

*Российская академия наук*

# ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 62 № 2 2022 Март–Апрель

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

*Журнал издается под руководством  
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

*Главный редактор*  
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

*Зав. редакцией* М.С. Чечёта

*E-mail:* j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

---

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

---

Москва

ООО «Тематическая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

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

---

Подписано к печати 09.12.2020 г. Дата выхода в свет 10.02.2020 г. Формат 60 × 88<sup>1</sup>/<sub>8</sub> Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 23 экз.

Зак. 2876

Бесплатно

---

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

---

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

16+

# СОДЕРЖАНИЕ

Том 62, Номер 2, 2022

Обзор бельдюговых рода <i>Krusensterniella</i> (Zoarcidae) с описанием трёх новых видов из дальневосточных морей	
<i>Н. В. Чернова</i>	127
О двух малоизученных видах угревидных ликодов ( <i>Lycenchelys</i> , Zoarcidae)	
<i>А. М. Прокофьев</i>	148
Попытка разграничения видов рода <i>Carassius</i> (Cyprinidae) с использованием морфологии и связанные с этим проблемы: тематическое исследование во внутренних водах Ирана	
<i>М. Хосрави, А. Абдоли, Ф. Таджбахи, Ф. Ахмадзаде, Х. Немати, Б. Х. Киаби</i>	160
Особенности морфологии внутреннего уха серебряного карася <i>Carassius gibelio</i> (Cyprinidae)	
<i>Д. А. Павлов</i>	161
Аннотированный список ихтиофауны внутренних и прибрежных вод острова Сахалин. 5. Семейства Cyclopteridae–Liparidae	
<i>Ю. В. Дылдин, А. М. Орлов</i>	171
Особенности распределения и экологии пятнистого терпуга <i>Hexagrammos stelleri</i> (Hexagrammidae) в прикамчатских водах Охотского моря	
<i>Ю. К. Курбанов</i>	172
Биологическая характеристика полиперы симуширской <i>Polypera simushirae</i> (Liparidae) из тихоокеанских вод северных Курильских островов в осенний период	
<i>Ю. Н. Полтев</i>	180
Возраст, рост, созревание и смертность султанки <i>Mullus barbatus</i> (Mullidae) Крыма, Чёрное море	
<i>Д. Н. Куцын</i>	188
Моделирование сценариев восстановления запаса русского осетра <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Азовского моря при отсутствии естественного воспроизводства	
<i>Т. И. Булгакова, С. Н. Кульба, М. М. Пятинский</i>	198
Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК минтая <i>Gadus chalcogrammus</i> азиатской части ареала и его филогеографическая история	
<i>С. Ю. Орлова, А. А. Сергеев, Д. М. Щепетов, Д. С. Курносов, Е. А. Чикурова, А. М. Орлов, М. К. Глубоковский</i>	209
Аmplификация и секвенирование полной митохондриальной ДНК горчака <i>Acheilognathus longipinnis</i> (Cyprinidae), находящегося под угрозой исчезновения, с использованием экологической ДНК, выделенной из аквариумной воды	
<i>Р. Какехаши, С. Ито, К. Ясуи, Ч. Камбаяши, Ш. Канао, А. Курабаяши</i>	210
Рыбы как источники кайромонов – химических сигналов для водных животных	
<i>А. О. Касумян</i>	211

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

*Eustomias securicula* sp. nov. — второй представитель подрода *Biradiostomias* (Melanostomiidae) в Тихом океане

*А. М. Прокофьев, А. М. Орлов*

239

Необычный субстрат для выращивания: когда макроводоросли растут на верхней челюсти собаки-рыбы

*С. Берте, Д. Леккини, Ж. Совински, Л. Совински*

243

Состав лейкоцитов периферической крови горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* (Salmonidae) в морской период жизни

*И. И. Гордеев, Л. В. Балабанова, Т. А. Суворова, Д. В. Микряков*

244

---

УДК 597.58.591.4.574.9

## ОБЗОР БЕЛЬДЮГОВЫХ РОДА *KRUSENSTERNIELLA* (ZOARCIDAE) С ОПИСАНИЕМ ТРЁХ НОВЫХ ВИДОВ ИЗ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ

© 2022 г. Н. В. Чернова\*

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

\*E-mail: nchernova@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.

После доработки 29.03.2021 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

В результате ревизии рода *Krusensterniella* описаны три новых вида из дальневосточных морей. Род включает теперь семь видов. Для крузенштерниеллы примечательной *K. notabilis* уточнены данные типовой серии, выделен лектотип (ЗИН № 13011); ареал включает Охотское море (от Сахалина до Северо-Западной Камчатки), Курильские о-ва (Симушир, Ушишир) и Татарский пролив Японского моря. Крузенштерниелла пятнистая *K. maculata* (голотип не сохранился; паратипы ЗИН № 29989) достоверно известна в приматериковой части Японского моря от Татарского пролива до зал. Петра Великого (на глубинах 53–150 м). Чешуйчатая крузенштерниелла *K. squamosa* sp. nov., сходная числом шипиковидных лучей в спинном плавнике (II) с *K. notabilis* (I–IV), описана из тихоокеанских вод о-ва Хонсю (глубина 194 м; голотип ЗИН № 48390). Крузенштерниеллы курильская *K. kurilensis* sp. nov. и обманчивая *K. pseudomaculata* sp. nov. сходны числом шипиковидных лучей с *K. maculata* (соответственно X, VI–XI и VII–VIII), но отличаются числом позвонков и всех колючих лучей в спинном плавнике, а также расположением шипиковидных лучей и степенью развития чешуи. Экземпляр *K. kurilensis* (голотип ЗИН № 51575) пойман с тихоокеанской стороны южных Курильских о-вов (глубина 142 м). *K. pseudomaculata* sp. nov. найдена в Японском море (голотип ЗИН № 40166) и в Охотском море от Сахалина до зал. Шелихова (на глубинах 25–164 м). Приводится таблица для определения всех видов рода, включая рассмотренные ранее *K. multispinosa* и *K. pavlovskii* (с числом шипиковидных лучей XV–XX и XXIII–XXVI).

**Ключевые слова:** бельдюговые, Zoarcidae, *Krusensterniella*, новые виды, Курильские острова, Охотское море, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875222020059

В обширном семействе бельдюговых рыб Zoarcidae Swainson, 1839 (Perciformes: Zoarcoidei) род *Krusensterniella* Schmidt, 1904 вместе с двумя другими родами – *Gymnelus* Reinhardt, 1834 и *Gymnelopsis* Soldatov, 1922 – входит в подсемейство Gymnelinae Gill, 1863 (Anderson, 1994; Anderson, Fedorov, 2004). От прочих гимнелин крузенштерниеллы отличаются наличием в средней части спинного плавника группы жёстких шипиковидных лучей (или колючек, pungent spines). Четыре известных вида *Krusensterniella* распространены в Японском и Охотском морях и у восточной части Камчатки (Солдатов, 1922; Андрияшев, 1955; Макушок, 1961; Линдберг, Красюкова, 1975). Все они относятся к категории редких (Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014). Виды различают по числу шипиковидных лучей спинного плавника: у *K. notabilis* Schmidt, 1904 и *K. maculata* Andriashev, 1938 их мало (I–XI), у двух других видов – *K. multispinosa*

Soldatov, 1922 и *K. pavlovskii* Andriashev, 1955 – заметно больше (XV–XXVI) (Андрияшев, 1938, 1955).

Материалы по двум многоиглым видам, *K. multispinosa* и *K. pavlovskii*, опубликованы ранее (Чернова, 2020). В настоящей работе приводятся сведения по группе малоиглых крузенштерниелл, в которой выявлены три новых вида. Один из них наиболее сходен с *K. notabilis*, два другие – с *K. maculata*. Морфология использованных для сравнения *K. notabilis* и *K. maculata* уточнена по типовым экземплярам. В качестве диагностических признаков видов рода рассматриваются число позвонков, число всех колючих лучей и шипиковидных лучей и их соотношение, степень развития чешуи, особенности зубной системы. Признаки всех семи видов рода *Krusensterniella* обобщены в определительной таблице.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованные экземпляры из коллекций ЗИН перечислены ниже в видовых очерках. Для сравнения с видами рода *Gymnelopsis* изучен голотип *G. brashnikovii* Soldatov, 1922 (ЗИН № 13029, половозрелая самка *TL* 97 мм) и паратипы *G. brevifenestrata* Anderson, 1982 (ЗИН № 23944, 23952, 23953, 33334, 33751, 34842, всего 11 экз.).

Использованы методы, применявшиеся ранее при изучении *Gymnelopsis* и *Krusensterniella* (Назаркин, Чернова, 2003; Чернова, 2020). Протяжённость чешуйного покрова определяли на боках тела, измеряя длину участка с массовым расположением чешуй. Число чешуек в продольном ряду на отрезке, равном диаметру глаза, подсчитывали в начале хвостовой части у средней линии тела. Длину хвостовой части тела измеряли от начала анального плавника до конца хвостового плавника. Виды различаются особенностями зубной системы, но нашего материала недостаточно для более детального, чем приводится, её описания.

В диагнозы видов включены значения счётных признаков, основанные на анализе рентгенограмм. Шипиковидные лучи (колючки) выделяются среди прочих толщиной и плотностью. Тонкие лучи передней части спинного плавника (*D*) по своей структуре также относятся к категории колючих (= гибкие, или гнущиеся колючие лучи): кроме своих оснований, они являются цельными, а не состоят из латеральных половинок, как настоящие мягкие лучи задней части *D* (Макушок, 1961; Anderson, 1994), но в формуле *D* они по литературной традиции по *Krusensterniella* для простоты восприятия обозначены арабскими цифрами.

Недостовверные значения из источников литературы (с очевидностью ошибочные или полученные по явно смешанному с другими видами материалу) не учитывали. Уточняющие комментарии в тексте помещены в квадратные скобки.

В работе приняты следующие обозначения признаков: *SL* — стандартная длина (до основания хвостового плавника), *TL* — абсолютная длина тела (до конца лучей хвостового плавника), *s* — длина головы (до кожного края operculum); *hc*, *wc* — высота и ширина головы, *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *io* — межглазничное расстояние; *aD*, *aA* — антедорсальное и антеанальное расстояния; *H<sub>1</sub>*, *H<sub>2</sub>* — высота тела над грудным плавником и над началом анального плавника, *IP* — длина грудного плавника, *l<sub>mx</sub>* — длина верхней челюсти, *vert.* — число позвонков (*abd.* туловищные + *s.* хвостовые); *A*, *D*, *C*, *P* — анальный, спинной, хвостовой и грудной плавники или число лучей в них; в отделах спинного плавника: *D<sub>1</sub>* — число гибких колючих лучей в переднем отделе (до шипиковидных лучей), *D<sub>2</sub>* — число шипиковидных лучей (= колючек) в среднем отделе (в формуле *D* обозначены римскими цифрами), *D<sub>3</sub>* — число мягких лу-

чей в заднем отделе (после шипиковидных лучей); *D<sub>1</sub> D<sub>2</sub> D<sub>3</sub>* — формула спинного плавника; поры сейсмодатированной системы: *pn* — носовые, *pio* — инфраорбитальные (=подглазничные), *pt* — темпоральные (заглазничная + прочие), *ppm* — преоперкуло-мандибулярные; в комиссурах: *pcor* — корональная (= межглазничная), *pst* — супратемпоральные (= затылочные).

Сокращения: БМРТ — большой морозильный рыболовный траулер; НИС — научно-исследовательское судно; НПС — научно-промысловое судно; р/т — рыболовный траулер; ст. — станция; э/с — экспедиционное судно; ИО АН — Институт океанологии РАН (Москва, Россия); USNM — Национальный музей естественной истории (United States National Museum, now National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, USA). Даты до 1917 г. указаны по новому (и в скобках — по старому) стилю: 12(25).07.1899.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

## СЕМЕЙСТВО ZOARCIDAE SWAINSON, 1839

Подсемейство *Gymnelinae* Gill, 1863Род *Krusensterniella* Schmidt,  
1904 — крузенштерниеллы

*Krusensterniella* Шмидт, 1904. С. 197 (типовой вид *K. notabilis* Schmidt, 1904).

*Krusensterniella*: Солдатов, Линдберг, 1930. С. 490. Таранец, 1937. С. 161. Андрияшев, 1938. С. 117.

*Schantarella* Андрияшев, 1938. С. 118 (подроб *Krusensterniella*, типовой вид *K. multispinosa* Soldatov, 1922, по монотипии).

*Krusensterniella*: Линдберг, Красюкова, 1975. С. 126. Anderson, 1984. P. 578 (*D* XLV—LVII, II—XXVI, 37—64; *A* 71—103, *P* 11—12, *C* 5—7). Toyoshima in Masuda et al., 1984. P. 305. Anderson, 1994. P. 35. Figs 47—51 (остеология). Anderson, Fedorov, 2004. P. 7. Парин и др., 2014. С. 396. Радченко и др., 2015. С. 3 (в составе *Gymnelinae*). Радченко, 2017. С. 17 (молекулярная систематика).

У *Krusensterniella*, как у прочих представителей *Gymnelinae*, брюшные плавники отсутствуют, грудные плавники не редуцированы, зубы на сошнике и нёбных костях имеются, жаберное отверстие не поровидное. В отличие от двух других родов подсемейства (*Gymnelus* и *Gymnelopsis*) в средней части спинного плавника имеются шипиковидные лучи. Соединение supraoccipitale и exoccipitale узкое (у других родов — широкое); сочленение ceratohyale и epihyale гладкое (образуют плотный шов с заходящими краями у *Gymnelus* и *Gymnelopsis*) (Anderson, 1994). В отличие от *Gymnelus* чешуя имеется.

Характеристика рода (с учётом признаков трёх новых видов). Тело значительно удлинённое, его высота (*H<sub>1</sub>*) содержится от 11.0—15.0 (*K. multispinosa*) до 18.8 (*K. squamosa*) раза в *TL*. Антеанальное рас-

стояние 28.5–35% *TL*. Голова небольшая, 10.5–16.5% *TL*. Верхняя губа сплошная, нижняя прервана спереди, со слабо развитыми передними лопастями. Рот конечный. Жаберное отверстие не достигает уровня нижнего луча *P*. Под краем жаберной лопасти на теле имеется повторяющаяся её очертания мелкая кожная складка; обе совместно образуют дыхательный сифон. Жаберных лучей пять.

Сейсмочувствительная система: *pn* 2, *pio* 6, *pt* 4 (1 + 3); пор *ppm* обычно 7 (6 у *K. multispinosa*); в комиссурах: *pcor* 1 (как исключение 0 у одного экземпляра *K. notabilis*), *pst* 3 (изредка одна из пор имеет двойное отверстие). Боковая линия медиолатеральная, неполная (различима на туловищной части тела).

Позвонков 100–122, лучей *D* 95–121, *A* 81–99, *P* 9–12 (33 экз.). Спинной плавник подразделён на три части. Передняя часть состоит из удлинённых гибких неветвистых лучей; средняя часть включает короткие шипиковидные лучи (I–XXVI), обычно утолщённые; обе группы (*D*<sub>1</sub> + *D*<sub>2</sub>) представляют собой колючие лучи, всего их 40–74. Задняя часть плавника состоит из коротких ветвистых лучей. Шипиковидные лучи *D* ассоциированы с позвонками 34–75 (с хвостовыми позвонками 12–55). Мелкая циклоидная чешуя покрывает всё тело или только его заднюю часть. Пилорических придатков два.

Половой диморфизм. У половозрелых самцов *D*<sub>1</sub> заметно выше, чем у самок, лучи *D*<sub>1</sub> значительно длиннее; верхняя челюсть заходит далее назад (за вертикаль заднего края глаза). Диморфизм по окраске анального плавника не выражен в отличие от *Gymnelus* и *Gymnelopsis*, у самцов которых по краю *A* всегда проходит тёмная полоса.

