FL* 18.0–19.2 мм в возрасте 111–115 сут.

В течение 40–90 сут. предличинки по темпу роста и остеогенеза разделились на три группы. В одной продолжался соматический рост с очень медленным остеогенезом, во 2-й наблюдалась более интенсивная закладка элементов скелета с торможением соматического роста, а в 3-й, наиболее многочисленной, – самый медленный темп роста и остеогенеза. Результатом стало появление в пробах относительно крупных и мелких особей со слабым развитием костей и промежуточных по длине тела личинок на более продвинутых стадиях остеогенеза. Степень развития элементов скелета в зависимости от возраста и длины тела демонстрируют данные табл. 1, 2 и рис. 3. Так, в возрасте 195 сут. длина личинок варьировала в пределах 17.6–29.0 мм (*CV* 14%), они имели от одного до четырёх–пяти члеников в лучах плавников (*CV* 47–53%), от одного до трёх костных элементов в жаберных дугах (*CV* 56%), от нуля до девяти окостеневших жаберных тычинок на 1-й жаберной дужке (*CV* 63%), от отсутствия зачатка до сформированной костной пластинки супраэтноида (*CV* 57%), praеoperculum (*CV* 36%), frontale (*CV* 34%), vomer (*CV* 46%), птеригофоров спинного и анального плавников (*CV* 42%) (табл. 1, рис. 3а, 3в, 3д, 3ж). А в размерном диапазоне 18.0–19.0 мм у большей части особей (предполагаемых представителей 1-й и 3-й групп) отсутствовали лучи в анальном и брюшных плавниках, зачатки сошника, супраэтноида, frontale и тел позвонков, птеригофоры *D* и *A*, в то время как у находящихся на продвинутых стадиях остеогенеза особей 2-й группы имелись все перечисленные элементы, а также более дифференцированные parasphenoideum, dentale, anguloarticulare, praemaxillare, maxillare, operculum, interoperculum и suboperculum, единая пластинка glossohyale с тремя парами зубов и девять пар жаберных лучей, ceratobranchiale в нисходящей ветви жаберной дуги, до 29 тел позвонков, включая послед-



Рис. 1. Локализация в Кроноцком озере нерестилища малоротого гольца *Salvelinus malma complex* (1) в 1 км от истока р. Кроноцкая (2).

ний уростилярный (табл. 2). Широкая изменчивость уровня остеогенеза наблюдается во всех размерных диапазонах (табл. 2, рис. 3б, 3г, 3е, 3з, 3к, 3м). Так, закладка тел позвонков наблюдалась в возрастном интервале 67–210 сут. (рис. 3л) и в размерном интервале *FL* 17.8–27.0 мм (рис. 3м). Зачатки прободённых чешуй боковой линии впервые отмечены у относительно быстрорастущей особи *FL* 40.4 мм в возрасте 364 сут. В возрасте 386 сут. первый зачаток прободённой чешуи обнаружен у личинки *FL* 33.5 мм. У мальков возраста 2+ чешуя покрывала бока тела, но отсутствовала на брюхе и спине.

Высокая смертность личинок отмечена в возрасте 120–210 сут., в период активного остеогене-

за, в частности, из-за аномалий в развитии элементов скелета. Наибольшее число выявленных аномалий приходится на недоразвитие отдельных лучей спинного и анального плавников и/или срастание зачатков лучей хвостового плавника. У части особей отметили нерасхождение зачатков жаберных лучей, подобное выявленному ранее у озёрных гольцов *S. alpinus complex* оз. Даватчан (Забайкалье) (Пичугин, 2009).

Постоянно наблюдали отмеченную ранее (Пичугин, Маркевич, 2015) высокую агрессивность быстро растущих особей по отношению к отстающим в росте и каннибализм — пожирание мягких тканей у погибших.

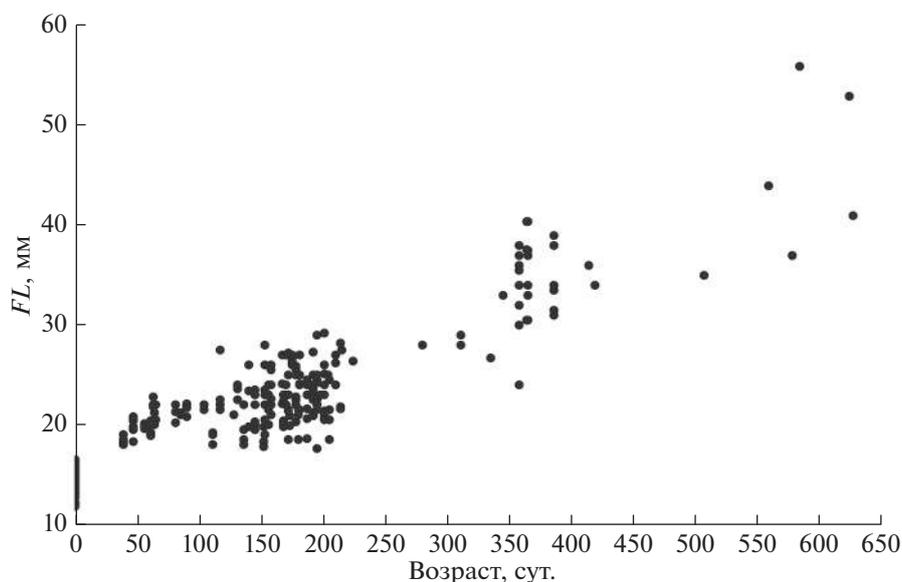


Рис. 2. Рост молоди малоротого гольца *Salvelinus malma* complex в условиях постоянной температуры 6°C.

Профиль головы и развитие этмоидного отдела черепа (рис. 4). При достижении личинками FL 20 мм в остеогенезе головы выявлена гетерохрония: замедленные относительно роста крыши хрящевого черепа и развитие висцерального скелета (зачаток *glossohyale* отсутствует в возрасте >2 мес.) и дна хрящевого черепа с малым приращением вдоль оси парасфеноида, особенно в нижней части этмоидного отдела, и по этой причине в разной степени выраженное закругление и укорочение рыла (рис. 4а, 4в). В результате место закладки супраэтноида смещено вперёд и вниз, головка кости закладывается вертикально, у части особей даже загибается в сторону пасти, накрывая рыло спереди. Предчелюстные кости также смещены вниз, озубленная пластинка этих костей изогнута внутрь пасти (рис. 4б, II), реже направлена вертикально (рис. 4б, III). Нижняя челюсть короткая и не смыкается с верхней даже у особей $FL > 34$ мм (рис. 4б). Сошник закладывается у части особей при FL 20–21 мм, но его дифференцировка замедлена, часто он сохраняется в виде парной закладки или изогнутой сердцевидной пластинки до достижения FL 32–35 мм, рукоятка кости не формируется. Функции сошника по удержанию пищи в пасти оказываются ограничены, так как он прикрыт расположенными в два ряда зубами предчелюстных костей (рис. 4а, I–III). Очевидно, поэтому у большинства просмотренных личинок зубы на сошнике не заложены либо (у наиболее крупных) имеются один–три слабых зачатка. Профиль головы личинок значительно варьирует (рис. 4а). В результате такой согласованной трансформации морфогенеза у мальков (рис. 4в) сохраняется своеобразное короткое закруглённое рыло и

нижнее положение рта. Процесс выравнивания длины челюстей за счёт координированного гетерохронного ускорения роста *dentale* и *anguloarticulare*, в результате которого формируется характерный для взрослых рыб профиль (Есин, Маркевич, 2017), происходит, по-видимому, после достижения мальками FL 70–100 мм.

Окраска. Пигментация предличинок меланином начинается примерно через 1 мес. после вылупления. Зёрна меланина покрывают тело и голову, заходят на спинной плавник, особенно вдоль его первых лучей, и концентрируются в основании лучей хвостового плавника. К возрасту 2 мес. после вылупления на боках тела предличинок формируются 6–7 овальных пятен, а желточный мешок с боков и снизу становится серебристым (рис. 5а) (Пичугин, Маркевич, 2015). С ростом личинок число округлых пятен раг, тёмных, почти чёрных, увеличивается до 8–9 (рис. 5б–5г), такое их число сохраняется до взрослого состояния. К возрасту 330–350 сут. пятна на боках тела светлеют и становятся менее контрастными, они сохраняются и в мальковый период. Особи, выросшие при низкой освещённости, приобрели серебристую окраску (рис. 5д). Однако при пересадке в условия естественной освещённости бледно-пятнистая окраска восстанавливалась в течение 1.5–2.0 мес. Окраска мелких тугорослых (рис. 5е) и крупных мальков (рис. 5ж) различалась по интенсивности пигментации.

Сравнительный анализ развития выращенной в одинаковых условиях молоди малоротого и белого гольцов Кривоного озера. Личинки малоротого гольца сходны с таковыми белого гольца (Пичугин, Маркевич, 2018) по низкому темпу роста и

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

Признак	Возраст, сут. после вылупления (число особей, экз.)									
	61 (3)	131 (3)	170 (4)	195 (8)	358 (10)	386 (6)	570 (3)	625 (2)		
<i>FL</i> , мм	20.0–20.4 (20.1)	22.5–24.0 (23.4)	22.0–27.0 (24.0)	17.6–29.0 (23.3)	24.0–38.0 (32.7)	31.0–39.0 (34.5)	37.0–56.0 (45.7)	41.0–53.0 (47.0)		
<i>P</i>	5–10 (8.3)	7–11 (9.3)	12–14 (13.0)	12–14 (13.1)	12–14 (13.3)	13–15 (13.8)	13–14 (13.3)	13		
<i>D</i>	0–11 (3.7)	15–16 (15.3)	15–17 (16.0)	14–17 (15.0)	13–17 (15.4)	13–16 (14.8)	16–18 (16.7)	16		
<i>A</i>	0–9 (3.0)	9–12 (10.7)	12–14 (13.0)	7–14 (12.0)	10–15 (13.6)	13–14 (13.2)	13	13		
<i>V</i>	0–6 (0.3)	8–9 (8.7)	9	7–9	9	9	9	9		
<i>Dn</i>	0–1	1–2 (1.3)	1–3 (2.5)	1–5 (2.6)	2–4 (3.0)	4–6 (4.8)	5–8 (7.0)	5–8 (6.5)		
<i>Pn</i>	1	1	2)	1–4 (1.9)	2–4 (2.6)	3–4 (3.5)	4–7 (5.7)	5–7		
<i>An</i>	0–1 (0.3)	1	3–4 (3.5)	1–5 (2.9)	3–5 (4.0)	4–6 (5.0)	4–9 (7.0)	5–8		
<i>Vn</i>	0–1 (0.3)	1	2–3 (2.3)	1–4 (2.1)	2–4 (2.8)	3–5 (3.8)	4–9 (6.7)	4–8 (6.0)		
<i>Cn</i>	1	3–4 (3.3)	5–6 (5.3)	3–6 (4.5)	3–7 (5.3)	6–9 (7)	7–12 (10.0)	8–12 (10.0)		
<i>sp.br.</i>	0	3–5 (4.0)	2–5 (3.5)	0–9 (4.8)	7–12 (9.9)	7–11 (9.7)	15–17 (15.7)	14–15 (14.5)		
<i>os.br.</i>	0	1	1	1–3 (1.6)	3	3	3	3		
<i>r.br.</i>	6	9	10	7–12 (9.6)	10–11 (10.3)	11–13 (11.7)	10–11 (10.7)	10–13 (11.5)		
<i>mx</i>	7–9 (8.0)	9–12 (11.0)	11–12 (11.3)	9–16 (12.9)	6–12 (9.6)	7–11 (8.5)	10–15 (13.0)	16		
<i>pmx</i>	4–5 (4.3)	9–10 (9.7)	7–10 (8.8)	6–9 (7.9)	6–9 (6.8)	6–8 (6.3)	7–13 (9.0)	11		
<i>dent</i>	3	4	4–5 (4.5)	4–5 (4.1)	5–6 (5.3)	5–6 (5.3)	6	5–6 (5.5)		
<i>ang</i>	1	1	2–3 (2.3)	2–4 (2.6)	3–4 (3.6)	3–4 (3.5)	4	4		
<i>op</i>	1	1	2	2	3	3	3	3		
<i>pop</i>	0–1 (0.3)	1	1–2 (1.3)	1–2 (1.5)	3	2–3 (2.8)	3	3		
<i>psph</i>	2	3	3–4 (3.3)	2–5 (3.1)	5	4–5 (4.3)	5	5		
<i>v</i>	0	2	1–2 (1.8)	1–3 (1.6)	2–3 (2.9)	2–3 (2.5)	3	3		
<i>seth</i>	0	0–1 (0.7)	1	0–2 (1.3)	1–2 (1.8)	2	2	2		
<i>fr</i>	0	2	1–3 (2.0)	1–3 (1.9)	3–4 (3.5)	3–4 (3.8)	4	4		
<i>gl</i>	0	5–8 (7.0)	6–9 (7.5)	3–9 (7.0)	7–12 (9.1)	7–10 (8.7)	7–10 (8.7)	7–10 (8.5)		
<i>vert.gd</i>	0	2–3 (2.3)	2–3 (2.8)	2–3 (2.5)	3–4 (3.7)	3–4 (3.7)	4	4		
<i>pred</i>	0	0	0	0	0–14 (7.3)	9–15 (10.8)	15–18 (16.7)	16		
<i>Dpt</i>	0	12–13 (12.7)	9–12 (11.3)	0–14 (10.5)	11–13 (12.6)	11–13 (12.0)	13–14 (13.3)	13		
<i>Apt</i>	0	7–9 (8.0)	7–10 (9.0)	0–11 (8.6)	9–11 (10.5)	9–11 (10.0)	10–12 (11.0)	10		

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

Таблица 2. Оценки транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей разной длины (*FL*) малоротого гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) в экспериментальных условиях (6°C)

Признак	<i>FL</i> , мм (число особей, экз.)										
	18.0–19.0 (5)	19.1–20.0 (16)	20.1–21.0 (12)	21.1–22.0 (16)	22.1–23.0 (11)	23.1–24.0 (15)	24.1–25.0 (7)	25.1–26.0 (3)	33.0–34.1 (5)	35.0–36.1 (4)	
<i>P</i>	10–13 (11.6)	0–13 (9.2)	6–13 (11.1)	9–14 (12.6)	11–14 (13.1)	7–14 (11.8)	13–14 (13.3)	12–14 (13.3)	13–14 (13.4)	13–14 (13.8)	
<i>D</i>	13–15 (14.2)	0–16 (8.7)	9–15 (13.3)	10–16 (14.3)	14–17 (15.4)	12–17 (15.1)	15–17 (16.0)	15–16 (15.3)	15–16 (15.8)	15–17 (15.8)	
<i>A</i>	0–12 (9.0)	0–12 (6.1)	9–12 (10.6)	9–13 (11.9)	11–13 (12.3)	8–14 (11.9)	12–13 (12.4)	12–14 (13.0)	13–15 (13.8)	14–15 (14.5)	
<i>V</i>	0–8 (5.8)	0–9 (4.6)	5–8 (7.3)	7–10 (8.6)	8–9 (8.7)	5–9 (8.5)	9	9	9	9	
<i>Dn</i>	1–3 (2.2)	0–2 (1.1)	1–3 (1.8)	1–3 (2.4)	1–3 (2.5)	1–4 (2.3)	1–3 (2.6)	1–4 (2.7)	2–6 (4.0)	3	
<i>Pn</i>	1	0–2 (1.0)	1	1–2 (1.3)	1–2 (1.5)	1–2 (1.6)	1–2 (1.9)	1–2 (1.7)	1–4 (2.6)	2–4 (3.0)	
<i>An</i>	0–2 (1.6)	0–3 (1.1)	1–2 (1.8)	1–3 (2.3)	1–4 (2.6)	1–4 (2.7)	3–4 (3.3)	1–4 (2.7)	3–5 (4.4)	3–5 (4.0)	
<i>Vn</i>	0–1 (0.8)	0–2 (0.8)	1–2 (1.3)	1–2 (1.7)	1–3 (1.7)	1–3 (1.7)	1–3 (2.4)	1–3 (2.0)	2–4 (3.4)	2–4 (3.0)	
<i>Cn</i>	2–4 (3.2)	1–4 (2.5)	1–4 (3.2)	2–5 (4.0)	3–5 (4.3)	2–5 (4.2)	5	3–5 (4.3)	4–7 (5.8)	4–7 (5.5)	
<i>sp.br.</i>	0	0–3 (0.4)	0–2 (0.3)	0–4 (2.0)	0–7 (3.7)	0–8 (4.5)	3–7 (5.3)	4–6 (5.0)	9–13 (11.0)	8–11 (10.0)	
<i>os.br.</i>	0–1 (0.6)	0–1 (0.6)	0–1 (0.8)	0–1 (0.9)	1–3 (1.2)	0–3 (1.4)	1–2 (1.3)	1–2 (1.7)	3	2–3 (2.8)	
<i>r.br.</i>	5–9 (7.2)	0–11 (6.4)	6–10 (8.1)	4–11 (9.3)	8–10 (9.5)	9–11 (9.9)	10–11 (10.4)	10	10–12 (11.2)	10–11 (10.3)	
<i>mx</i>	6–11 (8.6)	5–15 (9.4)	7–13 (10.2)	7–13 (10.9)	6–15 (11.8)	9–14 (11.3)	8–15 (12.1)	10–15 (12.0)	6–11 (8.8)	7–11 (9.0)	
<i>pmx</i>	4–7 (6.0)	2–8 (5.3)	5–10 (7.3)	5–12 (7.6)	7–10 (8.0)	6–10 (7.5)	6–9 (7.6)	5–9 (7.3)	6–9 (6.6)	5–8 (6.8)	
<i>dent</i>	3–4 (3.4)	3–4 (3.4)	3–4 (3.8)	3–5 (4.2)	4–5 (4.4)	3–5 (4.4)	4–5 (4.4)	5	5–6 (5.4)	5–6 (5.5)	
<i>ang</i>	1–2 (1.4)	1–2 (1.5)	1–2 (1.6)	1–3 (2.0)	1–3 (1.9)	1–4 (2.1)	2–3 (2.7)	2–3 (2.7)	3–4 (3.6)	3–4 (3.8)	
<i>pop</i>	1	0–1 (0.6)	1–2 (1.1)	0–2 (1.4)	1–2 (1.5)	0–3 (1.7)	2	2	3	2–3 (2.8)	
<i>psph</i>	1–3 (2.0)	2–3 (2.4)	1–3 (2.3)	1–3 (2.9)	3	2–5 (3.4)	3–4 (3.1)	3–4 (3.7)	4–5 (4.8)	5	
<i>v</i>	0–1 (0.4)	0–2 (0.4)	0–1 (0.6)	0–2 (1.3)	0–2 (1.5)	1–3 (1.8)	2–3 (2.1)	2	2–3 (2.6)	3	
<i>th.v</i>	0	0	0	0–1 (0.1)	0–2 (0.4)	0–1 (0.3)	0–2 (0.3)	0–2 (0.7)	0–2 (0.8)–	0–1 (0.3)	
<i>seth</i>	0	0–1 (0.1)	0–1 (0.3)	0–1 (0.8)	1–2 (1.1)	0–2 (0.9)	1–2 (1.4)	1–2 (1.7)	2	2	
<i>fr</i>	0–1 (0.6)	0–2 (0.8)	0–2 (1.0)	0–3 (1.6)	1–3 (2.2)	1–3 (2.1)	2–3 (2.3)	3	4	3–4 (3.8)	
<i>gl</i>	3–8 (6.0)	0–7 (3.6)	0–8 (5.8)	1–9 (6.6)	7–11 (7.9)	5–15 (8.5)	5–10 (7.7)	8–11 (9.3)	8–9 (8.8)	8–9 (8.8)	
<i>vert.gd</i>	0–2 (1.2)	0–2 (1.0)	0–2 (1.5)	0–3 (1.9)	2–3 (2.5)	2–3 (2.4)	3	3	4	4	
<i>pred</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	9–14 (10.8)	9–14 (11.5)	
<i>Dpt</i>	0–10 (5.4)	0–12 (3.9)	0–12 (7.7)	0–12 (10.4)	9–13 (11.9)	0–13 (11.0)	12–14 (12.4)	9–12 (11.0)	12–13 (12.6)	12–13 (12.8)	
<i>Apt</i>	0–6 (2.8)	0–7 (2.8)	0–9 (4.2)	0–10 (7.9)	0–11 (8.7)	0–11 (8.9)	10	7–10 (9.0)	10–11 (10.6)	10–11 (10.8)	

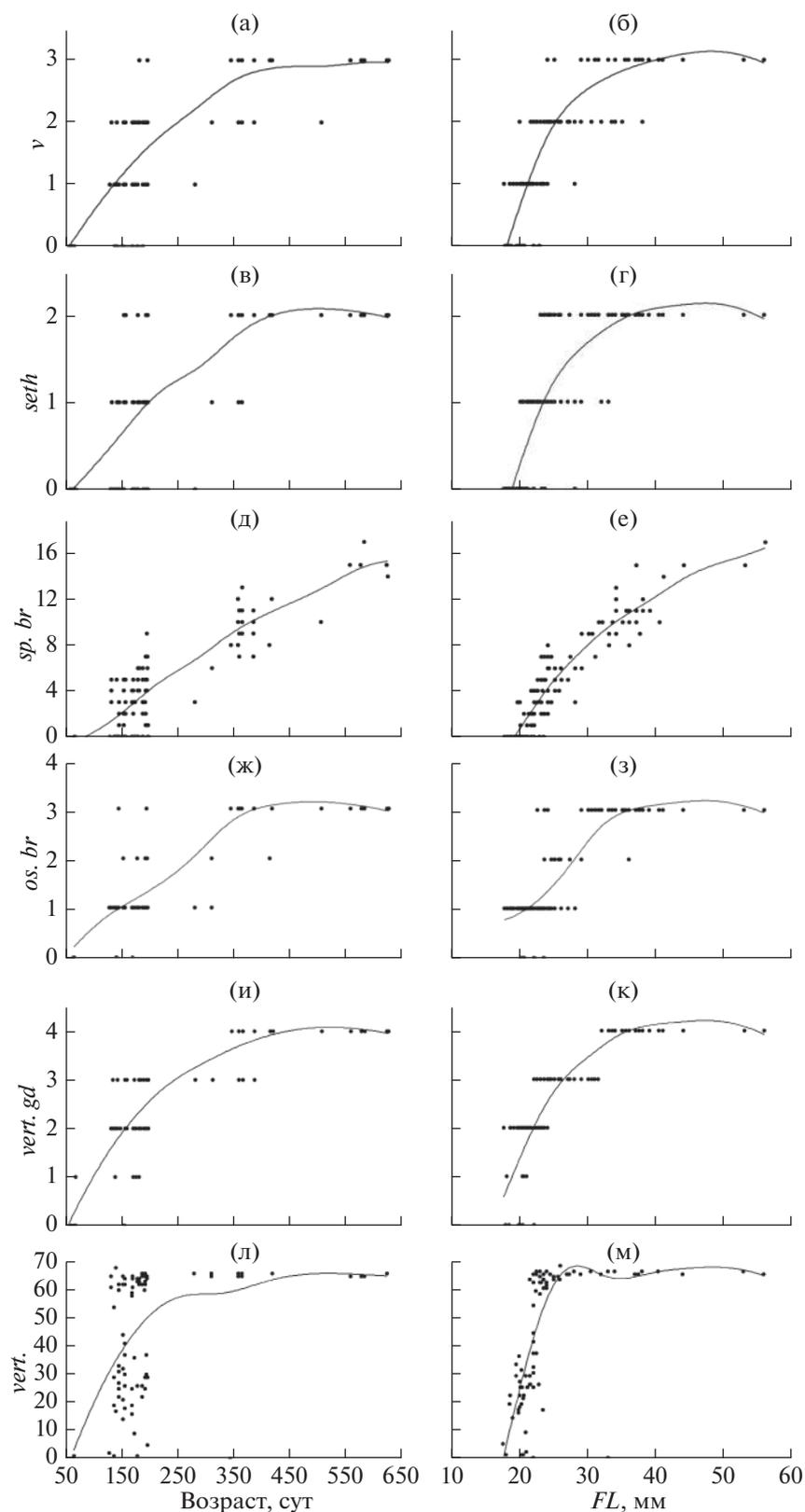


Рис. 3. Закладка и развитие элементов скелета у малоротого гольца *Salvelinus malma* complex в зависимости от возраста и длины (*FL*): а, б – vomer (*v*); в, г – supraethmoideum (*seth*); д, е – число окостеневших жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге слева (*sp.br.*); ж, з – число окостенений в 1-й жаберной дуге (*os.br.*); и, к – степень дифференцировки осевого скелета (*vert.gd*); л, м – число заложившихся тел позвонков (*vert.*).

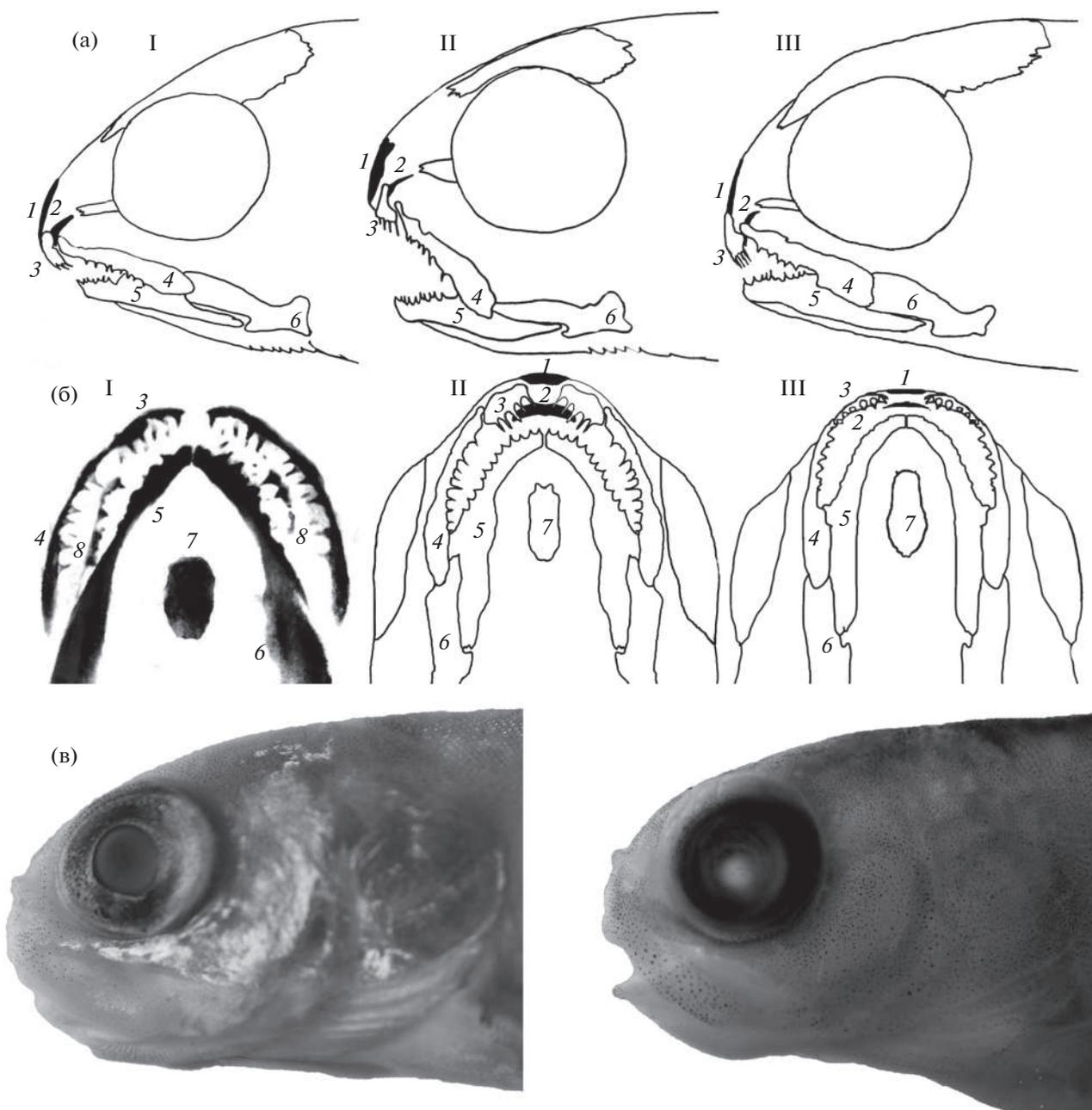


Рис. 4. Профили головы личинок и мальков и расположение зачатков костей черепа личинок малоротого гольца *Salvelinus malma* complex: а – варианты (I–III) профиля головы у личинок FL 34 мм; б – то же, вентродорсальная проекция (I – FL 20 мм, возраст 140 сут.; II–III – FL 34 мм, 386 сут.); в – профили головы мальков. 1 – супраэтноид, 2 – vomer, 3 – praemaxillare, 4 – maxillare, 5 – dentale, 6 – anguloarticulare, 7 – glossohyale, 8 – palatinum.

поздней кальцификации костей скелета, относительно ранней закладке супраэтноида и тел позвонков. Малоротые гольца отличаются от белых меньшими диаметром икры (4.1–5.3 (4.80) против 5.3–6.0 (5.64) мм) и длиной свободных эмбрионов (11.8–16.5 (14.7) против 18.2–20.3 (19.57) мм), окраской личинок (5–7 против 10–13 овальных чёрных пятен на боках тела и хвостовом стебле), поздним появлением воздуха в плавательном пузыре и поздней закладкой glossohyale, frontale, praе-

operculum и жаберных тычинок, но ранней закладкой чешуи, которые формируются при меньшей длине (табл. 4). В черепе белого гольца не выявлены задержки развития нижней челюсти и укороченные рыла, описанные у малоротого гольца.

ОБСУЖДЕНИЕ

Малоротый голец Кроноцкого озера – карликовая форма северной мальмы с редкой для дан-

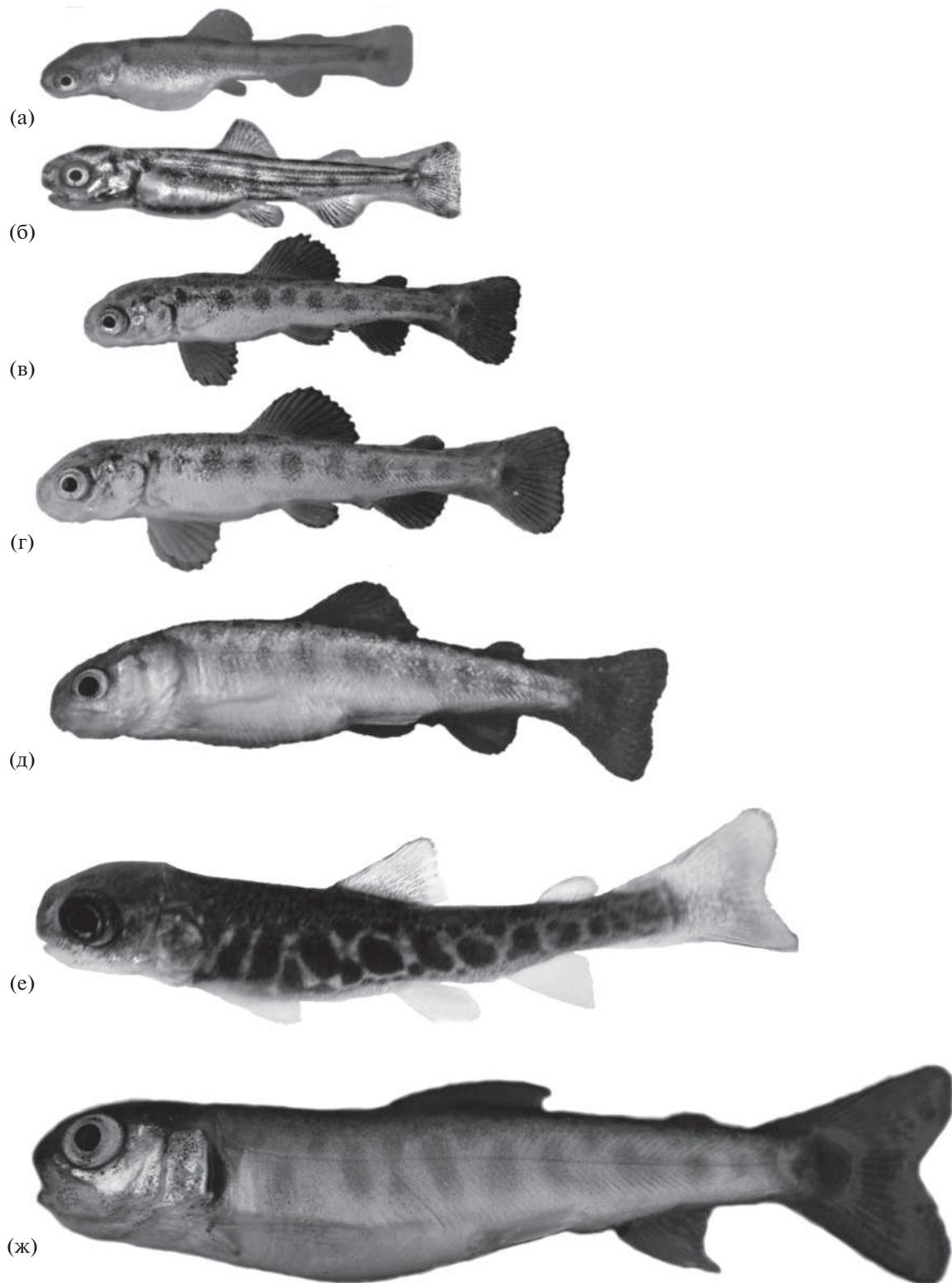


Рис. 5. Окраска личинок и мальков малоротого гольца *Salvelinus malma* complex, выращенных в экспериментальных условиях: а – возраст 59 сут., *FL* 20.6 мм; б – 90 сут., *FL* 22.0 мм; в, г – 165 сут. (в – *FL* 25.4 мм, мелкая личинка; г – *FL* 30.8 мм, крупная личинка); д – 365 сут., *FL* 37.5 мм, низкая освещённость; е, ж – 2+ (е – *FL* 67 мм, тугорослый малёк; ж – *FL* 78 мм, крупный малёк).

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

Стадия	Малоротый голец, (мои данные)		Белый голец (Пичугин, Маркевич, 2018)	
	Возраст, сут.	<i>FL</i> , мм	Возраст, сут.	<i>FL</i> , мм
Вылупление	0	11.8–16.5	0	18.2–20.3
Появление воздуха в плавательном пузыре	90–105*	20.0–21.0*	62–64*	25.0–26.0*
	120–155	19.0–21.0	80–90	24.0–25.0
Начало этапа смешанного питания	62–65	20.2–22.3	62–64*	25.0–26.0*
			80–90	24.0–25.0
Закладка:				
– первых жаберных тычинок	131–145	20.0–22.0	121	24.5–25.0
– всех тел позвонков	140–153*	23.5–26.0*	206*	29.5*
	187–192	23.0–24.0	360	28.0–31.0
– сошника	128–131	21.0–24.0	121	24.5–25.0
– супраэктомоиды	131*	20.3–26.0*	206*	29.5*
	140–145			
– чешуи	364*	40.4*	490*	46.0–47.0*
	386	33.5		

Примечание. *Самые быстрорастущие особи.

ного вида при наличии разнообразных потенциальных речных и ручьевых нерестилищ специализацией к озёрному глубоководному нересту (Пичугин, 2012). Отличие данного озёрного нерестилища от типичных для северной мальмы в иной температурной динамике с относительно высокой и стабильной температурой в период протекания эмбриогенеза (Пичугин, 2015). По-видимому, именно высокая температура привела к смещению сроков нереста малоротого гольца с сентября, как у всех форм кроноцких гольцов с речным нерестом (Есин, Маркевич, 2017), на ноябрь. К особенностям эмбрионального развития данной формы можно отнести высокую вариабельность скорости органогенеза и, как следствие, растянутые почти на 2 мес. сроки вылупления. В процессе специализации малоротого гольца к озёрному развитию происходило уменьшение диаметра икринок и утолщение и упрочнение оболочки яиц. Последнее привело к усложнению вылупления и повышенной смертности эмбрионов. По-видимому, такие преобразования обусловлены переходом от закрытых речных кладок икры к открытым озёрным и защите от выедания бокоплавами *Gammarus lacustris* (Gammaridae). Можно предположить, что более прочные оболочки икринок устойчивее к внешним повреждениям, а выход эмбрионов обеспечивается более интенсивной работой желёз вылупления. Растянутый срок перехода на этап смешанного питания обусловлен разной степенью морфологической сформированности свободных эмбрионов при вылуплении. Вылупившиеся позже

эмбрионы более сформированы и быстрее переходят к этапу смешанного питания. Изменчивость морфологического состояния свободных эмбрионов, разная скорость остеогенеза и частные гетерохронии закладок и дифференцировок отдельных костей, отражаемые высокими значениями коэффициента вариации, демонстрируют продолжающийся поиск “своей” траектории развития. Высокие значения *CV* были выявлены при описании степени дифференцировки отдельных костей скелета диких личинок проходной формы северной мальмы, выросших при разных температурных режимах, обусловленных растянутым на 4 мес. (конец августа–начало января) нерестовым сезоном, и объяснялись регулируемыми гетерохрониями по Матвееву (1968) (Пичугин, 2015). Однако личинки малоротого гольца на нативном нерестилище развиваются в очень стабильном температурном режиме, исключая подобные регулируемые гетерохронии.