Размерная изменчивость. У молодых голова относительно больше, чем у крупных особей, глаз больше, длина челюстей меньше.

Этимология. Род назван в честь русского мореплавателя, адмирала И.Ф. Крузенштерна, возглавлявшего первое русское кругосветное плавание (1803–1806 гг.) и побывавшего в той части Охотского моря, где был найден типовой вид (Крузенштерн, 1809–1813; Шмидт, 1904). Из двух русскоязычных названий – крузенштерниелла (Таранец, 1937) и крузенштерния (Шейко, Федоров, 2000) – в научный обиход вошло первое.

Род, включающий семь видов (вместе с тремя новыми), подразделяют на два подрода: номинативный *Krusensterniella* Schmidt, 1904 и *Schantarella* Andriashev, 1938.

#### Подрод *Krusensterniella* Schmidt, 1904 – малоиглые крузенштерниеллы

*Krusensterniella* Шмидт, 1904. С. 197 (типовой вид *K. notabilis* Schmidt, 1904).

Диагноз. Шипиковидных лучей (*D*<sub>2</sub>) I–XI, последний из них ассоциирован с позвонками 43–61. Оба пилорических придатка бугорковидные.

В подроде пять видов: *K. notabilis*, *K. maculata*, *K. kurilensis* sp. nov., *K. pseudomaculata* sp. nov. и *K. squamosa* sp. nov.

#### *Krusensterniella notabilis* Schmidt, 1904 – крузенштерниелла примечательная

(рис. 1–4)

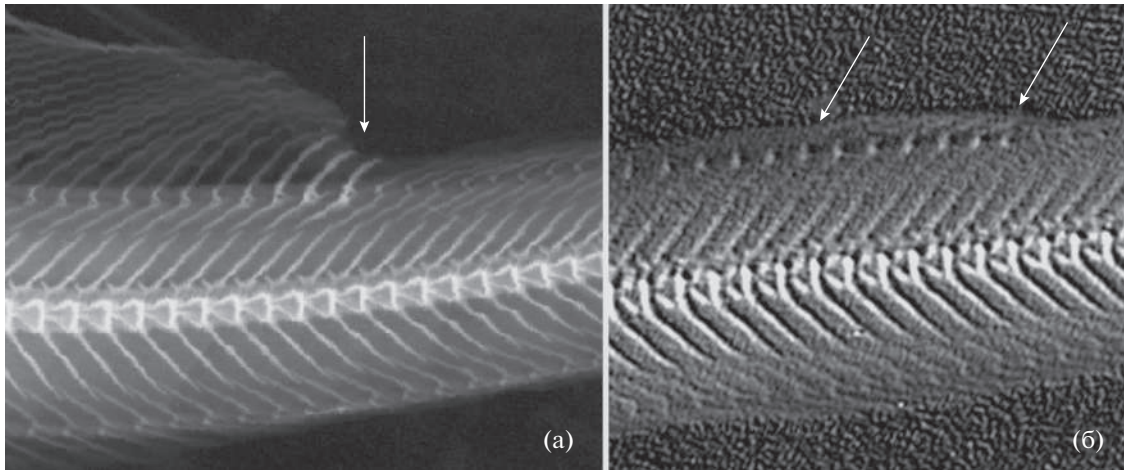
*Krusensterniella notabilis* Шмидт, 1904. С. 198. Рис. 12 (8 синтипов *TL* 85–189 мм; *D* 53–57 II–III 61–63, *A* 98–103 [неточно: по рентгенограммам *A* не более 97]; северо-восток о-ва Сахалин, 30–49 сажень [55–90 м]). Бражников, 1907. С. 39 (состав донной фауны в местах поймки синтипов по полемому журналу шхуны “Сторож”, ст. 17 и 19). Солдатов, 1922. С. 159 (по: Шмидт, 1904; сравнение с *K. multispinosa*). Солдатов, Линдберг, 1930. С. 490 (по: Шмидт, 1904). Андрияшев, 1938. С. 119 (описание 5 синтипов *TL* 116–186 мм, *D* 52–57 II–III 60–63, *A* 102 [неточно: по рентгенограммам *A* не более 97], *P* 11). Андрияшев, 1955. С. 394 (vert. 24–25 + 94–96 = 116–120, 6 экз.). Линдберг, Красюкова, 1975. С. 127, 130. Рис. 103 (описание и рисунок по: Шмидт, 1904; рентгенограммы 7 синтипов *TL* 82–182 мм: vert. 115–119, *D* 54–57 III 55–57, *A* 94–96, *C* 2 + 3/3 + 2; *aD* 14.2–15.3% *TL*, *aA* [различения на с. 129 и 130] 31.3–34.0 или 30.2–33.1% *TL*). Anderson, 1982. С. 76 (остеологический препарат синтипа USNM № 92591). Anderson, 1994. P. 35–36, 112, 117. Fig. 47–51 (остеология; распространение частью: Северо-Восточный Сахалин).

*Krusensterniella notabilis*: Таранец, 1937. С. 161 (в определителе). Шмидт, 1950. С. 83 (частью [смешан с *K. maculata*, так как колючих лучей указано III–VII]). Toyoshima in Masuda et al., 1984. P. 305 (частью: юго-запад Охотского моря, но не воды Хоккайдо [*D* 116–123, что больше числа vert. 115–119; Pl. 358–В к виду не относится]). Борец, 1997. С. 30 (частью: северояпономорский район и о. Сахалин, зал. Терпения). Шейко, Федоров, 2000. С. 35 (в списке; глубина 55–160 м). Nakabo, 2002. P. 1044 (по: Toyoshima in Masuda et al., 1984; частью: юго-запад Охотского моря). Федоров и др., 2003. С. 112 (рисунок из: Линдберг, Красюкова, 1975; распространение – частью: от о-ва Сахалин до Тауйской губы; редкий). Anderson, Fedorov, 2004. P. 7 (в списке; Охотское и Японское моря). Balushkin et al., 2011. P. 969, 1023 (частью: ЗИН № 13011–13012). Балускин и др., 2012. С. 45, 162 (то же). Парин и др., 2014. С. 396 (частью: от Сахалина до Тауйской губы; обычен). Shinohara et al., 2014. P. 264 (в списке).

*Gymnelopsis brashnikovi* (non Soldatov, 1922): Balushkin et al., 2011. P. 960 (частью: ЗИН № 46780). Балускин и др., 2012. С. 29 (то же).



**Рис. 1.** Крузенштерниелла примечательная *Krusensterniella notabilis*: а – самец *TL* 189 мм (по: Шмидт 1904); б – тот же экземпляр, лектотип ЗИН № 13011 *SL* 184 мм; в – самец ЗИН № 51629 *TL* 172 мм.



**Рис. 2.** Фрагменты рентгенограмм *Krusensterniella* с шипиковидными лучами спинного плавника (→): а – *K. notabilis* (лектотип ЗИН № 13011 *SL* 184 мм); б – *K. maculata* (паратип ЗИН № 29989 *TL* 77 мм).

*Gymnelopsis* sp. (non Soldatov, 1922): Balushkin et al., 2011. P. 961 (частью: ЗИН № 43290, 48108). Балущкин и др., 2012. С. 30 (то же).

*Krusensterniella* sp.: Balushkin et al., 2011. P. 969 (частью: ЗИН № 51628–51629, 52180). Балущкин и др., 2012. С. 46 (то же).

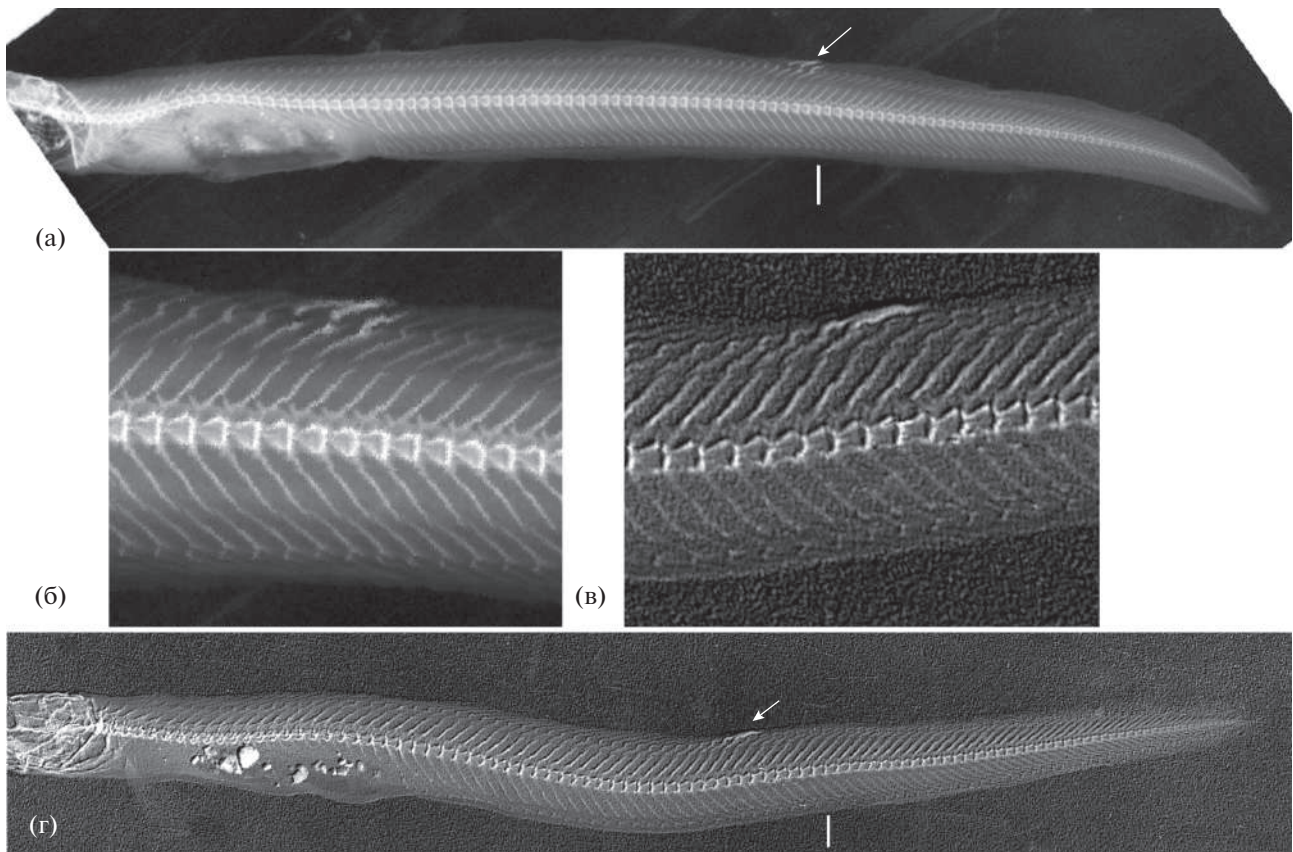
Этимология. Видовое название *notabilis* означает примечательный. Русское название ввёл Таранец (1937).

Типовая серия. В первоописании указаны восемь синтипов: ЗИН № 13011 (6) и ЗИН № 13012 (2), но в исходной записи каталога ЗИН в каждом из двух лотов указано на 1 экз. больше: № 13011 (7), № 13012 (3), всего 10. Возможно, Шмидт (1904) не

включил в число синтипов наиболее мелкие экземпляры. Формально они являются автотипами (авторскими экземплярами), но ниже они включены в типовую серию, поскольку Шмидт не отделил их от остальных. В публикациях число синтипов указано как 6 и 3 [9] (Линдберг, Красюкова, 1975; Balushkin et al., 2011) или 5 и 2 [7] (Anderson, Fedorov, 2004).

Длина синтипов составляла 85–156 мм (молодые экземпляры) и 188.8 мм (половозрелый самец) [видимо, *in vivo*] (Шмидт, 1904). В последующих источниках имеются разночтения длины последнего: *TL* 186 мм [*in vitro*] (Андряшев, 1938) и 187 мм (Шмидт, 1950) или 182 мм [видимо,





**Рис. 3.** Рентгенограммы *Krusensterniella*: а — самка *K. notabilis* ЗИН № 13012 TL 150 мм, г — *K. squamosa*, голотип ЗИН № 48390 TL 90 мм; б, в — соответственно те же экземпляры, фрагменты с шипиковидными лучами спинного плавника ( $D_2$ ); (→) — положение  $D_2$  относительно середины длины хвостовой части тела (|).

уже при утраченном хвостовом плавнике, т.е.  $SL$ ] (Линдберг, Красюкова, 1975).

Один из экземпляров ЗИН № 13011 ( $SL$  109 мм), согласно записи в каталоге, был передан в USNM (№ 92591) и использован для изготовления остеологического препарата (Anderson, 1982, 1994; Springer, Anderson, 1997).

В ЗИН имеются 8 экз.: ЗИН № 13011 (5) и № 13012 (3).

**Лектотип** (здесь обозначен): ЗИН № 13011 — половозрелый самец  $SL$  184 мм [хвостовой плавник утрачен];  $TL$  186 мм (по: Андрияшев, 1938); северо-восток о-ва Сахалин, в 3–4 милях к востоку от м. Беллинсгаузена, глубина 30–40 саженей [55–73 м], ст. 19, трал 20, 12(25).07.1899, грунт: камень, “масса известковых мшанок”; коллектор В.К. Бражников.

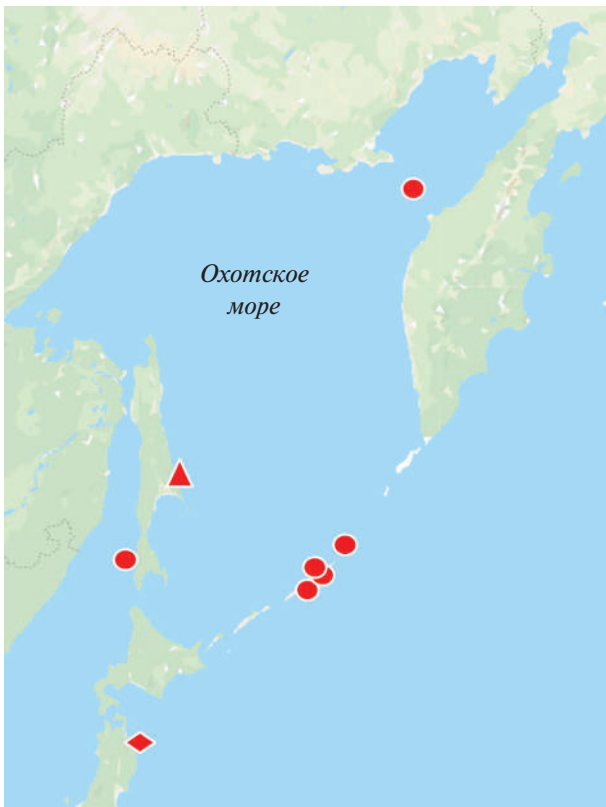
**Паралектотипы** (7 экз.): ЗИН № 56503 (из ЗИН № 13011) — 4 экз.  $TL$  115–133 мм; пойманы вместе с лектотипом; ЗИН № 13012 — 3 экз., неполовозрелая самка  $TL$  150 мм и 2 юв.  $TL$  101 и 83 мм; Охотское море, о. Сахалин, в 10 милях к северо-востоку от м. Попова, глубина 77–90 м, шхуна “Сторож”, ст. 17, трал 14, 10(23).07.1899, камень,

температура воды  $-1.0^{\circ}\text{C}$  (на глубине 55 м), коллектор В.К. Бражников.

Типовые экземпляры были пойманы на глубинах 55–90 м [но не в диапазоне 64–202 м (Парин и др., 2014)].

**Изображения.** В первоописании (Шмидт, 1904) опубликован рисунок половозрелого самца  $TL$  189 мм (рис. 1а). На выполненной позднее художником копии этого рисунка (Линдберг, Красюкова, 1975. Рис. 105) добавлены сеймосенсорные поры на голове, а боковая линия изображена в виде дорсального ряда пор [что неточно: у этого экземпляра боковая линия состоит из редко сидящих невромастов, ряд которых переходит за грудным плавником на среднюю линию тела; дорсальный ряд невромастов отсутствует].

**Изученный материал** — типы (8 экз.) и 6 экз.  $TL$  118–172 мм. ЗИН № 43290 — 1 экз.  $TL$  137.5 мм,  $SL$  135.5 мм, Японское море, Татарский пролив, у м. Слепиковского [Юго-Западный Сахалин], глубина 263 м, песчаный ил, ст. 13, 17.08.1949 г., бим-трал, придонная температура  $1.1^{\circ}\text{C}$ , Курило-Сахалинская экспедиция, коллекторы Г.У. Линдберг, М.И. Легеза; ЗИН № 48108 —



**Рис. 4.** Места поимок крузенштерниеллы примечательной *Krusensterniella notabilis* (синтипы ЗИН № 13011, 13012 (▲) и прочие экземпляры (●) и чешуйчатой крузенштерниеллы *K. squamosa* sp. nov. (голотип ЗИН № 48390 (◆)).

самец  $TL$  118 мм,  $SL$  116 мм, Охотское море у Западной Камчатки,  $58^{\circ}36'$  с.ш.  $158^{\circ}43'$  в.д., глубина 41 м, БМРТ “Мыс Бабушкина”, драга 3, 23.07.1986 г., коллектор Л.А. Борец; ЗИН № 46780 – 1 экз.  $TL$  ca. 135 мм (в двух фрагментах); тихоокеанская сторона о-ва Симушир, Курильские о-ва,  $46^{\circ}47'$  с.ш.  $151^{\circ}58'$  в.д., глубина 160–165 м, НПС “Шантар”, трал 194, 01.06.1978 г., извлечён из желудка ската *Bathyraja* sp.; ЗИН № 51628 – juv.  $TL$  128 мм, Курильские о-ва, прол. Рикорда у о-ва Ушишир, БМРТ “Тихоокеанский”, ст. 298, 18.08.1987 г., коллектор А.А. Баланов; ЗИН № 51629 – 1 экз.  $TL$  172 мм, Охотское море, Курильские о-ва, о. Симушир, зал. Мильна, глубина 200 м, БМРТ “Тихоокеанский”, ст. 283, 16.08.1987 г., коллектор А.А. Баланов; ЗИН № 52180 – 1 экз.  $TL$  147 мм, Тихий океан, Курильские о-ва, к востоку от о-ва Симушир,  $46^{\circ}58'$  с.ш.  $152^{\circ}15'$  в.д., глубина 280–305 м, БМРТ “Мыс Тихий”, трал 40, 02.04.1982 г., коллектор Б.А. Шейко.

Уточнённый диагноз. Шипиковидных лучей ( $D_2$ ) I–IV, расположены посередине хвостовой части тела (рис. 2а, 3а, 3б). Всех колючих лучей ( $D_1 + D_2$ ) 53–60. Число лучей в передней

( $D_1$ ) и задней ( $D_3$ ) частях спинного плавника сходное: 52–57 и 53–62. *Vert.* 113–122, *D* 111–121 (52–57 I–IV 53–62), *A* 92–99. Сплошной чешуйный покров развит только на хвостовой части тела (впреди анального плавника имеются лишь единичные разрозненные чешуйки).

Описание по работе Андрияшева (1938), имевшего полную серию из девяти синтипов с измерениями пяти из них  $TL$  116–186 мм [в скобках – данные наших экземпляров, если отличаются (табл. 1)]. Голова небольшая – (10.5)12.9–14.2%  $TL$ ; её высота составляет 42.0–48.0(56.3)%  $s$ , ширина – 40.0–49.0(53.3)%  $s$ . Диаметр глаза – 20.8–26.5 (19.2–27.4)%  $s$ , обычно несколько превышает длину рыла 18.5–21.2(26.7)%  $s$ . Ширина межглазничного промежутка [костного] 3–4%  $s$ . Длина верхней челюсти 39.0–48.0 (38.1–49.2), нижней – 44.0–55.0%  $s$ . Зубы редко посаженные, конические, заострённые. Верхняя челюсть спереди усеяна многочисленными мелкими зубами, которым соответствует группа мелких зубов у симфизиса нижней челюсти. Нёбная дыхательная перепонка широкая, закрывает часть зубов на сошнике. Жаберное отверстие доходит до середины основания *P* [у части наших экземпляров оно достигает нижней трети его основания]. Жаберные тычинки гладкие, шипиковатые, по 12 в обоих рядах. В %  $TL$ :  $H_2$  6.3–6.6 (5.3–8.2),  $aA$  30.2–33.1 (28.5–33.3),  $aD$  (11.6) 14.2–15.3,  $IP$  6.3–7.4 (5.6–8.2) или 47–57 (42–67)%  $s$ . Чешуя хорошо развита на хвостовой части тела; к началу анального плавника она сильно разрежена, а до грудного плавника доходят лишь отдельные чешуйки. Брюхо, голова и плавники голые. У половозрелого самца ( $TL$  186 мм) передняя часть *D* очень высокая: наибольший её луч в три раза превышает длину лучей  $D_3$  и в семь–десять раз – длину шипиковидных лучей. Соотношение частей спинного плавника, в %  $TL$ : длина основания  $D_1$  46.2–48.4,  $D_2$  1.7–2.7,  $D_3$  34.7–38.4;  $D_2$  составляет 4.6–7.6% длины  $D_3$ .

Дополнения по нашим экземплярам. Высота тела над грудным плавником содержится 13–18 (у лектотипа 14) раз в  $TL$ , длина головы 7.1–9.5 (7.2) раза. Высота головы в среднем несколько больше её ширины. Трубочки ноздрей по длине меньше диаметра зрачка. Рот конечный; у половозрелого самца нижняя челюсть несколько короче верхней и заходит назад за вертикаль заднего края глаза (рис. 1). На челюстях, сошнике и нёбных костях зубы довольно большие, конические, крепкие. У лектотипа на верхней челюсти во внешнем ряду имеется не менее десяти крупных одноразмерных редко посаженных зубов, у симфизиса к ним добавляется группа из более мелких зубов (три коротких ряда по восемь и шесть зубов); на сошнике девять небольших зубов образуют треугольную группу; нёбные зубы (пять) однорядные; на нижней челюсти

Таблица 1. Пластические признаки исследованных экземпляров видов рода *Krusesterniella* из коллекции ЗИН РАН

Признак	<i>K. notabilis</i>		<i>K. squamosa</i> sp. nov.	<i>K. maculata</i>		<i>K. kurilensis</i> sp. nov.	<i>K. pseudomaculata</i> sp. nov.
	лектотип № 13011	10 экз. № 13011, 13012 (1), 48108, 51628, 51629, 52180, 56503(4)	голотип № 48390	голотип и паратипы (3 экз. по: Андрияшев, 1938)	паратип № 29989	голотип № 51575	голотип № 40166
<i>TL</i> , мм	186.0	$\frac{115.0-186.0}{138.8}$	90.0	120.0–144.0	77.0	99.0	97.5
	<b>B % TL</b>						
<i>aD</i>	15.1	$\frac{11.6-15.3}{13.7}$	16.4	$\frac{11.2-12.9}{12.1}$	13.6	13.6	16.9
<i>aA</i>	33.1	$\frac{28.5-33.3}{31.4}$	34.4	$\frac{29.1-30.8}{30.0}$	29.9	31.3	30.8
<i>c</i>	14.0	$\frac{10.5-14.0}{12.9}$	15.0	$\frac{11.6-12.8}{12.2}$	13.0	13.1	14.4
<i>H<sub>1</sub></i>	7.0	$\frac{5.5-7.6}{6.6}$	5.6	–	6.5	6.1	7.2
<i>H<sub>2</sub></i>	6.5	$\frac{5.3-8.2}{6.5}$	5.3	$\frac{6.6-7.3}{7.0}$	6.5	6.6	6.4
<i>IP</i>	6.7	$\frac{5.6-8.6}{6.8}$	7.2	$\frac{8.8-9.6}{9.2(6.6^*)}$	8.1	7.6	7.2
	<b>B % c</b>						
<i>WC</i>	51.9	$\frac{41.1-53.3}{48.4}$	37.0	$\frac{40.0-51.0}{45.5}$	45.0	46.2	50.0
	$\frac{38.2-57.7}{47.9}$						

Таблица 1. Окончание

Признак	<i>K. notabilis</i>		<i>K. squamosa</i> sp. nov.	<i>K. maculata</i>		<i>K. kurlensis</i> sp. nov.	<i>K. pseudomaculata</i> sp. nov.	
	лектотип № 13011	10 экз. № 13011, 13012 (1), 48108, 51628, 51629, 52180, 56503(4)		голотип № 48390	голотип и паратипы (3 экз. по: Андрияшев, 1938)		паратип № 29989	голотип № 51575
<i>hc</i>	50.0	$\frac{45.2-56.3}{50.3}$	43.0	$\frac{50.0-58.0}{54}$	50.0	46.2	48.6	$\frac{46.4-50.0}{48.0}$
<i>H<sub>1</sub></i>	50.0	$\frac{45.7-57.1}{51.1}$	37.0	—	50.0	46.2	50.0	$\frac{47.3-50.0}{49.5}$
<i>H<sub>2</sub></i>	46.2	$\frac{40.0-68.6}{51.2}$	35.6	—	50.0	50.0	44.3	$\frac{44.3-51.4}{47.7}$
<i>IP</i>	48.1	$\frac{42.3-66.7}{52.8}$	48.1	$\frac{72.5-74.2}{73.4(56.7*)}$	62.0	57.7	50.0	$\frac{50.0-53.8}{51.9}$
<i>ao</i>	23.8	$\frac{19.0-26.7}{23.2}$	22.2	$\frac{18.0-19.3}{18.7}$	22.0	23.1	21.4	$\frac{21.0-23.1}{21.9}$
<i>o</i>	19.2	$\frac{19.2-27.4}{23.8}$	29.6	$\frac{24.3-29.3}{26.8}$	30.0	26.9	28.6	$\frac{22.5-28.6}{25.2}$
<i>io</i>	10.8	$\frac{8.6-13.3}{11.4}$	9.6	$\frac{3.5-4.7}{4.1}$	8.0	15.4	10.7	$\frac{8.6-13.8}{11.0}$
<i>lmx</i>	49.2	$\frac{38.1-49.2}{42.7}$	40.7	$\frac{38.0-50.0}{44}$	53.0	43.1	42.9	$\frac{34.0-42.9}{38.5}$
<i>l br.ap.</i>	26.9	$\frac{21.4-37.1}{28.7}$	28.1	—	25.0	24.6	25.7	$\frac{24.0-30.8}{26.4}$

**Примечания.** *TL* — абсолютная длина; *aD*, *aA* — антедорсальное и антеанальное расстояние; *c* — длина головы; *H<sub>1</sub>*, *H<sub>2</sub>* — высота тела над грудным плавником и над началом анального плавника; *IP* — длина грудного плавника; *hc*, *hc* — ширина и высота головы; *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *io* — расстояние между краями глаз, *lmx* — длина верхней челюсти, *l br.ap.* — длина жаберного отверстия; \* у самки *TL* 129 мм. Здесь и в табл. 2: над чертой — пределы варьирования признака, под чертой — среднее значение, “—” — нет данных.

сти во внешнем ряду не менее десяти зубов, спереди во внутреннем ряду их пять. У прочих экземпляров на верхней челюсти зубов 9—14/2—6/5—6; на нижней челюсти 9—15/2—4; на сошнике 4—6 зубов, на нёбных костях 5—8. Сейсмочувствительные поры (14 экз.): *pn* 2, *pio* 6, *pt* 1 + 3, *ppm* 7; пор *pst* 3 (у лектотипа одна из них с двойным отверстием), корональная пора обычно одна (отсутствует у 1 экз.). Боковая линия неполная медиолатеральная, включает редко сидящие невромасты на передней части тела.

Спинной плавник начинается почти над основанием грудного плавника. У самца *TL* 186 мм длина лучей  $D_1$  достигает 100% *c* (рис. 1а, 1б), но расположены они очень косо (рис. 1б), так что высота расправленной плавниковой мембраны по вертикали не превышает 52% *c*; длина лучей  $D_2$  составляет 10% *c*,  $D_3$  — 33% *c*, а высота мембраны — соответственно 10 и 15% *c*. У самцов меньшей длины (*TL* 172 и 147 мм) лучи  $D_1$  удлинены в меньшей степени ( $D_1$  — 65 и 55% *c*,  $D_3$  — 30 и 31% *c*), высота плавниковой мембраны  $D_1$  составляет 25 и 15% *c*. У наиболее крупных самок спинной плавник имеет некоторое расширение в передней части. У молоди по всей длине он почти одинаково низкий (у экземпляра *TL* 101 мм высота  $D_1$  составляет половину  $H_1$ ,  $D_3$  — её треть). Анальный плавник ниже спинного.

Рентгенограммы (14 экз.). *Vert.* 113—122 (туловищных 22—25 + хвостовых 91—98).  $D$  111—121 (52—57 I—IV 53—62),  $A$  92—99 (табл. 2). Свободные предорсальные птеригофоры отсутствуют; 1-й птеригофор  $D$  расположен между позвонками 2 и 3 (реже 1 и 2). Лучей  $D$  в предхвостовом отделе 21—24. Всех колючих лучей ( $D_1 + D_2$ ) 53—60. Шипиковидные лучи  $D$  расположены посередине хвостовой части тела (рис. 3а); они ассоциированы с позвонками 54—61 (с хвостовыми позвонками 29—37) и заканчиваются над позвонками 53—61. Перед 1-м гемальным отростком 2—4 птеригофора с лучами  $A$ .

Длина грудного плавника содержится 12—18 (у лектотипа 15) раз в *TL* и составляет 47—66 (в среднем 54)% *c*. Длина основания  $P$  составляет 28—49% *IP*. Лучей  $P$  9—12 (в среднем 10,9, у лектотипа 12). Пилорические придатки (два) в виде бугорковидных расширений.

Чешуя мелкая циклоидная, развита сплошным покровом из соприкасающихся чешуй только на хвостовой части тела. У части особей чешуя сильно разрежена уже к началу  $A$ . Впереди  $A$  имеются лишь единичные редкие чешуйки. В зоне сплошного чешуйного покрова на промежутке, равном диаметру глаза, у молоди *TL* 83—150 мм насчитывается 9—10 чешуек в ряду, у экземпляра *TL* 186 мм — 12 чешуек. Брюшко и плавники голые.

Окраска при жизни желтоватая, с расплывчатыми тёмными пятнами, образующими неясные

широкие поперечные перевязки; плавники прозрачные, желтоватые (Шмидт, 1904). В спирту пигментация выцветает. У экземпляров *TL* 102—172 мм на теле различимы 16—20 тёмно-коричневых сетчато-расчленённых полос на светлом фоне; на спине они расположены попарно, к низу исчезают. У части экземпляров на  $D$  имеется от одного до трёх чёрных пятен. Перитонеум и внутренности не пигментированы. У самцов анальный плавник светлый, как у самок.

Географическая изменчивость не выявлена. Самец *TL* 118 мм из наиболее северного нахождения у Западной Камчатки (ЗИН № 48108) сходен с сахалинскими особями.

Длина достигает 189 мм (Шмидт, 1904).

Сравнительные замечания. *K. notabilis* отличается от *K. maculata* большими значениями счётных признаков: *vert.* 113—122 против 110—113, в том числе *vert.abd.* 22—25 против 18—21, шипиковидных лучей  $D_2$  I—IV против VII—VIII, всех лучей  $D$  111—121 против 108—111 и лучей  $D_3$  53—62 против 44—46. У первого вида шипиковидные лучи  $D$  ассоциированы с 29—37-м хвостовыми позвонками, у второго — с 37—46-м. Сплошной чешуйный покров на предхвостовой части тела отсутствует (у *K. maculata* развит на всём теле до жаберных отверстий и даже на основании  $P$ ) (табл. 3).