К морфологическим особенностям малоротого гольца относится укорочение передней части головы, которое, судя по результатам данного анализа, происходит в два этапа. Вначале согласованно замедляются рост и развитие висцерального скелета и элементов дна черепа, а закладки супраэктомоиды и предчелюстных костей смещаются вниз. Позднее, в мальковый период, происходит небольшое ускорение роста нижней челюсти и выравнивание длины челюстей. Сходным образом, по-видимому, проходит личиночное развитие симпатрических с малоротым гольцом трёх

форм носатых гольцов, однако без последующего у N2 и N3 выравнивания длины челюстей. Форма головы взрослых носатых гольцов в вентродорсальной проекции (Есин, Маркевич, 2017. Рис. 22) весьма сходна с вариантами формы головы личинок малоротых гольцов (рис. 4б, II–III). Очевидно, микроэволюционные преобразования морфогенеза малоротого и носатых гольцов происходили по сходной параллельной траектории. Эмбрионально-личиночный период развития малоротого гольца по поздней кальцификации элементов скелета весьма сходен с таковым белого гольца Кроноцкого озера (Пичугин, Маркевич, 2018), которая, по предположению авторов, стала следствием крайне низкой температуры на нерестилище в р. Узон и часто встречается у форм гольцов *Salvelinus* при сходных условиях (Balon, 1980). Весьма вероятно, что малоротый голец образован из группировки наиболее тугорослых белых гольцов, которые не смогли накопить энергетических запасов для анадромной миграции в быстрые воды горных притоков и перешли к озёрному нересту, а смещение нерестилища малоротых гольцов на глубину предотвратило тотальное выедание икры многочисленной молодью гольцов, скатывающихся на литораль из притоков озера. Примечательно, что значительно более тёплый температурный режим озёрного нерестилища не привёл к ускорению роста и остеогенеза, т.е. тугорослость приобрела наследственную природу. Высокая изменчивость морфотипа личинок малоротого гольца, прежде всего по форме головы, отражает поиск новой адаптивной нормы (Медников, 1987), а позднее появление воздуха в плавательном пузыре, по-видимому, объясняется необходимостью предварительной закладки осевого скелета для подъёма к поверхности для заглатывания воздуха. Не исключено, что проявление такой широкой изменчивости профиля головы молодёжи малоротых гольцов объясняется отличными от нативных условиями выращивания в эксперименте. Однако высокая изменчивость формы головы отмечена и у взрослых диких особей (Маркевич и др., 2017б). Можно предположить, что в условиях Кроноцкого озера с высокой конкуренцией специализирующихся форм северной мальмы за пищевые ресурсы особи, имеющие отличный от оптимального взрослого морфотип, хуже приспособлены и элиминируются.

Исследователи, впервые описавшие малоротого гольца, констатировали, что первичная дивергенция озёрных и озёрно-речных форм Кроноцкого озера произошла по ресурсным осям пелагиаль-бенталь с дальнейшим разделением озёрных форм (большеротого и малоротого гольцов) в тех же ресурсных осях пелагиаль-бенталь (гиполимнион-профундаль) (Есин, Маркевич, 2017). Однако, признавая универсальность симпатрической дивергенции у гольцов *Salvelinus* именно по питанию (Adams

et al., 2003), эта констатация не объясняет механизм трансформации онтогенеза северной мальмы в эту форму. По моему мнению, наличие наследственно закреплённых элементов холодноводного развития и поздняя закладка чешуи у малоротого гольца убедительно свидетельствуют в пользу происхождения его не от генерализованной северной мальмы, а от её специализированной производной формы – белого гольца Кроноцкого озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Г.Н. Маркевичу, Е.В. Есину (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) и Л.А. Анисимовой (ВНИРО) за сбор и доставку в МГУ живой икры малоротого гольца, предоставление данных температуры на нерестилище и сведений о нересте; Т.И. Шпиленку и Д.М. Паничевой (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) – за техническую поддержку при организации работ на территории Кроноцкого заповедника; А.Н. Строганову (МГУ) – за предоставленное холодильное оборудование; С.С. Алексею (ИБР РАН) – за обсуждение рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.
- Вуколов Э.А. 2004. Основы статистического анализа. М.: Форум, 464 с.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части северной Пацифики: происхождение, эволюция, современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.
- Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А. и др., 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкое // Матер. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 325–330.
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. 2017а. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 5. С. 521–533. <https://doi.org/10.7868/S0042875217050125>
- Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др. 2017б. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 188–194.

- Матвеев Б.С. 1968. Сравнительный метод исследования и его значение в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука. С. 22–37.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 1. С. 15–26.
- Павлов С.Д., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 645–670.
- Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета в эмбрионально-личиночный период у карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из оз. Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 49. № 6. С. 763–780.
- Пичугин М.Ю. 2012. Особенности развития скелета у личинок *Salvelinus malma* complex с речных и озёрного нерестилищ озера Кроноцкое (восточная Камчатка) // Матер. XIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 272–275.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н. 2015. Исследование ранних стадий онтогенеза симпатрических форм гольцов *Salvelinus* Кроноцкого озера, выращенных в эксперименте // Матер. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.
- Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н. 2018. Особенности раннего онтогенеза белого гольца *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 589–598.
- Салтыкова Е.А. 2016. Морфологическое разнообразие и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* озера Кроноцкое (Восточная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С. 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus*) из озера Кроноцкое на основе анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 489–499.
- Adams C.E., Woltering C., Alexander G. 2003. Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Biol. J. Lin. Soc. V. 78. № 1. P. 43–49.
- Balon E.K. 1980. Comparative ontogeny of charrs // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 703–720.
- Pichugin M.Yu., Markevich G.N. 2015. Some features of morphology diversification of Dolly Varden morphs from Lake Kronotskoe in early development // Book Abstr. 8-th Int. Charr symp. P. 113.

УДК 597.553.591.473.31

ДЕТАЛИ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ АППАРАТА ГЛОТОЧНЫХ ЧЕЛЮСТЕЙ РУБИНОВО-ПЕПЕЛЬНОЙ РЫБЫ-ПОПУГАЯ *SCARUS RUBROVIOLACEUS* (SCARIDAE)

© 2019 г. Е. С. Громова¹, В. В. Махотин¹, *

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: vmakhotin@mail.ru

Поступила в редакцию 12.11.2018 г.

После доработки 13.12.2018 г.

Принята к публикации 18.12.2018 г.

В работе рассмотрены детали строения некоторых мускулов, связок, апоневротических конструкций и остеологических признаков аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*. В процессе препарирования обнаружены свидетельства присутствия у данного вида нёбного органа, конвергентно сходного с таковым у донных карповых (Cyprinidae) и чукчановых (Catostomidae) рыб. Обсуждается опосредованное влияние сокращения *m. geniohyoideus* и *m. sternohyoideus* на работу глоточных челюстей. На основании результатов анатомирования и анализа литературы корректируется интерпретация полученных ранее морфофункциональных данных, характеризующих аппарат глоточных челюстей попугаевых (Scaridae), на примере *S. rubroviolaceus*.

Ключевые слова: рубиново-пепельная рыба-попугай *Scarus rubroviolaceus*, аппарат глоточных челюстей, функциональная морфология, нёбный орган, перетирание пищи, способы питания.

DOI: 10.1134/S0042875219060031

Растительоядные рыбы играют значительную роль в поддержании благоприятного баланса структуры тропических коралловых рифов — одной из самых разнообразных и продуктивных морских экосистем. Среди данной группы Teleostei особенно важны рыбы-попугаи (Scaridae), питание и жизнедеятельность которых способствует доминированию на рифе живых кораллов над бентосными водорослями (Lokrantz et al., 2008; Dromard et al., 2013). Строение и функционирование висцерального аппарата рыб-попугаев взаимосвязано со значительным содержанием в потребляемой ими пище карбоната кальция, который они приобретают, используя разные способы изъятия кормового материала. Виды попугаевых пасутся, соскребая маты эпилитических водорослей с твёрдого субстрата; ошпиывают слоевища таких макроскопических водорослей, как бурые (Phaeophyceae) и известковые красные кораллиновые (Corallinales), а также побеги покрытосеменных морских трав; поедают живые коралловые полипы. Представители Scaridae включаются в процесс наружной биоэрозии своего местообитания, осуществляя продукцию, переработку и транспорт осадочной породы (известняк) рифа (Randall, 1965; Brock, 1979; Bellwood, 1996; Bonaldo, Bellwood, 2008; Francini-Filho et al., 2008; Alwany et al., 2009; Green, Bell-

wood, 2009; Bonaldo et al., 2011, 2014; Cernohorsky et al., 2015). Захват пищи попугаевые выполняют при помощи мощно развитых передних челюстей, включающих praemaxillare сверху и dentale снизу; последние с возрастом рыбы неподвижно скрепляются при помощи шва. У представителей рода *Scarus* зубы на передних челюстях сливаются между собой и с несущими их костями, образуя монолитные зубные пластинки, покрытые слоем цемента (Bellwood, 1994). Механическая твёрдость эмали зубов попугаевых превышает таковую у многих рыб, чьи зубы подвергаются во время кормодобывания высоким нагрузкам, например большой белой акулы *Carcharodon carcharias* и пираньи *Serrasalmus manuela* (Chen et al., 2012). Благодаря такому строению аппарата питания представители Scaridae способны совершать силовые укусы, удаляющие вместе со съедобным материалом кусочки рифового субстрата, на котором он располагался. Необходимость комплексной обработки корма в ротовой полости рыбы способствовала изменению конструкции и функционирования элементов жаберных дуг попугаевых. Это привело к формированию специализированного механизма глоточных челюстей (pharyngeal jaw apparatus, PJA) (Vandewalle et al., 1992, 2000), обладание которым данная группа окунеобразных (Perciformes) разделяет наряду с остальными пред-

ставителями губановидных (Labroidei) (Liem, Greenwood, 1981; Liem, 1986; Liem, Sanderson, 1986; Нельсон, 2009).

Скелет РЖА рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* и у других видов Scaridae представлен консолидированными укрупнёнными верхней и нижней глоточными челюстями (Monod, 1951; Nelson, 1967; Yamaoka, 1980; Liem, Greenwood, 1981; Price et al., 2010; Mikami, 2013). Верхняя глоточная челюсть (upper pharyngeal jaw, UPJ) составлена из левого и правого pharyngo-branchialia 3, вентральные зубные ряды которых плотно вставляются один в другой во избежание возможных сдвигов левой половинки UPJ относительно правой (Clements, Bellwood, 1988). Озубленная нижняя глоточная челюсть (lower pharyngeal jaw, LPJ) образована единым элементом, сформированным из сросшихся ceratobranchialia 5 обеих сторон головы. UPJ образует плоский сустав с вентральной поверхностью нейрокраниума, а LPJ – сустав с cleithrum (Bellwood, 1986). Мускулы, обеспечивающие специфическую работу глоточных челюстей, претерпели значительные модификации относительно исходного варианта их строения у менее специализированных окунеобразных (Elshoud-Oldenhave, 1979; Lauder, 1983a, 1983b), которые включают: 1) изменение их количества, 2) гипертрофию некоторых из них, 3) смещение мест крепления как на нейрокраниуме, так и на жаберных дугах; 4) увеличение перистости. Существует небольшое число работ, характеризующих морфологию РЖА попугаевых, и рубиново-пепельной рыбы-попугая в частности (Clements, Bellwood, 1988), однако лишь в немногих из них сделаны попытки описать функционирование РЖА в целом, поскольку их авторы, на наш взгляд, упускали, неточно описывали или неверно истолковывали существенные детали его строения (Board, 1956; Gobalet, 1989). Кроме того, в литературе можно обнаружить записи электромиографии сокращения мускулов, управляющих лишь движениями суспензориума (Liem, 1978; Дзержинский, 2005) попугаевых, но не их РЖА (Alfaro, Westneat, 1999; Alfaro et al., 2001).

Цель работы – провести детальный анализ строения мускулов, соединительнотканых структур и связок РЖА, а также переднего отдела пищевода рубиново-пепельной рыбы-попугая. Уточнено устройство и места крепления мускулов sternohyoideus и geniohyoideus, сокращение которых оказывает влияние на работу РЖА. Предложены ранее не описанные варианты взаимодействия различных образований, входящих в состав РЖА, таких как нёбный орган (по: Doosey, Bart, 2011), и компоненты сфинктера пищевода – глоточный клапан (valvula pharyngealis) и глоточные мешки (saccus pharyngealis) (по: Board, 1956).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали строение мускульных, костных и соединительнотканых элементов, входящих в состав и окружающих РЖА рубиново-пепельной рыбы-попугая. Изготовили три спиртовых и два сухих препарата голов по традиционной методике (Ромейс, 1953). Для определения видовой принадлежности особей использовали работы по систематике представителей попугаевых (Schultz, 1958, 1969; Liao et al., 2004). В исследовании использованы как самки, так и самцы, имеющие рубиново-пепельный окрас туловища и находящиеся на начальной стадии онтогенеза (Bruggemann et al., 1996; Howard et al., 2013; Pereira et al., 2016). Препараты исследовали при помощи стереомикроскопа МБС-1. Рисунки создавали на основе цифровых цветных фотографий анатомированных голов рыб при помощи камеры Panasonic DMC-FZ8. Фотографии обрабатывали в программе Adobe Photoshop CS2, формируя по ним точные контурные изображения препаратов, которые затем корректировали, сравнивая с исходным объектом.

Для описания скелетных элементов жаберных дуг, гиоида, нижней челюсти и плечевого пояса взяты термины, которые используются в литературе при описании остеологии губановидных (Delsman, 1925; Rognes, 1973; Goedel, 1974; Barel et al., 1976; Tedman, 1980; Gobalet, 1989; Bellwood, 1994; Carr et al., 2006; Mikami, 2013), а также миологии (Anker, 1978; Yamaoka, 1978; Liem, Greenwood, 1981; Stiassny, 1981, 1982; Kaufman, Liem, 1982; Liem, 1975, 1986; Bellwood, 1986; Liem, Sanderson, 1986; Drucker, Jensen, 1991), соединительнотканых образований и мягких структур разного происхождения, располагающихся при входе в пищевод (Board, 1956; Stiassny, Jensen, 1987; Gobalet, 1989; Kobelkowsky, 2013) у рыб данной группы. В работе также употребляются обозначения из исследований ветвления головных нервов разных представителей Teleostei (Cole, 1898; Herick, 1899; Handrick, 1901; Gierse, 1904; Nicol, 1952; Mithel, 1964; Maheshwari, 1965; Saxena, 1969; Springer, Freihofer, 1976; Harrison, 1981; Nilsson, 1984; Graaf, 1990; Nakae, Sasaki, 2006, 2007, 2008). Кроме того, вводятся некоторые термины для указания деталей структур мышечной и соединительнотканной систем висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая.

В тексте использованы следующие сокращения: m. – мускул (musculus), lig. – связка (ligamentum), t. – сухожилие (tendo), pr. – отросток (processus), cr. – гребень (crista), tub. – бугристость кости (tuberositas), n. – нерв (nervus), r. – ветвь нерва (ramus).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности строения epibranchiale 4, UPJ и LPJ (рис. 1, 2)

Epibranchiale 4 (рис. 1а–1в, 2а, 2б) имеет сустав с UPJ, а также при помощи lig. episceratobranchiale 4 (см. ниже) скрепляется с sceratobranchiale 4. Epibranchiale 4 включает в себя сочленовную часть и латеральное крыло, соединённые изогнутой вперёд костной шейкой (collum). Сочленовная часть кости овальной формы, медиально формирует плоский сустав с UPJ; суставная поверхность, имеющаяся для этого на epibranchiale 4, слегка вогнутая. Срединная область сочленовной части epibranchiale 4 формирует ориентированный вверх треугольный pr. pars articularis с острой вершиной. Дорсальная доля шейки несёт мощный сг. collum epibranchiale 4, тянущийся от pr. pars articularis и оканчивающийся в месте перехода шейки в латеральное крыло. Этот гребень служит границей раздела между передней и задней поверхностями шейки. Передняя поверхность вогнута и формирует направленный вперёд pr. anterior. Латеральное крыло имеет форму веера и уплощено дорсовентрально. Оно слегка выпукло вверх, вогнуто снизу и ориентировано вбок. Край крыла по периметру увеличен и формирует заметный широкий костный ободок. Кость, образующая крыло, перфорирована, а по её вентральной поверхности следуют несколько гребней, которые ориентированы медиолатерально.

Широкая в дорсовентральном направлении, уплощённая с боков пластинка каждой из UPJ (рис. 1а–1в, 2б, 2в) включает в себя основную часть и ориентированный вперёд альвеолярный отросток (pr. alveolaris), внутри которого формируются зубы. По мере своего развития они смещаются назад. Булавовидный альвеолярный отросток имеет расширенный рострально передний конец, латеральная часть которого образует мощный вертикально ориентированный костный сг. alveolaris. Наружная и внутренняя стороны сг. alveolaris покрыты гребешками более маленького размера. Сг. alveolaris возвышается относительно альвеолярного отростка. Мягкая костная ткань вентральной и передней поверхностей альвеолярного отростка, а также медиальной стороны сг. alveolaris перфорирована и не служит для крепления мускулов. На границе описываемой мягкой ткани и основания более твёрдого сг. alveolaris на наружной поверхности UPJ формируется заметная tub. alveolaris. Узкий глубокий желобок отделяет заднюю часть сг. alveolaris и начальную долю сочленовной поверхности UPJ для нейрокраниума. Срединные области гладкой медиальной стороны альвеолярных отростков каждой стороны головы рыбы формируют между собой плотный контакт. Имеющаяся в месте перехода альвеолярного отростка в основную часть UPJ овальная суставная площадка для причленения epibranchiale 4 слегка

выпуклая и превышает по площади располагающуюся напротив неё сочленовную поверхность на epibranchiale 4. На уровне передней границы этого сустава на вентральной стороне UPJ расположены наиболее ростральные зубы.

Дорсальная часть основной доли UPJ несёт сочленовную поверхность для формирования плоского сустава с вентральной областью нейрокраниума. Порция передней половины этой сочленовной поверхности располагается на медиальной стороне UPJ и, следовательно, ориентирована в сагиттальной плоскости, контактируя с сг. ventralis parasphenoideum. Таким образом, UPJ обеих сторон головы образуют для сг. ventralis своеобразные “ножны”. Другая, латеральная, порция передней половины, а также вся задняя половина описываемой сочленовной поверхности UPJ находятся в поперечной плоскости, формируя “салазки”, за счёт которых пара UPJ способна осуществлять переднезадние смещения. Ширина поперечно ориентированной сочленовной поверхности увеличивается в направлении назад.

Узкий задний край основной части UPJ в области крепления m. retractor dorsalis покрыт небольшими костными рёбрами. От каудального края суставной площадки для причленения epibranchiale 4 назад по поверхности UPJ тянется невысокий сг. pars principalis UPJ. Сверху и снизу относительно этого гребня и задней половины суставной площадки поверхность основной части UPJ вогнута.

Тело LPJ (рис. 1г, 2) состоит из уплощённой дорсовентрально передней доли и утолщённой задней альвеолярной доли, каудальная поверхность которой перфорирована. Между передней и задней долями не имеется заметного перехода. Дорсальная сторона LPJ озублена: первыми стачиваются передние, т.е. наиболее отдалённые от герминативной зоны, зубы. Тело LPJ с каждой своей стороны формирует мощный pr. lateralis, дорсальная поверхность которого сильно вогнута и покрыта продольными костными рёбрышками. Боковая часть pr. lateralis в свою очередь образует два отростка: один – pr. muscularis для крепления некоторых глоточных мускулов, а другой – pr. cleithralis, несущий слабо выпуклую фасетку для формирования плоского сустава с передней областью cleithrum. Наружная поверхность треугольного по форме pr. muscularis покрыта хорошо заметными костными рёбрами.

Вентральная сторона тела LPJ непосредственно впереди pr. lateralis вогнута; немного ростральнее тело формирует широкий, уплощённый в сагиттальной плоскости киль, ориентированный переднеventрально. Основание кия прободено округлым небольшим отверстием. Поверхность кия покрыта костными рёбрышками, направление которых совпадает с направлением продоль-

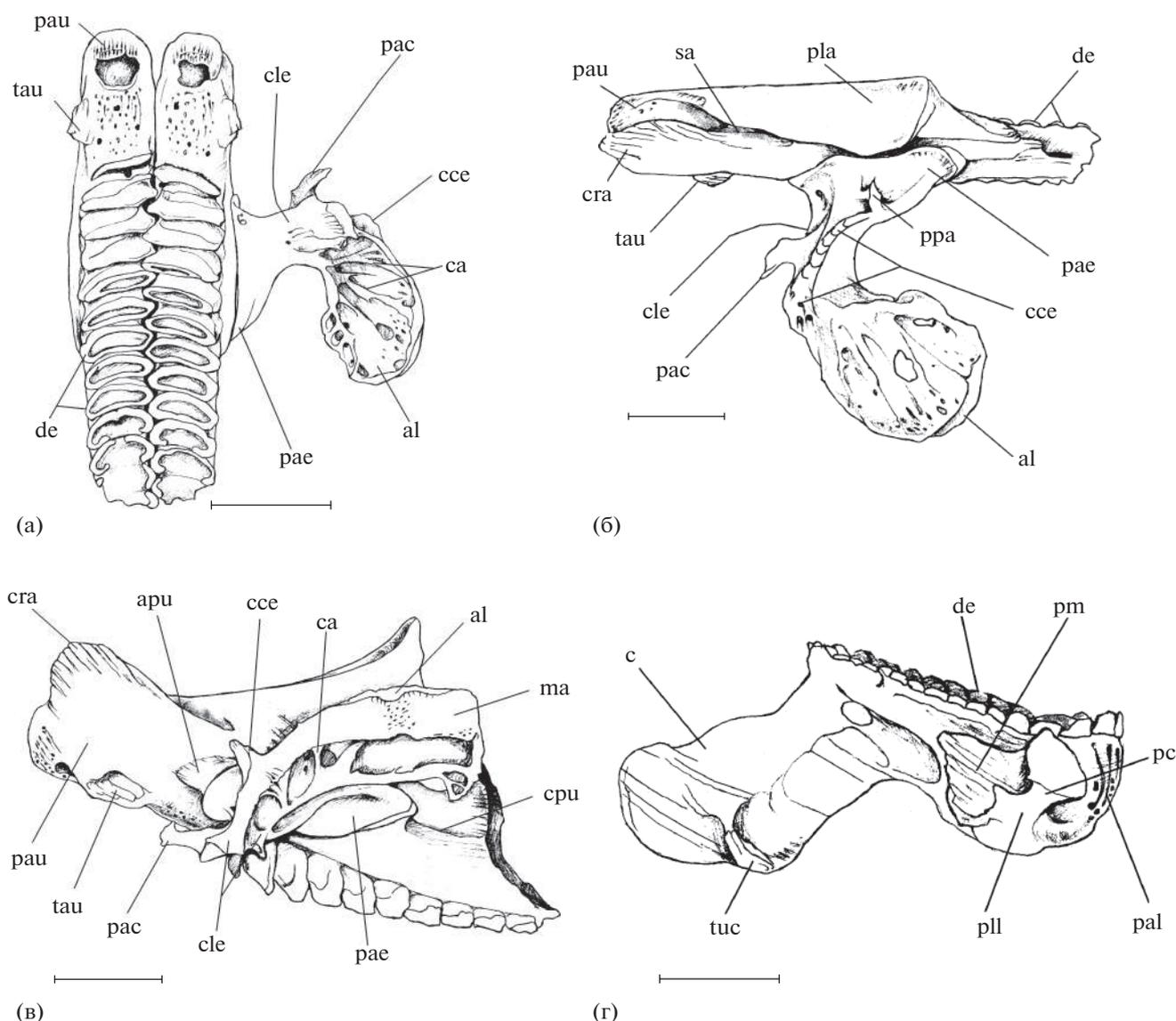


Рис. 1. Строение некоторых костных элементов аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*: а–в – верхняя глоточная челюсть (УПЖ) в сочленении с epibranchiale 4 (вид соответственно снизу, сверху и сбоку); г – нижняя глоточная челюсть (ЛПЖ), вид сбоку; al – ala lateralis, apu – planum articularis pars principalis UPJ, c – carina (киль ЛПЖ), ca – crista alae, cce – crista collum epibranchiale 4, cle – collum epibranchiale 4, cpu – crista pars principalis UPJ, cra – crista alveolaris, de – dens, ma – margo alae (ободок латерального крыла), pac – pr. anterior collum, pae – pars articularis epibranchiale 4, pal – portio alveolaris LPJ, pau – pr. alveolaris UPJ, pc – pr. cleithralis, pla – planum articularis transversus, pll – pr. lateralis LPJ, pm – pr. muscularis, ppa – pr. pars articularis, sa – sulcus alveolaris, tau – tuberositas alveolaris UPJ, tuc – tuberositas carinae. Масштаб здесь и далее: 1 см.

ной оси, проведённой через тело LPJ. На нижнем крае кила имеется заметная *tub. carinae*, имеющая ту же ориентацию, что и его костные рёбрышки.

Описание нёбного органа, *hemibranchia 4*, *pseudobranchia* и некоторых связок РЖА

Нёбный орган (рис. 2–4) – сильное разрастание ткани на нижней стороне черепа в области ротовой и жаберной полостей рыбы. В меньшей степени наблюдается гипертрофия ткани участков

вентральной поверхности ротовой и жаберной полостей. Наибольшего размера нёбный орган рубиново-пепельной рыбы-попугая достигает в районе рostrальных частей дорсальных элементов жаберных дуг, которые погружены в него. Меньшая толщина ткани органа сопровождает всю верхнюю стенку ротовой полости, начиная с зубов передних челюстей. Так, нёбный орган целиком заполняет внутренний объём “ковшей” слившихся *praemaxillare* и *dentale*, которые располагаются

напротив друг друга на уровне ротовых клапанов. *M. adductor arcus palatini* обеих сторон головы покрыт толстым слоем описываемой ткани. Снизу ткань органа также присутствует на участке в области верхнего края киля LPJ, *ceratobranchiale* 4, *mm. pharyngealia* и маленькой хрящевой *basibranchiale* 4, формируя фрагменты так называемого заднеязычного органа, имеющегося у карпа *Cyprinus carpio* (postlingual organ – по: Sibbing, Uribe, 1985).

Большая доля поверхности нёбного органа покрыта небольшими ворсинками, а в его составе можно различить жир и рыхлую соединительную ткань. Однако в области передних участков дорсальных элементов жаберных дуг, где гипертрофия органа формирует “подушку”, характер его покрытия меняется: обнаруживаемые на нём ворсинки увеличиваются в размере и начинают напоминать жаберные тычинки, располагающиеся на *ceratobranchialia* 3 и 4, но обладающие большей мягкостью. Ворсинки, усеивающие поверхность органа, которая находится медиальнее *m. transversus UPJ*, ориентированы вентрально и вентрокаудально. Снизу, в области киля LPJ, ворсинки, покрывающие небольшой сгусток ткани нёбного органа, направлены вверх и дорсорострально.

В глубинной области нёбного органа, непосредственно под альвеолярным отростком UPJ, обнаруживаются нерегулярные тёмно окрашенные мускульные волокна. Помимо них ткань органа скрепляется с хорошо обособленными мускулами *m. transversus epibranchiale* 4, *m. transversus UPJ* и *m. transversus pharyngobranchiale* 2.

Лепестки *hemibranchia* 4 (рис. 2а) не связаны с костными элементами жаберной дуги 4. Последняя жаберная щель расположена между *ceratobranchialia* 3 и 4, исчезая между жаберными дугами 4 и 5. Несущая лепестки полоска *hemibranchia* 4 крепится к соединительнотканной плёнке, выстилающей медиальную стенку оперкулярной полости. Под этой плёнкой располагаются мускулы, обслуживающие РЖА; сзади и внизу эта мембрана присоединяется к *cleithrum*, а каудодорсально связана с тимусом и оперкулярной железой. Точных границ оперкулярной железы в вентральном направлении провести нельзя: тонкий слой её ткани характерной ячеистой структуры распространяется вниз по поверхности описываемой плёнки, гранича с *hemibranchia* 4. Полоска *hemibranchia* 4 пролегает косо, дорсально накладываясь на *m. adductor* 5, затем перекидывается на глоточный мешок и *mm. transversus ventralis* 1 и 2. По пути дальнейшего следования она пересекает *aorta ventralis*, аутогенный отросток *hypobranchiale* 3, *t. sternohyoideus* и постепенно сходит на нет в области *lig. hypobranchiale* 3.

Pseudobranchia крупного размера, имеет хорошо развитые жаберные лепестки, весьма напоми-

нающие те, что расположены на жаберных дугах. *Pseudobranchia* расположена под острым углом по отношению к продольной оси нейрокраниума. Вентрокаудально она отходит от полочки внутренней поверхности срединного отдела *hyomandibulare*, которая выстлана плёнкой, затем переходит на нижнюю сторону *m. adductor arcus palatini* и, наконец, прикрепляется к участку *parasphenoideum* в месте перехода его *cr. ventralis* в *pr. anterior*. Таким образом, лепестки *pseudobranchia* обращены вверх и назад. Иннервацию осуществляет *r. pseudobranchialis* VII + IX.

Широкое *lig. epiceratobranchiale* 4 (рис. 2а) соединяет передний край шейки *epibranchiale* 4 латеральнее его *pr. anterior* с верхним расширенным участком *ceratobranchiale* 4. Дорсально передний край связки граничит с *m. adductor* 4.

Lig. hypobranchiale 3 (рис. 2а, 4, 5) – длинная узкая связка, тянущаяся в ростродорсальном направлении от кончика аутогенного отростка *hypobranchiale* 3 к заднему краю вентрально ориентированного отростка *basibranchiale* 1, который сочленяется с обращённым вверх отростком *uohyale*.

Область прикрепления *lig. hyale* (рис. 2а, 4, 5) в районе продольной оси жаберной решётки включает верхнезадний участок *hypohyale dorsale*, который формирует для отхождения этой связки *pr. caudalis*, а также передний край *hypobranchiale* 1, прилегающий сзади к этому отростку. Определённая доля волокон *lig. hyale* крепится к боковым сторонам *basibranchiale* 1. В вентральном отделе головы рыбы связка оканчивается на *pr. dorsalis hyoideum*, чья передняя часть сформирована *ceratohyale*, а задняя – *epihyale*, которые граничат друг с другом посредством хорошо заметного шва. Площадь верхней области крепления *lig. hyale* превышает таковую нижней.

Толстое и блестящее парное *lig. uohypohyale* (рис. 4) соединяет переднюю поверхность двураздельной головки *uohyale* с вентральной поверхностью *hypohyale ventrale* каждой стороны головы.

Lig. baudeloti отсутствует.

Особенности строения некоторых мускулов РЖА, *m. sternohyoideus*, *m. geniohyoideus*

Имеется три *mm. levatores externi* 1–3, начала которых слегка сухожильны, и два *mm. levatores interni* 1–2, составленные только из мускульных волокон. *M. levator externus* 1 представляет собой мускульный тяж, который начинается с кончика направленного вниз иглообразного отростка *prooticum* (*pr. aculeus prooticum*), располагающегося вентральнее передней сочленовой фасетки для *hyomandibulare*. Волокна тянутся передневентрально и оканчиваются на верхней поверхности *epibranchiale* 1, непосредственно впереди участка

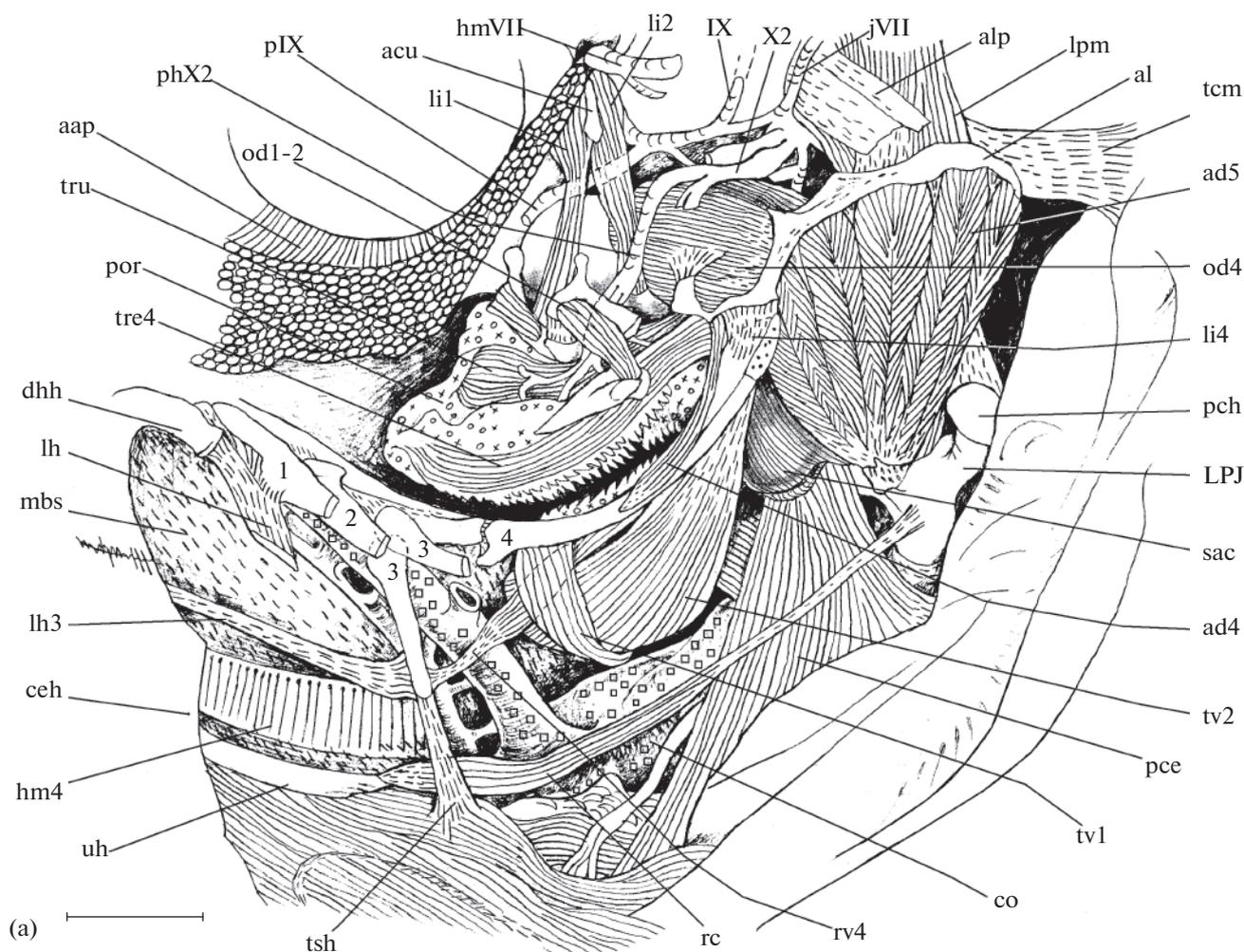


Рис. 2. Некоторые мускулы, соединительнотканнные структуры и нервы глоточного отдела висцерального аппарата рублиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*, вид сбоку: а – после снятия суспензориума и жаберной крышки, а также частичного удаления латерально расположенных элементов жаберных дуг; б – епibranchiale 4 частично удалено, обнажена область сфинктера пищевода, видны хорошо обособленные мускулы нёбного органа; в – сфинктер пищевода и глоточный мешок (sacculus pharyngealis) вскрыты; IX – n. glossopharyngeus (IX); X1, 2 – r. branchialis vagus (X1, X2), aap – m. adductor arcus palatini, acu – pr. aculeus prooticum (иглообразный отросток prooticum), ad4, 5 – m. adductor 4, 5, ahy3 – pr. autogenous hypobranchiale 3, aJa – anastomosis Jacobson, alp – aponeurosis m. levator posterior pars lateralis, ao – aorta ventralis, ceh – ceratohyale, cl – cleithrum, co – cor, dhh – hypohyale dorsale, hm4 – hemibranchia 4 dex-tra, hmVII – r. hyomandibularis (VII), jVII – r. opercularis profundus facialis junctum (VII), jin – v. jugularis inferior, laX – r. lateralis vagus (X), lh – lig. hyale, lh3 – lig. hypobranchiale 3, li1,2 – m. levator internus 1,2, li4 – lig. epi-ceratobranchiale 4, lp – m. levator pectoralis, LPJ – mandibula pharyngeus inferior, lpm – m. levator posterior pars medialis, mbs – membrana sagittalis, mcl – m. corpus lateralis magnum, mpr – pr. muscularis LPJ, oc – n. occipitalis, od1-2, 4 – m. obliquus dorsalis 1-2, 4; oc+sp – nn. occipitalis + cerebrospinalis, opt – textus organum palatinum (ткань нёбного органа), pIX – r. pretrematicus et posttrematicus glossopharyngeus (IX), pce – m. pharyngocleithralis externus, pci – m. pharyngocleithralis internus, pch – planum articularis cleithralis, ph – mm. pharyngealia, ph2 – pharyngobranchiale 2, phX2, X3 – r. pharyngeus vagus (X2, X3), por – pulvinar organum palatinum (подушка нёбного органа), ppVII – r. posterior palatinus (VII), psVII+IX – r. pseudobranchialis VII+IX, psa – plica sacculus pharyngealis, pstX3 – r. posttrematicus vagus (X3), rc – m. rectus communis, rd – m. retractor dorsalis, riX – r. intestinalis vagus (X), rsh – r. sternohyoideus, rv4 – m. rectus ventralis 4, sac – sacculus pharyngealis, so – sphincter oesophagii (собственно сфинктер пищевода), sph – m. sacculus pharyngealis, sym – truncus sympaticus, tcm – t. corpus muscularis, tdp – m. transversus dorsalis posterior, tp2 – m. transversus pharyngobranchiale 2, tre4 – m. transversus epibranchiale 4, tru – m. transversus UPJ, tsh – t. sternohyoideus, tv1, 2 – m. transversus ventralis 1, 2, vo – villi organum palatinum (ворсинки нёбного органа), uh – urohyale, (▨) – мускулатура, (▧) – регулярная соединительная ткань, (▩) – нерегулярная соединительная ткань; ост. обозначения см. на рис. 1.

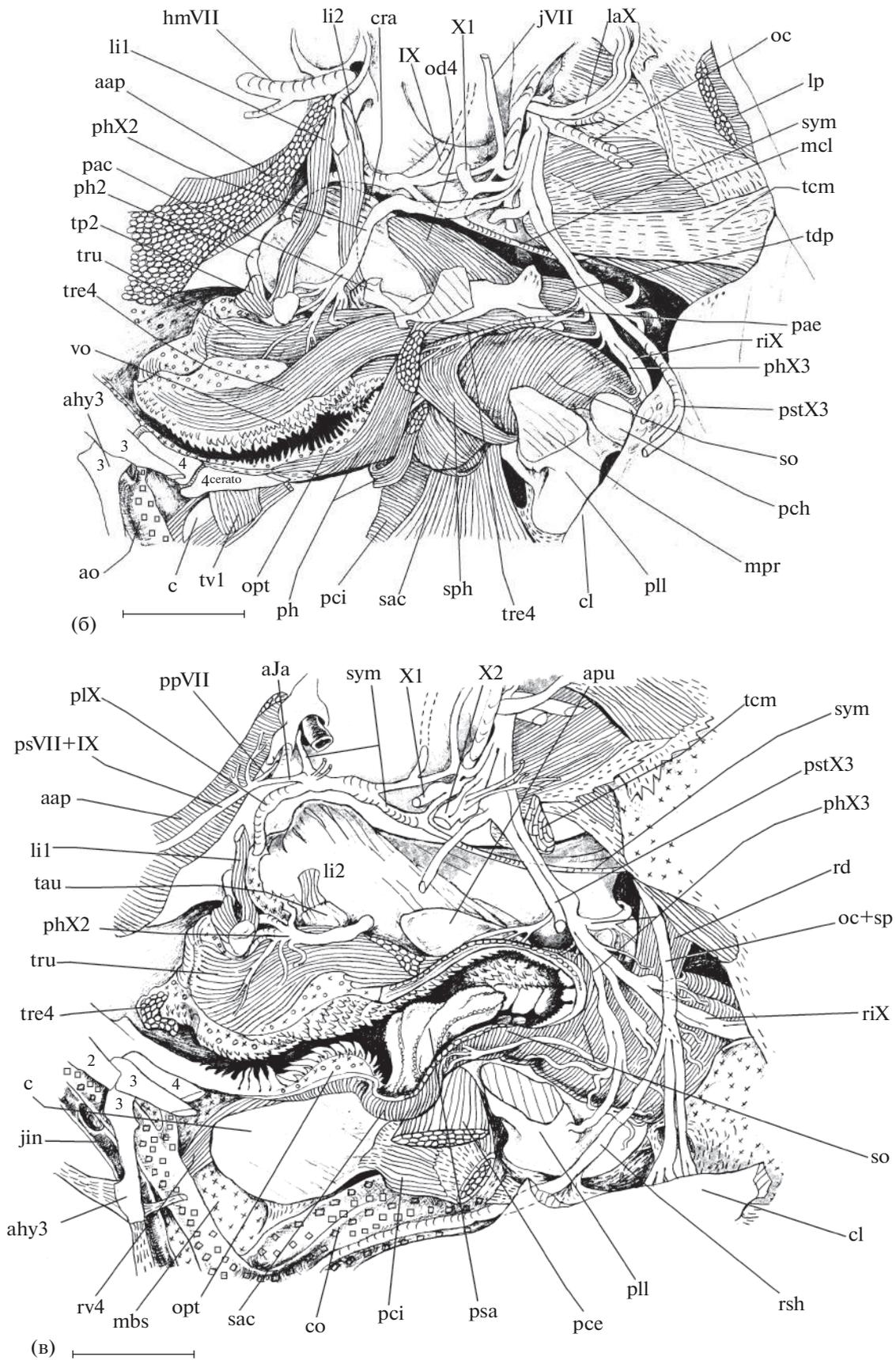


Рис. 2. Окончание.

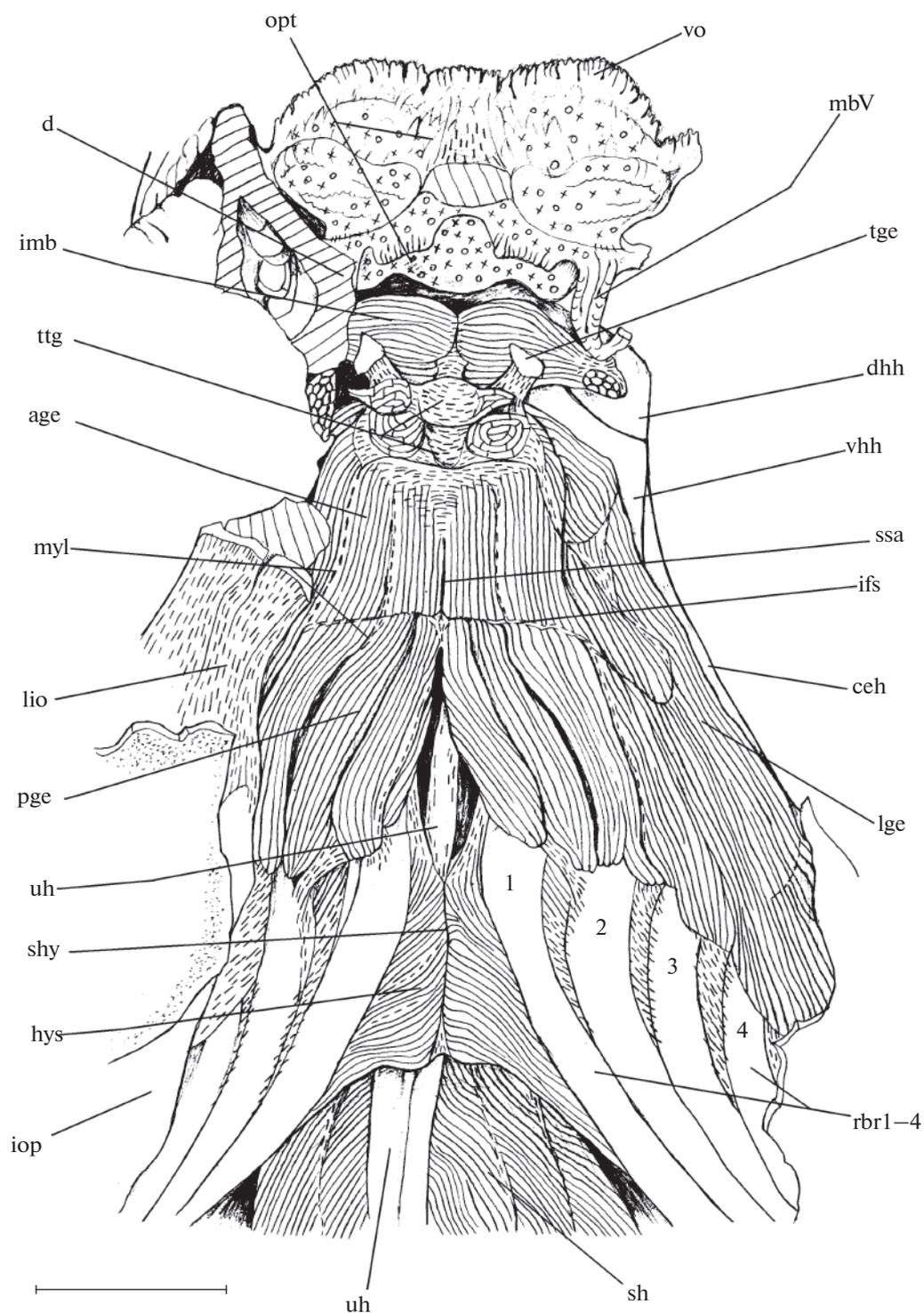


Рис. 3. Мускулы гиоида, жаберных лучей и нижней челюсти рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* после частичного удаления “ковша” dentale, вид снизу: age – pars anterior m. geniohyoideus, d – dentale, hys – m. hyohyoideus superior, ifs – septa inferior, imb – m. intermandibularis, iop – interoperculum, lge – pars lateralis m. geniohyoideus, lio – lig. interoperculare, mbV – r. mandibularis (V), myl – myosepta longitudinalis (продольная миоцефта), pge – pars posterior m. geniohyoideus, rbr1–4 – radii branchiostegii 1–4, sh – m. sternohyoideus, shy – septa hyohyoideus superior, ssa – septa sagittalis, tge – t. geniohyoideus, ttg – locus tendinosus terminalis m. geniohyoideus, vhh – hypohyale ventrale; ост. обозначения см. на рис. 2.

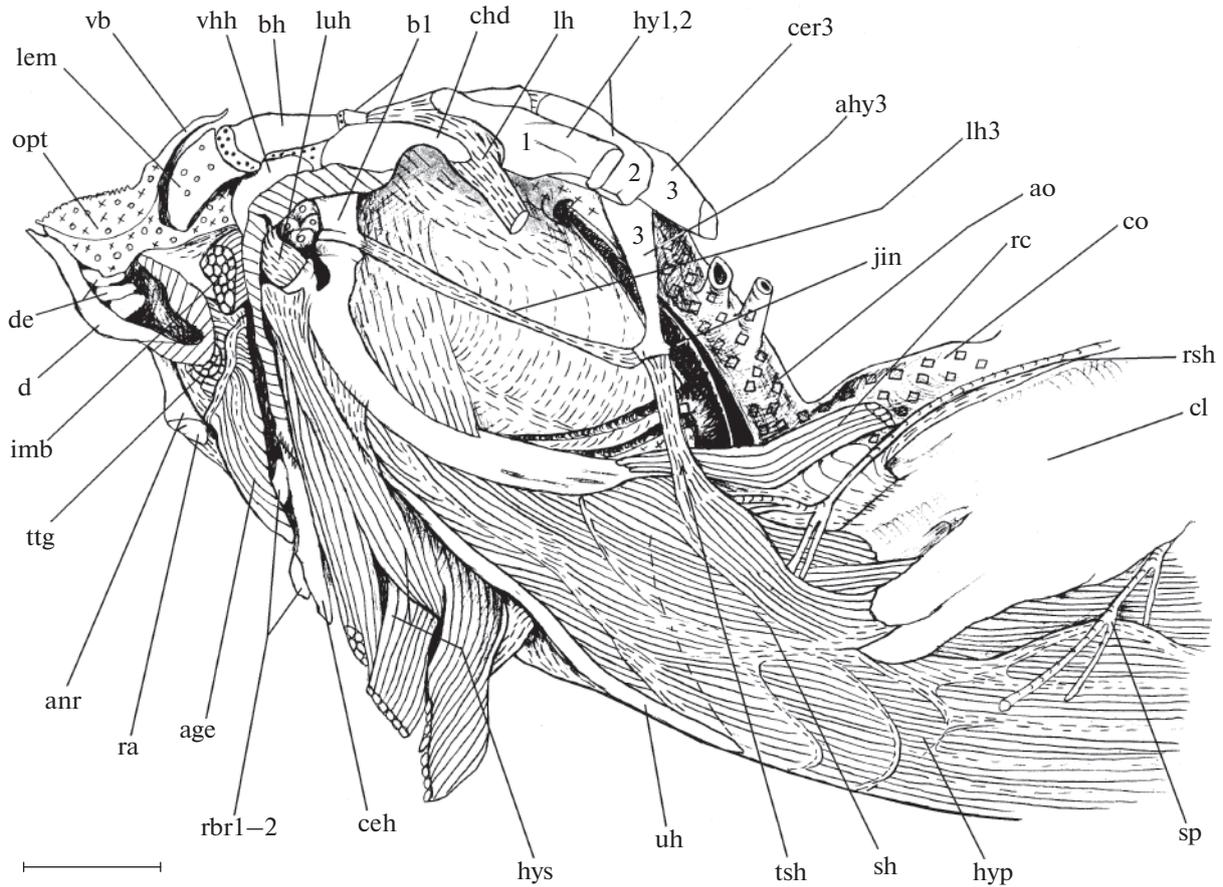


Рис. 4. Извлечённый нижний отдел жаберной решётки рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*, гиоид левой стороны головы удалён, открыты urohyaie, передняя область нижней ветви cleithrum и m. sternohyoideus, расположенный между ними, вид сбоку: anr – anguloarticulare, b1 – basibranchiale 1, bh – basihyale, cer3 – ceratobranchiale 3, chd – pr. caudalis hypohyale dorsale, hy1, 2 – hypobranchiale 1, 2, hyp – m. hypaxialis, lem – lingua extremum mollis (мягкий конец языка), luh – lig. urohypo-hyale, ra – retroarticulare, sp – n. cerebrospinalis, vb – valvula buccalis, (▨) – хрящ, (▤) – жир; ост. обозначения см. на рис. 1–3.

раздвоения этого элемента. M. levator externus 2 начинается рядом с m. levator externus 1, ориентирован дорсовентрально, оканчивается коротким слабо дифференцированным сухожилием на направленном каудально отростке epibranchiale 2. M. levator externus 3 берёт начало с каудальной поверхности pr. aculeus prooticum, следует заднеventрально и прикрепляется при помощи сухожилия (более протяжённого, чем у m. levator externus 2) к длинному вертикально ориентированному отростку epibranchiale 3.

Mm. levator externus 4, levator posterior и adductor 5 демонстрируют значительную степень слияния волокон на разных участках своего следования. M. levator externus 4 – мощный перистый мускул, начинающийся с нейрокраниума двумя головками: переднелатеральной и заднемедиальной, которые соединены между собой сухожильными промежутками. M. levator externus 4 caput rostrolaterale крепится к внутренней поверхности fossa subtemporalis lateralis и имеет хорошо развитый

апоневротический каркас. Часть мускульных волокон берёт начало с медиальной стороны hyomandibulare, непосредственно ниже его заднего сочленовного мышелка. Caput rostrolaterale содержит в себе чашевидные “конусы” апоневрозов, которые вложены друг в друга, наподобие миосепт миомеров туловища рыбы. Между ними под острым углом уложены короткие мускульные волокна. M. levator externus 4 caput caudomediale отходит из приблизительно 2/3 глубокого пространства fossa subtemporalis medialis. Её мускульные волокна для прикрепления частично используют каудальные поверхности апоневротических конусов caput rostrolaterale и, кроме того, формируют собственные подобные конусы. Вершины конусов обеих головок m. levator externus 4 направлены вниз и незадолго перед достижением epibranchiale 4 сливаются друг с другом, постепенно формируя сначала вытянутые пластины апоневрозов, а затем и толстое конечное многочленистое сухожилие, состоящее из группы от-

дельных блестящих соединительнотканых “ремней”. Часть описываемых пластин апоневрозов оканчивается на участке задней поверхности шейки *epibranchiale* 4. Составное конечное сухожилие, ориентированное заднеventральное, проходит позади изгиба шейки и медиальнее латерального крыла *epibranchiale* 4 для прикрепления на латеральной стороне *pr. muscularis LPJ*. Внутреннего размера перистый *m. levator posterior* состоит из двух порций — латеральной и медиальной.

M. levator posterior pars lateralis (рис. 2а) представляет собой огромный мускульный конус, который берёт своё начало из задней 1/3 пространства глубокой *fossa subtemporalis medialis*, а также с находящейся позади неё костной планки, сформированной *exoccipitale* и *parasphenoideum*, ниже области начала *m. adductor operculi*. Порция оканчивается на дорсальной поверхности латерального крыла и небольшом участке задней стороны шейки *epibranchiale* 4. Внутренний объём мускулатуры *m. levator posterior pars lateralis* структурирован несколькими соединительноткаными конусами, вложенными друг в друга таким же образом, как и в случае *m. levator externus* 4. Однако вершины этих конусов направлены вверх, а основания — в сторону латерального крыла *epibranchiale* 4. Каудальная поверхность пластины апоневроза, который является задней стенкой одного из наружных конусов *m. levator externus* 4 *caput caudomediale*, служит местом крепления самых передних волокон *m. levator posterior pars lateralis*. Этот апоневроз оканчивается на задней поверхности шейки *epibranchiale* 4 (см. выше). Таким образом, в области своего начала *m. levator posterior pars lateralis* спереди непрерывен с *m. levator externus* 4.

M. levator posterior pars medialis (рис. 2а) имеет значительную протяжённость в дорсовентральном направлении. Его мускульные волокна заключены между несколькими вытянутыми пластинами апоневрозов, которые в области отхождения порции от нейрокраниума формируют трубки. Рострально передние из этих пластин служат местом прикрепления каудальных волокон *m. levator posterior pars lateralis*. Дорсально *m. levator posterior pars medialis* проходит медиальнее сухожильного места начала *m. levator pectoralis* и порции *m. eraxialis*, устремляющейся вперёд на дорсальную поверхность нейрокраниума. Эта начальная доля *m. levator posterior pars medialis* включает внутри своей массы *pr. ventralis posttemporale*, обходя его изнутри и снаружи. Волокна начинаются с поверхности *fossa occipitalis lateralis*. Порция оканчивается, минуя латеральное крыло *epibranchiale* 4, крупным многочленным сухожилием на дорсальной стороне *pr. lateralis* и *pr. muscularis LPJ*, которое впереди сливается с конечным сухожилием *m. levator externus* 4 подобной структуры, а латерально — с множественными конечными узкими

рёбрами апоневрозов *m. adductor* 5 (рис. 2а, б). Таким образом формируется единое сухожильное конечное образование колоссального размера, источником которого служат три разных глоточных мускула — *m. levator externus* 4, *m. levator posterior* и *m. adductor* 5.

M. levator internus 1 (рис. 2) широко начинается с переднего края *prooticum* ростральнее его *pr. aculeus*: область начала этого мускула граничит с таковой у верхнекаудальной части *m. adductor arcus palatini* (последний формирует ложе для глазного яблока). *M. levator internus* 1 нисходит сверху вниз медиальнее *pharyngobranchiale* 2, латеральнее *pr. alveolaris UPJ* и проникает в ткань нёбного органа. В самой глубинной части нёбного органа мускул веерообразно расширяется, и его волокна становится сложно отделить от окружающей их ткани органа. Мускульные волокна *m. levator internus* 1 дотягиваются почти до самой вентральной поверхности подушки нёбного органа, усеянной ковром ворсинок.

M. levator internus 2 (рис. 2) полностью скрыт под латерально расположенными *mm. levatores externi* 1–3 и становится виден только после их удаления. Мускул начинается с каудальной стороны *pr. aculeus prooticum* и ориентирован слегка заднеventральное. Оканчивается на ребристой поверхности крупной *tub. alveolaris UPJ*. Место окончания *m. levator internus* 2 находится непосредственно у переднего края области прикрепления к *UPJ m. obliquus dorsalis* 4.

Толстый слой волокон *m. obliquus dorsalis* 4 (рис. 2а, 2б, б) берёт начало с поверхности *st. alveolaris* и наружной срединной поверхности *pr. alveolaris UPJ*, а также с верхней области основной части *UPJ* сразу же ниже сустава с нейрокраниумом и срединного участка *UPJ* непосредственно выше суставной площадки для причленения *epibranchiale* 4. Местом окончания волокон служат верхнепередняя сторона сочленовой части *epibranchiale* 4 и передняя поверхность шейки, располагающаяся впереди принадлежавшего ей дорсального гребня, а также *pr. anterior*. С *pr. anterior m. obliquus dorsalis* 4 связан коротким блестящим сухожилием. Следует отметить, что область прикрепления также включает передний и медиальный участки *pr. pars articularis*. Перистый *m. obliquus dorsalis* 4 содержит крупные продольно ориентированные пластины апоневрозов. В передней области мускула его волокна следуют вперёд–назад. На уровне *pr. pars articularis epibranchiale* 4 волокна *m. obliquus dorsalis* 4 постепенно меняют свою ориентацию на медиолатеральную, таким образом веерообразно расходясь по поверхности *UPJ*, и без заметной границы становятся частью *m. transversus dorsalis posterior*.

Сфинктер пищевода является комплексной структурой, в составе которой (с каждой стороны

головы рыбы) помимо собственно сфинктера можно выделить несколько обособленных мускульных образований: 1) *m. transversii* (4 шт.), 2) глоточный мешок (*saccus pharyngealis*), 3) обслуживающий его *m. saccus pharyngealis*, 4) *m. pharyngealia*, связывающие киль LPJ с жаберной дугой 4. Структуры 2–4 обслуживаются *g. pharyngeus X3* и частично *g. posttrematicus X3*.

Область крепления мускульных волокон собственно сфинктера пищевода (*sphincter oesophagii*) (рис. 2а, 2б) включает: сверху – узкую полосу поверхности основной части UPJ, окаймляющую зубной ряд под областью отхождения *m. transversus dorsalis posterior*; вентрально – аналогичную полосу поверхности LPJ, окаймляющую снизу его зубы и тянущуюся каудально от уровня *pr. lateralis* вплоть до заднего края альвеолярной доли LPJ. Мускульные волокна нисходят сверху вниз; у крупных экземпляров наблюдается их сегментарность. Пространство, заключённое в пределах сфинктера пищевода, формирует небольшую полость, внутренняя поверхность которой покрыта некрупными мягкими ворсинками, направленными назад и напоминающими по своему строению ворсинки подушки нёбного органа.

M. transversus dorsalis posterior (рис. 2б, 6) соединяет вогнутую заднюю область основной части UPJ выше проходящего по ней *sr. pars principalis* (см. выше) с заднедорсальной поверхностью сочленованной части *epibranchiale 4*, включая каудальную сторону его *pr. pars articularis*. Мускул не содержит апоневрозов; волокна его основной части ориентированы в переднезаднем направлении. Область крепления на UPJ расположена непосредственно впереди области окончания *m. retractor dorsalis* (рис. 2в). Ниже гребня основной части UPJ мускульные волокна *m. transversus dorsalis posterior* без заметной границы включаются в состав *m. transversus epibranchiale 4*.

M. transversus epibranchiale 4 (рис. 2) представляет собой продольно ориентированный контрлатеральный тяж длинных мускульных волокон, устремляющийся вперёд начиная с задних 2/3 вентральной поверхности сочленованной части *epibranchiale 4*, а также с соседнего участка его шейки каждой стороны головы. Иннервируется *g. pharyngeus X1*. Рострально обе половинки мускула связаны посредством сагиттальной миосепты. Передняя граница мускула находится на уровне расположения *pseudobranchia* сверху и *hypobranchiale 3* снизу. *M. transversus epibranchiale 4* служит основой глоточного клапана (*valvula pharyngealis*) (по: Board, 1956); малая часть мускульных волокон связана с *epibranchiale 1*. Верхняя часть мускула посредством небольшого сгустка ткани нёбного органа скреплена с основной массой последнего. Если этот сгусток удалить, *m. transversus epibranchiale 4* способен легко скользить дорсовентраль-

но относительно латеральной поверхности нёбного органа. Медиальная сторона мускула покрыта небольшим слоем ткани органа. Более тонкий слой этой ткани, сопровождающий нижнюю поверхность мускула, служит основанием для многочисленных крупных ворсинок, расположенных в несколько рядов и ориентированных вентрокаудально. *M. transversus epibranchiale 4* проходит под острым углом по отношению к *m. transversus UPJ*.

M. transversus UPJ (рис. 2) является самым крупным мускулом нёбного органа. Он представляет собой мощный широкий мускульный пояс, охватывающий латерально и снизу основную массу ткани подушки нёбного органа. Иннервируется *g. pharyngeus X2*. Если мы будем двигаться в направлении медиально от внутренней поверхности мускула в глубь органа, то постепенно волокна *m. transversus UPJ* теряют свою упорядоченность и перемешиваются с окружающей их тканью. Мускул проходит латеральнее веерообразного окончания *m. levator internus 1*. *M. transversus UPJ* берёт начало с передней 1/3 вентральной стороны сочленованной части *epibranchiale 4*, с небольшого соседнего участка шейки *epibranchiale 4*, а также с узкой полосы поверхности UPJ, которая находится между рядом его зубов и суставной площадкой для причленения *epibranchiale 4*. На уровне задней половины сочленованной доли *epibranchiale 4* основная доля волокон *m. transversus UPJ* без заметной границы включается в состав *sphincter oesophagii*. Рострально половинки мускула контрлатеральных сторон головы рыбы сходятся на миосепте. Таким образом, область начала *m. transversus UPJ* расположена немного впереди и медиальнее места крепления *m. transversus epibranchiale 4*.

M. transversus pharyngobranchiale 2 (рис. 2б) – маленький мускул, который состоит из двух контрлатеральных половинок, сходящихся на миосепте. Он прикрепляется к дорсальной поверхности срединного участка *pharyngobranchiale 2* каждой стороны головы рыбы и следует вперёд, располагаясь немного ниже и впереди рострального конца альвеолярного отростка UPJ. Иннервация осуществляется *g. pharyngeus X2*.

В области прикрепления к передней доле LPJ *m. pharyngocleithralis externus* (рис. 2а, 2в) от сфинктера пищевода обособляется крупный полый карман – глоточный мешок (*saccus pharyngealis*) (рис. 2). Сзади его волокна включаются в состав *sphincter oesophagii*, а впереди, где пространство мешка резко сужается, крепятся к верхнему краю кила LPJ и служат основой для вентрального сгустка ткани нёбного органа (см. выше). Глоточный мешок накладывается латерально на *m. pharyngocleithralis externus*. Внутри мешка обнаружено небольшое количество осадка. Внутренняя

поверхность мешка лишена крупных ворсинок: её покрытие составляют многочисленные мельчайшие сосочки. У некоторых рассмотренных экземпляров мешок был надут и расправлен, а у других (рис. 2) – втянут с образованием складки.

M. saccus pharyngealis (рис. 2б) представляет собой дифференцированный мускульный поясок сфинктера пищевода, располагающийся на уровне впадения устья глоточного мешка в полость *sphincter oesophagii*. Направление волокон мускула отличается от такового и у мешка, и у *sphincter oesophagii*. Вентрально *m. saccus pharyngealis* прикрепляется к переднему краю *pr. lateralis LPJ* по соседству с рядом зубов. Его волокна следуют переднедорсально и ниже суставной площадки *UPJ* для причленения *epibranchiale 4* включаются в состав волокон *sphincter oesophagii* в месте перехода последних в состав *m. transversus UPJ*.

Mm. pharyngealia (рис. 2б) – пучки мускульных волокон, связывающие *LPJ* с 4-й жаберной дугой. У изученных особей имеются один–три пучка. Сверху областью прикрепления являются медиальная поверхность дорсального отдела *ceratobranchiale 4*, рядом с участком крепления *m. transversus ventralis 2* (рис. 2а), а также вентральная сторона шейки *epibranchiale 4* в месте перехода последней в латеральное крыло. Снизу *mm. pharyngealia* получают крепление на верхнем крае кия *LPJ* роstralнее зоны отхождения *m. pharyngocleithralis internus* (рис. 2б, 2в). Вентрально, таким образом, волокна *mm. pharyngealia* частично переходят в состав тех волокон сфинктера пищевода, которые располагаются роstralнее глоточного мешка (см. выше). Медиальная поверхность передних из пучков *mm. pharyngealia* несёт слой ткани нёбного органа, который служит основанием для многочисленных крупных ворсинок.

M. rectus communis (рис. 2а, 4) – длинный тонкий мускульный тяж, соединяющий передний край *pr. lateralis LPJ* вентральнее отхождения его *pr. muscularis* с каудальным кончиком дорсального отростка *urohyale*. Мускул тянется вентро-рострально, проходя латеральнее *m. pharyngocleithralis externus* и сердца рыбы, а затем медиальнее *t. sternohyoideus*. *M. rectus communis* имеет длинное конечное сухожилие, протяжённость которого достигает почти 1/2 длины целого мускула. Небольшого размера *m. rectus ventralis 4* (рис. 2а) представляет собой вытянутый пучок, который тянется передневентрально от нижней поверхности срединной области *ceratobranchiale 4*. Его конечное сухожилие прикрепляется к заднему краю свободного конца аутогенного отростка *hurobranchiale 3* (по: Konow, Sanford, 2008). По пути следования *m. rectus ventralis 4* проходит в щели между *m. transversus ventralis 2* и *m. transversus ventralis 1*, а затем латеральнее *aorta ventralis*. Уплотнённый *m. transversus ventralis 1* (рис. 2а) широко

начинается с вентральной поверхности переднего участка *ceratobranchiale 4* вблизи места сочленения с *basibranchiale 4*. Мускул тянется латеральнее *m. transversus ventralis 2* и *m. rectus ventralis 4*. Вентрально *m. transversus ventralis 1* крепится к *tub. carinae*. Волокна мускула, таким образом, ориентированы переднедорсально.

От небольшого выступа наружной поверхности *parasphenoideum*, находящегося сразу же ниже костного гребня этой кости, вдоль которого тянется пучок ветвей *n. vagus (X)*, в каудальном направлении тянется мощное, толстое и блестящее сухожилие туловищной мускулатуры – *t. corpus muscularis* (рис. 2). Оно проходит в непосредственной близости от верхнего края основной части *UPJ*, сочленяющейся с *parasphenoideum*. Позади *t. corpus muscularis* несколько расширяется и оканчивается на вытянутом дорсовентральном участке передней поверхности верхнего отдела *cleithrum*. Место прикрепления в небольшой степени снаружи прикрыто нижней долей *supracleithrum*.

M. geniohyoideus (рис. 3–5) начинается с наружной поверхности *epihyale* сразу же перед *tub. epihyalis* для прикрепления *lig. interoperculo-epihyale*. Также область отхождения включает заднюю половину боковой стороны *ceratohyale* и верхушки *radii brachiolestegii*, причленяющиеся к гиоиду. Мускул содержит продольные мио-септы, которые сильнее дифференцированы в нижней части *m. geniohyoideus*, придавая ей некоторую степень подразделённости на пучки. Среди этих мио-септ ничем не выделяется сагиттальная мио-септа – *septa sagittalis*. При взгляде снизу заметно, что *m. geniohyoideus* при помощи поперечной *septa inferior* формирует переднюю и заднюю части (*pars anterior et posterior m. geniohyoideus*). Однако *septa inferior* не имеет большой протяжённости и быстро исчезает, в связи с чем деление мускула в боковых отделах на переднюю и заднюю части не просматривается. *M. geniohyoideus* оканчивается на нижнем крае “ковша” *dentale* в области симфиза посредством короткого сухожильного участка. Это место прикрепления расположено сразу же под вентральным краем *m. intermandibularis* (рис. 3, 4) и связано с последним узким соединительнотканым промежутком. После удаления нижней челюсти становится заметно, что волокна этого конечного сухожильного участка *m. geniohyoideus* на *dentale* имеют поперечное размещение, противоположное ориентации позади расположенной части мускула. Кроме того, *m. geniohyoideus* формирует пару очень коротких, направленных продольно сухожилий (*t. geniohyoideus*), которые проходят непосредственно под *m. intermandibularis*. *T. geniohyoideus* прикрепляются к задненижнему участку *dentale* по обе стороны от шва симфиза.

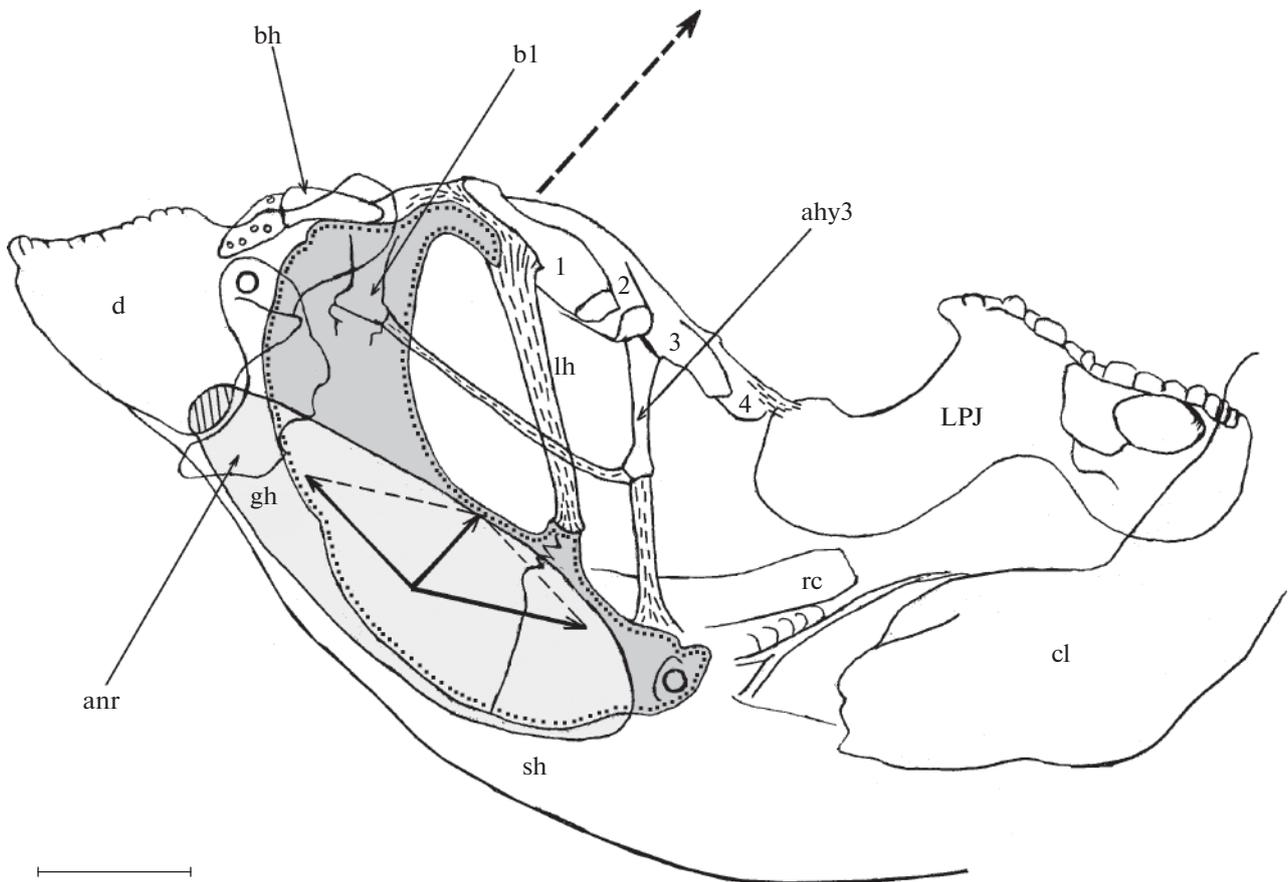


Рис. 5. Схема расположения *m. geniohyoideus* (■) и гиоида (▣) по отношению к другим составляющим нижнего отдела висцерального аппарата и плечевому поясу рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*: gh – *m. geniohyoideus*, (···) – граница гиоида (*ceratohyale*), (←) – вектор сокращения *m. geniohyoideus*; (→) – вектор сокращения *m. sternohyoideus*; (↑) – суммарный вектор сокращения *m. geniohyoideus* + *m. sternohyoideus*; ост. обозначения см. на рис. 2–4.