Шипиковидные лучи  $D_2$  внешне трудно различимы, особенно у мелких рыб, и часть экземпляров *K. notabilis* была отнесена ранее к *Gymnelopsis* sp. (ЗИН № 43290, 48108) или *G. brashnikovii* (ЗИН № 46780). *K. notabilis* отличается от *G. brashnikovii* отсутствием чешуи на туловищной части тела (у последнего чешуя доходит до основания  $P$ ), а также длинным жаберным отверстием, достигающим нижней трети основания  $P$  (лишь до 2-го сверху луча  $P$  у последнего). Спинной плавник начинается над передней третью  $P$  у первого и за серединой  $P$  у второго вида.

Распространение и экология. Ареал *K. notabilis* включает Охотское море, Курильские о-ва (Симушир, Ушишир, включая тихоокеанскую сторону) и Татарский пролив Японского моря (юго-запад о-ва Сахалин, м. Слепиковский) (рис. 4). Типовые экземпляры пойманы у восточного берега Сахалина. Воды западной Камчатки (58°36' с.ш. 158°43' в.д.) и Курильские о-ва — не отмеченные ранее участки ареала.

Сомнительные указания. Нахождение в Тауйской губе Охотского моря (Федоров и др., 2003) не включено в ареал, так как экземпляры "*K. notabilis*" из Тауйской губы (ЗИН № 53078) к этому виду не относятся (см. ниже). Указание в Японском море у м. Хой (Татарский пролив, побережье севернее Александровска), судя по приведённому числу шипиковидных лучей (III—VII) и другим признакам (Шмидт, 1950), относится к смешанному с *K. maculata* материалу.

Таблица 2. Счётные признаки исследованных экземпляров видов рода *Kriegeriella* из коллекции ЗИН РАН

Признак	<i>K. notabilis</i>		<i>K. squamosa</i> sp. nov.	<i>K. maculata</i>	<i>K. kurilensis</i> sp. nov.	<i>K. pseudomaculata</i> sp. nov.	
	лектотип № 13011	14 экз. № 13011, 13012, 56503, 43290, 48108, 46780, 51628, 51629, 52180	голотип № 48390	паразиты (2 экз.) № 29989	голотип № 51575	голотип № 40166	5 экз. № 40166, 43289, 44707, 48109, 53078
<i>vert.</i>	116	$\frac{113-122}{117.5}$	102	$\frac{110-113}{111.5}$	110	104	$\frac{104-107}{105.3}$
<i>vert. abd.</i>	24	$\frac{22-25}{24.0}$	23	$\frac{18-21}{19.5}$	22	20	$\frac{20-23}{21.5}$
<i>vert.c.</i>	92	$\frac{91-98}{93.5}$	79	92	88	84	$\frac{82-85}{83.8}$
<i>D</i>	114	$\frac{111-121}{115.2}$	100	$\frac{108-111}{109.5}$	106	101	$\frac{101-104}{102.7}$
$D_1 + D_2$	58	$\frac{53-60}{57.9}$	45	$\frac{62-67}{64.5}$	40	53	$\frac{50-55}{53.4}$
$D_1 + D_2 + D_3$	55 III 56	52-57 I-IV 53-62	43 II 55	54-60 VII-VIII 44-46	30 X 66	46 VII 48	40-48 VI-XI 45-54
$D_2/vert.$	56-58	54-61	46-47	55-67	34-43	49-55	49-59
$D_2/vert.c.$	32-34	29-37	23-24	37-46	12-21	29-35	22-37
<i>A</i>	95	$\frac{92-99}{94.7}$	81	$\frac{93-94}{93.5}$	90	86	$\frac{84-86}{85.3}$

**Примечание.** Здесь и в табл. 3: *vert.*, *vert. abd.*, *vert.c.* — число позвонков общее, туловишных и хвостовых; *D* — общее число лучей в спинном плавнике,  $D_1 + D_2$  — число всех колочих лучей в *D*;  $D_1 + D_2 + D_3$  — формула спинного плавника;  $D_2/vert.$ ,  $D_2/vert.c.$  — позвонки и хвостовые позвонки, с которыми ассоциированы шипиковидные лучи *D*; *A* — число лучей в анальном плавнике.

Таблица 3. Дискриминантные признаки видов рода *Krusensterniella*

Признак	<i>K. notabilis</i>	<i>K. squamosa</i> sp. nov.	<i>K. maculata</i>	<i>K. kurilensis</i> sp. nov.	<i>K. pseudomaculata</i> sp. nov.	<i>K. multispinosa</i>	<i>K. pavlovskii</i>
$D_2$	I–IV			VI–XI		XXXIII–XXXVI	
<i>vert.</i>	I–IV	II	VII–VIII	X	VI–XI	XV–XX	XXXIII–XXXVI
<i>vert.c.</i>	113–122	102	110–113	110	104–107	100–112	109–110
$D_1 + D_2$	91–98	79	92	88	82–85	80–92	88–90
$D_1 + D_2 + D_3$	53–60	45	62–67	40	50–55	60–69	71–74
$D_2$ заканчиваются над позвонками	52–57 I–IV 53–62	43 II 55	54–60 VII–VIII 44–46	30 X 66	40–48 VI–XI 45–54	45–49 XV–XX 34–49	48 XXXIII–XXXVI 34–37
Соотношение числа лучей $D_1$ и $D_3$	53–61	47	62–67	43	55	62–71	73–75
Положение $D_2$ относительно середины хвостовой части тела	$D_1 = D_3$	$D_1 < D_3$	$D_1 > D_3$	$D_1 \leq D_3$	$D_1 \leq D_3$	$D_1 = D_3$	$D_1 > D_3$
Сплошной чешуйчатый покров на туловищной части тела	Посередине	Впереди	Позади	Впереди	Посередине	От середины	От середины
	–	+	+	+	+	–	+

В водах Японии *K. notabilis*, по всей видимости, замещён описанным ниже видом *K. squamosa* sp. nov., поскольку у экземпляров из этого района чешуйный покров хорошо развит впереди начала *A* (Toyoshima in Masuda et al., 1984; Nakabo, 2002), что не характерно для первого, но входит в диагноз второго вида. Это даёт основания исключить из ареала *K. notabilis* воды Хоккайдо и Хонсю (Федоров и др., 2003), а также зал. Петра Великого (Борец, 1997), лежащий примерно в тех же широтах. По уточнённым данным, *K. notabilis* встречается на глубинах 41–305 м. Меньшие глубины (от 24 м) (Шмидт, 1950; Борец, 1997) не подтверждены; они могут относиться к материалу, смешанному с другими видами рода. Максимальная глубина 305 м превышает известные ранее для вида пределы – 160 и 202 м (Шейко, Федоров, 2000; Парин и др., 2014). Грунты в местах поймок включают камень, песок, песчанистый ил и гальку. Температура у дна составляла –1.0 и 1.1°C (определена в двух случаях).

Образ жизни не изучен. Крузенштерниеллы могут служить второстепенным объектом питания придонных хищников: один из экземпляров был найден в желудке ската *Bathyraja* sp. (Rajidae), пойманного в районе о-ва Симушир.

**Зоогеографическая характеристика.** Вид считали широкобореальным приазиатским (Шейко, Федоров, 2000; Парин и др., 2014). Однако уточнённый ареал *K. notabilis* расположен преимущественно в Охотском море, что даёт основания считать вид высокобореальным в соответствии с принятым биогеографическим зонированием (Briggs, 1995). Отметим, что Охотское море (вместе с Татарским проливом, где пойман экземпляр ЗИН № 43290), выделяют в особую Охотскую зоогеографическую провинцию (Pietsch et al., 2003) или рассматривают как особую зону – “cold-temperate bioclimatic zone” (Kafanov et al., 2000). Ареал вида вписывается в её границы.

***Krusensterniella squamosa* sp. nov. —  
чешуйчатая крузенштерниелла**

(рис. 3в, 3г, 4, 5)

*Gymnelopsis brashnikovi* (non Soldatov, 1922): Balushkin et al., 2011. P. 960 (частью: ЗИН № 49390). Балушкин и др., 2012. С. 29 (то же).

**Этимология.** Название происходит от латинского “*squamosus*” – покрытый чешуёй, чешуйчатый.

**Голотип** ЗИН № 48390 – juv. *TL* 90 мм, *SL* 87 мм, Тихий океан у северо-восточной оконечности о-ва Хонсю, 39°59' с.ш. 142°14' в.д., глубина 194 м, НИС “Витязь”, ст. 6668, трал Сигсби, 20.06.1972 г., сборы ИО АН.

**Диагноз.** Шипиковидных лучей ( $D_2$ ) II, расположены впереди середины хвостовой части тела (рис. 3в, 3г). Всех колючих лучей ( $D_1 + D_2$ ) 45. Число

лучей в  $D_1$  меньше, чем в  $D_3$ : 43 и 55. *Vert.* 102, *D* 100 (43 II 55), *A* 81. Чешуя сплошным покровом развита не только на задней, но и на передней части тела, где доходит до основания *P*.

**О п и с а н и е.** Тело низкое, его высота над грудным плавником содержится 18 раз в *TL*, над началом *A* – 18.8 раза; *aD* 16.4% *TL*, *aA* 34.4% (табл. 1). Голова содержится 6.7 раза в *TL*, невысокая (43% *c*), её ширина меньше высоты. Глаз большой (29.6% *c*), межглазничное расстояние 9.6% *c*. Длина рыла (22.2% *c*) меньше диаметра глаза. Рот конечный, челюсти равной длины. Зубы на челюстях крепкие, притупленные; во внешних рядах их 13–14, сходной величины; спереди добавляется группа из трёх–четырёх более мелких зубцов внутреннего ряда. Жаберное отверстие по длине почти равно диаметру глаза (28.1% *c*), доходит вниз до 4/5 основания грудного плавника. Сейсмоденситивные поры: *pn* 2, *pio* 6, *pt* 1 + 3, *ppm* 7, *pcor* 1, *pst* 3. Боковая линия не прослеживается.

Спинальный плавник начинается над передней третью грудного плавника; он по всей длине почти одинаково низкий, что обычно для молодежи.

**Рентгенограмма.** *Vert.* 102 (23 + 79), *D* 100 (43 II 55), *A* 81. Свободные птеригофоры *D* отсутствуют. Птеригофор 1-го луча *D* внедряется между позвонками 2 и 3; лучей *D* в абдоминальном отделе 22. Всех колючих лучей ( $D_1 + D_2$ ) 45. Шипиковидные лучи *D* ассоциированы с позвонками 46–47 (с хвостовыми позвонками 23–24). Перед 1-м гемальным отростком три птеригофора, все с лучами *A*.

Грудной плавник не превышает половины длины головы (48.1% *c*). Основание *P* вертикальное и составляет 31% *IP*. Лучей *P* 11. Чешуя хорошо развита и на теле сплошным покровом доходит до передней трети *P*. Чешуйки соприкасающиеся; на расстоянии, равном диаметру глаза, насчитывается девять чешуй. Голова, низ брюшка и плавники голые.

**О к р а с к а.** На боках различимы 19 тёмных X-образных полос на более светлом фоне (рис. 5).

**Сравнительные замечания.** Новый вид сходен с *K. notabilis* числом шипиковидных лучей (II), но отличается меньшим числом позвонков (102 против 113–122, в том числе *vert.c.* 79 против 91–98), числом лучей *D* (100 против 111–121) и *A* (81 против 92–99) (табл. 2, 3). В  $D_1$  лучей у него заметно меньше (43 против 53–57 у *K. notabilis*). Шипиковидные лучи расположены несколько впереди середины длины хвостовой части тела (примерно посередине у *K. notabilis*) (рис. 3). Глаз больше (29.6 против 19.2–27.4% *c*). Тело более низкое (37 против 46–57% *c*), голова больше (15.0 против 10.5–14.0, в среднем 12.9% *TL*). Чешуя на предхвостовой части тела хорошо развита (у *K. notabilis* она практически отсутствует впереди *A*).





Рис. 5. Чешуйчатая крузенштерниелла *Krusensterniella squamosa* sp. nov. — голотип ЗИН № 48390 TL 90 мм.

*K. squamosa* отличается от *K. maculata* числом позвонков (102 против 110–113), в том числе *vert. abd.* (23 против 18–21) и *vert. c.* (79 против 92); лучей *D* (100 против 108–111), числом всех колючих лучей  $D_1 + D_2$  (45 против 62–67) и шипиковидных лучей  $D_2$  (II против VII–VIII); последние ассоциированы с позвонками 46–47 против 55–67 у *K. maculata* (и с *vert. c.* 23–24 у первого и 37–46 у второго вида). Различно соотношение переднего и заднего отделов спинного плавника: лучей  $D_1 < D_3$  у *K. squamosa* (43 и 55) и  $D_1 > D_3$  у *K. maculata* (54–60 и 44–46). Тело у *K. squamosa* более низкое, голова больше (15.0 против 11.6–13.0% *c.*), *aA* больше (16.4 против 11.2–13.6% *TL*), *P* короче (48.0 против 56.7–74.5% *c.*).

Шипиковидные лучи при внешнем осмотре *K. squamosa* трудно различимы; в этом случае экземпляры можно ошибочно отнести к *Gymnelopsis*. Сравнение с голотипом *G. brashnikovi* показало, что *K. squamosa* отличается, помимо наличия шипиковидных лучей, числом позвонков (102 против 111) и лучей (*D* 100 против 104, *A* 81 против 90) и хорошо развитой чешуёй на предхвостовой части тела.

От другого вида, короткожаберного гимнелопса *G. brevifenestrata*, новый вид отличается большим числом *vert.* (102 против 89–96) и лучей *D* (100 против 80–89), более длинным жаберным отверстием, заходящем ниже верхнего луча *P* (у *G. brevifenestrata* оно расположено полностью выше основания *P*), а также хорошо развитой чешуёй, доходящей вперёд до грудного плавника (у последнего она имеется только на хвостовой части тела) (Anderson, 1982, Чернова, Назаркин, 2020).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Единственный экземпляр пойман в Тихом океане у северо-восточной оконечности о-ва Хонсю (39°59' с.ш. 142°14' в.д.) на глубине 194 м. К виду *K. squamosa* могут относиться экземпляры от восточных берегов Хоккайдо с хорошо развитой чешуёй, отнесённые к "*K. notabilis*" (Toyoshima in Masuda et al., 1984. Pl. 358-B; Nakabo, 2002), а также и другие указания: из зал. Петра Великого (Борец, 1997) и вод Японии (Федоров и др., 2003). Весьма вероятно, что преимущественно охотоморский вид *K. notabilis* замещён в более южных районах видом *K. squamosa*. Охотское и Японское моря по составу фауны относят к двум разным зоогеографическим районам, населённым каждый своей характерной биотой. Их рассматривают как

разные биогеографические регионы — западнотихоокеанские высокобореальный и низкобореальный (Briggs, 1995), — или как разные биогеографические провинции — Охотская и Ориентальная (частью) (Pietsch et al., 2003), — либо как две био-климатические зоны: арктическую и субарктическую (Nishimura, 1969) или субарктическую (I) и умеренную (Kafanov et al., 2000), в которых нередки пары викарирующих видов.

### ***Krusensterniella maculata* Andriashev, 1938 — пятнистая крузенштерниелла**

(рис. 6, 7)

*Krusensterniella maculata* Андрияшев — по: Таранец, 1937. С. 161 (nomen nudum).

*Krusensterniella maculata* Андрияшев, 1938. С. 118 (Японское море, 5 экз.; тип — самец *TL* 144 мм; *D* 49–53 V–VII 64 и *A* ~ 100 [неточно, см. ниже], *P* 11–12). Андрияшев, 1955. С. 394 (позвонков у типа 113 = 19 + 94).

*Krusensterniella maculata*: Линдберг, Красюкова, 1975. С. 129–130 (частью: только ЗИН № 29989 [число позвонков 104–112, лучей *D* 99–113, *A* 87–96 и промеры относятся к смешанному с другими видами материалу]). Anderson, 1994. P. 35–36, 112, 117 (частью: ЗИН № 29989; Японское море от зал. Петра Великого до Татарского пролива). Anderson, Fedorov, 2004. P. 7. Shinohara et al., 2011. P. 51 (частью: ЗИН № 29989). Balushkin et al., 2011. P. 969, 1023 (то же). Балужкин и др., 2012. С. 45, 161 (то же). Парин и др., 2014. С. 396 (частью; эулитеральный, 53–150 м; низкобореальный, Японское море от зал. Посьета до Татарского пролива; редкий).

**Т и п о в а я с е р и я.** Вид был описан по 5 экз. *TL* 71–144 мм из Японского моря, пойманным в районе от северной части Татарского пролива на юг до о-ва Фуругельма, на глубинах 53–150 м (Андрияшев, 1938). Точные местонахождения не приводятся, изображение вида отсутствует. Самец *TL* 144 мм указан как тип (Андрияшев, 1938. С. 119; 1955. С. 394), что представляет собой фиксацию голотипа. Остальные экземпляры из первоописания следует считать паратипами (использованы их измерения и признаки).

**Г о л о т и п** не сохранился. Опубликованный позднее рисунок экземпляра ЗИН № 40166

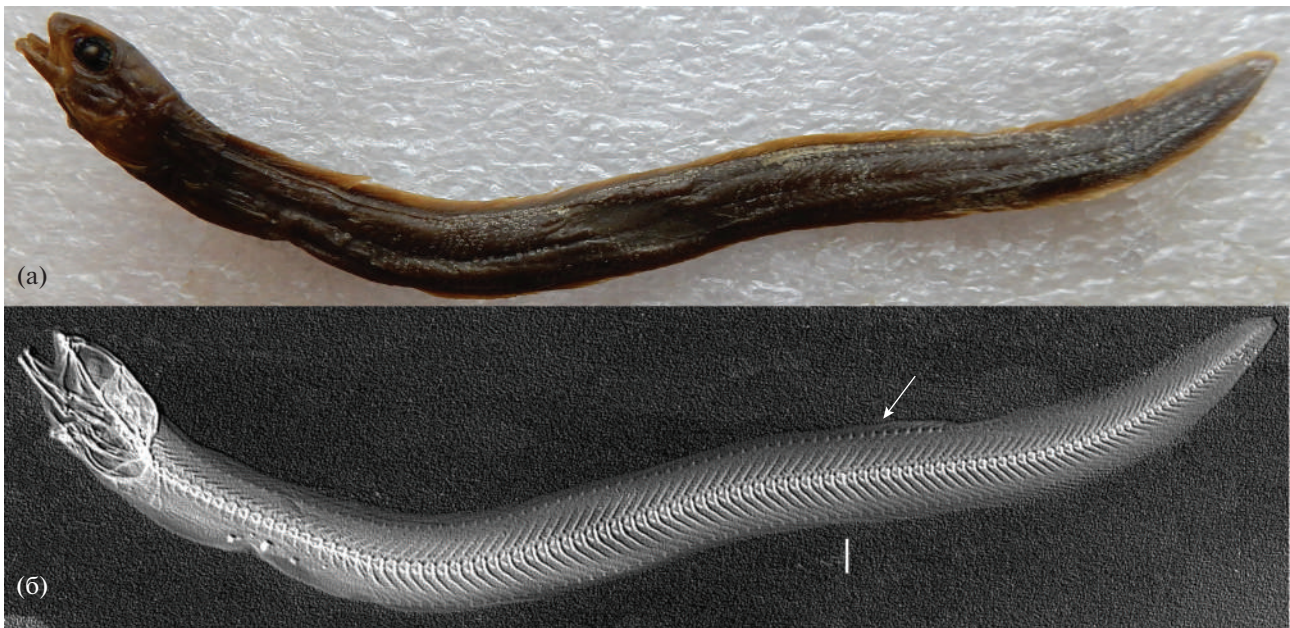


Рис. 6. Крузенштерниелла пятнистая *Krusensterniella maculata*: а – паратип ЗИН № 29989  $TL$  77 мм, б – тот же экземпляр, рентгенограмма; обозначения см. на рис. 3.

(Линдберг, Красюкова, 1975. Рис. 104) к виду *K. maculata* не относится (см. ниже).

В ЗИН имеются два паратипа: № 29989 – juv.  $TL$  77 мм и экземпляр (в двух фрагментах)  $TL$  ca. 68 мм. Судя по авторским этикеткам, эти экземпляры происходят из двух местонахождений: 1) Японское море, Татарский пролив,  $51^{\circ}04'$  с.ш.  $140^{\circ}49'$  в.д., глубина 55 м, 13.10.1933 г., р/т “Блюхер”, ст. 108, трал 25, экспедиция Государственного гидрологического института и Тихоокеанского института рыбного хозяйства, дночерпатель 25, грунт – песок с гравий и галькой, температура (на глубине 50 м)  $0.95^{\circ}C$ , солёность 33.87‰, коллектор З.И. Кобыкова; 2) Японское море, зал. Петра Великого, к югу от о-ва Фуругельма [зал. Посьета, около  $42^{\circ}27'$  с.ш.  $130^{\circ}54'$  в.д.], э/с “Воровский”, 29.05.1926 г., 54 саженей [97 м]. Обозначать один из них лектотипом (Balushkin et al., 2011. Р. 969. Балушкин и др., 2012. Р. 45) нет необходимости.

Изученный материал: паратипы (2 экз.). Остальные экземпляры, хранившиеся в ЗИН как “*K. maculata*”, переопределены.

Уточнённый диагноз. Шипиковидных лучей  $D_2$  VII–VIII; расположены несколько позади середины хвостовой части тела, ассоциированы с хвостовыми позвонками 37–46. Всех колючих лучей ( $D_1 + D_2$ ) 62–67. Число лучей в  $D_1$  больше, чем в  $D_3$ : 54–60 и 44–46. Позвонков 110–113,  $D$  108–111 (54–60 VII–VIII 44–46),  $A$  93–94. Чешуя сплошным покровом развита не только на хвостовой части тела, но и впереди начала  $A$ , доходит до основания грудного плавника.

Описание полной типовой серии (Андрияшев, 1938), с измерениями 3 экз.  $TL$  120–144 мм [в скобках – данные паратипа  $TL$  77 мм, если отличаются (табл. 1)]. Голова маленькая, 11.6–12.8 (13.0)%  $TL$ ; её высота превышает её ширину. Глаз 24.3–29.3(30.0)%  $c$ , он заметно превышает длину рыла 18.0–19.3(22.0)%  $c$ . Межглазничное 3.5–4.7 (8.0)%  $c$ . Длина верхней челюсти 38.0–50.0(53.0)%  $c$ , нижней челюсти 49–60%  $c$ . Зубы на челюстях острые и тонкие, расположены редко и преимущественно в один ряд. Мелкие зубы в передней части верхней челюсти развиты слабо. Есть зубы на нёбных костях и сошнике. Нёбная перепонка хорошо развита. Жаберное отверстие не заходит ниже середины основания  $P$ . Высота тела над началом  $A$  (6.5) 6.6–7.3%  $TL$ ,  $aA$  29.1–30.8%  $TL$ . Соотношение длины отделов  $D$ :  $D_1$  49.3–50%  $TL$ ,  $D_2$  4.5–5.4%  $TL$  (или 13.3–17.4% основания  $D_3$ ),  $D_3$  31.2–34.0%  $TL$ . Наибольший луч  $D_1$  [у самца  $TL$  144 мм] в два–три раза превышает длину лучей  $D_3$  и в семь–восемь раз длину шипиковидных лучей. Грудные плавники [самцов] длинные – 72.5–74.2%  $c$ , у самки  $TL$  129 мм (и неполовозрелого экземпляра) они короче – 56.7 и 62.0%  $c$ .  $P$  11–12. Оба пилорических придатка бугорковидные. Чешуя мелкая циклоидная, гуще расположена на задней части тела; вперёд она доходит до жаберного отверстия и основания  $P$ , заходит на боковые стороны брюха, оставляя голой его нижнюю часть. Плавники, голова и часть спины впереди  $D$  голые. У молодых особей  $TL$  71 и 79 мм чешуйный покров развит так же, как у половозрелых. У сохранившихся паратипов жаберное отверстие достигает вниз середины

ны основания *P*. Поры: *pn* 2, *pio* 6, *pcor* 1, *pt* 1 + 3, *pst* 3, *ppm* 7. Чешуя на спине доходит вперёд почти до основания *P*. Высота тела над грудным плавником содержится 15.4 раза в *TL*.

Рентгенограммы (2 экз.). *Vert.* 110–113 (18–21 + 92), *D* 108–111 (54–60 VII–VIII 44–46), *A* 93–94 (табл. 2, 3). Свободные предорсальные птеригофоры отсутствуют. Первый луч *D* внедряется между остистыми отростками позвонков 1 и 2; лучей *D* в предхвостовом отделе 17–20. Шипиковидные лучи *D* начинаются несколько позади середины хвостовой части тела; они ассоциированы с позвонками 55–67 (с хвостовыми позвонками 37–46) и заканчиваются над позвонками 62–67. Перед 1-м гемальным отростком 2–3 птеригофора, все с лучами *A*.

О к р а с к а (по: Андрияшев, 1938). По средней линии тела от жаберных отверстий до хвоста проходит ряд небольших (не более диаметра глаза) чёрных пятен, числом 20–30; вдоль *D* проходит ряд более мелких тёмных пятнышек. У голотипа передняя часть плавников *D* и *A* окаймлена чёрным.

Длина достигает 144 мм.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Различия *K. maculata* и видов *K. notabilis* и *K. squamosa* приведены выше. К этому можно добавить: глаз у *K. maculata* больше жаберного отверстия, у *K. notabilis* — меньше него. В перечне отличий *K. maculata* указывали более короткое антедорсальное расстояние, более короткую и высокую голову, более длинный (у самцов) грудной плавник (Андрияшев, 1938). С учётом промеров дополнительных экземпляров подтверждаются различия двух видов по длине грудного плавника: 8.8–9.6% *TL* у *K. maculata* и 5.6–8.6 (в среднем 6.8)% *TL* у *K. notabilis*. Диапазоны изменчивости других признаков заметно перекрываются.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид достоверно известен по типовым экземплярам из вод материкового побережья Японского моря (от Татарского пролива до юго-западной части зал. Петра Великого) с глубин 53–150 м (рис. 7). Все прочие экземпляры ЗИН, на которых было основано представление о распространении вида, переопределены.

Вид в его прежнем понимании разделён с выделением двух описанных ниже новых видов. По этой причине указания о нахождениях "*K. maculata*" (Борец, 1997; Nakabo, 2002; Shinohara et al., 2014) требуют подтверждения. В частности, вид был отмечен в проливе Цугару (между о-вами Хоккайдо и Хонсю) (Toyoshima in Masuda et al., 1984), но приведённое число позвонков (104) меньше числа лучей *D* (117–125), что может указывать на смешанный характер материала.

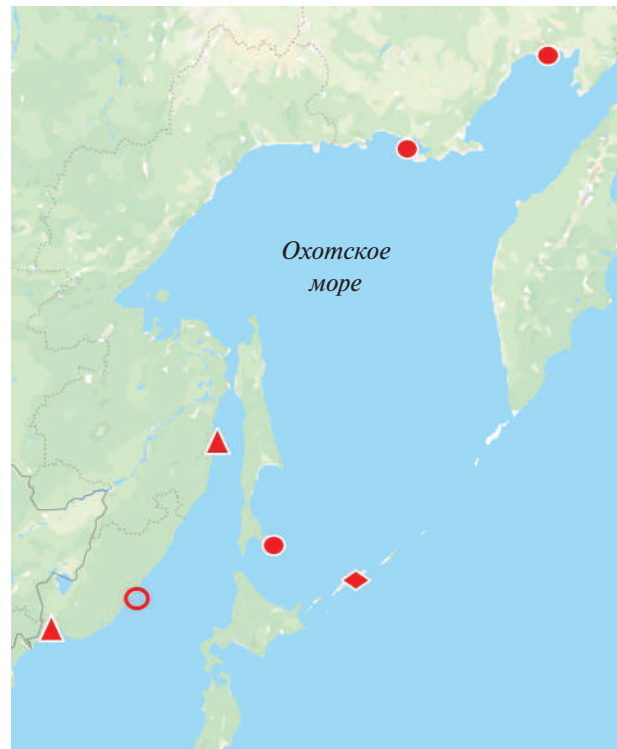


Рис. 7. Места поимок *Krusensterniella*: (▲) — пятнистая крузенштерниелла *K. maculata*, паратипы ЗИН № 29989; (◆) — курильская крузенштерниелла *K. kurilensis* sp. nov., голотип ЗИН № 51575; (○) — обманчивая крузенштерниелла *K. pseudomaculata* sp. nov., голотип ЗИН № 40166; (●) — дополнительные экземпляры.

### *Krusensterniella kurilensis* sp. nov. — курильская крузенштерниелла

(рис. 7, 8)

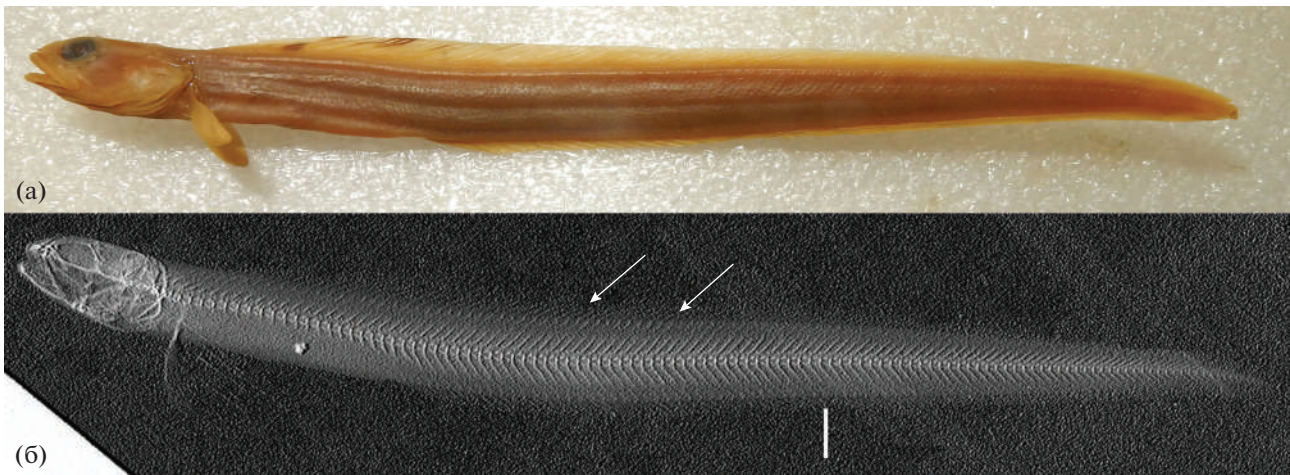
*Gymnelopsis* sp. (non Soldatov, 1922): Balushkin et al., 2011. P. 961 (частью: ЗИН № 51575). Балущкин и др., 2012. С. 30 (то же).

Э т и м о л о г и я. Название *kurilensis* происходит от названия типового местонахождения — Курильских о-вов.

Г о л о т и п ЗИН № 51575 — неполовозрелый самец *TL* 99 мм, *SL* 97.5 мм, Тихий океан у южных Курильских о-вов, глубина 142 м, НИС "Витязь", ст. 3173, 05.10.1954 г., сборы ИО АН.