M. sternohyoideus (рис. 2а, 3–5) начинается с передней поверхности нижней ветви *cleitrum* с каждой стороны головы рыбы. Мускул содержит несколько поперечных миоцепт, число которых варьирует у разных особей. Область прикрепления на плечевом поясе у некоторых экземпляров вступает в контакт с местом окончания *m. pharyngocleithralis externus*. Нижний отдел *m. sternohyoideus* каудальнее одной из задних миоцепт переходит в *m. hyaxialis* (рис. 4). Мускул включает две контрлатеральные половинки, которые впереди оканчиваются на обеих наружных сторонах серповидно изогнутого *urohyale*, находящегося в сагиттальной плоскости. Часть дорсомедиальных волокон *m. sternohyoideus* при помощи длинного *t. sternohyoideus* оканчивается на вентральном конце аутогенного отростка *hyobranchiale* 3. Источником данного сухожилия является одна из миоцепт мускула.

ОБСУЖДЕНИЕ

На коралловых рифах основным кормом рубиново-пепельной рыбы-попугая служат маты эпили-

тических водорослей (~ 60% массы пищи) и известковые кораллиновые и некораллиновые водоросли (39%); на долю живых коралловых полипов приходится < 1% рациона (Ong, Holland, 2010). Таким образом, пища данного вида содержит значительное количество трудно усвояемого известкового осадка, который особи в ходе питания необходимо подвергать обширной обработке. Для осуществления этого процесса РЖА рубиново-пепельной рыбы-попугая обладает комплексом анатомических адаптаций, свидетельствующих о глубокой специализации его конструкции в сравнении с другими представителями *Labroidae*. Трансформация висцерального аппарата также распространяется и на составляющие его вентрального отдела в области ротовой полости, что влечёт за собой изменения в механизме функционирования последней, подстраивая её под нужды работы РЖА.

Особенности строения ротовой полости, работы *m. geniohyoideus* и *m. sternohyoideus*

В ротовой полости рубиново-пепельной рыбы-попугая имеется вертикально ориентирован-

ный костный киль, сформированный поднятием вверх срединных элементов жаберных дуг и языка рыбы. Киль подразделяет ротовую полость на левую и правую половины и несёт важные функции (см. ниже). Поскольку рубиново-пепельная рыба-попугай использует в качестве основного способа захвата пищи кусание, а не всасывание, она не нуждается в быстром и значительном расширении ротовой полости (Alfaro et al., 2001). Поэтому у неё исчезает *lig. mandibulohyoideum*, обеспечивающая прямую связь между нижней челюстью и гиоидом (Громова, Махотин, 2016). Следовательно, у данного вида потерян механизм высокоамплитудного открывания рта путём сокращения *m. sternohyoideus*. Неозубленный маленький язык рыбы – *basihyale* – специфическим образом потерял способность к протракции в процессе дыхания и питания, выполняет лишь ретракцию и поднятие вверх, не выходя при этом из углубления в ткани нёбного органа, которая заполняет “ковш” *dentale* и всегда пребывает под покровом нижнего ротового клапана. Для рубиново-пепельной рыбы-попугая достаточна небольшая степень расширения ротовой полости в её вентральном отделе, создаваемая посредством работы *m. geniohyoideus* и *m. sternohyoideus*.

При сокращении *m. geniohyoideus* смещение гиоида в переднем направлении относительно *dentale* практически сведено на нет маленьким *interhyale*, специфической дорсовентральной ориентацией гиоида относительно нижней челюсти и крайне коротким расстоянием между местом прикрепления *m. geniohyoideus* на *dentale* и передним краем гиоида (рис. 3–5). У более примитивных *Teleostei* при открывании рта гиоид оказывается в вентральном положении по отношению к нижней челюсти (Camp et al., 2009), тогда как у рубиново-пепельной рыбы-попугая его дорсальный конец сохраняет свою верхнюю позицию относительно *dentale*. Поэтому сокращение *m. geniohyoideus* будет лишь в небольшой степени поворачивать верхний конец гиоида назад и вверх, по часовой стрелке приподнимая киль жаберной решётки; ограничителем протяжённости этого движения служит *lig. hyale*¹. После того, как *lig. hyale* натягивается, сокращение *m. geniohyoideus* начинает отводить половинки гиоидной дуги в стороны, осуществляя абдукцию суспензориумов рыбы. Степень отведения в латеральном направлении также контролируется *lig. hyale* (рис. 5). Кроме того, сокращение *m. geniohyoideus* может способствовать отведению нижней челюсти путём прижатия задненижнего края “ковша” *dentale* к *anguloarticulare*

(Lauder, 1983c) при одновременной активности *m. levator operculi*.

Формирование обособленного *t. sternohyoideus* свидетельствует об увеличении степени дифференцировки апоневротического каркаса *m. sternohyoideus*, что может быть связано с возникновением нескольких очагов активности в пределах всей массы мускула, а также неоднородности силы сокращения в этих областях (Herring et al., 1979). Если активность проявляет мускул целиком, то в качестве итога происходит ретракция *urohyale*. Силовое сокращение *m. sternohyoideus* будет побуждать *m. geniohyoideus* играть роль пассивной связки, посредством которой *m. sternohyoideus* производит отведение половинок гиоидной дуги в стороны, расширяя ротовую полость (рис. 5). Мера этой абдукции вследствие ориентации гиоида относительно нижней челюсти не велика и контролируется натяжением *lig. hyale*. В ходе данного процесса происходит прижатие задненижнего края “ковша” *dentale* к *anguloarticulare* обеих сторон головы, которое опосредованно может вкладываться в небольшую степень опускания вниз нижней челюсти. Итогом одновременного сокращения *m. geniohyoideus* и *m. sternohyoideus* является смещение языка рыбы вверх и назад, что создаёт характерную форму дорсального кила жаберной решётки рубиново-пепельной рыбы-попугая. Подобное совместное сокращение *m. geniohyoideus* и *m. sternohyoideus* конвергентно использует в процессе питания и серебряная аравана *Osteoglossum bicirrhosum* – значительно более примитивный вид *Teleostei* (Нельсон, 2009), однако оно имеет иное назначение – осуществление внутриротовой обработки добычи языком рыбы, выполняя её укусы зубами, сидящими на *basihyale* напротив зубов *ectopterygoideum*, *entopterygoideum* и *dermopalatinum* (Громова и др., 2017).

Роль нёбного органа и сфинктера пищевода в функционировании РЖА

На основании исследованного морфологического материала мы можем заключить, что рубиново-пепельная рыба-попугай обладает подушкой хорошо развитого нёбного органа, участвующего в формировании переднего отдела РЖА (рис. 2). В пользу этого свидетельствует иннервация этого образования г. *pharyngeus* X1 и X2. Наличие описываемой структуры у рубиново-пепельной рыбы-попугая конвергентно сходно с таковой у донных представителей карповых (*Cyprinidae*) и чукучановых (*Catostomidae*) (Doosey, Bart, 2011), а также у белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Громова, Махотин, 2018). Стоит отметить, что у некоторых видов ушастых окуней (*Centrarchidae*) между *m. obliquus dorsalis* 2 и *m. transversus dorsalis anterior* обнаружено небольшое уплотнение из фиброзной ткани (Lauder,

¹ Лиём и Сандерсон (Liem, Sanderson, 1986) высказываются в пользу подобного влияния сокращения *m. geniohyoideus* на жаберную решётку у *Labridae*, однако не рассматривают морфологические факты, приводящие к такому результату.

1983b), однако несравнимо менее развитое, чем нёбный орган у исследуемого нами вида. У рубиново-пепельной рыбы-попугая находящийся позади нёбного органа разросшийся сфинктер пищевода формирует уникально дифференцированные разнообразные мышечные структуры, играющие важную роль в работе РЖА. В их числе *m. transversus epibranchiale 4*, *m. transversus UPJ* и *m. transversus pharyngobranchiale 2* внедряются в ткань нёбного органа, создавая его мускульный каркас и способствуя осуществлению его движений. Среди этих трёх мышц самое обширное вторичное изменение своего места прикрепления относительно исходного состояния, которое присуще неспециализированным окунеобразным (Lauder, 1983a, 1983b), демонстрирует *m. transversus epibranchiale 4*, связанный с *epibranchiale 4*, но иннервируемый г. *pharyngeus XI*.

Функционирование нёбного органа у рубиново-пепельной рыбы попугая включает в себя перистальтику его вентральной поверхности, а также сжатие и расслабление всего органа. За движения перистальтики в основном ответственна огромная масса волокон *m. transversus UPJ*. Поджимание целиком всего органа вверх выполняет *m. levator internus 1*. Потребность во вкусовом анализе и сегрегации съедобного и несъедобного материала, поступающего в перемалывающий механизм зубов РЖА, обуславливает необходимость плотного прилегания нижней поверхности подушки нёбного органа к верхней поверхности фрагментов заднеязычного органа (Sibbing, Uribe, 1985), а также к сомкнутым рядам жаберных тычинок прилегающих элементов жаберных дуг, на которых задерживается корм. Поэтому дно ротовой полости в районе перехода её в глоточную часть приподнимается навстречу нёбному органу путём сокращения сильно развитых *mm. adductores 1–4*, выполняющих приведение *ceratobranchialia 1–4* соответственно к *epibranchialia 1–4*. Эти мускулы не имеют отношения к опусканию нёбного органа, что противоречит мнению Гобалета (Gobalet, 1989). Кроме того, эффективной работе нёбного органа способствует повышение концентрации фрагментов корма в области устья пищевода. Такое направленное скопление пищи в заднем отделе ротовой полости становится возможным благодаря особому строению висцерального черепа рубиново-пепельной рыбы-попугая, конструкция которого обладает морфологическими приспособлениями, отвечающими потребностям взаимосвязанных процессов дыхания и питания, несущих признаки специализации. Раскроем вышесказанное более подробно.

Как у многих Teleostei, использующих кусание в качестве основного способа кормодобывания, голова рубиново-пепельной рыбы-попугая сжата с боков для достижения максимальной нагрузки, прикладываемой к небольшой поверхности суб-

страта в ходе укуса (Grubich et al., 2012). В связи с этим пространства ротовой и жаберной полостей узки и обладают ограниченным объёмом. Кроме того, сокращение пространства жаберной полости происходит вследствие гипертрофии мускулов РЖА, что также является причиной исчезновения жаберной щели между жаберными дугами 4 и 5, присутствия двойного набора жаберных лепестков только на первых трёх жаберных дугах и специфического расположения *hemibranchia 4*. Поэтому мы предполагаем, что рубиново-пепельная рыба-попугай может испытывать некоторые трудности в исполнении процесса газообмена должным образом, необходимым для обеспечения нормального функционирования организма животного, в сравнении с более генерализованными представителями окунеобразных. Преодолению этой проблемы способствует поведение рыб данного вида. Если многие донные представители карповых и сомо-вых (Siluridae), поедающие бентос, демонстрируют незначительную скорость плавания (Schulz, Berg, 1987; Hoogenboezem et al., 1992), то рубиново-пепельная рыба-попугай является довольно подвижным видом (Korsmeyer et al., 2002; Kendall et al., 2007). Процесс её питания включает в себя серии коротких укусов кормового субстрата, которые перемежаются с периодами быстрого передвижения рыбы с открытым ртом в поисках другого источника пищи (Clements, Bellwood, 1988; Alfaro et al., 2001). По-видимому, поддержание ротовой полости в распахнутом положении способствует более активному омыванию жаберных лепестков за счёт создания эффекта таранной вентиляции жабр (Brown, Muir, 1970). Задняя половина *operculum*, а также *suboperculum* и *intepoperculum* – мягкие и тонкие кости, поэтому жаберная крышка в процессе дыхания у данного вида не может создавать такие значительные перепады давления между ротовой и оперкулярной полостями, какие присущи хищным рыбам, захватывающим добычу путём всасывания, например обыкновенному окуню *Perca fluviatilis* (Osse, 1969). Позади кия дно жаберной решётки специфическим образом сильно опущено вниз и вогнуто дорсально, образуя ложе, которое заполняет подушка нёбного органа. Киль способствует формированию позади себя в ротовой полости гидродинамических эффектов в быстрых водных потоках, устремляющихся через рот животного. Узкое пространство ротовой полости помогает поддерживать движение таким способом создаваемого турбулентного потока в каудальном направлении, что обеспечивает перенос и накопление захваченных передними челюстями фрагментов корма под нёбный орган, к устью пищевода, во время периодов поиска корма животным. Описанная конструкция внутреннего пространства ротовой полости способствует тому, что основной вклад в процесс газообмена привносят жа-

берные лепестки, сидящие на *ceratobranchialia* 1–3, которые находятся по обе стороны от кия, и вентральная часть *hemibranchia* 4. Помимо этого у рубиново-пепельной рыбы-попугая имеется сильно развитая *pseudobranchia*, у которой, по-видимому, процесс усвоения кислорода преобладает над секреторной функцией. Можно заключить, что аппараты питания белого толстолобика и рубиново-пепельной рыбы-попугая имеют анатомические приспособления, формируемые за счёт разных структур висцерального черепа, но дающие сходный функциональный результат – создание в ротовой полости животного зон турбулентности водного потока, необходимых для скопления корма в определённых её областях. Наибольшего расцвета этот механизм достигает у рыб, питающихся путём фильтрации перекрёстным потоком (Махотин, Громова, 2019).

Для эффективной обработки насыщенной карбонатом кальция пищи строение переднего отдела пищевода рубиново-пепельной рыбы-попугая уникальным образом изменилось относительно его устройства, характерного для неспециализированных окунеобразных (Lauder, 1983a, 1983b): сформировалась система взаимосвязанных друг с другом мускульных камер переменного объёма, впереди сообщающаяся с ротовой полостью. Вследствие этого процесс измельчения корма до консистенции, подходящей для отправки в кишечник рыбы, напоминает способ механической обработки еды в многокамерном желудке жвачных травоядных животных (Hofmann, 1989), который включает в себя попеременное заглатывание и отрыгивание съеденной пищи посредством ротовой полости. Развитие подобного механизма питания привело к исчезновению у рубиново-пепельной рыбы-попугая настоящего желудка, чьи функции перешли к сфинктеру пищевода, работающего в тесном взаимодействии с остальными составляющими РЖА (Chao, 1973). Зубы UPJ и LPJ у исследованного нами вида также конвергентно напоминают те, что присущи жвачным травоядным, в упрощённом варианте (Lister, 1996; Ungar, 2015).

Перед тем как кусочки кормового субстрата из ротовой полости попадают в щель между озубленными поверхностями UPJ и LPJ, они оказываются под подушкой нёбного органа путём расслабления глоточного клапана, расположенного на переднем крае РЖА. Основой глоточного клапана служит *m. transversus epibranchiale* 4, сокращение которого в случае необходимости обеспечивает перекрывание и таким образом обособление пространства, находящегося под нёбным органом, в случае одновременного сжатия мускульных волокон передней части *sphincter oesophagii*. Однако “соскребать” проглоченный рыбой корм в каудальном направлении *m. transversus epibranchiale* 4, как указывают некоторые авторы (Board, 1956; Clements et al., 2016), не способен.

Борд (Board, 1956) сообщает, что в основе предполагаемых им соскребательных движений нёбного органа лежат перемещения несущей его UPJ относительно нижних отделов жаберной решётки. Однако в процессе перетирания пищи UPJ изменение своего местоположения вперёд–назад осуществляет вместе со связанными с ним *epibranchialia* 1–4 и *ceratobranchialia* 1–4. Борд (Board, 1956) же для процесса “соскребания” предполагает неподвижность *ceratobranchialia* 1–4 относительно *epibranchialia* 1–4, что в реальности привело бы к деформации и поломке конструкции жаберного аппарата. Проникновение корма на зубы РЖА обеспечивается иным способом: происходит расширение сжатой до этого полости *sphincter oesophagii* и пища с током воды устремляется из-под пространства под нёбным органом в каудальном направлении в область пониженного давления. Данному процессу помогает также и расширение глоточных мешков, которые могут работать в качестве насоса. При этом они способны накапливать в себе порции ещё не перемолотой зубами РЖА пищи или же перетёртую кормовую смесь на разных стадиях обработки. Такое становится возможным благодаря сокращению *m. saccus pharyngealis*, которое отделяет полость мешка от полости *sphincter oesophagii*, а также *mm. pharyngealia*, отделяющих полость мешка от камеры под подушкой нёбного органа. Если *m. saccus pharyngealis* и *mm. pharyngealia* сократятся одновременно, это приведёт к обособлению глоточного мешка и от полости *sphincter oesophagii*, и от полости под нёбным органом. Глоточный мешок одной стороны головы может сократиться, тогда как мешок другой стороны головы оставаться растянутым. В результате этого обеспечивается равномерное распределение обрабатываемой смеси по всей поверхности между зубами LPJ и UPJ без образования нежелательных сгустков на её левом или правом участке относительно контрлатерального². В процессе перетирания корма зубами РЖА рубиново-пепельная рыба-попугай время от времени подсасывает вперёд (т.е. отрыгивает) под нёбный орган выработанную смесь съедобных и несъедобных компонентов для анализа на предмет достаточности степени их обработки. Для этого под нёбным органом формируется область пониженного давления следующим образом. Сначала происходит плотное прижатие дна жаберной решётки к вентральной поверхности подушки органа и сокращение *m. transversus epibranchiale* 4, перекрывающее связь с ротовой полостью. После этого рыба быстро опускает вниз вентральную часть аппарата жаберных дуг, располагающуюся под нёбным орга-

² Примеры асинхронной работы билатерально симметричной висцеральной мускулатуры РЖА были описаны ранее (Claes, Vree, 1991; Vandewalle et al., 2000).

ном, за счёт сокращения волокон задней области *m. sternohyoideus* (но не всего мускула), подтягивающих вниз центральную ось жаберной решётки за аутогенный отросток *hurobranchiale 3*; это действие происходит одновременно с сокращением *m. pharyngocleithralis externus et internus*. Тонкие аспекты приложения силы к описываемому отделу жаберной решётки помогает контролировать также работа *m. rectus ventralis 4*, который передаёт своё влияние через аутогенный отросток *hurobranchiale 3*. В ходе данного процесса наличие *lig. hurobranchiale 3* способствует поддержанию специализированной формы кила.

Описываемые события, т.е. переход обрабатываемой кормовой смеси из-под зубов РЖА в *sphincter oesophagii*, в глоточный мешок или поднёбный орган и обратно, могут выполняться рыбой многократно. Когда она, наконец, примет решение об окончании процесса пережёвывания пищи, просвет пищевода позади сфинктера расширится и корм с током воды покинет РЖА. Таким образом, подобный автономный круговорот обрабатываемой пищи в пределах взаимосвязанных камер РЖА за счёт наличия глоточного клапана может происходить без какого-либо контакта с ротовой полостью рыбы. При необходимости, однако, корм может проникнуть из РЖА и обратно в ротовую полость, например, при случайном проглатывании нежелательного трудно пережёвываемого объекта. Для выполнения этой процедуры животное сначала с закрытым ртом с силой приводит в действие суспензориумы при помощи мощных *m. adductor arcus palatini* каждой стороны головы, изгоняя воду из ротовой и жаберной полостей. Затем происходит прижатие жаберных крышек *m. adductor operculi* и отведение суспензориумов силовым сокращением *m. geniohyoideus*, *m. sternohyoideus* и частично *m. levator arcus palatini*. После этих действий давление в ротовой полости рыбы становится меньше, чем в камере поднёбным органом, создавая ток воды из неё в ротовую полость. Рот открывается, а вновь сокращающиеся *m. adductor arcus palatini* отправляют нежелательный объект во внешнюю среду (Махотин, Громова, 2019).

Регулирование перемещений LPJ в процессе обработки корма РЖА

В то время как у большинства групп *Euteleostei* РЖА вовлечён только в процесс глотания добычи, виды попугаевых обнаруживают уникальные структурные и функциональные инновации РЖА, которые дают им возможность пережёвывать трудно обрабатываемую пищу (Claes, Vree, 1991). У рубиново-пепельной рыбы-попугая перемещение сравнительно подвижной LPJ относительно UPJ динамически контролируются многочисленными мускулами, осуществляющими связь LPJ с

нейрокраниумом, остальными отделами жаберной решётки и плечевым поясом. В противоположность данной ситуации у более генерализованных окунеобразных ведущих движения в пределах РЖА исходят со стороны UPJ, тогда как LPJ более ограничена в своих перемещениях (Wainwright, 2005). Мускульная поддержка UPJ рубиново-пепельной рыбы-попугая значительно беднее таковой LPJ: она обеспечивает небольшие переднезадние сдвиги UPJ по гладкой вентральной стороне *parasphenoideum*, конвергентно напоминающие те, что совершает в ходе протракции верхняя челюсть осетровых рыб (*Acipenseridae*) (Цессарский, 1993). Специфическое строение нижней сочленовной области нейрокраниума, которая включает в себя сагиттальный *cr. ventralis parasphenoideum*, переходящий в поперечно ориентированную сочленовную поверхность, одновременно служит увеличению площади плотного устойчивого прилегания к ней передней мягкой альвеолярной части UPJ, а также способствует поддержанию стабильной направленности движений заднего отдела кости. Киль LPJ рубиново-пепельной рыбы-попугая служит механически эффективным плечом рычага данного элемента, выгодным местом крепления нескольких мускулов, регулирующих его перемещения. Для осуществления упомянутого выше контроля движений LPJ мышцы РЖА видоизменяют такие свои характеристики, как внутреннее строение, масса и место прикрепления. Кроме того, управление перемещениями LPJ напрямую выполняют костные структуры, не относящиеся к висцеральному черепу – плечевой пояс рыбы. Рассмотрим выше-сказанное более подробно.

1. Среди набора разнообразных мышц, регулирующих перемещения LPJ, своим внушительным размером и сложностью апоневротического каркаса выделяется комплекс, включающий взаимосвязанные друг с другом *m. levator externus 4*, *m. levator posterior* и *m. adductor 5*, которые таким образом играют роль трёх порций единого сложнопериостого “сверхмускула”. Подобное вторичное слияние ранее обособленных у менее специализированных окунеобразных мышц направлено на увеличение эффективности работы РЖА: путём повышения силы укуса LPJ относительно UPJ, а также посредством создания условий более тонкого контроля движений LPJ, поскольку разные области “сверхмускула” сокращаются независимо друг от друга, в сумме давая новые результаты, ранее недоступные его отдельным составляющим (Herring et al., 1979; Luca, Merletti, 1988; Koh, Grabner, 1992). Об использовании такой дифференцированной регуляции приложения силы к LPJ со стороны этого мускульного комплекса свидетельствует скопление на поверхности LPJ наборов многочисленных одиночных конечных сухожилий, формирующих более крупные многочленные обра-

зования с трудно различимыми границами. Стоит отметить, что у менее специализированных окунеобразных, таких как морские ворчуны (*Haemulidae*), сокращение *m. levator externus* 3–4 и *m. levator posterior* будет приводить не к поднятию, а к опусканию элементов UPJ, которые давят сверху на LPJ (Wainwright, 1989).

2. Epibranchiale 4 рубиново-пепельной рыбы-попугая является ключевым элементом, осуществляющим передачу силы на LPJ не только со стороны нейрокраниума, но и при участии UPJ (Bellwood, 1986). Плоский сустав не ограничивает смещения сочленовной части epibranchiale 4 в переднезаднем направлении и в малой степени медиально, относительно UPJ. Широкая свобода движений костного элемента, которую предоставляет сустав этой категории, в условиях прикрепления к нему таких силовых мускулов, как *m. levator posterior pars lateralis*, *m. adductor* 5 и часть *m. levator externus* 4, казалось бы, должна способствовать поломке механизма PJA; однако же этого не происходит благодаря наличию вышеупомянутой дифференцированной мускульной регуляции движений, составляющих PJA, в том числе и epibranchiale 4. В частности, при взаимодействии *m. levator posterior pars lateralis* и *m. adductor* 5 epibranchiale 4 играет функцию механического блока, позволяющего регулировать силу, которую LPJ прикладывает к UPJ (рис. 6). Два антагониста небольшого размера – *m. obliquus dorsalis* 4 и *m. transversus dorsalis posterior* – благодаря своей специфической ориентации посредством epibranchiale 4 в значительной степени влияют на направление оказываемой силы LPJ по отношению к UPJ, что важно для осуществления процесса перетирания корма. При совместном сокращении *m. adductor* 5 и *m. obliquus dorsalis* 4 суммарный вектор давления, который LPJ прикладывает к UPJ, будет иметь больший рострально направленный компонент, нежели при сокращении *m. levator externus* 4. Подобное можно констатировать и для суммарного заднедорсального вектора сокращения *m. adductor* 5 и *m. transversus dorsalis posterior*: он эффективнее будет прижимать LPJ к UPJ в каудальном направлении в сравнении с *m. levator posterior*. О таких результатах совместного сокращения *m. adductor* 5 и *m. obliquus dorsalis* 4/*m. transversus dorsalis posterior* свидетельствует характерное веерообразное устройство его внутренней апоневротической конструкции. Значение этих двух итоговых векторов заключается также и в том, что их присутствие наряду с сокращением других мускулов, связанных с LPJ, которые осуществляют его протракцию (например, *m. rectus communis*) или ретракцию (например, *m. pharyngocleithralis internus*), в сумме даст более выгодное приложение вектора тяги к LPJ в нужном направлении (соответственно вперёд или назад) и значительно повысит её эффективность. Протрак-

ция LPJ будет способствовать увеличению высоты киля жаберной решётки.

3. Формирование плоского сустава LPJ с cleithrum является одним из вспомогательных средств, способствующих осуществлению многократно повторяемых силовых однотипных движений LPJ в ходе обработки корма. В этих условиях плечевой пояс выступает в качестве опоры (Liem, Greenwood, 1981); подобное сочленение с той же ролью имеется в PJA у растительноядного тупорылого полурыла *Arrhamphus sclerolepis* (Tibbetts, Carseldine, 2003). Характер сустава свидетельствует, что в процессе пережёвывания пищи LPJ рубиново-пепельной рыбы-попугая не производит высоко амплитудных перемещений относительно cleithrum, которые необходимы сегатобранхиале 5 хищных, менее специализированных окунеобразных, таких как обыкновенный окунь (Osse, 1969) или судак *Stizostedion lucioperca* (Elshoud-Oldenhove, 1979), поскольку размер подвижной вырывающейся из ротовой полости добычи таких охотников может сильно варьировать. В этом случае сустав был бы укреплён, однако у рубиново-пепельной рыбы-попугая он не поддержан связками и не имеет синовиальной сумки. Смещение LPJ вверх и вперёд происходит во время приведения половинок cleithrum друг к другу в том же направлении, в сторону затылочного отдела черепа, путём сокращения *m. levator pectoralis* и порций туловищной мускулатуры, тянущихся от нейрокраниума к cleithrum и supracleithrum. О значительной силе аддукции плечевого пояса, развиваемой в ходе этого движения, свидетельствует наличие мощного *t. corpus muscularis*. Обратное перемещение cleithrum вниз и назад обусловлено сокращением мышц живота, крепящихся к области симфиза двух половинок плечевого пояса, а также *m. hyraxialis*, устремляющейся в каудальном направлении от нижней ветви cleithrum. В этих условиях прилеганию сочленовных поверхностей сустава LPJ и cleithrum друг к другу способствует активность *m. pharyngocleithralis externus* и *internus*. Степень отведения плечевого пояса у менее специализированных окунеобразных контролируется *lig. baudeloti* (Osse, 1969), а у рубиново-пепельной рыбы-попугая эту функцию берёт на себя *t. corpus muscularis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение строения и механизма функционирования PJA рубиново-пепельной рыбы-попугая вносит вклад в понимание особенностей экологии и поведения данного вида семейства Scaridae. PJA рубиново-пепельной рыбы-попугая демонстрирует высокую степень автономности своей активности относительно работы аппарата передних челюстей. Увеличение степени участия PJA в обработке корма привело к вторичному упроще-

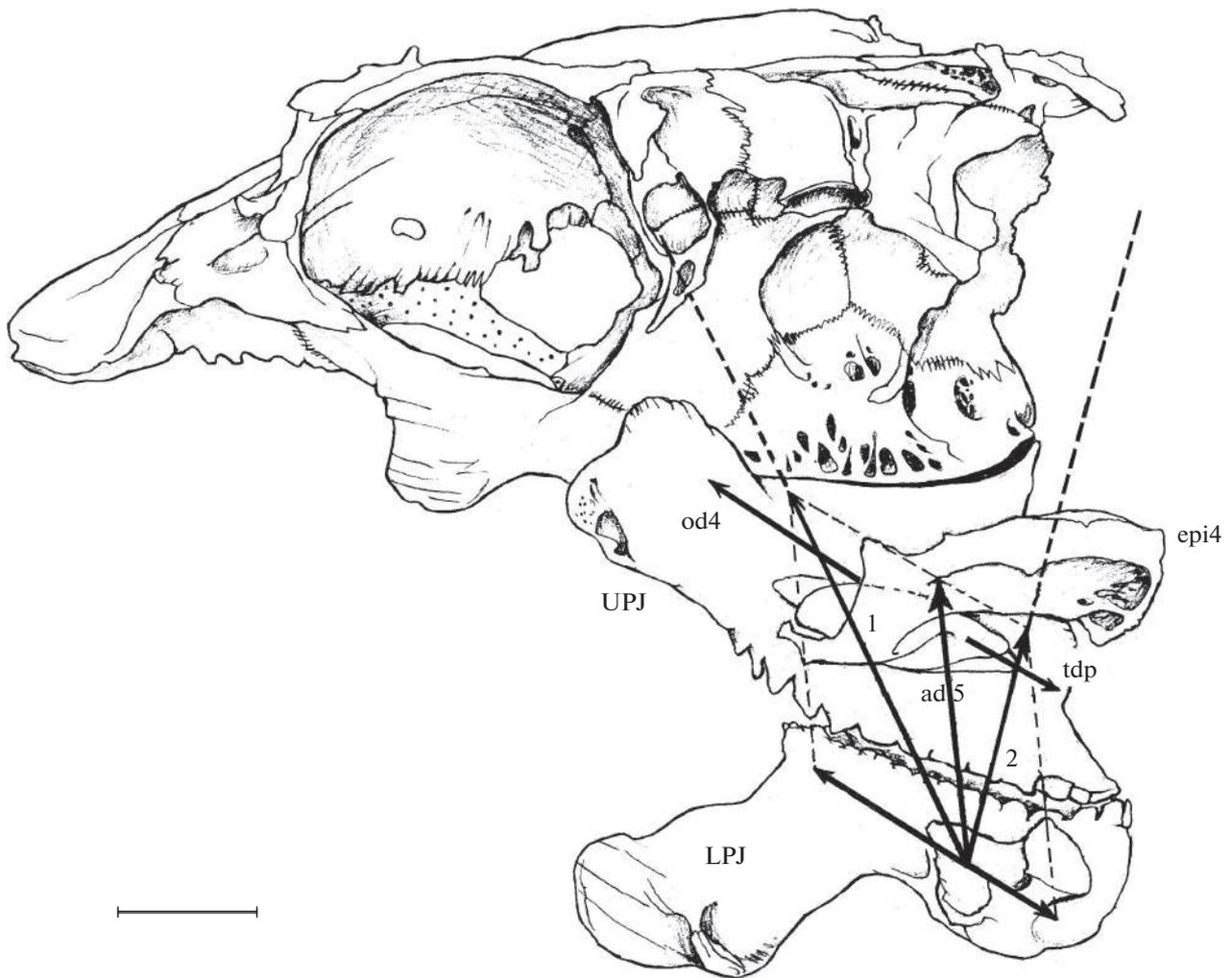


Рис. 6. Схема приложения сил нижней глоточной челюсти (LPJ) к верхней (UPJ) при совместном сокращении пары *m. adductor 5* и *m. obliquus dorsalis 4* и пары *m. adductor 5* и *m. transversus dorsalis posterior* рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*, полученная в результате суммации векторов мускулов по правилу параллелограмма; UPJ и LPJ находятся в воспроизведённом “рабочем” положении; UPJ представлено в сочленении с нейрокраниумом рыбы. 1 – суммарный вектор сокращения *m. adductor 5* и *m. obliquus dorsalis 4*; 2 – суммарный вектор сокращения *m. adductor 5* и *m. transversus dorsalis posterior*, epi4 – epibranchiale 4; ост. обозначения см. на рис. 2.