Д и а г н о з. Шипиковидных лучей в спинном плавнике *X*, они заканчиваются заметно впереди середины хвостовой части тела (рис. 8б) и ассоциированы с хвостовыми позвонками 12–21. Всех ключих лучей (*D*<sub>1</sub> + *D*<sub>2</sub>) 40. Лучей в *D*<sub>1</sub> в два раза меньше, чем в *D*<sub>3</sub>: 30 и 66. *Vert.* 110, *D* 106 (30 X 66), *A* 90. Чешуя на теле хорошо развита и доходит вперёд до середины грудных плавников.

О п и с а н и е. Характерна общая форма тела: в отличие от прочих видов голова не сжата с боков, высота тела несколько увеличивается к началу *A*.



**Рис. 8.** Курильская крузенштерниелла *Krusensterniella kurilensis* sp. nov.: а – голотип ЗИН № 51575  $TL$  99 мм, б – рентгенограмма голотипа (обозначены середина хвостовой части (|) и положение 1-го и последнего шипиковидных лучей  $D_2$  (→)).

Высота тела над грудным плавником содержится 16.5 раза в  $TL$  и к началу  $A$  повышается (14 раз в  $TL$ );  $aA$  31.3%  $TL$  (табл. 1). Длина головы содержится 7.6 раза в  $TL$ , высота составляет менее половины длины (46.2%  $c$ ), а ширина равна высоте. Глаз (26.9%  $c$ ) несколько превышает длину рыла и жаберного отверстия. Межглазничное расстояние составляет 0.6  $o$ . Рот конечный, челюсти равны. Зубы крепкие, клыковидные. На челюстях во внешних рядах крупные зубы чередуются с мелкими; на верхней челюсти их не менее 10, на нижней – до 14. Спереди к ним добавляются более мелкие зубы внутреннего ряда, на верхней челюсти их восемь в один ряд. На сошнике семь зубов образуют треугольную группу, нёбные зубы расположены в один ряд. Жаберное отверстие достигает  $1/2$ – $2/3$  длины основания  $P$  (5-го сверху луча). Сейсмочувствительные поры:  $pn$  2,  $pio$  6,  $ppm$  7,  $pt$  1 + 3,  $pcor$  1,  $pst$  3. Боковая линия не прослеживается.

Спинной плавник начинается над основанием  $P$ . Лучи  $D_1$  сильно удлинены (заметно превышают по длине грудной плавник). Лучей  $P$  9. Грудной плавник превышает по длине половину длины головы (57.7%  $c$ ), его основание составляет 31%  $IP$ .

Рентгенограмма.  $Vert.$  110 (22 + 88),  $D$  106 (30 X 66),  $A$  90. Шипиковидные лучи  $D_2$  ассоциированы с позвонками 34–43 (в хвостовом отделе – с позвонками 12–21) и заканчиваются заметно впереди середины хвостовой части тела. Лучей  $D_1$  в два раза меньше, чем  $D_3$  (30 и 60). Свободных предорсальных птеригофоров два, между позвонками 1 и 2 или 2 и 3; 1-й луч  $D$  расположен между позвонками 4 и 5. В предхвостовом отделе 19 лучей  $D$ . Перед 1-м гемальным отростком три птеригофора, с лучами  $A$ .

Чешуя хорошо развита на протяжении 80%  $TL$  и доходит вперёд до середины грудных плавников.

В начале хвостовой части тела на расстоянии, равном диаметру глаза, насчитывается пять–шесть чешуек в ряду.

Окраска однотонная, плавники светлые. На передней части  $D$  имеются два крупных чёрных пятна (стигмы), что характерно для видов *Gymnelinae*.

Сравнительные замечания. Числом позвонков, лучей в непарных плавниках и шипиковидных колючек, а также сильным развитием чешуи новый вид сходен с *K. maculata* (табл. 2, 3). Отличается расположением шипиковидных лучей: они ассоциированы с хвостовыми позвонками 12–21 (против 37–46 у *K. maculata*) и заканчиваются заметно впереди середины хвостовой части тела (начинаются позади неё у последнего). Различное соотношение отделов спинного плавника: лучей  $D_1$  у *K. kurilensis* более чем в два раза меньше, чем в  $D_3$  (30 и 66), тогда как у *K. maculata* соотношение обратное (54–60 и 44–46). Имеются два свободных предорсальных птеригофора (отсутствуют у *K. maculata*); 1-й луч  $D$  находится между позвонками 4 и 5 (между 1 и 2 – у последнего).

*K. kurilensis* отличается от *K. squamosa* счётными признаками (табл. 2, 3) и особенностями зубной системы.

Голотип *K. kurilensis* был исходно определён как *Gymnelopsis* sp., поскольку шипиковидные лучи в спинном плавнике у молодого внешне не заметны. Среди *Gymnelopsis* новый вид наиболее сходен с *G. brashnikovii* числом позвонков, лучей и сейсмочувствительных пор, основными промерами. Отличить *K. kurilensis* можно по сильно удлинённому (превышающему по длине грудной плавник) и очень косо расположенным лучам в передней части  $D_1$ , в то время как у всех *Gymnelopsis* передние лучи по длине сходны с последующими.

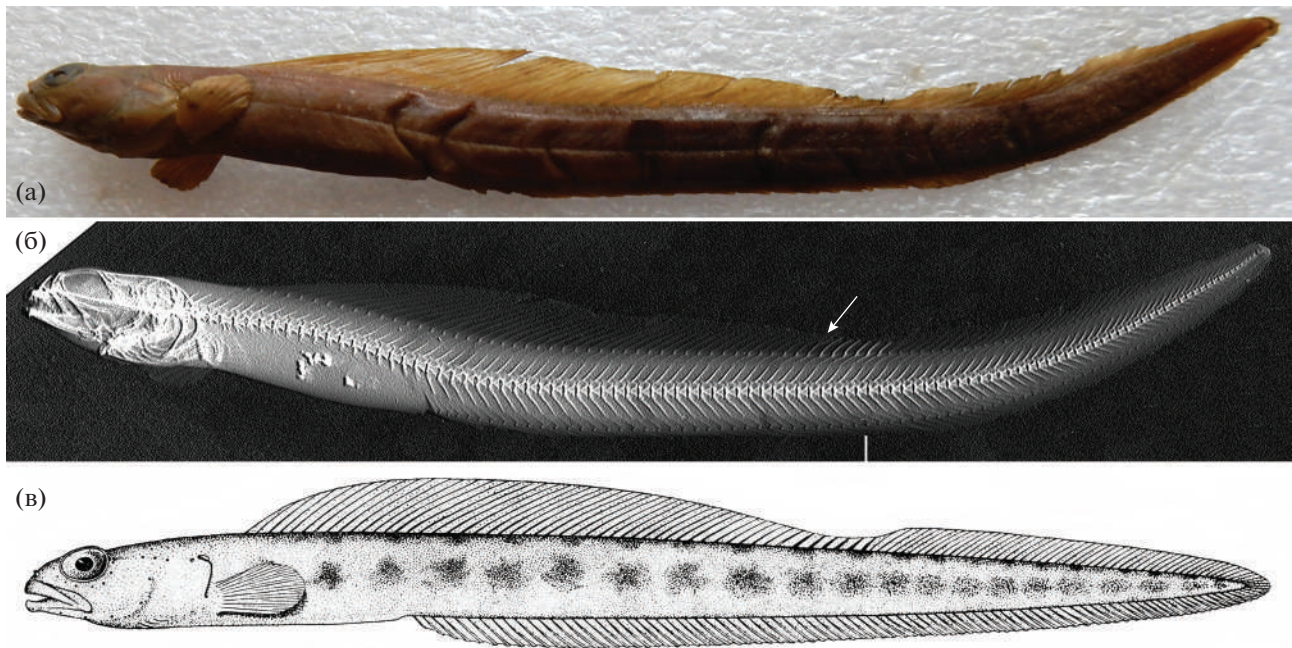


Рис. 9. Обманчивая крузенштерниелла *Krusensterniella pseudomaculata* sp. nov.: а – голотип ЗИН № 40166, самец  $TL$  97.5 мм; б – его рентгенограмма, в – тот же экземпляр (как “*K. maculata*” по: Линдберг, Красюкова, 1975); обозначения см. на рис. 3.

Распространение. Экземпляр *K. kurilensis* пойман на тихоокеанской стороне южных Курильских о-вов на глубине 142 м. Отметим, что воды Курильской гряды по характерному составу фауны выделяют в особую (Курильскую) зоогеографическую провинцию, отличную от Охотской провинции, включающей одноимённое море (Pietsch et al., 2003).

***Krusensterniella pseudomaculata* sp. nov. –  
крузенштерниелла обманчивая**

(рис. 7, 9)

*Krusensterniella maculata* (non Andriashev, 1938): Линдберг, Красюкова, 1975. С. 129. Рис. 104 (частью: ЗИН № 40166). Anderson, 1994. P. 112 (частью: ЗИН № 40166). Balushkin et al., 2011. P. 969 (частью: ЗИН № 40166). Shinohara et al., 2011. P. 51 (то же). Балусшкин и др., 2012. С. 45 (то же).

*Krusensterniella notabilis* (non Schmidt, 1904): Anderson, 1994. P. 112 (частью: ЗИН № 44707).

*Gymnelopsis* sp.: Balushkin et al., 2011. P. 961 (частью: ЗИН №№ 43289, 48109). Балусшкин и др., 2012. С. 30 (то же).

Голотип ЗИН № 40166 – самец  $TL$  97.5 мм, Японское море у материкового побережья,  $43^{\circ}45'$  с.ш.  $135^{\circ}35'$  в.д., глубина 90 саженей [164 м], ст. 1, трал Сигсби, 1900 г., грунт – ил, камни, температура у дна  $2.0^{\circ}C$ , коллектор М. Лясковский.

Изображение опубликовано как “*K. maculata*” (Линдберг и Красюкова, 1975. Рис. 104).

Дополнительный материал – 5 экз.  $TL$  81.5–127 мм с четырёх станций. ЗИН № 43289 – 1 экз.  $TL$  81.5 мм,  $SL$  80.5 мм, м. Левенорна [юго-восточное побережье о-ва Сахалин], глубина 25 м, песок, камни, галька, придонная температура  $1.3^{\circ}C$ , р/т “Топорок”, ст. 137, 29.09.1949 г., дночерпатель № 133, Курило-Сахалинская экспедиция, коллекторы Г.У. Линдберг, М.И. Легеза; ЗИН № 44707 – самец  $TL$  127 мм,  $SL$  125 мм, Охотское море [нет координат], глубина 52 м, БМРТ “Посейдон”, ст. 262, 27.08.1978 г., коллектор В.Н. Кобликов; ЗИН № 48109 – 2 экз.  $TL$  99 и 90 мм,  $61^{\circ}40'$  с.ш.  $158^{\circ}20'$  в.д. [зал. Шелихова], глубина 57 м, БМРТ “Мыс Бабушкина”, драга 18, 28.07.1986 г., коллектор Л.А. Борец; ЗИН № 53078 – 1 экз.  $TL$  108 мм, п-ов Кони, у м. Первый, НИС “Зодиак”, трал ДТС-2001, 16.08.2001 г., глубина 40 м, из желудка белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, коллектор М.В. Назаркин.

Этимология. Название образовано от латинского наименования вида, из которого выделен новый вид – “*maculate*”, и префикса “*pseudo*” (греч. ψευδής) – ложный, фальшивый.

Диагноз. Шипиковидных лучей  $D_2$  VI–XI, они начинаются посередине длины хвостовой части тела и ассоциированы с хвостовыми позвонками 22–37. Всех колючих лучей ( $D_1 + D_2$ ) 50–55. Число лучей в  $D_1$  и в  $D_3$  сходное: 40–48 и 45–54.

*Vert.* 104–107, *D* 101–104 (40–48 VI–XI 45–54), *A* 84–86. Чешуя хорошо развита только на хвостовой части, впереди начала *A* на боках имеются лишь единичные чешуйки.

**Описание голотипа.** Высота тела ( $H_1$ ) содержится 13.9 раза в *TL*; к началу *A* она несколько понижается (15.7 раза в *TL*); *aA* 30.8% *TL* (табл. 1). Голова содержится 7 раз в *TL*; высота и ширина головы составляют около половины её длины (48.6 и 50% *c*). Диаметр глаза (28.6% *c*) превышает длину рыла (21.4% *c*) и жаберного отверстия (25.7% *c*). Рот конечный, но нижняя челюсть немного короче верхней челюсти. Зубы на челюстях конические, крепкие, заострённые и редко посаженные; во внешнем ряду их семь на верхней и десять на нижней челюстях. За внешним рядом на верхней челюсти имеется вытянутая группа из 20 очень мелких зубов (сидящих в два–три ряда). На нёбных костях зубы однорядные. Нёбная дыхательная перепонка закрывает часть зубов на сошнике. Жаберные отверстия доходят до середины основания *P*. Поры: *pn* 2, *pio* 6, *pcor* 1, *pst* 3, *pt* 1 + 3, *ppm* 7. Боковая линия огибает грудной плавник и спускается на среднюю линию тела; прослеживается до вертикали начала *A*. Дорсальный ряд невроматов отсутствует.

Спинной плавник начинается над серединой длины *P*. Передняя часть ( $D_1$ ) включает сильно удлинённые лучи; задняя часть ( $D_3$ ) низкая, в области шипиковидных лучей ( $D_2$ ) имеется мелкая выемка. Высота плавниковой мембраны в передней, средней и задней частях *D* составляет 36, 11 и 14% *c*; длина основания  $D_1$  и  $D_3$  – 44.6 и 32% *TL*; длина лучей  $D_1$  в 2.8 раза превышает длину лучей  $D_3$  и в 7 раз длину шипиковидных лучей  $D_2$ . Грудной плавник широко округлый и короткий, *IP* составляет 50% *c*; основание – 36% *IP*. Лучей *P* 11.

Чешуя мелкая, хорошо развита на хвостовой части; впереди от начала *A* она более разрежена и прослеживается, по крайней мере, до конца *P*. В начале хвостовой части на расстоянии, равном диаметру глаза, насчитывается пять–восемь чешуек (расположены с промежутками).

**Изменчивость.** Охотоморские экземпляры по основным признакам сходны с голотипом из Японского моря. Жаберное отверстие доходит вниз до 3/4 основания *P* (до 7-го луча). Чешуя над грудным плавником достигает основания *P*. В начале хвостовой части тела на расстоянии, равном диаметру глаза, насчитывается восемь–девять чешуй; брюхо голое. У более крупного, чем голотип, самца из Охотского моря (*TL* 127 мм, ЗИН № 44707) дифференциация спинного плавника более отчётлива. Значительно удлинённые лучи  $D_1$  (90% *c*) заметно превышают по длине лучи  $D_3$  (35% *c*); но поскольку они расположены очень косо (рис. 9а),

различия отделов *D* по высоте плавниковой мембраны менее значительны:  $D_1$  38% и  $D_3$  18% *c*.

Рентгенограммы (6 экз.). *Vert.* 104–107 (20–23 + 82–85). *D* 101–104 (40–48 VI–XI 45–54), *A* 84–86. Преддорсальные птеригофоры обычно отсутствуют (у голотипа имеется один, между отростками позвонков 2 и 3). Первый луч *D* расположен между позвонками 2 и 3 (у голотипа между позвонками 3 и 4). В предхвостовом отделе лучей *D* 18–21 (у голотипа 17). Шипиковидных лучей  $D_2$  VI–XI, расположены посередине хвостовой части тела; они ассоциированы с позвонками 49–59 (с хвостовыми позвонками 22–37) и заканчиваются над позвонками 52–59. Перед 1-м гемальным отростком два–три луча *A*.