нию строения пищеварительного тракта у данного вида – отсутствию желудка. РЖА у рубиново-пепельной рыбы-попугая является комплексной системой, функционирование которой обеспечивают специализированные костные элементы жаберных дуг и нёбный орган, обслуживаемые видоизменёнными мускульными структурами, среди которых своим сложным устройством выделяется сфинктер пищевода. Последний формирует сложную систему камер переменного объёма, взаимосвязь которых способствует тщательному перетиранию пищи глоточными зубами; циклы такой обработки могут многократно повторяться. Ротовая полость рыбы демонстрирует адаптацию к сопряжению процессов дыхания и питания. Нали-

чие нёбного органа, которым также конвергентно обладают представители карпообразных (Cyrpriniformes), связано с характером потребляемого корма рубиново-пепельной рыбой-попугаем, насыщенного карбонатом кальция, и функциональными особенностями способа обработки корма во рту изучаемого вида. Исследованы и проиллюстрированы оригинальными рисунками детали крепления мускулов, обслуживающих нёбный орган, а также уточнена их иннервация. В процессе питания язык рубиново-пепельной рыбы-попугая конвергентно осуществляет перемещения, используемые также для внутриротовой обработки добычи гораздо более примитивным видом – серебряной араваной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громова Е.С., Махотин В.В. 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 410–426.
- Громова Е.С., Держинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Там же. Т. 57. № 4. С. 379–392.
- Держинский Ф.Я. 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект Пресс, 303 с.
- Махотин В.В., Громова Е.С. 2019. Детали строения скелета, мышц и соединительнотканых элементов головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyrprinidae) в связи с особенностями функционирования его висцерального аппарата // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 3–27.
- Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Либроком, 880 с.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 718 с.
- Цессарский А.А. 1993. Морфология и эволюция черепа осетрообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН, 28 с.
- Alfaro M., Westneat M.W. 1999. Motor patterns of herbivorous feeding: electromyographic analysis of biting in the parrotfishes *Cetoscarus bicolor* and *Scarus iseri* // Brain Behav. Evol. V. 54. P. 205–222.
- Alfaro M., Janovetz J., Westneat M.W. 2001. Motor control across trophic strategies: muscle activity of biting and suction feeding fishes // Amer. Zool. V. 41. P. 1266–1279.
- Alwany M.A., Thaler E., Stachowitsch M. 2009. Parrotfish bioerosion on Egyptian Red Sea reefs // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 371. P. 170–176.
- Anker G.Ch. 1978. The morphology of the head-muscles of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae) // Netherl. J. Zool. V. 28. № 2. P. 234–271.
- Barel C.D.N., Witte F., Van Oijen M.J.P. 1976. The shape of the skeletal elements in the head of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae) // Ibid. V. 26. № 2. P. 163–265.
- Bellwood D.R. 1986. The functional morphology, systematics and behavioural ecology of parrotfishes (family Scaridae): Ph. D. Thesis. N. Queensland, Townsville: James Cook Univ., 489 p.
- Bellwood D.R. 1994. A phylogenetic study of the parrotfishes family Scaridae (Pisces: Labroidei), with a revision of genera. Sydney: Austral. Mus., 86 p.
- Bellwood D.R. 1996. Production and reworking of sediment by parrotfishes (family Scaridae) on the Great Barrier Reef, Australia // Mar. Biol. V. 125. P. 795–800.
- Board P.A. 1956. The feeding mechanism of the fish *Sparisoma cretense* // Proc. Zool. Soc. London. V. 127. № 1. P. 59–77.
- Bonaldo R.M., Bellwood D.R. 2008. Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 360. P. 237–244.
- Bonaldo R.M., Krajewski J.P., Bellwood D.R. 2011. Relative impact of parrotfish grazing scars on massive *Porites* corals at Lizard Island, Great Barrier Reef // Ibid. V. 423. P. 223–233.
- Bonaldo R.M., Hoey A.S., Bellwood D.R. 2014. The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs // Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 52. P. 81–132.
- Brock R.E. 1979. An experimental study on the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure // Mar. Biol. V. 51. P. 381–388.
- Brown E., Muir B.S. 1970. Analysis of ram ventilation of fish gills with application to skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 27. № 9. P. 1637–1652.
- Bruggemann J.H., Van Kessel A.M., Van Rooij J.M., Bree-man A.M. 1996. Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: implications of fish size, feeding mode and habitat use // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 134. P. 59–71.
- Camp A.L., Konow N., Sanford C.J. 2009. Functional morphology and biomechanics of the tongue-bite apparatus in salmonid and osteoglossomorph fishes // J. Anat. V. 214. P. 717–728.
- Carr A., Tibbetts I.R., Kemp A., Truss R., Drennan J. 2006. Inferring parrotfish (Teleostei: Scaridae) pharyngeal mill function from dental morphology, wear, and microstructure // J. Morphol. V. 267. P. 1147–1156.
- Cernohorsky N.H., McClanahan T.R., Babu I., Horsak M. 2015. Small herbivores suppress algal accumulation on Agatti atoll, Indian Ocean // Coral Reefs. V. 34. № 4. P. 1023–1035.
<https://doi.org/10.1007/s00338-015-1331-x>
- Chao L.N. 1973. Digestive system and feeding habits of the cunner, *Tautoglabrus adspersus*, a stomachless fish // Fish. Bull. V. 71. № 2. P. 565–586.
- Chen Po-Yu, Schirer J., Simpson A. et al. 2012. Predation versus protection: fish teeth and scales evaluated by nanoindentation // J. Mater. Res. V. 27. № 1. P. 100–112.
- Claes G., Vree F. 1991. Kinematics of the pharyngeal jaws during feeding in *Oreochromis niloticus* (Pisces, Perciformes) // J. Morphol. V. 208. P. 227–245.
- Clements K.D., Bellwood D.R. 1988. A comparison of the feeding mechanisms of two herbivorous labroid fishes, the temperate *Odax pullus* and the tropical *Scarus rubroviolaceus* // Austral. J. Mar. Freshw. Res. V. 39. P. 87–107.
- Clements K.D., German D.P., Piche J. et al. 2016. Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages // Biol. J. Linn. Soc. V. 120. № 4. P. 729–751.
- Cole F.J. 1898. Observations on the structure and morphology of the cranial nerves and lateral sense organs of fishes; with special reference to the genus *Gadus* // Trans. Linn. Soc. Zool. Ser. 2. V. 7. № 5. P. 17–221.
- Delsman H.C. 1925. Fishes with protrusile mouths // Treubia. V. 6. № 2. P. 98–106.
- Doosey M.H., Bart H.L. Jr. 2011. Morphological variation of the palatal organ and chewing pad of catostomidae (Teleostei: Cypriniformes) // J. Morphol. V. 272. P. 1092–1108.
- Dromard C., Bouchon-Navaro Y., Harmelin-Vivien M., Bouchon C. 2013. Diversity of trophic niches among Scaridae (Guadeloupe, Lesser Antilles) // Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. V. 66. P. 259–265.
- Drucker E.G., Jensen J.S. 1991. Functional analysis of a specialized prey processing behavior: winnowing by surfperches (Teleostei: Embiotocidae) // J. Morphol. V. 210. P. 267–287.
- Elshoud-Oldenhave M.J.W. 1979. Prey capture in the pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (Teleostei, Percidae): a struc-

- tural and functional analysis // *Zoomorphol.* V. 93. P. 1–32.
- Francini-Filho R.B., Moura R.L., Ferreira C.M., Coni E.O.C.* 2008. Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: *Scaridae*) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil, with comments on the classification of species into functional groups // *Neotrop. Ichthyol.* V. 6. № 2. P. 191–200.
- Gieler V.A.* 1904. Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinidens* // *J. Morphol.* V. 32. P. 602–686.
- Gobalet K.W.* 1989. Morphology of the parrotfish pharyngeal jaw apparatus // *Amer. Zool.* V. 29. P. 319–331.
- Goedel W.* 1974. A contribution to the comparative and functional anatomy of the head of *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei) // *Zool. Jb. Anat.* V. 92. P. 220–274.
- Graaf P.J.F.* 1990. Innervation pattern of the gill arches and gills of the carp (*Cyprinus carpio*) // *J. Morphol.* V. 206. P. 71–78.
- Green A.L., Bellwood D.R.* 2009. Monitoring functional groups of herbivorous reef fishes as indicators of coral reef resilience. A practical guide for coral reef managers in the Asia Pacific region. Gland, Switzerland: IUCN, 70 p.
- Gromova E.S., Makhotin V.V.* 2018. Maxillary apparatus in feeding of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) // *J. Ichthyol.* V. 58. № 6. P. 857–877.
- Grubich J.R., Huskey S., Crofts S. et al.* 2012. Mega-bites: extreme jaw forces of living and extinct piranhas (Serrasalminae) // *Sci. Rept.* V. 2. № 1009. P. 1–9.
- Handrick V.K.* 1901. Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des *Argyropelecus hemigymnus* // *Zoologica.* № 32. P. 1–68.
- Harrison G.* 1981. The cranial nerves of the teleost *Trichurus lepturus* // *J. Morphol.* V. 167. P. 119–134.
- Herrick C.J.* 1899. The cranial and first spinal nerves of *Menidia*; a contribution upon the nerve components of the bony fishes // *J. Comp. Neurol.* V. 9. № 1. P. 419–455.
- Herring S.W., Grimm A.F., Grimm B.R.* 1979. Functional heterogeneity in a multipinnate muscle // *Amer. J. Anat.* V. 154. № 4. P. 563–576.
- Hofmann R.R.* 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system // *Oecologia.* V. 78. P. 443–457.
- Hoogenboezem W., Lammens E.H.R., Vugt Y., Osse J.W.M.* 1992. A model for switching between particulate-feeding and filter-feeding in the common bream, *Abramis brama* // *Environ. Biol. Fish.* V. 33. P. 13–21.
- Howard K.G., Claisse J.T., Clark T.B. et al.* 2013. Home range and movement patterns of the Redlip Parrotfish (*Scarus rubroviolaceus*) in Hawaii // *Mar. Biol.* V. 160. P. 1583–1595.
- Kaufman L.S., Liem K.F.* 1982. Fishes of the suborder Labroidei (Pisces: Perciformes): phylogeny, ecology, and evolutionary significance // *Breviora. Mus. Comp. Zool.* № 472. P. 1–19.
- Kendall J.L., Lucey K.S., Jones E.A. et al.* 2007. Mechanical and energetic factors underlying gait transitions in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) // *J. Exp. Biol.* V. 210. P. 4265–4271.
- Kobelkowsky A.* 2013. Morphology and dissection technique of the kidney of the grey snapper *Lutjanus griseus* (Teleostei: Lutjanidae) // *Int. J. Morphol.* V. 31. № 2. P. 553–561.
- Koh T.J., Grabiner M.D.* 1992. Cross talk in surface electromyograms of human hamstring muscles // *J. Orthop. Res.* V. 10. P. 701–709.
- Konow N., Sanford C.P.J.*, 2008. Biomechanics of a convergently derived prey-processing mechanism in fishes: evidence from comparative tongue bite apparatus morphology and raking kinematics // *J. Exp. Biol.* V. 211. P. 3378–3391.
- Korsmeyer K.E., Steffensen J.F., Herskin J.* 2002. Energetics of median and paired fin swimming, body and caudal fin swimming, and gait transition in parrotfish (*Scarus schlegelii*) and triggerfish (*Rhinecanthus aculeatus*) // *Ibid.* V. 205. P. 1253–1263.
- Lauder G.V.* 1983a. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in euteleostean fishes // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 77. P. 1–38.
- Lauder G.V.* 1983b. Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei, Centrarchidae) // *J. Morphol.* V. 178. P. 1–21.
- Lauder G.V.* 1983c. Food capture // *Fish biomechanics* / Eds. Webb P.W., Weihs D. N.Y.: Praeger. P. 280–311.
- Liao Y.-C., Chen L.-S., Shao K.-T., Chen I.-Sh.* 2004. A review of parrotfishes (Perciformes: Scaridae) of Taiwan with descriptions of four new records and one doubtful species // *Zool. Stud.* V. 43. № 3. P. 519–536.
- Liem K.F.* 1975. Biological versatility, evolution, and food resource exploitation in African cichlid fishes // *Amer. Zool.* V. 15. P. 427–454.
- Liem K.F.* 1978. Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes I. Piscivores // *J. Morphol.* V. 158. P. 323–360.
- Liem K.F.* 1986. The pharyngeal jaw apparatus of the Embiotocidae (Teleostei): a functional and evolutionary perspective // *Copeia.* № 2. P. 311–323.
- Liem K.F., Greenwood P.H.* 1981. A functional approach to the phylogeny of the pharyngognath Teleosts // *Amer. Zool.* V. 21. P. 83–101.
- Liem K.F., Sanderson S.L.* 1986. The pharyngeal jaw apparatus of labrid fishes: a functional morphological perspective // *J. Morphol.* V. 187. P. 143–158.
- Lister A.M.* 1996. The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*) // *Int. J. Osteoarch.* V. 6. P. 119–143.
- Lokrantz J., Nyström M., Thyresson M., Johansson C.* 2008. The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes // *Coral Reefs.* V. 27. P. 967–974.
- Luca C.J., Merletti R.* 1988. Surface myoelectric signal cross-talk among muscles of the leg // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* V. 69. P. 568–575.
- Maheshwari S.C.* 1965. The cranial nerves of *Mastacembelus armatus* (Lacepede) // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 12. № 3–6. P. 89–98.
- Mikami Y.* 2013. Phylogenetic relationship of Labridae species deduced from comparative dissection // *Anat. Rec.* V. 296. P. 788–797.
- Mithel M.* 1964. The cranial nerves of the sisorid catfish *Bagarius bagarius* // *Copeia.* № 4. P. 673–678.
- Monod Th.* 1951. Notes sur le squelette visceral des Scaridae // *Bull. Soc. Hist. Nat. Toul.* V. 86. P. 191–194.
- Nakae M., Sasaki K.* 2006. Peripheral nervous system of the ocean sunfish *Mola mola* (Tetraodontiformes: Molidae) // *Ichthyol. Res.* V. 53. P. 233–246.
- Nakae M., Sasaki K.* 2007. Review of spino-occipital and spinal nerves in Tetraodontiformes, with special reference

- to pectoral and pelvic fin muscle innervation // *Ibid.* V. 54. P. 333–349.
- Nakae M., Sasaki K.* 2008. Branchial arch muscle innervation by the glossopharyngeal (IX) and vagal (X) nerves in Tetraodontiformes, with special reference to muscle homologies // *J. Morphol.* V. 269. P. 674–690.
- Nelson G.J.* 1967. Gill arches of some teleostean fishes of the families Girellidae, Pomacentridae, Embiotocidae, Labridae and Scaridae // *J. Nat. Hist.* V. 1. P. 289–293.
- Nicol J.A.C.* 1952. Autonomic nervous systems in lower chordates // *Biol. Rev.* V. 27. № 1. P. 1–48.
- Nilsson S.* 1984. Innervation and pharmacology of the gills // *Fish Physiol.* V. 10. P. 185–227.
- Ong L., Holland K.N.* 2010. Bioerosion of coral reefs by two Hawaiian parrotfishes: species, size differences and fishery implications // *Mar. Biol.* V. 157. № 6. P. 1313–1323.
- Osse J.W.M.* 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // *Netherl. J. Zool.* V. 19. № 3. P. 289–392.
- Pereira P.H.C., Santos M., Lippi D.L., Silva P.* 2016. Ontogenetic foraging activity and feeding selectivity of the Brazilian endemic parrotfish *Scarus zelindae* // *PeerJ.* 4:e2536. 15 p.
<https://doi.org/10.7717/peerj.2536>
- Price S.A., Wainwright P.C., Bellwood D.R. et al.* 2010. Functional innovations and morphological diversification in parrotfish // *Evolution.* V. 64. № 10. P. 3057–3068.
- Randall J.E.* 1965. Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies // *Ecology.* V. 46. № 3. P. 255–260.
- Rognes K.* 1973. Head skeleton and jaw mechanism in Labrinae (Teleostei: Labridae) from Norwegian waters // *Acta Univ. Berg. Ser. Math. Rer. Nat.* № 4. P. 1–151.
- Saxena P.K.* 1969. The cranial nerves in *Hilsa ilisha* (Ham.) and *Cirrhina mrigala* (Ham.) // *Acta Anat.* V. 74. P. 197–213.
- Schultz L.P.* 1958. Review of the parrotfishes family Scaridae // *Bull. Unit. St. Nat. Mus.* V. 214. P. 1–133.
- Schultz L.P.* 1969. The taxonomic status of the controversial genera and species of parrotfishes with a descriptive list (family Scaridae) // *Smith. Contr. Zool.* № 17. P. 1–50.
- Schulz U., Berg R.* 1987. The migration of ultrasonic-tagged bream, *Abramis brama* (L.), in Lake Constance (Bodensee-Untersee) // *J. Fish Biol.* V. 31. P. 409–414.
- Sibbing F.A., Uribe R.* 1985. Regional specializations in the oro-pharyngeal wall and food processing in the carp (*Cyprinus carpio* L.) // *Netherl. J. Zool.* V. 35. № 3. P. 377–422.
- Springer V.G., Freihofner W.C.* 1976. Study of the monotypic fish family *Pholidichthyidae* (Perciformes) // *Smith. Contr. Zool.* № 216. P. 1–41.
- Stiassny M.L.J.* 1981. Phylogenetic versus convergent relationship between piscivorous cichlid fishes from lakes Malawi and Tanganyika // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 40. № 3. P. 67–101.
- Stiassny M.L.J.* 1982. The relationships of the neotropical genus *Cichla* (Perciformes, Cichlidae): a phyletic analysis including some functional considerations // *J. Zool. London.* V. 197. P. 427–453.
- Stiassny M.L.J., Jensen J.S.* 1987. Labroid intrarelationships revisited: morphological complexity, key innovations, and the study of comparative diversity // *Bull. Mus. Comp. Zool.* V. 151. № 5. P. 269–319.
- Tedman R.A.* 1980. Comparative study of the cranial morphology of the labrids *Choerodon venustus* and *Labroides dimidiatus* and the scarid *Scarus fasciatus* (Pisces: Perciformes). I. Head skeleton // *Austral. J. Mar. Freshw. Res.* V. 31. P. 337–349.
- Tibbetts I.R., Carseldine L.* 2003. Anatomy of a hemiramphid pharyngeal mill with reference to *Arrhamphus sclerolepis krefftii* (Teleostei: Hemiramphidae) // *J. Morphol.* V. 255. P. 228–243.
- Ungar P.S.* 2015. Mammalian dental function and wear: a review // *Biosur. Biotrib.* V. 1. № 1. P. 25–41.
- Vandewalle P., Havard M., Claes G., Vree F.* 1992. Mouvements des machoires pharyngiennes pendant la prise de nourriture chez le *Serranus scriba* (Linck, 1758) (Pisces, Serranidae) // *Can. J. Zool.* V. 70. P. 145–160.
- Vandewalle P., Parmentier E., Chardon M.* 2000. The branchial basket in teleost feeding // *Cybiuim.* V. 24. № 4. P. 319–342.
- Wainwright P.C.* 1989. Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus in perciform fishes: an experimental analysis of the Haemulidae // *J. Morphol.* V. 200. P. 231–245.
- Wainwright P.C.* 2005. Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus // *Fish biomechanics* / Eds. Shadwick R., Lauder G.V. Chicago: Elsevier Press. P. 77–101.
- Yamaoka K.* 1978. Pharyngeal jaw structure in labrid fish // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 24. № 4–6. P. 409–426.
- Yamaoka K.* 1980. Some pharyngeal jaw muscles of *Calotomus japonicus* (Scaridae, Pisces) // *Contr. Seto Mar. Bio. Lab.* № 661. P. 315–322.

УДК 597.556.4.591.473.3

ГИСТОСТРУКТУРА ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА ТРЁХ ГЛУБОКОВОДНЫХ ВИДОВ (*МУСТОРНИУМ ПУНКТАТУМ*, *НОТОСКОПЕЛУС КРОЙЕРИ*, *ЛАМПАНИКТУС МАКДОНАЛЬДИ*) СВЕТЯЩИХСЯ АНЧОУСОВ (МУСТОРНИИДЕ)

© 2019 г. В. П. Панов^{1, *}, С. С. Фалий¹, А. М. Орлов^{2, 3, 4, 5, 6}, Д. В. Артеменков²

¹Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия – РГАУ–МСХА, Москва, Россия

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

³Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

⁴Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁵Томский государственный университет, Томск, Россия

⁶Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

*E-mail: panovval@gmail.com

Поступила в редакцию 10.06.2019 г.

После доработки 13.06.2019 г.

Принята к публикации 09.07.2019 г.

Представлена морфофункциональная характеристика гистоструктуры соматической мускулатуры трёх видов глубоководных рыб семейства Mусторниidae – пятнистого миктофа *Mусторниум пунктатум*, нотоскопела Кройера *Notоскопелус кройери* и лампаникта Макдональда *Лампаниктус макдональди*. Средний диаметр быстрых и медленных мышечных волокон у всех исследованных видов большой; наиболее высок этот показатель у лампаникта. Для всех видов характерен краниокаудальный градиент уменьшения размеров белых мышечных волокон. Отличительной особенностью от других видов костистых рыб служит форма волокон: от угловатой полигональной (миктоф) до овальной (лампаникт) и округлой (нотоскопел). У миктофа между белыми и красными мышцами отмечена также группа волокон очень небольшого диаметра, которые предположительно являются мелкими медленными окислительными волокнами. Красная мускулатура у изученных рыб плохо идентифицируется, так как развита слабо. Исследуемые виды обладают хорошо развитым соединительнотканым каркасом белой мускулатуры, что указывает на определённую рыхлость быстрых мышц. И красная, и белая мускулатура у светящихся анчоусов являются местом интенсивного отложения жировых запасов. По-видимому, высокое содержание липидов в мышечной ткани способствует уменьшению удельного веса рыб и повышению их плавучести.

Ключевые слова: светящиеся анчоусы Mусторниidae, *Mусторниум пунктатум*, *Notоскопелус кройери*, *Лампаниктус макдональди*, мышечная ткань, диаметр волокон, медленные мышечные волокна, быстрые мышечные волокна.

DOI: 10.1134/S0042875219060109

Статья полностью опубликована в английской версии.

УДК 597.554.3.591.5

РЕОРЕАКЦИЯ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE) В ПЕРИОД ОСЕННЕЙ КОНТРАНАТАНТНОЙ МИГРАЦИИ

© 2019 г. Д. С. Павлов¹, В. В. Костин¹, *, А. О. Звездин¹, Д. А. Прозоров¹, С. А. Подоляко²

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

²Астраханский государственный природный биосферный заповедник, Астрахань, Россия

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.

После доработки 31.05.2019 г.

Принята к публикации 03.06.2019 г.

Исследована контранатантная миграция молоди карповых рыб (Cyprinidae) в дельте Волги в августе–ноябре 2016 г. Экспериментальным путём оценена мотивационная компонента реореакции (соотношение типов реореакции) мигрирующей и немигрирующей молоди. Показано, что мотивационная компонента реореакции является поведенческим механизмом рассмотренной миграции.

Ключевые слова: Cyprinidae, молодь, контранатантная миграция, зимовальная миграция, механизмы миграции, реореакция, типы реореакции, дельта Волги.

DOI: 10.1134/S0042875219060122

Для молоди многих речных рыб миграции – неотъемлемый элемент их образа жизни. Хорошо известны миграции молоди вниз по течению – покатные, или денатантные (Шмидт, 1947; Northcote, 1978; Павлов, 1979; Deleray, Кауа, 1992; Павлов и др., 2007; Павлов, Скоробогатов, 2014; Lechner et al., 2017; Pavlov, Mikheev, 2017). Основным поведенческим механизмом реализации этих миграций является отношение рыб к течению – реореакция, в том числе её мотивационная компонента (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015; Звездин, 2016). Мотивационная компонента определяет силу и направление движения рыб в потоке воды. К характеристикам этой компоненты относятся: реопреферендум, распределение рыб в реоградиенте и соотношение типов реореакции. Известны три типа реореакции: положительный (ПТР) – движение особи против течения, отрицательный (ОТР) – движение по течению, компенсаторный (КТР) – сохранение положения в потоке относительно неподвижных ориентиров. Следует учитывать, что в течение опыта каждая особь неоднократно проявляет все три типа реореакции, но с разной вероятностью (Пономарева и др., 2017). Поэтому соотношение типов реореакции – это экспериментальная оценка вероятности проявления особями указанных типов реореакции.

Контранатантная миграция молоди известна у некоторых видов рыб. У лососёвых (Salmonidae) она отмечена в период расселения молоди с нерестилищ и нагула в реке (Brannon, 1972; Nemeth et al., 2003; Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015;

Кириллова и др., 2017). Миграции против течения сеголеток и более старшей молоди карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae) могут быть как нагульными (Prchalova et al., 2004), так и зимовальными (Prignon et al., 1998; Lucas, Baras, 2000; Prchalova et al., 2004, 2006). Контранатантная миграция молоди этих рыб в возрасте 0+ и старше к местам зимовки происходит осенью в дельте Волги (Тряпицина, 1965; Подоляко, 2014, 2015, 2016).

Бенитез с соавторами (Benitez et al., 2015) отмечают, что контранатантные миграции молоди всё ещё слабо изучены. В известной нам литературе не рассматриваются механизмы осенних контранатантных миграций молоди рыб и роль реореакции в их реализации. Мы предполагаем, что в реках поведенческие механизмы контранатантных миграций – нагульных (в период расселения молоди) и зимовальных – могут быть сходными. Известно, что основным поведенческим механизмом в нагульной миграции у ранней молоди нерки *Onco-rhynchus nerka* в летний период является реореакция (Павлов и др., 2013; Zvezdin et al., 2015; Звездин, 2016).

Цель работы – оценить роль реореакции в реализации контранатантной осенней миграции молоди карповых рыб на основе соотношения типов реореакции у мигрирующих и немигрирующих особей.

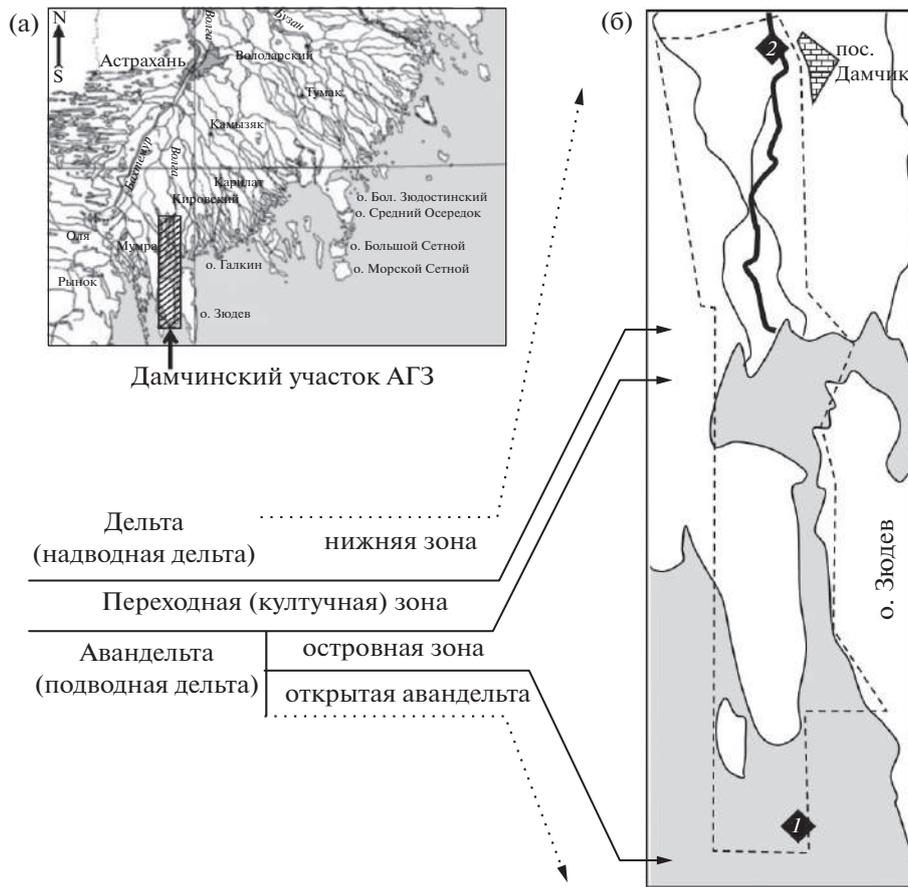


Рис. 1. Карта-схема района исследования: а – общий вид дельты Волги, б – Дамчикский участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника – АГЗ; (—) – протоки дельты, (■) – протока Быстрая, (---) – границы АГЗ с учётом охранных зон; (◆) – места проведения наблюдений и отлова рыб для экспериментов: 1 – авандельта (группа 1), 2 – побережье (группа 2) и русло (группа 3) протоки Быстрая; классификация районов дельты Волги по: Белевич, 1963.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена на территории Дамчикского участка Астраханского государственного природного биосферного заповедника (АГЗ) в дельте Волги в августе–ноябре 2016 г. (рис. 1). Наблюдения за изменением численности молоди массовых видов карповых рыб проводили в авандельте ($45^{\circ}23'3.84''$ с.ш. $47^{\circ}52'41.76''$ в.д.) и в протоке Быстрая ($45^{\circ}47'32.04''$ с.ш. $47^{\circ}53'26.82''$ в.д.) на стандартных тонях АГЗ. Расстояние между пунктами по прямой – 45.3 км, по протокам – ~60 км. Тоня в протоке Быстрая захватывала часть русла и побережье протоки. Рыб отлавливали мальковой волокушей длиной 6 м и высотой 1 м с размером ячеи в крыльях 11 мм, в кутце 0.07 мм. Ловы проводили четыре раза в месяц в светлое время суток.

Для определения времени начала миграции рыб в период 15.09–21.10.2016 г. в протоке Быстрая ежедневно вели визуальные наблюдения и проводили ловы раз в два–три дня. Использовали

активные орудия лова: мальковый бредень длиной 5 м и высотой 1.2 м с размером ячеи 7 мм и подъёмник размером 1×1 м с ячеей 6 мм. Эти же орудия применяли и при поимке рыб для экспериментов. Визуальные наблюдения проводили днём и ночью (с кратковременной (1–2 с) подсветкой фонариком). После начала массовой миграции молоди (08.10.2016 г.) для оценки характеристик миграционного хода молоди в протоке Быстрая на расстоянии до 20 м от берега через равные промежутки (5 м) перпендикулярно береговой линии были установлены поплавки: по ним определяли ширину ходовой стаи. Наблюдения вели с мостков и с лодки по обоим берегам протоки. При пасмурной погоде оценивали интенсивность миграции по 5-бальной шкале: 0 – рыб не видно, 1 – отдельные рыбы и небольшие стайки, 2 – отдельные стаи рыб разной численности, 3 – сплошная лента рыб на удалении от 5 до 10–15 м от берега, 4 – сплошная лента начиная от береговой растительности, 5 – мигрирующих лентой рыб

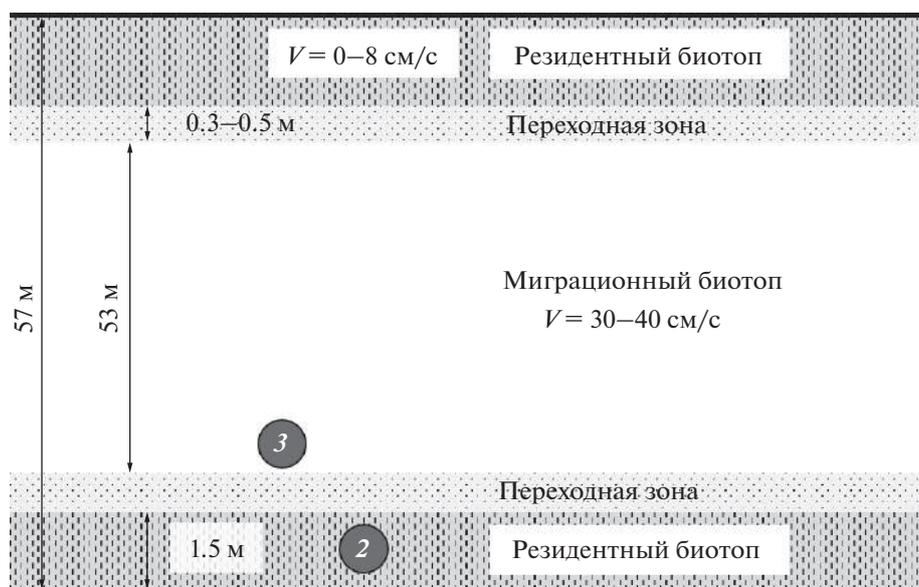


Рис. 2. Схема резидентных и миграционного биотопов в протоке Быстрая с местами отлова группы немигрирующих (2) и мигрирующих (3) рыб для экспериментов.

очень много. При ясной погоде оценивали число мигрирующих особей путём визуального подсчёта рыб, проходивших вдоль левого берега между соседними поплавками в слое воды 0–40 см в течение 1 ч в период с 12:00 до 15:00.

Для экспериментов рыб в возрасте 0+ отлавливали в авандельте и протоке Быстрая (не на стандартных тонях АГЗ). В протоке Быстрая мигрирующих рыб ловили в миграционном биотопе, а немигрирующих — в резидентном (рис. 2). В миграционном биотопе происходит миграция рыб, а в резидентном — обитают рыбы до начала миграции, в моменты её временной приостановки и после окончания миграции (Pavlov, Mikheev, 2017). В нашем случае резидентными биотопами были участок авандельты и побережье протоки Быстрая; миграционный биотоп — её русловой поток. Глубина реки в миграционном биотопе составляла 2–6 м, в резидентном — не превышала 1.5 м, в переходной зоне — 2 м.

В авандельте молодь карповых рыб ловили 22.09.2016 г. вблизи растительности. Глубина воды составляла 60–70 см, скорость течения не превышала 2–5 см/с. Эти значения скорости характерны для резидентного биотопа. Направленного движения рыб против течения не отмечено. Наиболее массовыми видами в этом районе оказалась укляя *Alburnus alburnus* и вобла *Rutilus rutilus caspicus*. Для экспериментов использовали молодь воблы (к месту проведения опытов её везли около 5 ч на моторной лодке в ёмкости объёмом 35 л с аэрацией и заменой части воды каждые 20 мин). В протоке Быстрая немигрирующую густеру *Blicca bjorkna* отловили 02.10.2016 г. в побережье, а мигрирующих

рыб (краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*, густера, укляя и вобла) — 27.09.2016 г. в русловом потоке на удалении до 1.5 м от резидентного биотопа.

От момента отлова до использования в опытах рыб на протяжении 1.5 сут. содержали в сетчатых садках (ячейка 6 мм) объёмом 1 м³, установленных в прибрежье протоки. Садки были расположены таким образом, что через них постоянно проходил ток воды, при этом в части объёма каждого садка была создана затишная зона. Рыб не кормили. Молодь разных групп помещали в разные садки; всю мигрирующую молодь разных видов содержали вместе в одном садке.

Эксперименты с каждой группой молоди проводили дважды: днём при освещённости десятки тысяч люкс и ночью — <0.1 лк. Для определения соотношения типов реореакции использовали прямоточную гидродинамическую установку типа “рыбоход” (Pavlov et al., 2010). Длина установки составляла 196 см, ширина — 50 см, ширина прохода между отсеками — 10 см (рис. 3). В проходах между отсеками установки задавали скорость течения 15 см/с, или 2–4 SL/с, что соответствует 1/3–1/2 критической скорости течения для молоди исследуемых видов (Павлов, 1979). В стартовый отсек установки, перекрытый с обеих сторон временными сетками, помещали 20 рыб (молодь третьей группы отбирали из садка случайным образом без учёта видовой принадлежности). После адаптации рыб к условиям опыта (20 мин) сетки снимали. Каждый опыт продолжался 20 мин, после чего регистрировали число рыб в отсеках установки. Доля рыб (от общей численности в опыте) в отсеках 1–4 является эксперименталь-

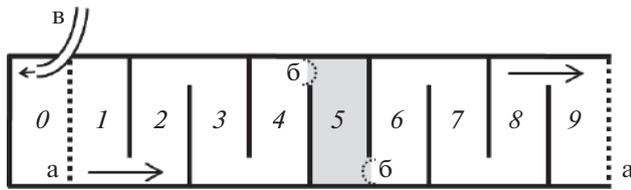


Рис. 3. Схема гидродинамической установки рыболовства: 0–9 – отсеки установки, 5 – стартовый; а – постоянные заградительные сетки, б – временные заградительные сетки стартового отсека, в – шланг для подачи воды из реки, (→) – направление течения.

ной оценкой вероятности ПТР, в стартовом отсеке – КТР, в отсеках 6–9 – ОТР. После опыта рыб помещали в отдельный садок для последующих экспериментов с ними ближайшей ночью. После завершения опытов определяли длину и массу рыб (табл. 1). Всего провели 30 опытов, по 10 опытов для каждой из трёх групп, на 300 экз. карповых рыб.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами с использованием критерия Стьюдента для долей, критерия Шапиро–Уилка и непараметрического дисперсионного анализа Краскела–Уоллеса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность карповых рыб в авандельте Волги и протоке Быстрая

Судя по уловам на стандартных тонях АГЗ, в авандельте в период с августа по октябрь численность сеголеток воблы была относительно стабильной, и только в I–II декадах ноября наблюдалось её значительное снижение. В протоке Быстрая с сентября по октябрь численность молоди воблы повышалась постепенно, а в ноябре – резко возросла (рис. 4а). В динамике численности сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* наблюдалась схожая картина, за исключением того, что её значитель-

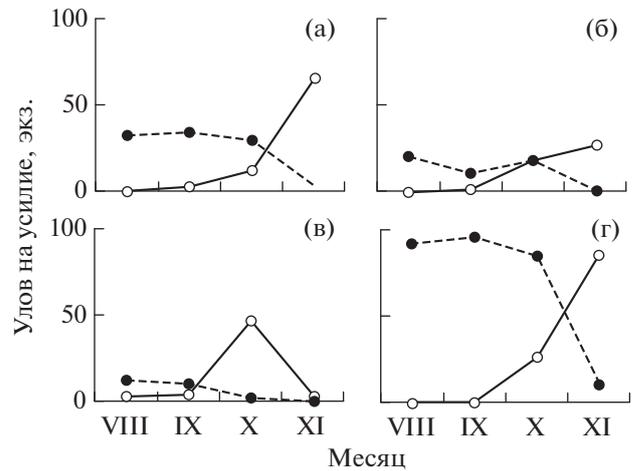


Рис. 4. Динамика численности молоди массовых видов карповых (Cyprinidae) на стандартных тонях АГЗ в авандельте (●) и протоке Быстрая (○) в сентябре–ноябре 2016 г.: а – вобла *Rutilus rutilus caspicus*, б – плотва *R. rutilus*, в – густера *Blicca bjoerkna*, г – укляка *Alburnus alburnus*.

ное снижение в авандельте наблюдали в более ранние сроки – в III декаде октября – I декаде ноября (рис. 4б). Численность сеголеток густеры в протоке Быстрая возрастала с августа по октябрь, а в ноябре снизилась до единичных экземпляров, тогда как в авандельте в течение всего периода наблюдений она неуклонно снижалась (рис. 4в). Рост численности сеголеток укляки в протоке и её падение в авандельте начались в сентябре (рис. 4г). Молодь краснопёрки в авандельте встречалась только в октябре, в протоке – эпизодически. В целом снижение численности рыб в авандельте сопровождалось её увеличением в протоке.

По данным наблюдений, в миграционном и резидентном биотопах протоки Быстрая (вне стандартных тоней АГЗ), в прибрежье (резидентный биотоп) молодь карповых встречалась так же, как и в авандельте, в течение всего периода

Таблица 1. Характеристика использованных в экспериментах рыб

Место лова (№ группы)	Состояние рыб	Вид	Число рыб*, экз.	Длина (SL), мм	Масса, г
Авандельта (1)	Немигрирующие	Вобла	100 (60)	61.3 ± 0.8	3.2 ± 0.1
Протока Быстрая: – прибрежье (2) – русло (3)	То же	Густера	100 (58)	44.4 ± 1.1	1.9 ± 0.3
	Мигрирующие	Краснопёрка	55 (55)	43.9 ± 0.7	0.9 ± 0.04
		Густера	39 (39)	48.3 ± 1.3	1.5 ± 0.1
	»	Укляка	4 (4)	62.0 ± 5.2	2.3 ± 0.6
	»	Вобла	2 (2)	54.5	1.8

Примечание. * За скобками число использованных в опытах рыб, в скобках – измеренных; SL – стандартная длина (до конца чешуйного покрова).

Таблица 2. Численность контранатантных мигрантов молоди карповых (Cyprinidae) в протоке Быстрая

Дата	Погодные условия	Интенсивность миграции, балл	Численность мигрантов, экз/ч*
08.10.2016	Солнечно	2	1490
09.10.2016	То же	1	450
10.10.2016	Пасмурно	2	—
11.10.2016	То же	1	—
12.10.2016	Солнечно	2	1920
13.10.2016	То же	5	17300
14.10.2016	Пасмурно	0	—
15.10.2016	То же	3	—
16.10.2016	»	1	—
17.10.2016	»	1	—
18.10.2016	»	1	—
19.10.2016	»	4	—
20.10.2016	»	4	—
21.10.2016	»	4	—

Примечание. * Суммарное число рыб, прошедших вдоль левого берега протоки через три 5-метровых створа между соседними поплавками; в пасмурные дни численная оценка миграции была невозможна.