У молоди *TL* 81.5–99 мм (ЗИН № 43289, 48109) спинной плавник начинается над основанием *P*, лучи  $D_1$  не удлинены. Плавники *D* и *A* низкие (их высота < 1/3  $H_1$ ). Жаберное отверстие достигает вниз 1/2–3/4 основания *P*. Чешуя доходит вперёд до грудного плавника или почти его достигает.

Окраска голотипа, судя по изображению (Линдберг, Красюкова, 1975), включает 20 тёмных размытых пятен на боках вдоль средней линии тела и ряд более мелких пятен вдоль основания *D*. Окраска музейных экземпляров не сохранилась; серия пятен различима под основанием *D* и на хвостовой части по средней линии тела. В начале *D* у некоторых рыб имеется одно–два чёрных пятна. Ювенильная окраска (*TL* 81.5–99.0 мм) состоит из тёмных многочисленных вертикальных сетчато-пятнистых полос, расчленённых мелкими овальными светлыми пятнами.

**Сравнительные замечания.** Новый вид сходен с *K. maculata* числом шипиковидных лучей *D* (VI–XI и VII–VIII), но отличается меньшим числом *vert.* (104–107 против 110–113), лучей *D* (101–104 против 108–111) и *A* (84–86 против 93–94) (табл. 2, 3). Шипиковидные лучи у *K. pseudomaculata* начинаются посередине хвостовой части тела и ассоциированы с хвостовыми позвонками 22–37 (у *K. maculata* – позади середины длины, над хвостовыми позвонками 37–46); число гибких колючих лучей ( $D_1$ ) заметно меньше (40–48 против 54–60).

*K. pseudomaculata* и *K. squamosa* различаются по числу шипиковидных лучей *D* (VI–XI у первого и II у второго) и по их положению (ассоциированы с позвонками 49–59 против 46–47). Число позвонков и лучей *A* у *K. pseudomaculata* несколько больше: *vert.* (104–107 против 102) и *A* (84–86 против 81).

*K. pseudomaculata* отличается от *K. notabilis* меньшими значениями *vert.* (104–107 против 113–122), *D* (101–104 против 111–121) и *A* (84–86 против 92–99); но большим числом лучей  $D_2$  (VI–XI против I–IV).

*K. pseudomaculata* отличается от *K. kurilensis* более каудальным расположением шипиковидных лучей *D* (ассоциированы с позвонками 49–59 против 34–43), соотношением отделов спинного плавника: у первого вида  $D_1$  (40–48) примерно равно  $D_3$  (45–54), у второго  $D_1$  в два раза меньше, чем  $D_3$  (30 и 66).

Распространение и экология. Типовой экземпляр пойман в Японском море на глубине 164 м. В Охотском море вид найден от зал. Шелихова на севере до юго-восточной части Сахалина на глубинах от 25 м до 57 м. В местах двух поимок температура воды составляла 1.3 и 2.0°C, грунт – ил, песок, галька, камни. Один из экземпляров был добыт из желудка белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*.

**Подрод *Schantarella* Andriashev,  
1938 – многоиглые крузенштерниеллы**

*Schantarella* Андрияшев, 1938. С. 118 (подрод *Krusensterniella*, типовой вид *K. multispinosa* Soldatov, 1922, по монотипии). Чернова, 2020. С. 374.

Д и а г н о з. В спинном плавнике шипиковидных лучей ( $D_2$ ) XV–XXVI, последний из них ассоциирован с позвонками 62–75. Оба пилорических придатка пальцевидные, длиной ~ 4% *TL*.

Два вида: *K. multispinosa* и *K. pavlovskii*. Сведения о типовых сериях, переописание видов и уточнённые ареалы опубликованы ранее (Чернова, 2020).

***Krusensterniella multispinosa* Soldatov, 1922 –  
многоиглая крузенштерниелла**

*Krusensterniella multispinosa* Солдатов, 1922. С. 158. Рисунок. Чернова, 2020. С. 374. Рис. 1–2, 3А, 4.

Распространение. Охотское море.

***Krusensterniella pavlovskii* Andriashev,  
1955 – крузенштерниелла Павловского**

*Krusensterniella pavlovskii* Андрияшев, 1955. С. 393. Рис. 1. Чернова, 2020. С. 383. Рис. 3В, 6–8.

Распространение. Тихоокеанское побережье Камчатки (м. Африка у южных пределов Берингова моря) и северо-восток Охотского моря (зал. Шелихова, 58°50' с.ш. 157°02' в.д.).

**КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ  
ВИДОВ РОДА *KRUSENSTERNIELLA***

- 1А. Шипиковидных лучей I–XI. Пилорические придатки (2) бугорковидные.....  
..... 2. Подрод *Krusensterniella*
- 1Б. Шипиковидных лучей XV–XXVI. Пилорические придатки (2) пальцевидные, длиной ~4% *TL*.....  
..... 6. Подрод *Schantarella*
- 2А. Шипиковидных лучей I–IV ..... 3

2Б. Шипиковидных лучей VI–XI ..... 4

3А. Шипиковидные лучи расположены посередине хвостовой части тела, над позвонками 54–61. Всех колючих лучей 53–60. *Vert.* 113–122, *D* 111–121 (52–57 I–IV 53–62). Чешуя обильна только на хвостовой части тела, впереди начала *A* на боках могут быть лишь отдельные чешуйки ..... *K. notabilis*

3Б. Шипиковидные лучи расположены впереди середины хвостовой части тела, над позвонками 46–47. Всех колючих лучей 45. *Vert.* 102, *D* 100 (43 II 55). Чешуя обильно развита на всём теле и доходит вперёд до основания грудных плавников ..... *K. squamosa*

4А. Всех колючих лучей 40; число лучей в  $D_1$  примерно в два раза меньше, чем в  $D_3$  (30 X 66). Лучи  $D_2$  ассоциированы с позвонками 34–43 ..... *K. kurilensis*

4Б. Всех колючих лучей 50–67; число лучей в  $D_1$  не меньше, чем в  $D_3$  ( $D_1 \geq D_3$ ). Лучи  $D_2$  ассоциированы с позвонками 49–67 ..... 5

5А. Всех колючих лучей 62–67; число лучей в  $D_1$  больше, чем в  $D_3$ ; *D* 54–60 VII–VIII 44–46. Шипиковидные лучи начинаются позади середины хвостовой части тела и заканчиваются над позвонками 62–67. Чешуя обильно покрывает всё тело до основания грудного плавника. *Vert.* 110–113, *A* 93–94 ..... *K. maculata*

5Б. Всех колючих лучей 50–55; число лучей в  $D_1$  не больше, чем в  $D_3$ ; *D* 40–48 VI–XI 45–54. Шипиковидные лучи начинаются посередине хвостовой части тела и заканчиваются над позвонками 52–59. Чешуя хорошо развита только на хвостовой части, впереди начала *A* имеются лишь единичные чешуйки. *Vert.* 104–107, *A* 84–86 ..... *K. pseudomaculata*

6А. Шипиковидных лучей XV–XX. Всех колючих лучей 60–69, они заканчиваются над позвонками 62–71. Длина средней части спинного плавника ( $D_2$ ) составляет 17–22% длины хвостовой части тела (измеренной от начала *A* до конца *C*) и 43–72% длины  $D_3$ . Чешуя развита только на хвостовой части тела и не доходит вперёд до начала *A*. Преоперкуло-мандибулярных пор (*ppm*) обычно шесть..... *K. multispinosa*

6Б. Шипиковидных лучей XXIII–XXVI. Всех колючих лучей 71–74, они заканчиваются над позвонками 73–75. Длина  $D_2$  составляет 26–31% длины хвостовой части тела и 83–112% длины  $D_3$ . Чешуя доходит вперёд до грудных плавников. Преоперкуло-мандибулярных пор (*ppm*) семь..... *K. pavlovskii*

**БЛАГОДАРНОСТИ**

Автор признателен старшим хранителям ихтиологической коллекции ЗИН РАН В.В. Розовой и В.П. Пальму за помощь в работе. Выражаю особую благодарность

анонимным рецензентам за критические замечания при подготовке рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственной темы ЗИН РАН № 1021051402875-6.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрияшев А.П. 1938. Обзор рода крузенштерниелла из сем. бельдюговых [*Krusenstermiella* Schmidt (Pisces, Zoarcidae)] с описанием нового вида из Японского моря // Вестн. Дальневост. филиала АН СССР. Вып. 32. № 5. С. 117–121.
- Андрияшев А.П. 1955. Новые и редкие виды рыб семейства бельдюговых (Pisces, Zoarcidae) с юго-восточного побережья Камчатки // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 21. С. 393–400.
- Балушкин А.В., Шейко Б.А., Природина В.П. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд окунеобразные (Perciformis). Подотряд Zoarcoidei. Семейства Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae // Исследования фауны морей. Т. 72. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 196 с.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Бражников В.К. 1907. Материалы по фауне русских восточных морей, собранные шхуной “Сторож” в 1899–1902 гг. // Зап. АН. Сер. 8. Т. 20. № 6. С. 1–185.
- Крузенштерн И.Ф. 1809–1813. Путешествие вокруг света в 1803, 1804, 1805 и 1806 гг. по повелению его императорского величества Александра Первого, на кораблях “Надежде” и “Неве”, под начальством флота капитан-лейтенанта, ныне капитана 2-го ранга, Крузенштерна, Государственного Адмиралтейского Департамента и Императорской Академии Наук члена. СПб: Мор. тип., 1809. Ч. 1. XXV + 379 с. 1810. Ч. 2. 471 с. 1812. Ч. 3. 453 с. 1813. Атлас. 109 с.
- Линдберг Г.У., Краснокудова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 463 с.
- Макушок В.М. 1961. Группа Neozoarcinae и ее место в системе (Zoarcidae, Blennioidei, Pisces) // Тр. ИО АН СССР. Т. 43. С. 198–224.
- Назаркин М.В., Чернова Н.В. 2003. Новый вид бельдюговых рыб, *Gymnelopsis humilis* sp. nov. (Zoarcidae) из северной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 5. С. 602–606.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Радченко О.А. 2017. Молекулярная систематика и филогения бельдюговидных рыб. М.: ГЕОС, 383 с.
- Радченко О.А., Черешнев И.А., Баланов А.А., Петровская А.В. 2015. Положение рода *Krusenstermiella* (Gymnelinae, Zoarcidae) в системе семейства бельдюговых рыб по молекулярно-генетическим данным // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 3–10. <https://doi.org/10.7868/S004287521501018X>
- Солдатов В.К. 1922. Описание нового вида *Krusenstermiella* Schmidt // Ежегодник Зоомузея АН СССР. Т. 23. № 2. С. 157–159.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 202 с.
- Чернова Н.В. 2020. О диагностике двух редких видов бельдюговых, *Krusenstermiella multispinosa* и *K. pavlovskii* (Pisces: Zoarcidae), с новыми данными для Охотского моря // Тр. ЗИН РАН. Т. 324. № 3. С. 371–387. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.3.371>
- Чернова Н.В., Назаркин М.В. 2020. Новые данные о короткожаберном гимнелопсе *Gymnelopsis brevifenestrata* (Zoarcidae) из Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 4. С. 383–391. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040049>
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. Научные результаты Корейско-Сахалинской экспедиции Императорского Русского географического общества. СПб.: Изд-во Императ. рус. геогр. о-ва, 466 с.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Anderson M.E. 1982. Revision of the fish genera *Gymnelus* Reinhardt and *Gymnelopsis* Soldatov (Zoarcidae), with two new species and comparative osteology of *Gymnelus viridis* // Nat. Mus. Can. Natur. Publ. Zool. № 17. 76 p.
- Anderson M.E. 1984. Zoarcidae: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G. et al. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1. P. 578–582.
- Anderson M.E. 1994. Systematic and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. № 60. 120 p.
- Anderson M.E., Fedorov V.V. 2004. Family Zoarcidae Swainson 1839 – eelpouts // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fish. № 34. P. 1–58.
- Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: class Osteichthyes (bony fishes), order Perciformes, family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034. <https://doi.org/10.1134/s0032945211100031>



- Briggs J.C.* 1995. Global biogeography. Amsterdam: Elsevier, 252 p.
- Kafanov A.I., Volvenko I.V., Fedorov V.V., Pitruk D.L.* 2000. Ichthyofaunistic biogeography of the Japan (East) Sea // *J. Biogeogr.* V. 27. № 4. P. 915–933.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al.* 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press, 437 p. + 370 pls.
- Nakabo T.* 2002. Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press. V. 2. P. 867–1749.
- Nishimura S.* 1969. The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Pt. V // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 17. № 2. P. 67–142. <http://hdl.handle.net/2433/175589>.
- Pietsch Th.W., Bogatov V.V., Amaoka K. et al.* 2003. Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // *J. Biogeogr.* V. 30. P. 1297–1310. <http://www.bio-soil.ru/files/00000202.pdf>.
- Shinohara G., Shirai A.M., Nazarkin M.V., Yabe M.* 2011. Preliminary list of the deep-sea fishes of the Sea of Japan // *Bull. Nat. Mus. Natur. Sci. Ser. A.* V. 37. № 1. P. 35–62.
- Shinohara G., Nakae M., Ueda Y., Kojima S., Matsuura K.* 2014. Annotated checklist of deep-sea fishes of the Sea of Japan // *Deep-sea fauna of the Sea of Japan* / Ed. Fujita T. *Nat. Mus. Natur. Sci. Monographs* № 44. P. 225–291.
- Springer V.G., Anderson M.E.* 1997. Catalog of type specimens of recent fishes in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution // *Smithsonian Contribut. Zool.* № 589. 27 p. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.589>

## О ДВУХ МАЛОИЗУЧЕННЫХ ВИДАХ УГРЕВИДНЫХ ЛИКОДОВ (*LYCENCHELYS*, ZOARCIDAE)

© 2022 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

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

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

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 12.02.2021 г.

После доработки 09.03.2021 г.

Принята к публикации 10.03.2021 г.

Спустя 70 лет после поимки голотипа сообщается о нахождении второго экземпляра абиссального вида *Lycenchelys uschakovi*, по ряду признаков (число посторбитальных пор, степень развития чешуйного покрова) заметно отличающегося от голотипа. Это самая глубоководная находка лиценхелов в Северной Пацифике (4890–4984 м). С батимальных глубин (~800 м) у о-ва Парамушир описываются два экземпляра, соответствующие признакам номинального вида *L. parini*, также ранее известного только по голотипу. На основании анализа литературных данных по лиценхелам Северной Пацифики делается вывод о конспецифичности *L. parini* и *L. melanostomias*, последнее название имеет приоритет. Новая находка существенно расширяет известный ареал *L. melanostomias* к северу.

**Ключевые слова:** *Lycenchelys melanostomias*, *L. parini*, *L. uschakovi*, систематика, синонимия, онтогенетическая изменчивость, Курило-Камчатская впадина, Охотское море, Тихий океан.

DOI: 10.31857/S0042875222020199

Угревидные ликоды рода *Lycenchelys* Gill, 1884 представлены более чем 60 видами, населяющими преимущественно батимальные и абиссальные глубины высоких широт всех океанов (Fricke et al., 2021). Виды данного рода характеризуются отсутствием подбородочных гребней, увеличенными порами сейсмодатированной системы головы, 6–10 инфраорбитальными костями и таким же числом пор в подглазничном сенсорном канале; слабым развитием дыхательной перепонки и костей палатоптеригоидной серии; удлинённым, покрытым чешуёй телом; положением первого дорсального птеригофора, несущего луч, над 2–21 позвонком и 0–16 свободными *supraneurialia* перед ним, отсутствием костных пластинок в основаниях дорсальных птеригофоров; как правило, наличием брюшных плавников, ложножабры, зубов на сошнике и нёбных костях (но у отдельных видов отсутствуют) (Андрияшев, 1955; Anderson, 1994). В Беринговом море и водах северо-западной части Тихого океана отмечены 24 вида *Lycenchelys*, пять из них (*L. albeola* Andriashev, 1958, *L. micropora* Andriashev, 1955, *L. plicifera* Andriashev, 1955, *L. volki* Andriashev, 1955 и *L. uschakovi* Andriashev, 1958) известны с глубин, превышающих 3000 м (Андрияшев, 1955, 1958; Toyoshima, 1985; Anderson, 1995; Thiel et al., 2018; Kawarada et al., 2020). Все пять видов были описаны по сборам научно-исследовательского

судна (НИС) “Витязь” в абиссали Берингова моря и Курило-Камчатской впадины в 1950-х гг., три из них (кроме *L. micropora* и *L. plicifera*) до сих пор известны только по голотипам (второй экземпляр *L. plicifera* первоначально был описан как голотип особого вида *L. birsteini* Andriashev, 1958).