исследований. По результатам ловов наиболее массовым видом была густера. В русловом потоке (миграционный биотоп) ни визуальными наблюдениями, ни ловами подъёмником молодь рыб до 24.09.2016 г. включительно не была обнаружена. С 25 сентября и до конца наблюдений (21.10.2016 г.) молодь карповых рыб встречалась не только в резидентном, но и в миграционном биотопе. Днём в русловом потоке рядом с прибрежной растительностью отмечались многочисленные стайки, каждая из 20–50 сеголеток, медленно двигавшихся в приповерхностном слое воды против течения. По результатам ловов 27.09.2016 г. в состав стай входили краснопёрка, густера, уклея, вобла (табл. 1).

В русле молодь обнаруживали только в светлое время суток, она перемещалась мелкими стайками против течения и скапливалась в зонах гидравлических теней за лодками, сваями, причалом. Ночью в миграционном биотопе рыбы не обнаружены ни визуально, ни с помощью орудий лова (бредень, подъёмник). Начало массовой миграции молоди рыб против течения в протоке Быстрая отмечено 08.10.2016 г. (табл. 2).

Вдоль лево- и правобережной границы миграционного биотопа (рис. 2) широкой лентой (до 10–15 м) мигрировала молодь уклеи, краснопёрки, густеры, а также отдельные особи воблы, окуни *Perca fluviatilis* и щуки *Esox lucius*. Среди мигрантов были как сеголетки, так и молодь старшего возраста (1+, 2+). Начиналась миграция около 06:00 (освещённость сотни и тысячи лк) и продолжалась до 20:00–21:00. Пик её приходился на дневное время (12:00–15:00). В это время, по дан-

ным визуальным подсчётам, за 1 ч вдоль левого берега протоки проходило от 450 до 17300 рыб. Следует отметить, что из-за небольшой прозрачности воды (90–130 см по диску Секки) эта оценка включает только рыб, плывших в поверхностном слое воды (0–40 см).

Соотношение типов реореакции

На проявление рыбами того или иного типа реореакции по результатам дисперсионного анализа достоверно влияли: их принадлежность к экспериментальной группе ($p = 0.038$), освещённость ($p = 0.012$) и сочетание этих факторов ($p = 0.014$). Достоверность суммарного воздействия указанных факторов означает, что соотношение типов реореакции у рыб из различных экспериментальных групп по-разному изменялось от ночи ко дню. Различия по сочетанию факторов между любой группой немигрирующих рыб и мигрирующими рыбами также достоверны ($p = 0.020$ и $p = 0.008$), а между группами немигрирующих рыб – недостоверны ($p = 0.181$).

Для немигрирующей воблы из аванделыты (рис. 5а) характерно преобладание компенсаторного типа реореакции как днём (0.60), так и ночью (0.45). Ночью проявление компенсаторного типа реореакции уменьшается за счёт увеличения проявления динамических типов реореакции – ОТР (0.33) и ПТР (0.22). У немигрирующей густеры из прибрежья протоки Быстрая (рис. 5б) так же, как и у воблы, преобладающим типом реореакции является КТР как ночью (0.38), так и днём (0.45). По сравнению с воблой у густеры более

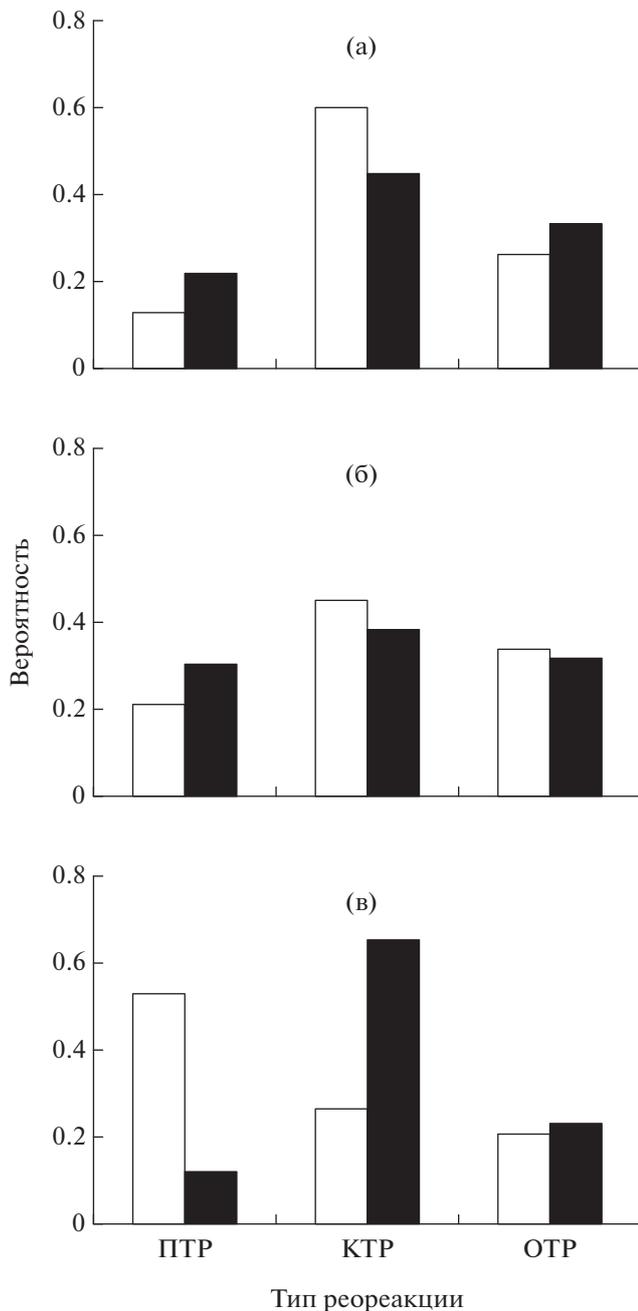


Рис. 5. Соотношение положительного (ПТР), компенсаторного (КТР) и отрицательного (ОТР) типов реореакции у немигрирующей (а, б) и мигрирующей (в) молоди карповых (Cyprinidae) при дневной (□) и ночной (■) освещённости в осенний период: а – вобла *Rutilus rutilus caspicus* из авандельты Волги (различия КТР днём и ночью по критерию Стьюдента для долей вероятностей достоверны – $p = 0.04$), б – густера *Blicca bjorkna* из побережья протоки Быстрая, в – разновидовые стаи молоди из русла протоки Быстрая (различия вероятностей ПТР и КТР днём и ночью достоверны – $p = 5 \times 10^{-10}$ и $p = 1 \times 10^{-8}$).

выражены динамические типы реореакции, однако эти различия недостоверны ($p > 0.13$, здесь и далее по критерию Стьюдента для долей). Для

мигрирующих рыб из русла протоки Быстрая (рис. 5в) характерно преобладание днём положительного типа реореакции (0.53), т.е. эти рыбы предпочитают двигаться против течения. При этом различия с обоими немигрирующими видами достоверны ($p \leq 0.000002$). Соотношение типов реореакции ночью у мигрирующих и немигрирующих рыб оказалось сходным – преобладающим типом реореакции являлся КТР. Наряду с этим ночью вероятность динамических типов реореакции (ПТР и ОТР) у мигрирующих рыб достоверно меньше, чем у немигрирующей густеры ($p = 0.003$) и недостоверно ($p = 0.08$) меньше, чем у воблы. В целом соотношение типов реореакции оказалось сходным у немигрирующих рыб и различным у мигрирующих и немигрирующих рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ литературы показал, что публикаций по контранатантной миграции молоди карповых рыб мало и в большинстве случаев они ограничены констатацией факта миграции и видового состава мигрантов. Тряпицина (1965) показала, что в дельте Волги осенью первыми покидают авандельту окунь и густера, уже в сентябре–октябре они встречаются в нижней зоне дельты и в култуках (расположение указанных участков приведено на рис. 1). За ними следует краснопёрка, которая в сентябре образует массовые скопления в авандельте и постепенно перемещается против течения – в култучную и нижнюю зоны дельты; её максимальные осенние концентрации в култучной зоне наблюдаются в октябре. Также отмечены и миграции сазана *Cyprinus carpio*. Поздней осенью, в ноябре, рыб в авандельте становится мало. Алентьева (1980) отметила, что численность рыб в авандельте от сентября к октябрю уменьшается в 2 раза, а в протоках дельты увеличивается в 1.2 раза. Это также свидетельствует об осеннем перемещении рыб из авандельты в дельту.

В авандельте и протоках дельты Волги осенняя контранатантная миграция молоди массовых видов карповых рыб обычно проходит в период со II декады сентября по III декаду октября. Однако в последние годы (2011–2015) в протоках её наблюдали эпизодически – не каждый год и не у всех видов рыб (Подольяко, 2016). В 2016 г. начало осенней контранатантной миграции зарегистрировано в обычные сроки для карповых рыб; массовая миграция – с 8 октября.

Экспериментально определённое соотношение типов реореакции хорошо отражает реальное миграционное или резидентное поведение рыб в естественных условиях. У мигрирующих рыб днём, когда наблюдается миграция в естественных условиях, преобладает положительный тип реореакции. Ночью, когда в естественной среде контранатантная миграция молоди приостанавли-

вается, у этих рыб в установке преобладает компенсаторный тип реореакции. То есть суточный ритм миграции в естественных условиях совпадает с ритмом изменения соотношения типов реореакции в эксперименте. Такое поведение позволяет молоди не сноситься потоком в ночные часы. У немигрирующих особей как днём, так и ночью преобладает компенсаторный тип реореакции, который позволяет им сохранять места своего обитания. Следует отметить, что видовые различия в соотношении типов реореакции у немигрирующих рыб (воблы и густеры) не выявлены.

Полученные результаты указывают на то, что мотивационная компонента реореакции является поведенческим механизмом контранатантной миграции сеголеток карповых рыб в осенний период. Эта зимовальная миграция начинается в авандельте и идёт через протоки вверх против течения за пределы заповедника к зимовальным ямам (Подоляко, 2014, 2015, 2016). Указанная компонента является также и поведенческим механизмом нагульных миграций личинок карповых рыб как наиболее часто встречающейся покатной (денатантной), так и более редкой контранатантной миграции (Pavlov et al., 2010). Соотношение типов реореакции является показателем, адекватно отражающим направление перемещений рыб и в случае нагульных миграций ранней молоди нерки и покатной (денатантной) и контранатантной (Звездин, 2016). Следовательно, изменение реореакции является одним из важнейших поведенческих механизмов осуществления нагульной миграции молоди рыб. Также было показано, что одной из особенностей зимовальной покатной миграции плотвы из рек в Рыбинское водохранилище является изменение её реореакции – преобладание ОТР (Костин и др., 2016). Таким образом, на молоди нескольких видов рыб, принадлежащих к разным семействам, показано, что изменение соотношения типов реореакции является поведенческим механизмом всех миграций молоди – как нагульных, так и зимовальных, как денатантных, так и контранатантных.

Интересно отметить, что у исследованных немигрирующих рыб довольно высока вероятность динамических типов реореакции. Например, у густеры ночью ПТР = 0.32, ОТР = 0.33. Поскольку это вероятность движения по течению и против него характерна для каждой особи (Пономарева и др., 2017), то в данном примере вероятность смещения рыб относительно исходного положения будет весьма мала. Экспериментально установлено (Пономарева и др., 2017), что в поведении рыб реализуются два способа сохранения места обитания – статический (при превалировании КТР) и динамический (при близости значений ПТР и ОТР).

ВЫВОДЫ

1. Изменение мотивационной компоненты реореакции (соотношения типов реореакции) является поведенческим механизмом контранатантной зимовальной миграции молоди карповых в дельте Волги.

2. Соотношение типов реореакции в эксперименте адекватно отражает как резидентное, так и миграционное поведение молоди карповых в естественных условиях.

3. Учитывая полученные и опубликованные ранее материалы по молоди нескольких видов рыб, принадлежащих к разным семействам, можно констатировать, что изменение соотношения типов реореакции (мотивационной компоненты) является поведенческим механизмом миграций молоди как контранатантных, так и денатантных, как нагульных, так и зимовальных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят К.В. Литвинова (АГЗ) за помощь в подготовке рис. 1; Ю.В. Таранова и П.П. Рожкова (Дамчикский участок АГЗ) за помощь при проведении полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алентьева Л.Е. 1980. Осеннее распределение молоди рыб в водоемах заповедника // Летопись природы. Кн. 2. Астрахань: Изд-во. АГЗ. С. 161–165.
- Белевич Е.Ф. 1963. Районирование дельты Волги // Тр. Астрахан. госзаповедника. Вып. 8. С. 401–421.
- Звездин А.О. 2016. Реореакция ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С., Звездин А.О. 2017. Особенности миграций и фенотипическое разнообразие сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* в бассейне реки Озёрная (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 6. С. 698–710.
<https://doi.org/10.7868/S004287521706011X>
- Костин В.В., Звездин А.О., Павлов Д.С. и др. 2016. Сравнение поведенческих и физиолого-биохимических показателей у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (L.) из реки Ильдь и Ильдинского залива Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 3. С. 79–88.
<https://doi.org/10.7868/S0320965216030128>
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатоной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Зvezdin A.O., Костин В.В. 2013. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в р. Озерная и оз. Курильское // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 1. С. 87–95.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213010104>
- Подолько С.А. 2014. Урожайность и распределение молоди рыб в водоёмах Астраханского государственного заповедника // *Летопись природы Астраханского государственного заповедника за 2013 год*. Кн. II. Астрахань: Архив АГЗ. С. 13.
- Подолько С.А. 2015. Урожайность и распределение молоди рыб в водоёмах Астраханского государственного заповедника // *Летопись природы Астраханского государственного заповедника за 2014 год*. Кн. II. Астрахань: Архив АГЗ. С. 17–18.
- Подолько С.А. 2016. Урожайность и распределение молоди рыб в водоёмах Астраханского государственного заповедника // *Летопись природы Астраханского государственного заповедника за 2015 год*. Кн. II. Астрахань: Архив АГЗ. С. 15.
- Пономарева В.Ю., Павлов Д.С., Костин В.В. 2017. Разработка и апробирование методики исследования соотношения типов реореакции рыб в кольцевом гидродинамическом лотке // *Биология внутр. вод*. № 1. С. 100–108.
<https://doi.org/10.7868/S0320965217010156>
- Тряпицина Л.Н. 1965. Особенности распределения и биологии рыб в авандельте Волги // *Авандельта реки Волги и её рыбохозяйственное значение*. Тр. Астрахан. госзаповедника. Вып. 10. С. 315–458.
- Шмидт П.Ю. 1947. Миграции рыб. М.: Изд-во АН СССР, 362 с.
- Venitez J.-P., Nzau Matondo B., Dierckx A., Ovidio M. 2015. An overview of potamodromous fish upstream movements in medium-sized rivers, by means of fish passes monitoring // *Aquat. Ecol.* V. 49. № 4. P. 481–497.
<https://doi.org/10.1007/s10452-015-9541-4>
- Brannon E.L. 1972. Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry // *Int. Pac. Salmon Fish. Commis. Bull.* 21. 86 p.
- Deleray M.A., Kaya C.M. 1992. Lakeward and downstream movements of age-0 Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) originating between a lake and a waterfall // *Great Basin Naturalist*. V. 52. № 4. P. 344–351.
- Lechner A., Keckeis H., Glas M. et al. 2017. The influence of discharge, current speed and development on the downstream dispersal of larval nase (*Chondrostoma nasus*) in the River Danube // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 75. № 2. P. 247–259.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0340>
- Lucas M., Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment // *Fish Fisheries*. V. 1. № 4. P. 283–316.
<https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2000.00028.x>
- Nemeth M., Krueger C., Josephson D. 2003. Rheotactic response of two strains of juvenile landlocked Atlantic salmon: implications for population restoration // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 132. P. 904–912.
- Northcote T.G. 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes // *Ecology of freshwater fish production* / Ed. Gerking S.D. Oxford: Blackwell. P. 326–359.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N. 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 74. № 8. P. 1312–1323.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the reoreaction type in fish // *J. Ichthyol.* V. 50. № 11. P. 977–984.
<https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>
- Prchalova M., Vetesnik L., Slavik O. 2004. Patterns of cyprinid migration through a fish pass // *Proc. 5-th Int. Symp. "Ecohydraulics aquatic habitats: analysis and restoration"*. Madrid: IAHR. P. 68–74.
- Prchalova M., Vetesnik L., Slavik O. 2006. Migrations of juvenile and subadult fish through a fishpass during late summer and fall // *Folia Zool.* V. 55. № 2. P. 162–166.
- Prignon C., Micha C., Gillet A. 1998. Biological and environmental characteristics of fishpassage at the Tailfer dam on the Meuse River, Belgium // *Fish migration and fish by-passes* / Eds. Jungwirth M. et al. Oxford et al. : Blackwell Sci. Ltd. Fishing News Books. P. 69–85.
- Zvezdin A.O., Pavlov D.S., Kostin V.V. 2015. On the mechanism of orientation and navigation of sockeye salmon underyearlings (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during feeding migration in the inlet–lake–outlet system // *Inland Water Biol.* V. 8. № 3. P. 287–295.
<https://doi.org/10.1134/S1995082915030189>

УДК 597.553.2.574.91

АКТИВНЫЙ ВЫХОД МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSHA* (SALMONIDAE) В ПОТОК ДЛЯ ПАССИВНОЙ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ

© 2019 г. Д. С. Павлов¹, Е. А. Кириллова¹*, П. И. Кириллов¹

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

*E-mail: ekirilova@sevin.ru

Поступила в редакцию 13.06.2019 г.

После доработки 13.06.2019 г.

Принята к публикации 13.06.2019 г.

По результатам полевых экспериментов и натуральных наблюдений показано, что пассивной покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* предшествует её активный выход в речной поток. Он определяется врождёнными поведенческими реакциями (реореакция, оптомоторная реакция, фото- и тигмореакция) в ответ на изменения внешней среды.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbusha*, молодь, пассивная покатная миграция, реореакция, оптомоторная реакция, фотореакция, тигмореакция, активный выход в поток, реоградиент.

DOI: 10.1134/S0042875219060134

Покатная миграция – первый и неотъемлемый этап миграционного цикла у большинства рыб, места нереста и нагула которых разобщены в пространстве. Многие лососёвые рыбы (Salmonidae) нерестятся в реках, а их молодь мигрирует в нагульный водоём (море или озеро). У анадромных видов длительность пресноводного периода жизни видоспецифична: может составлять от нескольких суток до нескольких лет (Гриценко, 2002; Quinn, 2005; Шунтов, Темных, 2008; Павлов и др., 2010, 2011). В зависимости от способа перемещения различают три формы покатной миграции – пассивную, активную и активно-пассивную. В первом случае перемещение представляет собой снос рыб потоком в не ориентированном относительно направления течения положении; во втором – рыбы движутся вниз по течению, затрачивая энергию для достижения мест нагула; в третьем – рыбы ориентированы головой против потока и, слабо сопротивляясь ему, сносятся вниз по течению (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007). У лососёвых пассивная и активно-пассивная формы покатной миграции свойственны ранней молоди, как правило, ещё не перешедшей или переходящей на экзогенное питание. Для более поздней молоди первого года жизни, задерживающейся в реке и перешедшей на экзогенное питание, а также для молоди видов с длительным пресноводным периодом жизни свойственны активная и активно-пассивная формы миграции (Павлов и др., 2010, 2011).

Возможность реализации покатной миграции и её видоспецифические закономерности опреде-

ляются комплексом врождённых поведенческих реакций, среди которых особое место принадлежит положительной реореакции – врождённому движению рыб против течения (Павлов и др., 2007). Эта реакция имеет две составляющие – ориентационную и локомоторную. Отсутствие условий для проявления одной из них (ухудшение условий для ориентации, снижение локомоторной активности рыб или их попадание в зоны с критическими скоростями течения) приводит к “нейтрализации” реореакции и сносу рыб потоком (Павлов, 1979; Павлов и др., 2007).

Закономерностям покатной миграции молоди лососёвых посвящено много публикаций. Отметим несколько обобщающих результаты разных исследований работ: Грут и Марголис (Groot, Margolis, 1991), Карпенко (1998), Гриценко (2002), Куинн (Quinn, 2005), Шунтов и Темных (2008), Павлов с соавторами (2010, 2011). Среди многих видов лососёвых особый интерес представляет горбуша *Oncorhynchus gorbusha* – вид, имеющий самый короткий пресноводный период жизни. Известно, что молодь горбуши начинает миграцию в море вскоре после выхода из нерестовых гнёзд и достигает нагульных акваторий в основном благодаря пассивной покатной миграции (Pritchard, 1944; Neave, 1955; Павлов и др., 2010). Миграция имеет межрегиональные различия в сроках и динамике, которые определяются локальными особенностями условий среды – термическим и гидрологическим режимом водотока, длительностью светлого и тёмного периода суток (McDonald, 1960; Groot, Margolis, 1991; Карпенко, 1998; Гри-

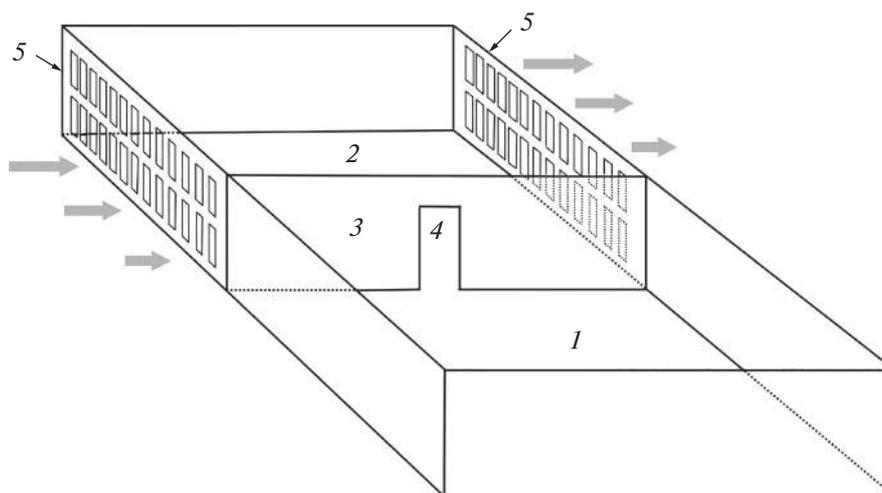


Рис. 1. Схема экспериментальной установки: 1 — непроточная (стартовая) секция, 2 — проточная секция, 3 — перегородка, 4 — отверстие, 5 — решётка, обеспечивающая приток и отток воды в проточной секции установки, (→) — направление и относительная скорость течения.

ценко, 2002; Quinn, 2005; Шунтов, Темных, 2008; Павлов и др. 2010). Как правило, миграция приурочена к тёмному периоду суток. Исключение составляет часть ареала горбуши, где миграция молоди проходит в условиях полярного дня (Бакштанский, 1970, 1977; Камышная, 1974). До начала покатной миграции ранняя молодь горбуши находится в грунте (Солдатов, 1912; Pritchard, 1944; Hoar, 1951; Neave, 1955; Hoar et al., 1957; Бакштанский, 1970; Godin, 1980), и остаётся неясным, каким образом она оказывается в потоке воды для совершения покатной миграции. Нам не удалось найти специальных исследований этого вопроса.

Ранее на молоди карповых (Cyprinidae) и окунёвых (Percidae) рыб было выявлено, что их личинки активно выходят в поток в период вечерних сумерек и совершают покатную миграцию (Павлов и др., 1981; Павлов и др., 2007). В связи с этим было выдвинуто предположение о том, что и у молоди горбуши выход в поток происходит активно.

Цель настоящего исследования — в условиях эксперимента выявить поведенческий механизм выхода молоди горбуши в поток для реализации пассивной покатной миграции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальные исследования и полевые наблюдения проводили в период массового ската горбуши в р. Малая Хузи, во II–III декаде июня 2016–2017 гг. Река Малая Хузи — типичный малый водоток горного типа длиной 32 км на северо-востоке Сахалина. Подробное описание процедуры отлова покатной молоди горбуши и результаты ис-

следования закономерностей её покатной миграции представлены в наших предыдущих работах на этой реке (Павлов и др., 2015; Кириллова, Кириллов, 2017; Кириллов и др., 2018). Эксперименты дополнялись круглосуточными визуальными наблюдениями за поведением молоди рыб в прибрежье реки. Все работы сопровождались фото- и видеорегистрацией. В тёмное время суток использовали прибор ночного видения или кратковременную подсветку фонарём с рассеянным световым потоком.

Экспериментальная установка для изучения характера перемещений молоди горбуши и её отношения к течению является модификацией двухсекционной щелевой камеры (Pavlov et al., 1997). Установка (50 × 70 × 10 см) состоит из двух равных по площади секций (непроточной и проточной), имитирующих непроточное прибрежье и транзитный поток в естественных условиях; секции разделены сплошной перегородкой с отверстием шириной 3 см посередине; поверхность дна ровная гладкая (рис. 1).

Установку размещали непосредственно в реке, вблизи берега. Проточная секция располагалась дальше от берега, скорость течения в ней была 0.15–0.30 м/с; у разделяющей секции перегородки скорость течения была ниже, чем у противоположной стенки. Выбранные нами скорости течения согласуются с данными Хора (Hoar, 1951), который показал, что при скорости течения 0.03–0.45 м/с ранняя молодь горбуши демонстрирует устойчивую положительную реореакцию.

Опытных рыб до экспериментов содержали в течение 1.5 сут. в слабопроточных садках с размещёнными на дне камнями в качестве укрытий. Часть рыб во время адаптации находилась под

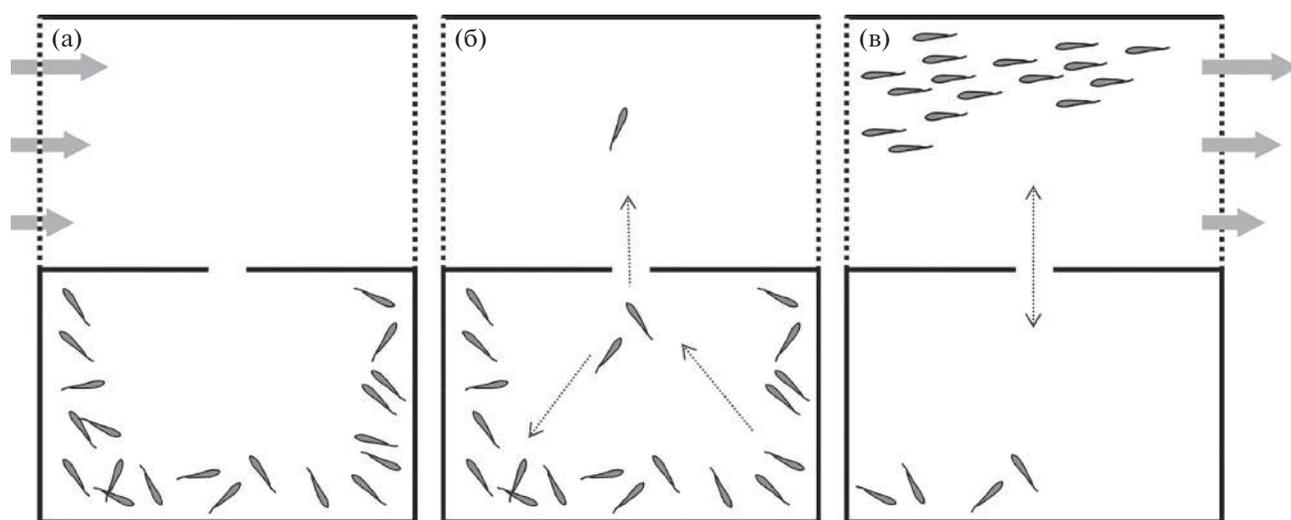


Рис. 2. Распределение молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в экспериментальной установке при разной освещённости, лк: а – > 0.5 , б – $0.5-0.1$, в – < 0.1 ; (.....) – направление перемещений рыб в установке; ост. обозначения см. на рис. 1.

камнями, часть – в потоке воды. Не менее чем за 20 мин до начала эксперимента рыб перемещали из садка в непроточную (стартовую) секцию установки (при закрытом отверстии в перегородке) для адаптации. Во время помещения рыб в установку освещённость составляла 50–100 лк. Отверстие открывали при освещённости 5–10 лк. Длительность каждого эксперимента составляла 7–8 ч, т.е. весь сумеречно-ночной период, от ранних вечерних сумерек до полного рассвета. В утренние часы при освещённости 1–5 лк отверстие в перегородке между секциями закрывали. Ежечасно регистрировали число рыб в секциях установки.

Длина по Смитту (*FL*) покатной молоди горбуши варьировала в пределах 28–35 (в среднем 31.6) мм, масса – 108–260 (199.2) мг. Всего проведено 12 экспериментов (по 20 рыб в каждом) с 240 рыбами ещё не перешедшими на экзогенное питание. Уровень освещённости с точностью до десятых долей люкса определяли при помощи люксметра РСЕ-174. Порядки освещённости в сотые и тысячные доли люкса оценивали с использованием справочных материалов (Кухлинг, 1985; Schlyter, Sweden, 2006). После завершения эксперимента всех рыб отлавливали и анестезировали с помощью гвоздичного масла (6 мл/л), действующего аналогично MS-222 (Keene et al., 1998; Руководство ..., 2011). Затем рыб фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида для последующего измерения длины и массы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

До открытия выхода в проточную секцию молодь горбуши равномерно распределялась вдоль

дальних стенок непроточной секции на расстоянии не более 5 см от них, избегая центральной наиболее открытой части и пространства у перегородки между секциями (рис. 2). Рыбы держались в толще воды в произвольном друг относительно друга положении. Потрявоженные, например резким приближением наблюдателя, они объединялись в плотную стаю.

После открытия отверстия между секциями в ранние сумерки (при освещённости 2–10 лк) рыбы сохраняли своё положение в непроточной секции и не совершали попыток приблизиться к выходу в проточную секцию (рис. 2а, 3). Когда освещённость снижалась до ~ 1 лк, отдельные особи бросковыми движениями подходили к отверстию, но так же быстро возвращались к стенкам. При последующем снижении освещённости до 0.5 лк рыбы начинали чаще приближаться к выходу, а единичные особи быстро выскакивали в проточную секцию (рис. 2б, 3). С наступлением темноты (< 0.1 лк) в течение 1 ч более половины особей поодиночке покидали непроточную секцию. Ко времени окончания эксперимента в стартовой секции оставались три–четыре рыбы. При временном увеличении ночной освещённости до десятых долей люкса (с восходом луны) часть рыб (10–30%) возвращалась в непроточную секцию. Значительная вариабельность минимальных значений числа рыб в проточной секции на диаграмме размаха (рис. 3) отражает временные уходы рыб в непроточную секцию. При заходе луны за кроны деревьев и снижении освещённости ушедшие обратно рыбы возвращались в проточную камеру.

Молодь горбуши, вышедшая в проточную секцию, демонстрировала устойчивый положитель-

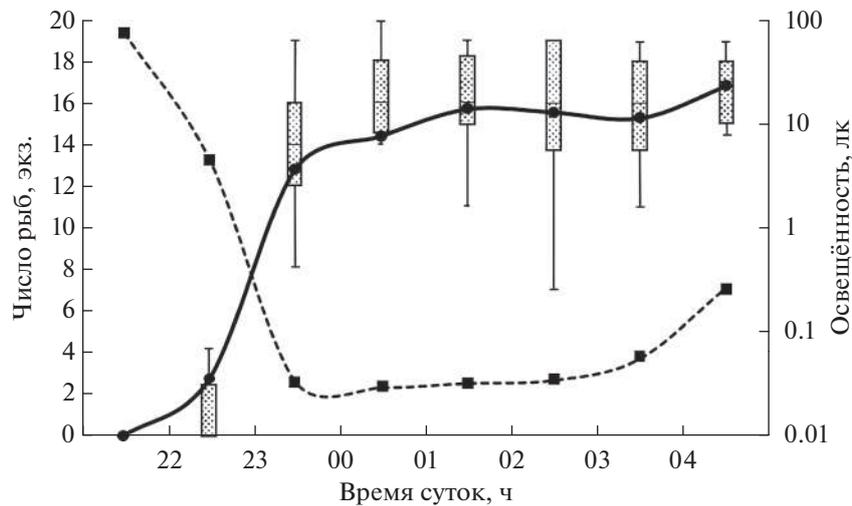


Рис. 3. Изменение числа рыб (—) в проточной секции установки с изменением освещённости (---): (●) и (■) — средние значения, (☐) — 25–75% и медиана, (|) — минимальное и максимальное значения (без выбросов).

ный тип реореакции и располагалась на больших скоростях течения (у противоположной от отверстия стенки секции) ближе к входу потока воды в установку (рис. 2в). Оставшиеся в стартовой секции единичные особи находились вдали от выхода в проточную секцию и почти не проявляли активности. После рассвета и закрытия выходного отверстия (освещённость 1–5 лк) рыбы в проточной секции сохраняли своё положение в потоке. Но при помещении на дне секции предмета, имитирующего укрытие (камня диаметром 10 см, взятого с речного дна), рыбы во время манипуляций отплывали к стенкам секции, а после их окончания стремились спрятаться под камень.

Визуальные наблюдения в реке и контрольные ловы ихтиопланктонной конусной сетью показали, что в светлое время суток в толще прозрачной воды молодь горбуши отсутствует. Все рыбы распределяются на дне реки под камнями, подмытыми корнями и в иных укрытиях (рис. 4а). Переворачивание камней позволяет обнаружить эту молодь. Заставить её выйти из укрытий в дневное время, передвигая и приподнимая камни, крайне затруднительно. Время от времени единичные особи поднимаются в толщу воды, но быстро (в течение 1–2 с) снова забиваются под камни. С наступлением глубоких сумерек (< 2 лк) горбуша начинает покидать укрытия и образовывать скопления в слабопроточном прибрежье или в гидравлической тени за крупными препятствиями со скоростью течения 0.01–0.10 м/с на небольшой глубине 0.1–0.3 м (рис. 4б). Наиболее массовые скопления отмечаются у крупных погружённых в воду предметов (коряг, затопленных кочек, пластов дёрна) или в небольших заводях. При испуге так же, как мы наблюдали в экспериментальной установке, молодь горбуши объединяется в плот-

ные стаи. По мере дальнейшего снижения освещённости скопления в прибрежье рассредотачиваются и исчезают.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов показали, что молодь горбуши активно выходит в поток для последующей пассивной миграции. Механизм этого процесса заключается в реализации комплекса врождённых поведенческих реакций в ответ на изменения условий среды. Он состоит из нескольких этапов: выход из укрытий при снижении освещённости вечером и формирование скоплений в прибрежье; перемещение в реоградиенте в условиях снижающейся освещённости; вовлечение в поток и пассивный скат; прекращение миграции при повышении освещённости в утренние часы или её приостановка в течение ночи. Рассмотрим последовательно эти этапы.

Днём при высокой освещённости молодь горбуши избегает находиться в толще воды и распределяется на дне реки, прячась под камнями или в иных укрытиях. Этому способствует отрицательная фотореакция — неотъемлемый поведенческий маркер процесса смолтификации лососёвых (Смирнов, 1975; Hoar, 1976; Folmar, Dickhoff, 1980). В отличие от других видов тихоокеанских лососей горбуша смолтифицируется уже в нерестовых буграх, незадолго до выхода из грунта, на что указывают характерная для смолтов пелагическая окраска покатной молоди и её физиолого-биохимические показатели (Зуева, 1995). Во время нахождения в укрытиях у молоди не проявляется реореакция и, видимо, реализуется положительная тигморреакция.

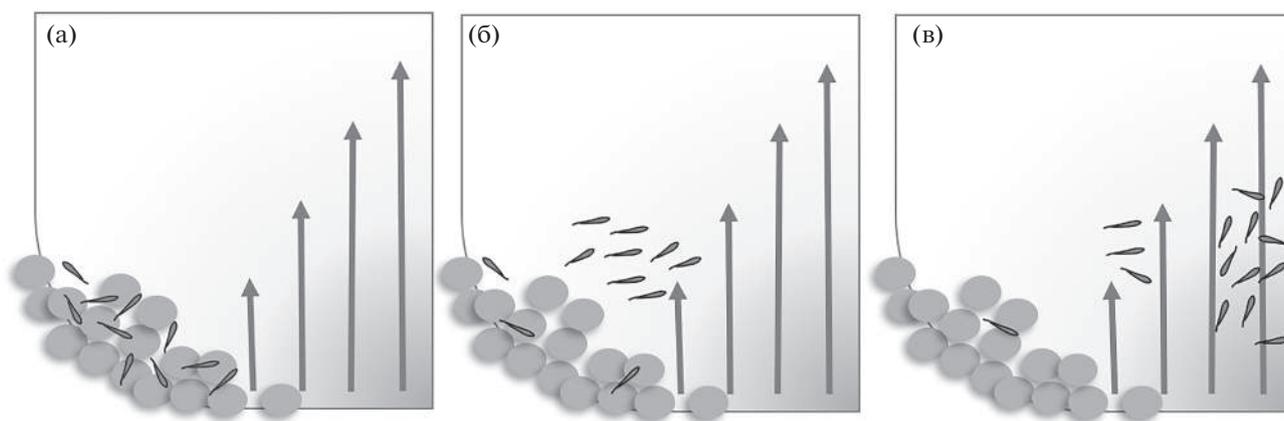


Рис. 4. Схема выхода молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в поток: а – >0.5 лк, б – $0.5–0.1$ лк, в – <0.1 лк; (●) – структурные элементы дна (камни), (↑) – направление и относительная скорость течения.

В вечерние сумерки при снижении освещённости от 2.0 до 1.0–0.5 лк у молоди горбуши возрастает двигательная активность, она выходит из укрытий и формирует скопления в прибрежье. Эти скопления мы наблюдали незадолго до появления первых покатников (Павлов и др., 2015; Кириллов и др., 2018). В условиях эксперимента при близких значениях освещённости рыбы также начинали проявлять повышенную двигательную активность, а отдельные особи выходили в поток. В период выхода из грунта у молоди горбуши прекращаются проявляться положительная тигморреакция и отрицательная фотореакция, пороговая величина последней составляет 0.5–1.0 лк (Ноар et al., 1957). При этом возросшая двигательная активность приводит к перемещению молоди на участки, где присутствует слабое течение, вызывающее положительную реореакцию. Пороговая скорость потока для проявления положительной реореакции молодью горбуши составляет 0.03 м/с (Ноар, 1951). Также в этот период у рыб происходит ретиномоторная реакция в сетчатке глаза и темновая адаптация зрения. По экспериментальным данным (Ali, Ноар, 1959), этот процесс идёт при снижении освещённости с 10.0 до 0.1 лк, и его продолжительность составляет ~45 мин. Пороговые величины освещённости для проявления оптомоторной реакции у ранней молоди костистых рыб в зависимости от их размера составляют десятые–сотые доли люкса (Павлов, 1970, 1979). Поэтому при предпороговом уровне освещённости рыбы сохраняют ориентацию в потоке воды и проявляют реореакцию, что мы и наблюдали в экспериментальной установке.

При дальнейшем снижении освещённости (<0.5 лк) отмечается резкое увеличение интенсивности покатной миграции горбуши в реке (Павлов и др., 2015; Кириллов и др., 2018), что указывает на выход в транзитный поток всё большего числа рыб в этот период. Этот выход осуществля-

ется за счёт избирания рыбами участков с более высокими скоростями течения и активного направленного движения в зону наибольшей скорости. В эксперименте рыбы, воспринимая, по-видимому, турбулентные завихрения в отверстии, совершали бросковые движения в его направлении, а затем также бросковым движением выходили в проточную секцию (рис. 2б, 3). В проточной секции они двигались по вектору скоростей течения от меньших скоростей к большим. Всё это подтверждает направленный выход в поток. Распределение и положение рыб в проточной секции экспериментальной установки (рис. 2в) подтверждает наличие у них положительной реореакции и выбор ими зоны наибольших скоростей.

По-видимому, сходным образом осуществляется выход молоди горбуши в транзитный поток в естественных условиях в реке. В период снижения освещённости рыбы выходят из укрытий и прибрежья и активно перемещаются в реоградиенте речного потока в направлении более высоких скоростей течения. Когда зрительная ориентация молоди становится невозможна (при освещённости ниже пороговой для оптомоторной реакции – <0.1 лк), реореакция нейтрализуется и молодь подхватывается течением (рис. 4в). Критическая скорость течения, при которой происходит нейтрализация реореакции и снос рыб потоком, находится в обратной зависимости от освещённости (Павлов, 1970, 1979). Направленное перемещение в зону потока, где скорость течения превышает критическую, – универсальный механизм нейтрализации реореакции и начала пассивной покатной миграции у молоди рыб (Pavlov, 1994; Павлов и др., 2007; Pavlov et al., 2008). Дополнительным фактором, способствующим нейтрализации реореакции, выступает турбулентность потока: при её увеличении происходит сни-

жение критической скорости течения для рыб (Штаф и др., 1983).

Концентрация покатников в стрежневой части потока (Каев, 2010; Каев, Игнатъев, 2015; Павлов и др., 2015; Кириллов и др., 2018) подтверждает наличие избирательности в отношении скорости течения. В прибрежной части русла с невысокой скоростью течения молодь горбуши скатывается единично либо вовсе отсутствует (Павлов и др., 2015; Кириллова, Кириллов, 2017; Кириллов и др. 2018). Ранее на карповых рыбах было экспериментально показано, что покатная молодь в реоградиентных условиях концентрируется в зоне наибольших скоростей (Павлов, Штаф, 1981; Павлов, Тюрюков, 1986). Следует отметить, что термин пассивная миграция отражает только форму перемещения. Однако это не означает, что рыбы полностью пассивны и не проявляют никаких реакций. Их распределение резко отличается от распределения мёртвых рыб и поплавков с нейтральной плавучестью (Павлов и др., 2007). Покатники поддерживают дорсовентральное положение тела, проявляют фотореакцию и компенсаторную гидростатическую реакцию, реагируют на изменение скорости течения (Павлов, Штаф, 1981) и на градиент скоростей (Павлов, 1979), на турбулентность потока (Павлов, Лупандин, 1998) и на различного рода гидродинамические стимулы (Павлов, Тюрюков, 1986). В последних случаях молодь на некоторое время даже может восстанавливать свою ориентацию против течения и проявлять реореакцию.

При прекращении пассивной покатной миграции с утренним повышением освещённости и выходе из потока ключевую роль играет восстановление реореакции и её ориентационной компоненты — оптомоторной реакции. Мигрирующая молодь начинает направленно двигаться к укрытиям. В этот период наблюдается утренний спад интенсивности покатной миграции (Павлов и др., 2015; Кириллов и др., 2018). Проявление отрицательной фотореакции и положительной тигморреакции интенсифицируют процесс ухода рыб в укрытия. В экспериментальной установке при помещении в неё камня молодь горбуши забивается под него. Восстановление реореакции мигрирующей молоди горбуши при попадании в ярко освещённый обширный участок русла и её последующие погружение на дно реки и укрытие в грунте среди камней описаны Нивом (Neave, 1955). Отмеченная последовательность завершения пассивного сноса и перемещения в укрытия согласуется с суточной динамикой миграции молоди горбуши — плавное снижение интенсивности и резкое завершение (Павлов и др., 2010, 2015; Кириллов и др., 2018). Как отмечено выше, в светлое время суток горбуша практически не покидает укрытий. Также мы неоднократно наблюдали в течение одной ночи приостановку миграции при появлении лу-

ны в просветах облаков или значительную интенсификацию ската при уходе луны с небосклона. Интенсивность покатной миграции молоди горбуши в течение ночи может увеличиваться в два раза после захода луны за горизонт (Павлов и др., 2015). Уходы части молоди в непроточную секцию во время повышения естественной освещённости подтверждают возможность снижения интенсивности ската горбуши. Покатная миграция молоди горбуши проходит в приповерхностном слое воды, где освещённость выше, чем в толще и у дна (Neave, 1955; наши данные). Соответственно, мигрирующие рыбы имеют возможность быстро реагировать на изменение естественной освещённости.

На основе полученных результатов, а также с учётом данных литературы можно предложить следующую схему реализации молодь горбуши покатной миграции. Пассивная покатная миграция у горбуши начинается в вечерние сумерки благодаря выходу молоди из укрытий и направленному активному перемещению в русловой поток. Начало и завершение покатной миграции регулируется комплексом врождённых поведенческих реакций — реореакцией, оптомоторной реакцией, фото- и тигморреакцией. Отрицательная фотореакция в совокупности с положительной тигморреакцией определяют нахождение молоди в светлое время суток (при освещённости >2 лк) в укрытиях. Активный массовый выход молоди из укрытий происходит в вечерние сумерки при освещённости <1 лк, когда она перестаёт избегать света. Реореакция определяет ориентацию рыб против течения вплоть до снижения освещённости ниже пороговой для зрительного механизма ориентации в потоке — оптомоторной реакции. При предпороговых значениях освещённости наблюдается увеличение двигательной активности рыб и их векторизованное движение в реоградиенте в направлении более высоких скоростей течения — вплоть до нейтрализации реореакции и сноса потоком. После активного выхода в транзитный поток молодь распределяется в его стрежневой части, где отмечается её наибольшая концентрация. Процесс перераспределения покатников в речном потоке определяется как его структурой, так и наличием активных движений, совершаемых рыбами для поддержания своего положения в реоградиенте. Во время утреннего повышения освещённости восстанавливается положительная реореакция и начинает проявляться отрицательная фотореакция. В это время мигрирующая молодь активно двигается к укрытиям и благодаря положительной тигморреакции прячется в них.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают особую признательность А.О. Касумяну (МГУ) за внимательное прочтение рукописи и

ценные замечания. Авторы благодарят В.В. Смирнова (Ассоциация устойчивого рыболовства северо-востока Сахалина) за всестороннюю поддержку и техническое обеспечение проведения полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Полевые работы на Сахалине выполнены при финансовой поддержке Ассоциации устойчивого рыболовства северо-востока Сахалина; анализ материала и подготовка публикации – за счёт гранта Российского научного фонда № 19-14-00015 “Механизмы миграционного поведения рыб и рыбообразных в речных системах. Роль экологических и физиологических факторов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакитанский Э.Л.* 1970. Скаты молоди горбуши и кеты и причина его задержки в реках Кольского полуострова // *Тр. ВНИРО*. Т. 74. С. 129–143.
- Бакитанский Э.Л.* 1977. Изучение поведения покатников лососей в связи с проблемой воспроизводства // *Управление поведением животных*. М.: Наука. С. 17–19.
- Гриценко О.Ф.* 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Зуева К.Д.* 1995. Наличие процесса смолтификации у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при отсутствии стадии “рагг” // *Вопр. ихтиологии*. Т. 5. № 2. С. 324–330.
- Каев А.М.* 2010. Методические аспекты количественного учета покатной молоди лососей в реках Сахалино-Курильского региона // *Изв. ТИНРО*. Т. 162. С. 194–206.
- Каев А.М., Игнатьев Ю.И.* 2015. О распределении покатной молоди горбуши в потоке небольшой сахалинской реки // Там же. Т. 180. С. 93–98.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-180-93-98>
- Камышная М.С.* 1974. Динамика ската и питание молоди горбуши в реках района акклиматизации // *Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития (в связи с вопросами динамики численности)*. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 99–100.
- Карпенко В.И.* 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С.* 2018. Закономерности покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Малая Хузи (Сахалинская область) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 6. С. 710–723.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218060139>
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И.* 2017. Особенности экологии и поведения молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период ската в некоторых реках острова Сахалин // *Чтения памяти В.Я. Леванидова*. Вып. 7. С. 67–75.
- Кухлинг Х.* 1985. Справочник по физике. М.: Мир, 520 с.
- Павлов Д.С.* 1970. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 148 с.
- Павлов Д.С.* 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И.* 1998. Влияние освещённости на отношение личинок плотвы (*Rutilus rutilus*) к потокам с различной турбулентностью // *Докл. РАН*. Т. 358. № 5. С. 710–712.
- Павлов Д.С., Тюрюков С.Н.* 1986. Гидродинамический механизм ориентации рыб в потоке воды // *Рыбоводство*. № 1. С. 32–33.
- Павлов Д.С., Штаф Л.Г.* 1981. Распределение покатной молоди рыб в реоградиентном потоке // *ДАН СССР*. Т. 260. № 2. С. 509–512.
- Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др.* 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 320 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И.* 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // *Изв. ТИНРО*. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И.* 2011. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Там же. Т. 164. С. 27–73.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Черешкевич Ф.Г.* 2015. Покатная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) // *Биология внутр. вод*. № 4. С. 64–75.
<https://doi.org/10.7868/S0320965215040129>
- Руководство по применению анестетика “гвоздичное масло” в аквакультуре. 2011. М.: Изд-во ВНИРО, 58 с.
- Смирнов А.И.* 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 336 с.
- Солдатов В.К.* 1912. Исследование биологии лососевых Амура // *Рыбные промыслы Дальнего Востока*. СПб.: Тип. В.О. Киршбаума, 223 с.
- Штаф Л.Г., Павлов Д.С., Скоробогатов М.А., Барекян А.Ш.* 1983. Влияние степени турбулизации потока на поведение рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 23. Вып. 2. С. 307–317.
- Шунтов В.П., Темных О.С.* 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.
- Ali M.A., Hoar W.S.* 1959. Retinal responses of pink salmon associated with its downstream migration // *Nature*. V. 184. № 4680. P. 106–107.
<https://doi.org/10.1038/184106a0>
- Folmar L.C., Dickhoff W.W.* 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids a review of selected literature // *Aquaculture*. V. 21. № 1. P. 1–37.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(80\)90123-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(80)90123-4)
- Godin J.-G.J.* 1980. Temporal aspects of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) emergence from a simulated gravel redd // *Can. J. Zool.* V. 58. P. 735–744.
<https://doi.org/10.1139/z80-105>
- Groot C., Margolis L.* 1991. Pacific salmon life histories. Vancouver: Univ. Brit. Columbia Press, 564 p.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90177-z](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90177-z)

- Hoar W.S.* 1951. The behaviour of chum, pink and coho salmon in relation to their seaward migration // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 8. P. 241–263.
<https://doi.org/10.1139/f50-015>
- Hoar W.S.* 1976. Smolt transformation: evolution, behaviour and physiology // *Ibid.* V. 33. P. 1234–1252.
<https://doi.org/10.1139/f76-158>
- Hoar W.S., Keenleyside M.H.A., Goodall R.G.* 1957. Reactions of juvenile Pacific salmon to light // *Ibid.* V. 14. P. 815–830.
<https://doi.org/10.1139/f57-036>
- Keene J.L., Noakes D.L., Moccia R.D., Soto C.G.* 1998. The efficacy of clove oil as an anaesthetic for rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) // *Aquacult. Res.* V. 9. № 2. P. 89–101.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1998.00927.x>
- McDonald J.* 1960. The behaviour of Pacific salmon fry during their downstream migration to freshwater and salt-water nursery areas // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 17. P. 665–685.
<https://doi.org/10.1139/f60-051>
- Neave F.* 1955. Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry // *Ibid.* V. 12. P. 369–374.
<https://doi.org/10.1139/f55-022>
- Pavlov D.S.* 1994. The downstream migration of young fishes in river (mechanisms and distribution) // *Folia Zool.* V. 43. № 3. P. 193–208.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Lupandin A.I.* 1997. Development of downstream migration in roach larvae (*Rutilus rutilus* L.): the role of locomotor activity // *Rus. J. Aquat. Ecol.* V. 7. № 1. P. 75–84.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N., Lupandin A.I., Skorobogatov M.A.* 2008. Ecological and behavioural influences on juvenile fish migrations in regulated rivers: a review of experimental and field studies // *Hydrobiologia.* № 609. P. 125–138.
<https://doi.org/10.1007/s10750-008-9396-y>
- Pritchard A.L.* 1944. Physical characteristics and behaviour of pink salmon fry at McClinton Creek. B.C. // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 6. P. 217–227.
<https://doi.org/10.1139/f42-026>
- Quinn T.P.* 2005. The behavior and ecology of pacific salmon and trout. Seattle; Bethesda, Maryland: Univ. Wash. Press; Amer. Fish. Soc., 378 p.
- Schlyter P., Sweden S.* 2006. Radiometry and photometry in astronomy (<http://stjarnhimlen.se/comp/radfaq.html#10>).

УДК 597.585.591.471.36

**ФЕНОДЕВИАНТЫ ПИНАГОРА *CYCLOPTERUS LUMPUS*
(CYCLOPTERIDAE) И ИХ ВЫЖИВАЕМОСТЬ[#]**

© 2019 г. С. М. Русяев^{1, *}, Дж. Кеннеди², А. М. Орлов^{3, 4, 5, 6, 7}

¹Камчатская дирекция по техническому обеспечению надзора на море – Камчаттехмордирекция,
Петропавловск-Камчатский, Россия

²Институт морских и пресноводных исследований, Рейкьявик, Исландия

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

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

⁵Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁶Томский государственный университет, Томск, Россия

⁷Прикаспийский институт биологических ресурсов
Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

*E-mail: coastfox@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.05.2019 г.

После доработки 09.07.2019 г.

Принята к публикации 10.07.2019 г.

Описаны отклонения (девиации) в развитии хвостового стебля у пинагора *Cyclopterus lumpus*. Обобщены данные по абиотическим и биотическим условиям существования пинагора в Северной Атлантике. На примере особей, имеющих отклонения в развитии скелета, показано значение уникальной ниши пинагора в экосистеме моря, которая позволяет выживать рыбам со значительно утерянными плавательными способностями (функциями).

Ключевые слова: пинагор *Cyclopterus lumpus*, девиант, выживаемость, загрязнение, кислород, хищники, Северная Атлантика.

DOI: 10.1134/S004287521906016X

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

СИМПАТРИЧЕСКАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ КАМЧАТСКОЙ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) В ЭКОСИСТЕМЕ ПРЕДЕЛЬНО МАЛОГО РАЗМЕРА

© 2019 г. Е. В. Есин^{1, 2, *}, Н. О. Мельник¹, Д. В. Зленко³, Ф. Н. Шкиль¹, Г. Н. Маркевич²

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

²Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, г. Елизово, Камчатский край, Россия

³Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: esinevgeniy@ya.ru

Поступила в редакцию 29.01.2019 г.

После доработки 12.03.2019 г.

Принята к публикации 14.03.2019 г.

Впервые для северо-востока Азии в изолированном водоёме площадью 0.23 км² обнаружена планктонная форма *Salvelinus malma* с зимним озёрным нерестом. Эта форма обитает совместно с мальмой-бентофагом, размножающейся осенью в притоке. С учётом размера водоёма и отсутствия других видов рыб данный пример экологической диверсификации можно признать самым простым из известных в мире. Представлены данные по скорости роста, морфологии и питанию двух симпатрических форм.

Ключевые слова: мальма *Salvelinus malma*, экологическая диверсификация, симпатрия, микроэволюция, озёрная экосистема, Камчатка.

DOI: 10.1134/S004287521906002X

Гольцы рода *Salvelinus* известны своей эволюционной пластичностью и способностью образовывать репродуктивно изолированные симпатрические формы в озёрах разного размера. За исключением небольшого числа сложных “пучков” гольцы разделяются по универсальному механизму на две формы, осваивающие ресурсы пелагиали и бентали или мелководья и глубоководной зоны (Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen, 2010). Диверсификацию в экосистемах холодноводных северных озёр провоцирует устойчивая годовая динамика параметров среды (Smith, Skúlason, 1996; McPhee et al., 2012; Boughman, Svanbäck, 2017). Можно предположить, что стабильные градиенты экологических факторов и разнообразие потенциально пригодных для освоения ниш возникают лишь в экосистемах определённого объёма. На данный момент самые маленькие из известных систем с репродуктивно изолированными симпатрическими формами гольцов имеют объём ~0.01 км³. Пелагические и демерсальные гольцы с контрастной адаптивной морфологией описаны из исландского оз. Галтабол площадью 1.2 км² и глубиной до 10 м (Bolnick, Fitzpatrick, 2007). Не на много больше ряд других исландских и забайкальских озёр с генетически обособленными парами форм гольцов (Wilson et al., 2004; Gordeeva et al., 2015).

В 2016 г. мы обнаружили пару симпатрических форм мальмы *S. malma* в изолированной водной системе объёмом в три раза меньше оз. Галтабол – в оз. Ангре (Камчатка, подножье вулкана Ича, 55°31′ с.ш., 157°41′ в.д.) площадью 0.23 км² (рис. 1а). Озеро запружено лавовым потоком, вытекшим из конуса Северный Черпук 6.5 тыс. лет назад (Певзнер, 2015). Вода из озера фильтруется через лавовую плотину. В водоём впадает постоянный ручей, который берёт начало из мелководного (средняя глубина 3 м) ледникового оз. Тымкыгытгын. Кроме мальмы других видов рыб в экосистеме нет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2018 г. начат годовой цикл гидробиологических работ, включающий ежемесячные обловы озера и притока. В период работ с июля по февраль было поймано 430 взрослых рыб и 200 экз. молоди. У всех гольцов определили длину по Смитту (*FL*), массу, качественное содержимое желудка, пол и стадию зрелости. Для 135 экз. определён возраст по структуре отолинов (сагитта). У 140 рыб, отловленных в июле, оценили соотношение компонентов пищи по массе и интенсивность заражения паразитами. Анализ изменчивости формы тела выполнили по цифровым изображениям тела, полученным стандартным методом (Markevich et al., 2018) для 62 самок с гонада-

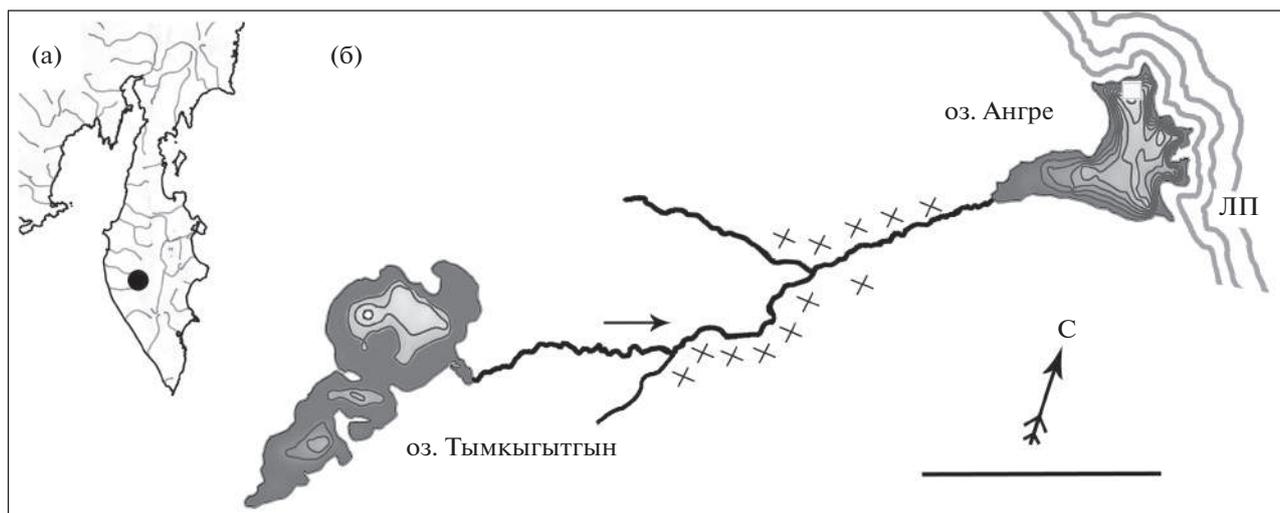


Рис. 1. Бассейн оз. Ангре: а – положение на п-ове Камчатка (●); б – схема водной системы, изобаты на схемах озёр проведены через 3 м; (→) – направление течения в ручье, (×) – места нереста крупной формы мальмы *Salvelinus malma* в ручье, (□) – нерестилище мелкой формы в озере, ЛП – лавовая плотина. Масштаб: 1 км.

ми IV стадии зрелости, в программе MorphoJ v1.06. Для визуализации различий между анализируемыми группами использовали опцию канонического анализа, сгенерировав функцию изменения формы в Прокрустовом пространстве (Zelditch et al., 2004). У этих же самок оценили пропорции черепа и посчитали число жаберных тычинок на 1-й левой дужке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Ангре (рис. 1б) – димиктическое; осеннее перемешивание произошло в конце сентября, ледовый покров сформировался в октябре. Озеро отличается значительными перепадами уровня: в

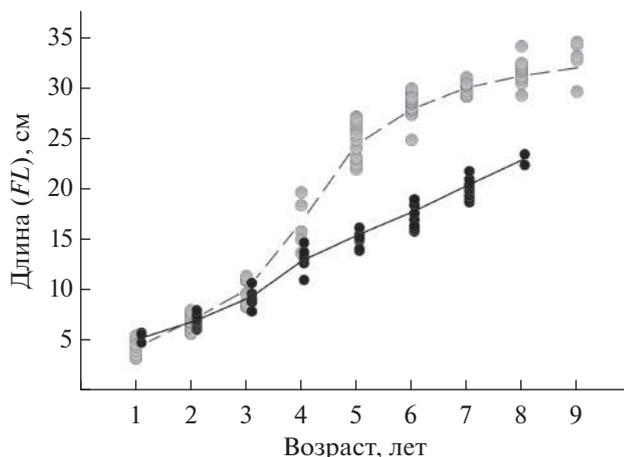


Рис. 2. Темп линейного роста мелкой (●) и крупной (●) форм мальмы *Salvelinus malma* из бассейна оз. Ангре. Рыбы первых трёх возрастных групп взяты с озёрного мелководья (●) и из ручья (●).

июне в момент максимального наполнения глубина достигает 27 (в среднем 12) м; к февралю за счёт фильтрации через лавовую плотину глубина упала на 3 м, озеро потеряло до 1/4 объёма. Средняя биомасса *Cyclops scutifer* и *Daphnia longispina* (95% планктонных ракообразных) в июле составила 0.2 г/м³, что является средним для камчатских озёр показателем (Куренков, 2005). Падение уровня способствовало значительной концентрации рачков, в сентябре их биомасса увеличилась до 5.5 г/м³.

В озёрных уловах созревающие гольцы (IV стадия зрелости гонад) разделяются на две неперекрывающиеся размерные группы: крупные особи FL 25–35 (в среднем 29.5) см массой 140–342 (222.2) г в возрасте 5–9 (6.5) лет; мелкие – соответственно 13–22 (16.6) см, 18–124 (46.6) г, 4–8 (5.8) лет. По темпу роста группы достоверно различаются (t -тест: $p < 0.05$) начиная с возраста 4 года (рис. 2). По-видимому, ускорение роста крупных рыб происходило на 4–5-й год жизни после ската из притока в озеро. В уловах донных сетей доля крупных рыб составляла 90%, в пелагических сетях – 60%. Относительная численность, а также размеры крупных самок и самок были близки, в то время как среди мелких рыб численно доминировали самки, которые в среднем крупнее и старше самок.

Между двумя размерными группами гольцов выявлены морфологические и анатомические различия. Голова крупных рыб коническая, диаметр глаза в среднем составляет 21.1% длины головы (c); у мелких рыб голова скруглённая, средний диаметр глаза 26.3% c (рис. 3а). Характерная особенность мелких рыб – укороченное рыло с горбинкой (21.4 против 22.5% c у крупных). Этмоидный отдел хрящевого черепа мелких рыб ско-

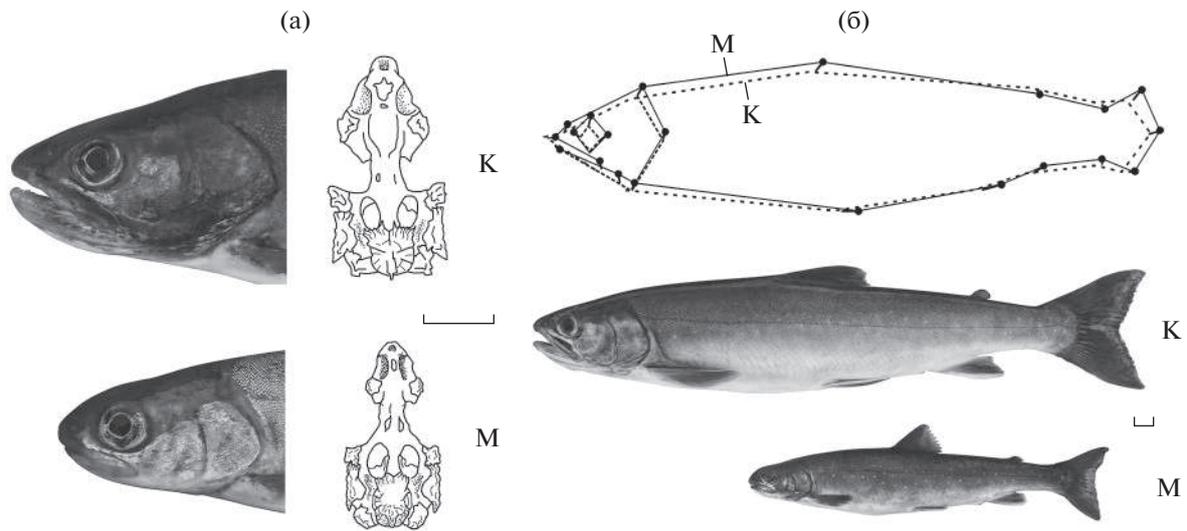


Рис. 3. Особенности морфологии мелкой (М) и крупной (К) форм мальмы *Salvelinus malma* из бассейна оз. Ангре: а — головы и хондрокрании половозрелых особей; б — соотношение консенсусной формы тела половозрелых самок по положению 21 метки в Прокрустовом пространстве (длина векторов отклонения меток пропорциональна статистической значимости нагрузок на метки) и самки двух форм. Масштаб: 1 см.

шен вниз, его длина составляет 34–40 (37.1)% длины хондрокrania; супраэтноидная кость с широкой головкой и узкой задней частью. У крупных рыб профиль черепа прямой, этмоидная часть составляет 38–48 (43.4)% длины хондрокrania; задняя часть супраэтноида шире головки. По форме тела созревающие самки двух групп в наибольшей степени различаются (прокрустовая ANOVA: $F_{28,72} = 3.95$, $p = 0.0310$) шириной основания хвостового плавника и диаметром глаза, а также высотой передней части тела (рис. 3б). Две группы также достоверно различаются (U -тест: $p = 0.001$) по числу жаберных тычинок: у крупных рыб их 19–24 (21.1), у мелких — 19–25 (22.5).

Пищевая специализация двух морф не строгая. Крупные рыбы в течение всего года предпочитали моллюсков, амфипод и личинок амфибиотических насекомых; зимой переходили к факультативному каннибализму. Мелкие рыбы активно питались планктонными *C. scutifer* и *D. longispina* (особенно в сентябре–октябре), в холодный период в питании возрастало значение личинок хирономид и амфипод. Соотношение массы основных объектов питания в желудках рыб в июле (период низкой концентрации зоопланктона) приведено на рис. 4. Морфы также различаются по заражённости нематодой *Cystidicola farionis*, промежуточным хозяином которой являются амфиподы (Black, Lankester, 1980), и цестодой *Eubothrium salvelini*, передающейся через планктонных ракообразных (Vik, 1963). Нематоды встречались в плавательном пузыре крупных рыб в июле со средней частотой 152.6 (до 690) экз/рыбу, у мелких — с частотой 3.4 (до 16) экз/рыбу, а цестоды были отмечены в кишечнике крупных и

мелких рыб со средней частотой соответственно 15.9 (до 36) и 12.8 (до 38) экз/рыбу.

Все три года наблюдений крупные рыбы размножались во второй половине сентября–начале октября в ручье. Гольцы строили гравийно-галечные гнёзда. Оседлые ручьевые самцы (так называемые карлики) не обнаружены. Не менее половины крупных особей пропускали нерест, оставаясь в озере (их гонады в августе–сентябре были на III стадии зрелости). Мелкие рыбы нерестились в январе на покрытом валунами свале дна в северной части озера под лавовым потоком, вероятно, на выходах грунтовых вод (в этом месте всю зиму сохранялась незамерзающая полынья). Зрелые крупные гольцы в озере с октября не ловились, мелкие зрелые рыбы никогда не ловились в притоке. Икра на ручьевых и озёрных нерестилищах развивалась при разной температуре: в притоке температура воды в грунте бугров с ноября по апрель была близка к 1.0°C , на дне озера в зоне нереста мелкой формы температура в это же время не опускалась ниже 2.5°C .

Таким образом, обнаруженная система демонстрирует типовой пример симпатрической диверсификации гольцов в ресурсных осях пелагиали–бентали. Две формы разобщены по местам и срокам нереста, различаются особенностями морфологии в соответствии с типом питания и образом жизни. Специфический рацион предопределяет различия в возрасте созревания и дефинитивных размерах. Данный пример диверсификации можно признать одним из простейших в мире; симпатрическое формообразование проходит в условиях отсутствия конкуренции с другими видами рыб. Редкий случай возникновения специализированной формы–планктофага у мальмы, по-

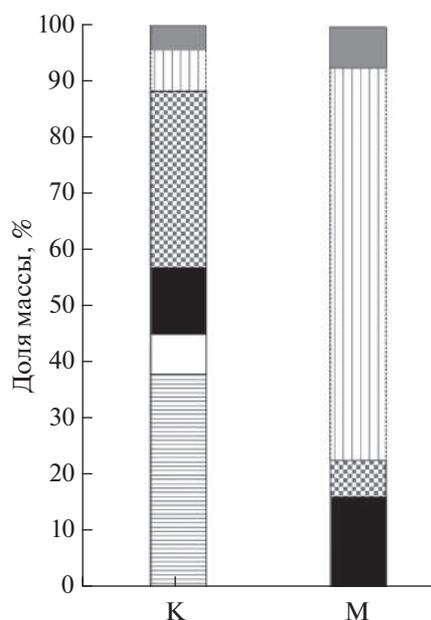


Рис. 4. Соотношение по массе объектов питания мелкой (М) и крупной (К) форм мальмы *Salvelinus malma* из бассейна оз. Ангре в июле: (▣) – моллюски *Pisidium* sp., (□) – личинки ручейников (Trichoptera), (■) – личинки хирономид (Chironomidae), (⊠) – амфиподы *Gammarus* sp., (▨) – планктонные ракообразные *Cyclops scutifer* и *Daphnia longispina*, (▩) – имаго.

видимому, связан с особым уровнем режимом озера, приводящим к концентрации зоопланктона к концу лета, когда у формы начинается активная фаза созревания. В таких условиях адаптация оказалась возможной даже в экосистеме минимального объема. Многие другие популяции мальмы из сходных по размеру озёр Камчатки не дивергируют на устойчивые симпатрические формы (Esin, Markevich, 2019).

Гольцов оз. Ангре можно признать важным модельным объектом для микроэволюционных исследований – возраст системы на несколько тысяч лет меньше большинства известных симпатрических комплексов из постледниковых озёр. В настоящее время начаты работы по анализу молекулярных механизмов регуляции морфогенеза форм. Принимая во внимание важность популяционной системы, гольцы оз. Ангре включены в Красную книгу Камчатского края (2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Т.В. Бонк (КамчатНИРО) за помощь в обработке и анализе проб зоопланктона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда, проект № 18-74-10085.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Красная книга Камчатского края. 2018. Т. 1. Животные / Под ред. Токранова А.М. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 196 с.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 162 с.
- Певзнер М.М. 2015. Голоценовый вулканизм Срединного хребта Камчатки. М.: ГЕОС, 252 с.
- Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematodea), in their definitive hosts // *Can. J. Zool.* V. 58. № 11. P. 1997–2005. <https://doi.org/10.1139/z80-275>
- Bolnick D.I., Fitzpatrick D.M. 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence // *Ann. Rev. Ecol. Evol.* V. 38. P. 459–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095804>
- Boughman J.W., Svanbäck R. 2017. Synergistic selection between ecological niche and mate preference primes diversification // *Evolution.* V. 71. №. 1. P. 6–22. <https://doi.org/10.1111/evo.13089>
- Esin E.V., Markevich G.N. 2019. Parallel late ontogeny transformations in contrasting landlocked phenotypes of *Salvelinus malma* (Salmonidae) from small volcanic lakes // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 28. № 3. P. 624–638. <https://doi.org/10.1111/eff.12480>
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. 2015. Parallel evolutionary divergence in Arctic char *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 72. P. 96–115. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014>
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // *J. Fish Biol.* V. 58. P. 605–638. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x>
- Klemetsen A. 2010. The charr problem revisited: Exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwat. Rev.* V. 3. P. 49–74. <https://doi.org/10.1608/FRJ-3.1.3>
- Markevich G.N., Esin E.V., Anisimova L.A. 2018. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // *Ecol. Evol.* V. 8. № 5. P. 2554–2567. <https://doi.org/10.1002/ece3.3806>
- McPhee M.V., Noakes D.L.G., Allendorf F.W. 2012. Developmental rate: a unifying mechanism for sympatric divergence in postglacial fishes? // *Current Zool.* V. 58. P. 21–34. <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.1.21>
- Smith T.B., Skúlason S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 27. P. 111–133. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.111>
- Vik R. 1963. Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schränk, 1790) (Cestoda) in Norway with notes of their life cycles // *Nytt. Mag. Zool.* V. 11. P. 47–73.
- Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S., Snorrason S.S., Adams C.E., Alexander G., Danzmann R.G., Ferguson M.M. 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // *Mol. Ecol.* V. 13. P. 1129–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02149.x>
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. N.Y.: Elsevier, 455 p.

ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ У ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS* (GADIDAE) В ВОДАХ ПРИМОРЬЯ (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2019 г. А. Н. Вдовин*

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

*E-mail: vdovinan1955@mail.ru

Поступила в редакцию 30.01.2019 г.

После доработки 23.04.2019 г.

Принята к публикации 16.05.2019 г.

Половое созревание 50% самцов тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в водах Приморья происходит в возрасте 2+, самок – 4+; 100% – соответственно 6+ и 7+. По среднемноголетним данным в целом в популяции самцов больше, чем самок, в 1.2 раза, среди половозрелых особей – в 1.7 раза, что необходимо для успешного нереста.

Ключевые слова: тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, половое созревание, соотношение полов, Японское море.

DOI: 10.1134/S0042875219060183

Соотношение полов и темп полового созревания имеют функциональную связь с интенсивностью репродукции и гомеостазом популяции. Половая структура динамична и в своей динамике тесно связана как с возрастной структурой популяции, так и с уровнем её численности (Коновалов, 1980; Шилов, 2001; Вдовин, Черноиванова, 2006). Согласно концепции репродуктивной изменчивости (Малкин, 1995), по возрасту массового полового созревания самок определяется доля изъятия промыслового запаса.

Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* – важный объект промысла в российских водах Дальнего Востока. Первым фундаментальным трудом по её биологии является монография Моисеева (1953). Информация о соотношении полов и темпу полового созревания тихоокеанской трески в этом регионе представлена во множестве публикаций (Борец, 1997; Ким Сен Ток, 1998; Фадеев, 2005; Винников, 2008; Полтев, 2008). Специализированных исследований по половому составу и половому созреванию трески в водах Приморья не проводили.

Цель работы – изучить динамику соотношения полов и полового созревания в течение жизненного цикла приморской трески.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для определения соотношения полов и доли половозрелых рыб в возрастных группах трески использована база данных по биологическим

анализам за 2004–2016 гг. Вызывающие сомнение данные по стадиям зрелости отфильтровывали. Весьма полезной при оценке качества данных по стадиям зрелости оказалась статья Сергеевой и Варкентина (2016). Объём генеральной выборки составил 756 экз.

Оценки численности возрастных групп трески за этот же период взяты из работы Вдовина с соавторами (2017). При расчёте этих оценок использованы данные контрольных уловов траловых съёмок, проведённых на акватории, прилегающей к материковому побережью российских вод Японского моря (Приморский край). В 13 съёмках было выполнено 3049 тралений в диапазоне глубин 20–700 м. Треска встречалась в 953 тралениях. Данные по численности и возрастному составу трески рассчитаны разными способами: с использованием коэффициента уловистости 1 ($k = 1$) и дифференцированных коэффициентов уловистости по длине и плотности скоплений ($k(l)$). В двух съёмках (2007 и 2014 гг.) использовали значения $k(l)$ для средней плотности скоплений < 100 экз/км², в остальных – > 100 экз/км². Численность с $k = 1$ и $k(l)$ обозначается соответственно N и Nd (Вдовин и др., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во многих работах, посвящённых биологии трески дальневосточных морей России, указывается, что соотношение полов у этого вида близко 1 : 1, либо отмечается небольшое преобладание

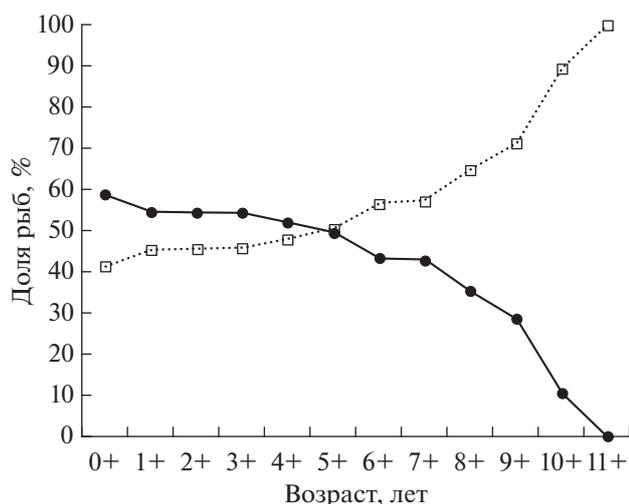


Рис. 1. Возрастная динамика доли самцов (●) и самок (□) тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в водах Приморья, по данным биологических анализов за 2004–2016 гг.

самцов (Моисеев, 1953; Борец, 1997; Полтев, 2008). В этих и подобных работах говорится также о том, что в младших возрастных группах преобладают самцы, а в старших — самки. В отдельных публикациях приводятся примеры высокой изменчивости соотношения полов в зависимости от сезона и места обитания (Каика и др., 2013) вплоть до преобладания самок в нерестовом стаде (Ким Сен Ток, 2013). О резком различии соотношения полов в популяции камчатской трески в целом и в её нерестовой части утверждает Винников (2008). Его данные оказались весьма близки к данным японских исследований, которым посвящена работа Дерюгина (1928): в целом соотношение полов близко к 1 : 1, а в нерестовой части на одну самку приходится 2–3 самца.

По нашим данным, как и по данным других авторов (Борец, 1997; Фадеев, 2005; Полтев, 2008), в младших возрастных группах преобладают самцы, а в старших — самки (рис. 1). Следует отметить, что со 2-го по 5-й год жизни преобладание самцов над самками невелико, а на 6-м году соотношение полов становится близким к 1 : 1. С 7-го года доля самцов начинает резко падать. Последнее определённо связано с пониженной выживаемостью самцов по сравнению с самками. О меньшей продолжительности жизни самцов говорится в публикациях известных нам авторов. Представленные данные различаются весьма значительно. По данным Овсянникова с соавторами (2013), в разных районах северо-западной части Охотского моря самцы перестают встречаться с возраста 6–8 лет. По Винникову (2008), предельный возраст самцов 10–11 лет, а самок — 12 лет. Наши данные совпадают с данными этого автора:

предельный возраст самцов достигает 11 лет, самок — 12 (при максимальной длине 118 см). Отдельные самки, видимо, могут жить и дольше. Есть сведения о поимке трески в российских водах Японского моря длиной 140 см (Панченко и др., 2016). Такое явление следует отнести к феноменальному, поскольку подобная особь отмечена единственным раз за 33 года исследований.

У приморской трески половое созревание начинается на 2-м году жизни (рис. 2). Доля половозрелых самцов в этом возрасте в 3.2 раза выше, чем половозрелых самок. С увеличением возраста подобная кратность между долями уменьшается. Все самцы созревают на 7-м году жизни, самки на год позже. По данным литературы, начало полового созревания трески в разных районах происходит в разном возрасте. По обобщённой Фадеевым (2005) информации в большинстве районов ареала самцы тихоокеанской трески созревают на 3–8-м году жизни, самки — на 4–9-м; но на юге ареала (к примеру, в Британской Колумбии) созревание начинается раньше — на 2–3-м годах жизни. На 2–3-м годах жизни также начинается созревание северокурильской трески (Полтев, 2008), хотя воды Северных Курил уместнее отнести к центру ареала.

Соотношение полов в популяции в целом и в её нерестовой части характеризуется высокой межгодовой изменчивостью (рис. 3). Межгодовая динамика зависит, прежде всего, от динамики численности: из-за значительных различий в урожайности поколений возрастной состав популяции не может быть стабильным (Вдовин и др., 2017). Если уменьшение доли самцов с возрастом носит поступательный характер, то численность старшей возрастной группы, представляющей урожайное поколение, может быть выше численности предыдущего возраста, относящегося к неурожайному поколению. При разных способах расчёта ход динамики соотношения полов подобен, но доля самцов при использовании Nd всегда выше. Подчеркнём, что в популяции в целом она всегда выше половины. Данное обстоятельство определяется недоучётом молоди (среди которой значительно больше самцов) при использовании стандартного коэффициента уловистости (Вдовин и др., 2017). Различия в цифрах по соотношению полов в целом для популяции по N и Nd невелики (рис. 3а): в среднем соотношение между самками и самцами для N составляет 1.00 : 1.12, а для Nd — 1.00 : 1.19. В половозрелой части популяции самцов также всегда больше, чем самок (рис. 3б): при расчётах с использованием N в среднем в 1.57 (1.06–2.65) раза, Nd — 1.73 (1.17–3.25) раза. Межгодовая динамика соотношения полов у половозрелых особей выражена заметно отчётливее, чем в популяции в целом: интервал между минимальными и максимальными значениями доли самцов (по Nd) — 22.4 против 6.0%.

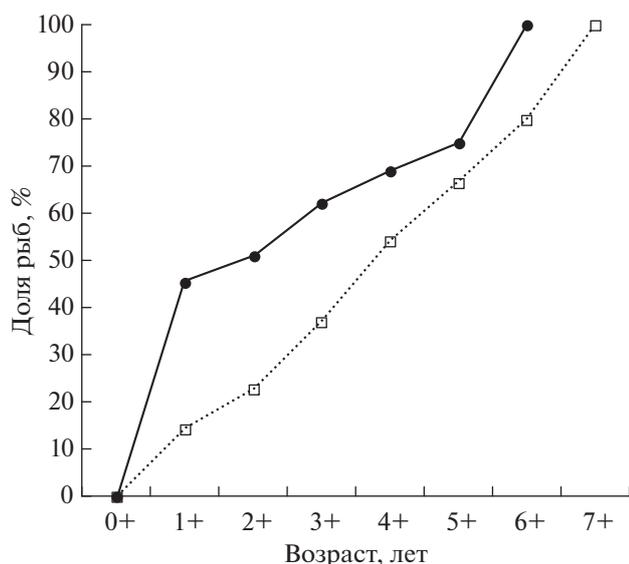


Рис. 2. Доля половозрелых самцов и самок в разных возрастных группах тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в водах Приморья, по данным биологических анализов за 2014–2016 гг.; обозначения см. на рис. 1.

В работах Ким Сен Тока (1998) и Полтева (2008) приводятся данные о межгодовой изменчивости соотношения полов в отдельных возрастных и размерных группах, однако какие-либо кардинальные отличия не прослеживаются. Таким образом, подобные изменения не способны в значительной степени сгладить межгодовую динамику полов. Важным является то обстоятельство, что в половозрелой части популяции самцов всегда больше самок. Поэтому представления о близком соотношении полов среди половозрелых особей нам представляются весьма сомнительными. Преобладание самцов в нерестовой части популяции, видимо, необходимо для успешного проведения нереста. В серии экспериментов по размножению тихоокеанской трески японские учёные установили, что одну самку оплодотворяет от одного до трёх самцов, чаще больше одного (Sakurai, Nattori, 1996). У дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* эти же авторы наблюдали такое же нерестовое поведение. В экспериментах по размножению минтая *Theragra chalcogramma* на одну самку приходилось два–три самца (Sakurai, 1983; Baird, Olla, 1991). Примерно такое соотношение полов наблюдается у особей приморского минтая во время нереста в естественных условиях (Вдовин и др., 2015). В экспериментах по размножению пикши *Melanogrammus aeglefinus* нерестящиеся особи до образования пар сбиваются в группы по четыре рыбы — три самца и одна самка (Hawkins et al., 1967). Таким образом, у четырёх массовых тресковых видов рыб в нерестовом стаде преобладают самцы.

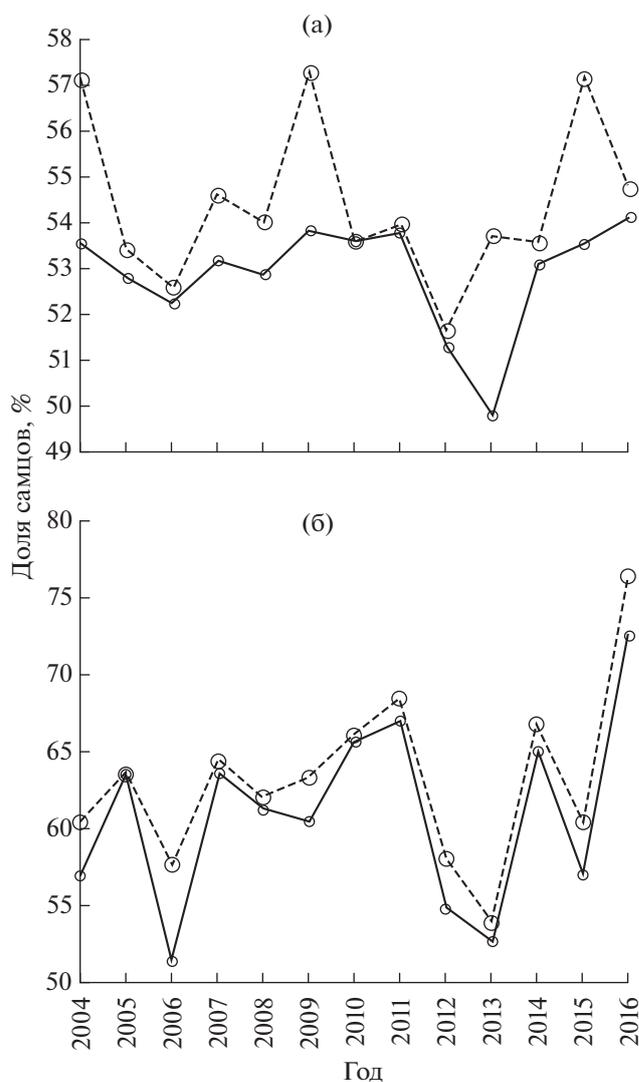


Рис. 3. Динамика доли самцов в приморском стаде тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в целом (а) и в его нерестовой части (б) в 2004–2016 гг., по данным расчёта численности с использованием коэффициента уловистости I (—) и дифференцированных по длине коэффициентов (---).

ВЫВОДЫ

1. Приморская треска начинает созревать на 2-м году жизни; 50% самцов достигают половой зрелости в возрасте 2+, самок — в возрасте 4+. Все самцы и самки являются половозрелыми в возрасте соответственно 6+ и 7+.
2. По среднееголетним данным в популяции приморской трески самцов больше, чем самок, в 1.2 раза, в нерестовом стаде — в 1.7 раза.
3. Более достоверными количественными оценками по соотношению полов следует считать результаты расчётов по Nd , в которых нивелируется негативный фактор недоучёта молоди.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность В.В. Панчен-ко (ТИНРО-центр) за корректировку базы данных по биологическим анализам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А.* 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 217 с.
- Вдовин А.Н., Черноиванова Л.А.* 2006. Многолетняя динамика некоторых параметров популяции тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Clupeidae) залива Петра Великого // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 1. С. 54–61.
- Вдовин А.Н., Нурждин В.А., Бойко М.И.* 2015. Возрастная динамика полового состава приморского минтая *Theragra chalcogramma* (Японское море) // *Вопр. рыболовства*. Т. 16. № 3. С. 351–358.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Нурждин В.А.* 2017. Оценка репрезентативности выборки донных траловых съемок на примере тихоокеанской трески Японского моря // *Тр. ВНИРО*. Т. 165. С. 45–60.
- Винников А.В.* 2008. Тихоокеанская треска западной Камчатки: биология, динамика численности, промысел: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 24 с.
- Дерюгин К.М.* 1928. Некоторые результаты научно-промысловых исследований в Охотском море, осуществленные в 1915–1918 гг. под руководством проф. Марукава // *Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции*. Т. 1. Вып. 1. С. 325–328.
- Каика А.И., Юсупов Р.Р., Орлов А.М., Смирнов А.А.* 2013. Биологическая характеристика и распределение тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) в северной части Охотского моря // *Тихоокеанская треска дальневосточных вод России*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 117–133.
- Ким Сен Ток.* 1998. Особенности биологии и численность тихоокеанской трески в водах западного побережья Сахалина и южных Курильских островов // *Изв. ТИНРО*. Т. 124. С. 212–235.
- Ким Сен Ток.* 2013. Отличительные черты биологии и ресурсы тихоокеанской трески северо-восточной части Японского моря (западное побережье о. Сахалин // *Тихоокеанская треска дальневосточных вод России*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 81–106.
- Коновалов С.М.* 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 238 с.
- Малкин Е.М.* 1995. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // *Вопр. ихтиологии*. Т. 35. № 4. С. 537–540.
- Моисеев П.А.* 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // *Изв. ТИНРО*. Т. 40. 288 с.
- Овсянников В.П., Немченко А.Ю., Сидяков Ю.В.* 2013. Новые данные об экологии и промысле тихоокеанской трески прибрежных вод северо-западной части Охотского моря // *Тихоокеанская треска дальневосточных вод России*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 106–117.
- 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>
- Полтев Ю.Н.* 2008. Некоторые вопросы, связанные с размножением тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в водах восточного побережья северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки // *Там же*. Т. 48. № 3. С. 393–403.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И.* 2016. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад тихоокеанской трески (*Gadus macrocephalus*) // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. № 42. С. 5–31.
- Фадеев Н.С.* 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.
- Шилов И.А.* 2001. Экология. М.: Высш. шк., 512 с.
- Baird T.A., Olla B.L.* 1991. Social and reproductive behavior of a captive group of walleye Pollock *Theragra chalcogramma* // *Environ. Biol. Fish.* V. 30. P. 295–301.
- Hawkins A.D., Chapman K.J., Symonds D.J.* 1967. Spawning of haddock in captivity // *Nature*. V. 215. № 5104. P. 923–925.
- Sakurai Y.* 1983. Reproductive behavior of walleye pollock in captivity // *Aquabiology*. V. 5. P. 1–7.
- Sakurai Y., Hattori T.* 1996. Reproductive behavior of Pacific cod in captivity // *Fish. Sci.* V. 62. № 2. P. 222–228.

ГАМЕТОГЕНЕЗ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ. 1. СОСТОЯНИЕ ГОНАД МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNHUS GORBUSCHA* ПРИ ЕЁ ЕСТЕСТВЕННОМ И ЗАВОДСКОМ ВОСПРОИЗВОДСТВЕ В САХАЛИНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 г. О. В. Зеленников¹, *, М. И. Юрчак¹

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: Oleg_Zelennikov@rambler.ru

Поступила в редакцию 23.11.2018 г.

После доработки 27.02.2019 г.

Принята к публикации 05.03.2019 г.

Исследовали состояние гонад у природной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленной в пяти реках в период ската с нерестилищ, и заводской молоди с разной продолжительностью подращивания, взятой на 22 рыбоводных заводах Сахалинской области. В семенниках у всех исследованных рыб половые клетки были представлены немногочисленными гониями. В яичниках всех самок уже была сформирована единственная генерация ооцитов периода превителлогенеза; половые клетки более ранних этапов развития – гонии и мейоциты – практически не встречались.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, молодь, семенники, яичники, ооциты, рыбоводные заводы, Сахалинская область.

DOI: 10.1134/S0042875219060195

Гаметогенез молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, в том числе и при её выращивании на рыбоводных заводах, подробно изучен, хотя основные данные по этой теме получены преимущественно в 1960–1970-х гг. (Персов, 1960, 1965, 1966; Пахомова, Хлевная, 1977; 1978; Зеленников, 2003; Зеленников и др., 2007). Вместе с тем в Сахалинской области – единственном регионе России, где сейчас воспроизводят молодь горбуши, произошли коренные изменения в области рыбоводства. За последние 25 лет все 52 рыбоводных завода были либо построены впервые, либо перестроены в современном виде, приобретая новые технические характеристики. Цель нашей работы – выяснить, как новые условия выращивания повлияли на гаметогенез молоди горбуши.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

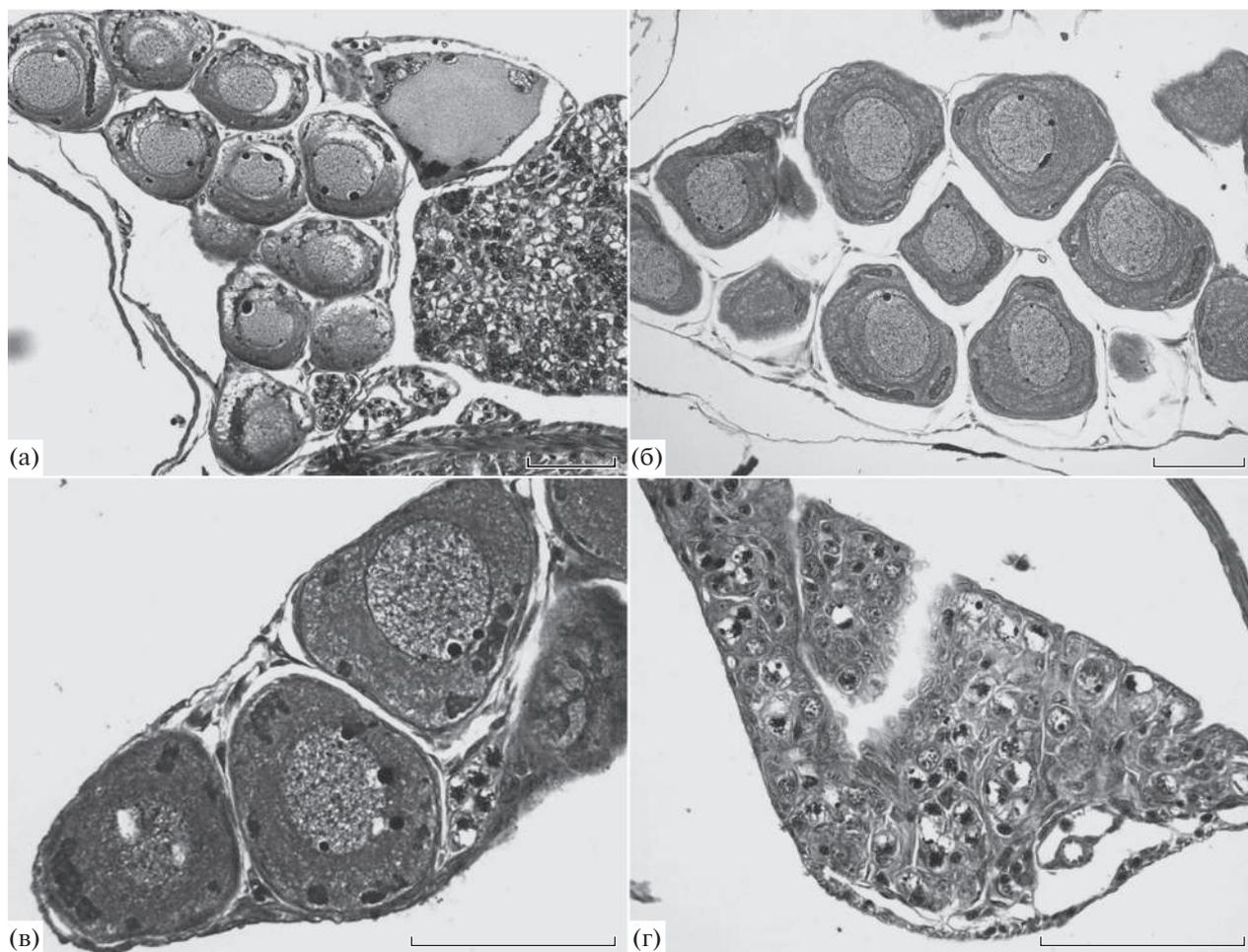
Молодь горбуши собрали в мае–июне 2016 и 2017 гг. в пяти реках и на всех 22 лососёвых рыбоводных заводах (ЛРЗ) Сахалина, на которых её воспроизводили в эти годы. Природную молодь отлавливали ночью в ходе её ската; заводских рыб брали на каждом заводе от первой партии, непосредственно перед выпуском в естественную среду. Во всех случаях фиксировали по 50 экз. в жидкостях Буэна или Серра.

Гистологическую обработку проводили по традиционной методике (Микодина и др., 2009); от каждой особи готовили по 80–120 серийных поперечных срезов обеих гонад, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего препарировали и обработали гонады 375 рыб. Для оценки состояния яичников у каждой самки на трёх срезах обеих гонад, взятых с промежутком в 10 серийных срезов, определяли площадь поперечного сечения гонад, подсчитывали число половых клеток всех периодов развития и измеряли большой и малый диаметр 10 наиболее крупных ооцитов в каждой из гонад (за диаметр принимали их полусумму). Всего такой анализ провели на препаратах от 225 особей.

Достоверность различий средних показателей определяли с использованием *t*-критерия Стьюдента. Тесноту связи между суммарным количеством полученного молодью тепла и массой рыб, а также между массой рыб и параметрами состояния гонад оценивали с помощью коэффициента парной корреляции Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Масса природной молоди горбуши по сравнению с заводской была существенно меньше, что заметно даже при анализе сравнительно неболь-



Состояние яичников у самок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* перед выпуском с рыбоводных заводов: а, б – сформирована единственная генерация ооцитов периода превителлогенеза при обычном (а) и длительном (б) выращивании; в, г – присутствуют единичные (в) или многочисленные (г) ооциты периода ранней профазы мейоза. Масштаб: 0.1 мм.

ших выборок самок (таблица): в среднем около 200 против 300–500 мг (на двух заводах (Бухта Оля и Китовый) в режиме производственного эксперимента вырастили небольшие партии горбуши до массы в среднем ~ 900 мг).

У всех самцов гонады представляли собой малодифференцированные железы, на поперечных срезах которых присутствовали в среднем от 5 до 10 гониев. У всех самок, как пойманных в реке, так и взятых на рыбоводных заводах (рисунок 1), в яичниках была сформирована генерация сходных по размеру и состоянию ооцитов периода превителлогенеза, в цитоплазме которых можно было видеть элементы циркумнуклеарного комплекса (рисунок, а). Половые клетки более раннего состояния – гонии и ооциты периода ранней профазы мейоза – присутствовали как исключение (рисунок, в). Среди мальков от естественного нереста обнаружены всего три особи, на срезах яичников которых было в среднем пять и более этих клеток; среди заводских рыб такие особи не

встречались. О том, что единственная генерация превителлогенных ооцитов уже сформирована, свидетельствует тот факт, что число клеток этого периода в среднем на срез у диких и заводских мальков было сходным (9.6–12.6, при единственном исключении 14.6) и с увеличением массы тела не изменялось. В отличие от этого по мере увеличения массы рыб закономерно увеличивались как объём яичников, судя по их площади на поперечных срезах ($r = 0.92$), так и диаметр ооцитов ($r = 0.87$). Также закономерно увеличивались площадь гонад на срезах ($r = 0.80$) и диаметр ооцитов ($r = 0.84$) у рыб на разных заводах по мере увеличения суммы набранных молодью градусо-дней.

Интересно отметить, что состояние гонад у природной и заводской молоди (как обычной, так и выращенной до более крупной массы) по микроанатомической структуре и составу половых клеток было практически одинаковым (рисунок, а, б). У более крупных рыб были лишь крупнее ооциты и, как следствие этого, крупнее сами яичники.

Состояние икричников у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в момент ската с естественных нерестилищ и выпуска с рыбоводных заводов (данные рас-
положены по мере увеличения средней массы исследованных рыб)

№	Река, завод (ЛРЗ)	Дата выпуска	Число рыб, экз.	Градусо-дни	Масса, мг	Длина (FL), мм	Площадь среза гонад, $\times 10^{-3}$ мм ²	Число ооцитов периода превителлогенеза на срезе	Диаметр ооцитов, мкм
1	Р. Очелуха	07.06.2017	6	—	188.8 ± 6.7	32.3 ± 0.3	14.4 ± 0.3	9.9 ± 0.9	64.4 ± 6.7
2	Р. Бахура	01.06.2016	9	—	189.6 ± 8.3	33.0 ± 0.5	18.0 ± 2.5	9.3 ± 0.8	74.1 ± 3.6
3	Р. Таранай	02.06.2017	12	—	192.4 ± 6.6	35.1 ± 0.1	17.6 ± 2.0	9.8 ± 0.5	62.0 ± 2.4
4	Р. Бахура	10.06.2016	10	—	196.5 ± 5.4	32.8 ± 0.4	10.9 ± 1.7	7.6 ± 0.9	56.9 ± 3.5
5	Р. Рыбацкая	02.06.2016	9	—	207.2 ± 8.2	33.8 ± 0.3	19.2 ± 1.8	9.9 ± 1.0	76.5 ± 2.7
6	Р. Пугачевка	09.06.2016	9	—	211.1 ± 8.8	34.1 ± 0.3	22.4 ± 3.4	9.8 ± 1.3	78.1 ± 3.9
7	Р. Очелуха	27.05.2016	9	—	222.3 ± 5.2	34.2 ± 0.4	13.6 ± 0.4	9.4 ± 1.1	65.8 ± 1.4
8	ЛРЗ Таранайский	30.05.2016	5	916.8	262.2 ± 27.9	35.0 ± 1.4	23.0 ± 3.7	9.7 ± 1.0	78.6 ± 2.7
9	ЛРЗ Лесной*	27.05.2016	18	832.8	270.9 ± 15.8	34.8 ± 0.8	24.2 ± 1.9	10.5 ± 0.6	76.7 ± 1.8
10	ЛРЗ Долинка	16.06.2016	5	984.2	289.8 ± 20.4	37.2 ± 0.7	36.6 ± 5.4	9.9 ± 1.8	91.8 ± 1.3
11	ЛРЗ Анивский	30.05.2016	5	882	298.7 ± 13.0	35.3 ± 0.3	27.2 ± 6.2	12.2 ± 1.4	79.7 ± 3.3
12	ЛРЗ Лазовой	10.06.2016	5	917.6	300.4 ± 24.0	38.0 ± 0.7	47.4 ± 7.9	14.6 ± 1.3	104.9 ± 4.9
13	ЛРЗ Скальный	20.06.2016	5	852.6	304.6 ± 38.1	37.4 ± 1.1	20.8 ± 2.0	10.8 ± 1.3	73.0 ± 0.7
14	ЛРЗ Монетка	31.05.2016	5	1023.8	304.6 ± 39.4	38.6 ± 1.6	33.0 ± 3.9	10.8 ± 1.0	94.0 ± 3.3
15	ЛРЗ Пугачевский	09.06.2016	5	865.4	316.7 ± 37.9	36.5 ± 1.0	28.8 ± 3.9	11.0 ± 0.7	79.3 ± 3.8
16	ЛРЗ Фирсовка	14.06.2016	5	885.7	319.5 ± 23.0	37.2 ± 0.6	28.4 ± 2.5	9.75 ± 0.3	89.9 ± 3.0
17	ЛРЗ Красноярка	25.05.2017	5	826.2	327.8 ± 40.4	37.8 ± 1.3	15.4 ± 1.1	10.0 ± 1.3	74.0 ± 4.8
18	ЛРЗ Бахура	09.06.2016	10	890.2	334.7 ± 23.6	37.4 ± 0.9	28.1 ± 2.1	9.6 ± 0.6	87.1 ± 1.4
19	ЛРЗ Нитуй	10.06.2016	5	710.8	350.2 ± 17.1	39.4 ± 0.6	22.6 ± 1.4	12.6 ± 1.0	74.9 ± 2.4
20	ЛРЗ Поречье	15.06.2017	5	955.2	387.5 ± 33.2	39.7 ± 0.8	32.7 ± 0.7	12.0 ± 0.5	88.6 ± 3.7
21	ЛРЗ Курильский	10.06.2016	5	1019.2	388.0 ± 42.9	38.7 ± 1.3	33.1 ± 3.6	12.2 ± 1.0	88.4 ± 2.5
22	ЛРЗ Лесной	07.06.2016	19	934.2	396.0 ± 23.4	38.4 ± 0.9	38.7 ± 1.5	10.7 ± 0.5	95.4 ± 1.3
23	ЛРЗ Мануй	14.06.2016	6	803.6	434.0 ± 48.2	39.2 ± 1.7	42.3 ± 5.1	10.8 ± 1.3	97.6 ± 2.5
24	ЛРЗ Куйбышевский	06.06.2016	5	1047.2	444.6 ± 9.0	40.2 ± 0.9	37.5 ± 4.0	12.3 ± 0.5	93.2 ± 2.4
25	ЛРЗ Урожайный	31.05.2016	5	1035.8	476.2 ± 45.3	41.5 ± 1.3	39.2 ± 2.5	10.6 ± 1.0	97.8 ± 3.5
26	ЛРЗ Тихая	09.06.2016	5	980.6	487.4 ± 50.9	41.8 ± 0.9	31.9 ± 3.7	10.8 ± 0.6	95.4 ± 4.1
27	ЛРЗ Рейдовый	10.06.2016	5	1167.3	492.5 ± 34.9	41.5 ± 0.9	46.4 ± 4.5	9.9 ± 0.5	103.5 ± 1.1
28	ЛРЗ Бухта Оля	23.06.2016	18	1664.2	903.4 ± 94.0	50.0 ± 1.8	96.3 ± 5.6	12.2 ± 0.5	127.0 ± 2.2
29	ЛРЗ Китовый	10.07.2017	10	1282.2	910.7 ± 99.6	52.7 ± 1.7	126.4 ± 13.8	11.6 ± 1.0	133.9 ± 2.5

Примечание. ЛРЗ — лососёвый рыболовный завод, FL — длина по Смитту, * — молодь взята за 10 сут. до выпуска.

Единственное исключение составила самка массой 760 мг (ЛРЗ Китовый), у которой фонд половых клеток был представлен только гониями и ооцитами периода ранней профазы мейоза преимущественно в состоянии зиготены (рисунки, г). Не исключено, что именно с наличием таких редко встречающихся рыб с замедленным темпом оогенеза и связано обнаружение производителей горбуши трёхлетнего возраста (Иванов, 1996; Wagner, Stauffer, 1980).

Для выяснения зависимости параметров состояния гонад от массы рыб мы проанализировали три выборки молоди из ЛРЗ Лесной (за 10 сут. до выпуска и в момент выпуска) и ЛРЗ Бухта Оля массой соответственно 270.9 (154–369), 396.0 (173–514) и 903.4 (297–1682) мг (таблица). С увеличением массы тела наметилась некоторая (недостовверная) тенденция увеличения как площади гонад на срезах ($r = 0.59$, $r = 0.63$ и $r = 0.47$), так и диаметра ооцитов ($r = 0.41$, $r = 0.45$ и $r = 0.18$). Можно полагать, что при большем объёме выборки эта связь, известная для молоди других лососёвых рыб (Зеленников 1997; Христофоров, Мурза, 1998), была бы достоверной.

Таким образом состояние гонад у молоди горбуши перед выпуском с заводов при современной биотехнике её выращивания оказалось значительно стандартизованным. Среди всех исследованных самок мы не выявили ни одной особи, у которой была бы значительной доля половых клеток ранних периодов развития — гониев и мейоцитов. Напротив, у всех самок уже была сформирована старшая и фактически единственная генерация ооцитов периода превителлогенеза. В ходе дальнейшего роста рыб пополнения численности этой генерации не происходило, и только рост ооцитов определял увеличение объёма гонад. У природной молоди мы обнаружили лишь три особи со значительной долей гониев и мейоцитов. Однако нельзя исключать, что в годы с менее благоприятным температурным режимом доля таких рыб может быть больше (Зеленников, Федоров, 2005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленников О.В. 1997. Влияние закисления воды на становление и развитие воспроизводительной системы

рыб в раннем онтогенезе: Автореф дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 19 с.

Зеленников О.В. 2003. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. № 4. С. 490–498.

Зеленников О.В., Федоров К.Е. 2005. Ранний гаметогенез горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum при естественном и заводском воспроизводстве на островах Сахалин и Итуруп // Там же. Т. 45. № 5. С. 653–664.

Зеленников О.В., Сабанова Е.В., Мищенко О.В. 2007. Влияние закисления воды на оогенез горбуши. *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum // Там же. Т. 47. № 2. С. 269–272.

Иванов О.А. 1996. Случай поимки двухгодовалых горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в море зимой 1994–1995 гг. // Там же. Т. 36. № 5. С. 716–720.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов: опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 112 с.

Пахомова Н.А., Хлевная А.С. 1977. Влияние температуры воды на гаметогенез у горбуши в период инверсии пола // *Биология северных морей Европейской части СССР*. Апатиты: Изд-во Кол. филиала АН СССР. С. 54–60.

Пахомова Н.А., Хлевная А.С. 1978. Морфология яичников горбуши в морской период жизни // *Вопросы функциональной морфологии морских животных*. Апатиты: Изд-во Кол. филиала АН СССР. С. 102–108.

Персов Г.М. 1960. Характеристика раннего периода развития половых желез горбуши в связи с использованием ее как объекта акклиматизации // *Матер. совещ. по вопросам рыбоводства* / Под ред. Милейко И.В. М.: Рыб. хо-во. С. 86–92.

Персов Г.М. 1965. Передифференцировка гонад у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) как норма развития // *Науч. докл. высш. шк. Биол. науки*. № 1. С. 26–30.

Персов Г.М. 1966. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей // *Воспроизводство и акклиматизация лососей в Баренцевом и Белом морях*. М.; Л.: Наука. С. 7–44.

Христофоров О.Л., Мурза И.Г. 1998. Репродуктивная функция и ее контроль у атлантического лосося // *Атлантический лосось* / Под ред. Казакова Р.В. СПб.: Наука. С. 75–126.

Wagner W.C., Stauffer Th.M. 1980. Three-year-old pink salmon in Lake Superior Tributaries // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 109. № 4. P. 458–460.