На батимальных и верхнеабиссальных (до 2500 м) глубинах Курило-Камчатской впадины и охотоморского побережья Камчатки и Северных Курил могут быть встречены 11 видов (Андрияшев, 1955, 1958; Федоров, Андрияшев, 1993; Федоров, 1995; Anderson, 1995; Шейко, Федоров, 2000; Thiel et al., 2018; Kawarada et al., 2020): *L. camchatica* (Gilbert et Burke, 1912), *L. fedorovi* Anderson et Balanov, 2000, *L. hippopotamus* Schmidt, 1935, *L. lenzeni* Thiel, Kneibelsberger et Eidus, 2018, *L. makushok* Fedorov et Andriashev, 1993, *L. micropora*, *L. parini* Fedorov, 1995, *L. rassi* Andriashev, 1955, *L. ratmanovi* Andriashev, 1955 (синоним – *L. longirostris* Toyoshima, 1985), *L. squamosa* Toyoshima, 1983 и *L. vitiazi* Andriashev, 1955. Большинство перечисленных видов в настоящее время известны по достаточному числу экземпляров, но *L. parini* и *L. vitiazi* до сих пор представлены в коллекциях лишь голотипами, и сведения об этих видах очень скудны.

Разбирая сборы рейсов 11А и 22 НИС “Академик М. Келдыш”, я обнаружил в них три ранее не исследованных экземпляра *Lycenchelys*, пойманных у во-



Рис. 1. *Lycenchelys uschakovi* TL 188 мм, общий вид.

сточного берега Камчатки и охотоморского побережья Северных Курил. Изучение этих рыб вскрыло явную неполноту сведений по таксономии и внутривидовой изменчивости лиценхелов данной акватории. Два молодых экземпляра с батимальных глубин (~800 м) к западу от о-ва Парамушир, пойманные в рейсе 11А, были довольно уверенно сопоставлены с *L. parini*, описанным Федоровым (1995) из того же района, но со стороны Курило-Камчатской впадины. Однако сравнение их с другими северо-тихоокеанскими видами позволило усомниться в валидности данного вида, оказавшегося неотличимым от японского *L. melanostomias* Toyoshima, 1983. Третий экземпляр, пойманный в 22-м рейсе в абиссали Курило-Камчатской впадины (4890–4984 м), является самой глубоководной находкой представителя рода в Северной Пацифике. Его определение вызвало существенные затруднения и первоначально предполагалось его описание в качестве нового для науки вида, однако анализ изменчивости другого абиссального вида — *L. antarctica* Regan, 1913 — в итоге позволил отнести рассматриваемый экземпляр к виду *L. uschakovi*. Такое решение предполагает значительную изменчивость этого вида по степени развития чешуйного покрова, превышающую ранее известную для других Lycodinae. Результаты изучения упомянутых экземпляров изложены в настоящей работе.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описанные в работе рыбы хранились в растворе формалина до их обнаружения в 2020 г., когда они были переведены в 70%-ный этанол. Сохранность материала полная, за исключением вероятного частичного обесцвечивания вследствие длительного хранения. Изученный материал хранится в коллекции Института океанологии РАН, Москва (ИО РАН); для сравнения использованы материалы Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН РАН). Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Андрияшев, 1955; Peden, Anderson, 1978; Anderson, 1982b, 1995; Toyoshima, 1985) со следующими дополнениями: вертикальный диаметр глаза измеряли через центр зрачка, высоту основания грудного плавника — от верхнего края основания самого верхнего до нижнего края основания самого нижнего

луча этого плавника. В соответствии с рекомендацией Андерсона (Anderson, 1995) пропорции частей тела рассчитаны от стандартной длины. Общее число позвонков и число хвостовых позвонков включает уростиль. В работе использованы следующие сокращения: *SL*, *TL* — стандартная и абсолютная длина тела; *lc*, *wc*, *hc* — соответственно длина и максимальная ширина головы и её высота на уровне середины глаза; *H*, *H<sub>A</sub>* — максимальная высота тела и его высота на уровне начала анального плавника; *IP*, *IV*, *IC* — длина соответственно грудного, брюшного и хвостового плавников; *hP* — высота основания грудного плавника; *aD*, *aA*, *aV* — соответственно предорсальное, преанальное и преанальное расстояния; *ao* — длина рыла; *oo*, *ho* — минимальная и вертикальный диаметр глаза; *io* — минимальная ширина костного межглазничного промежутка; *lmx* — длина верхней челюсти; *lbr*, *wbr* — длина и ширина основания наибольшей жаберной тычинки; *ibr* — промежуток между основаниями четвертой и пятой жаберных тычинок; *lba* — длина жаберной щели; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* — соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *r. br*, *sp. br* и *pbr* — соответственно число жаберных лучей, тычинок наружного ряда первой жаберной дуги и элементов ложножабры; *vert.*, *vert. abd.* — общее число позвонков (туловищных + хвостовых) и число туловищных позвонков; ст. — океанографическая станция. Показатели, различающиеся на разных сторонах тела одной и той же рыбы, разделены знаком “/”. В синонимии указаны только те работы, в которых приведены морфологические данные по обсуждаемым видам.

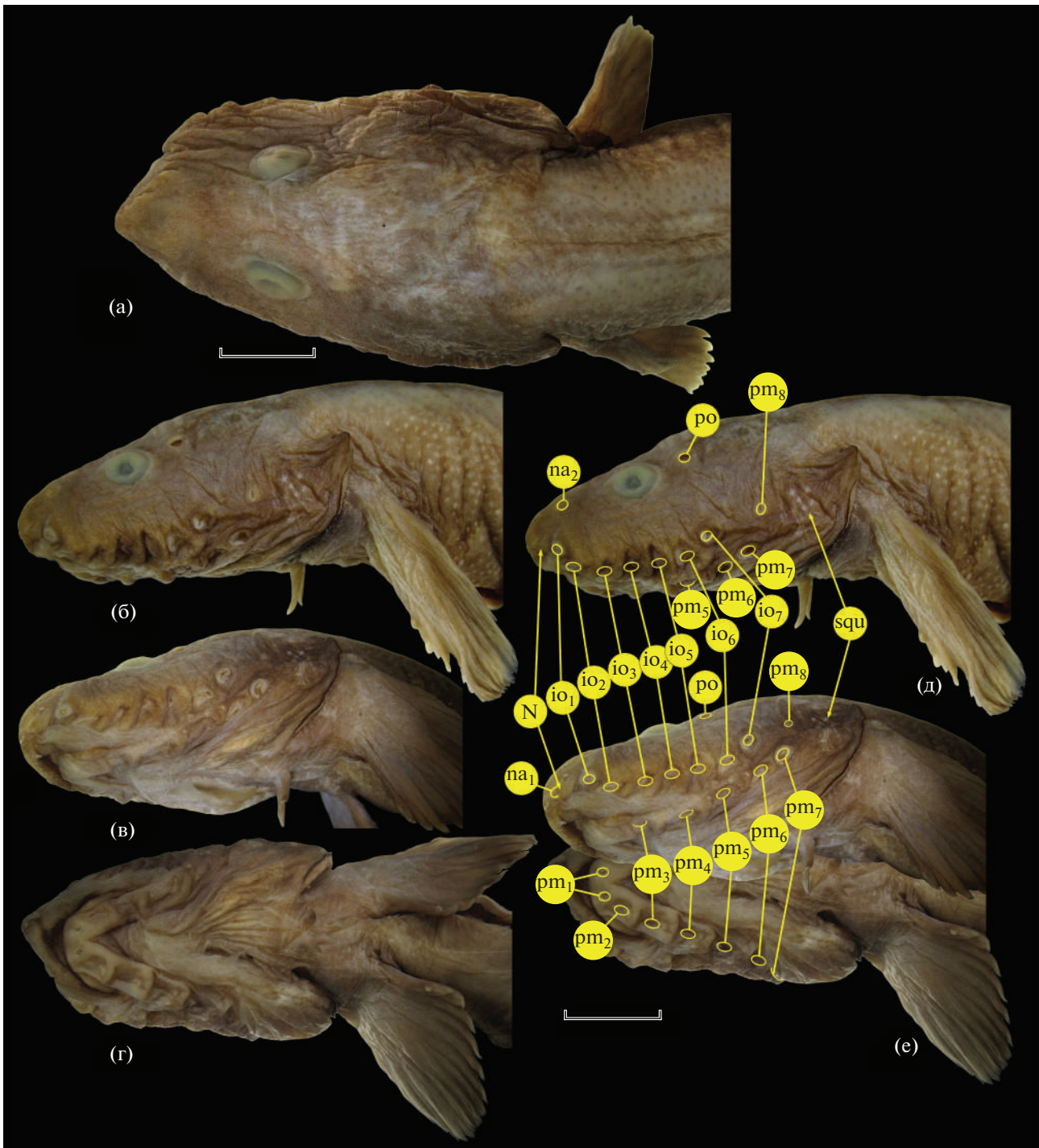
#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Lycenchelys uschakovi* Andriashev, 1958

(рис. 1–3)

*Lycenchelys uschakovi* Андрияшев, 1958. С. 176. Рис. 3 (первоописание). Toyoshima, 1985. Р. 155. Anderson, 1995. Р. 58 (в ключе).

Материал. 1 экз. TL 188 мм (*SL* 184 мм), 53°05'40"–53°07'00" с.ш., 161°55'20"–161°56'12" в.д., НИС “Академик М. Келдыш”, рейс 22, ст. 2323, трал Сигсби, 4890–4984 м, 16:31–19:40, 10.08.1990 г. Экземпляр в полной сохранности, но рыло примято с правой стороны.



**Рис. 2.** *Lycenchelys uschakovi* TL 188 мм, детали строения головы (а–г – вид соответственно сверху, сбоку, вентролатерально, снизу) и расположение пор сейсмочувствительной системы (д, е). N – трубочка ноздри, squ – участок чешуи на жаберной крышке; поры: io – инфраорбитальные, па – носовые, pm – преоперкуло-мандибулярные, po – заглазничная. Масштаб: а – 4.5, б–е – 8 мм (линейка общая).

Сравнительный материал. Голотип *L. uschakovi*, ЗИН № 34670, TL 259 мм, восточнее о-ва Парамушир, 3960–4070 м, НИС “Витязь”, ст. 2209, 24.06.1953 г. *Lycenchelys antarctica*: ЗИН № 44940 (голотип *L. atacamensis* Andriashev, 1980),

TL 184 мм, Перуанско-Чилийский жёлоб, 05°52' ю.ш., 81°48' з.д., 5300–5320 м, НИС “Академик Курчатов”, ст. 301, 04.11.1968 г.; ЗИН № 48393, 2 экз. TL 141 и 242 мм, 14°45' ю.ш., 76°49' з.д., 4835–5000 м, НИС “Дмитрий Менделеев”, ст. 1656, 20.03.1978 г.

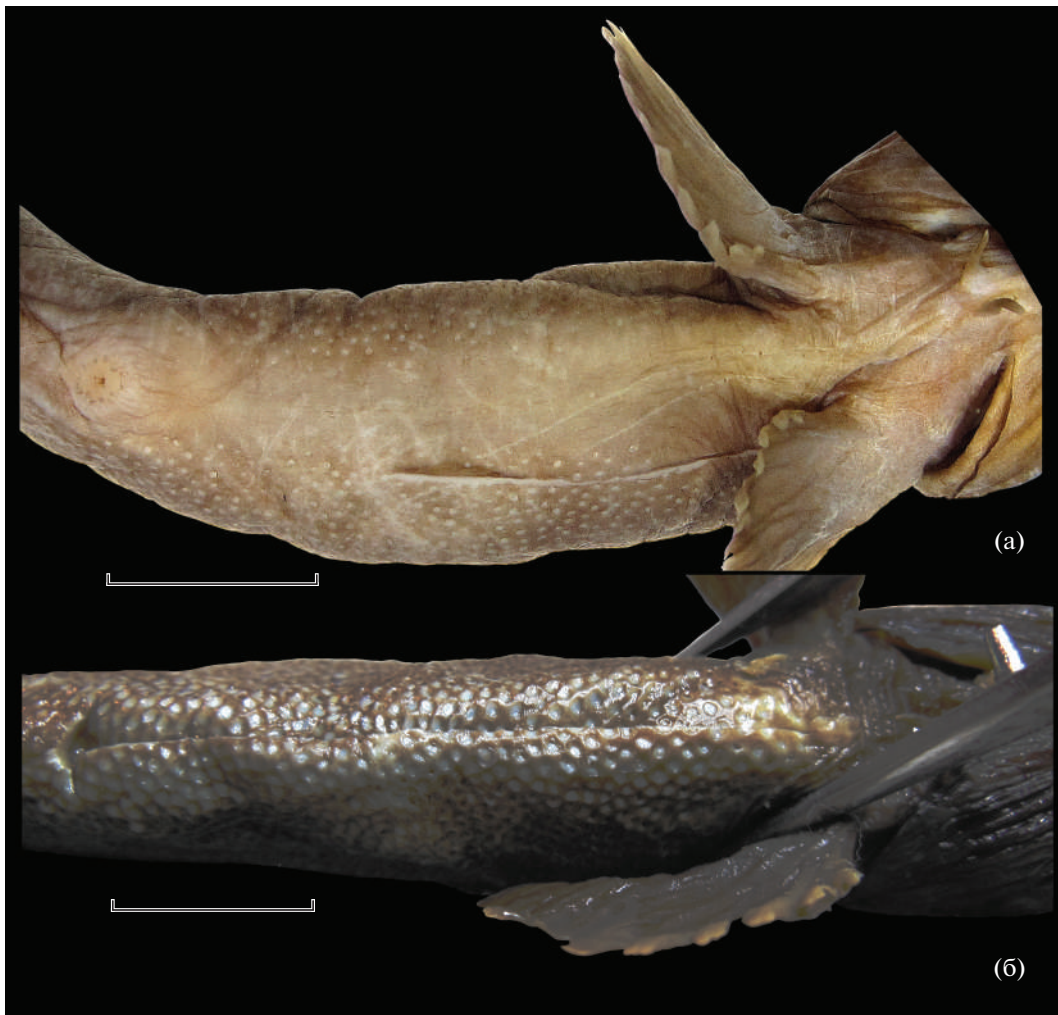


Рис. 3. *Lycenchelys uschakovi*, чешуйный покров брюха: а – экз. TL 188 мм, б – голотип TL 259 мм. Масштаб: а – 10, б – 15 мм.

**Д и а г н о з.** Вид рода *Lycenchelys* с 10–15 свободными supraneurialia, 28 туловищными позвонками, одной–двумя посторбитальными порами, без корональной и затылочных пор, с вентральной боковой линией и пигментированным телом. Сплошной чешуйный покров головы отсутствует, но отдельные участки с чешуёй появляются по достижении *SL* по меньшей мере 184 мм. *D* 101, *A* 94–96, *V* 2, *vert.* 119–122.

**О п и с а н и е.** *D* 101, *A* 94, *P* 17, *V* 2, *C* 11 (6 + 5); *r. br* 6, *sp. br* 14, *pbr* 1; *vert.* 28 + 91 = 119.

Тело сильно удлинённое, наиболее высокое у затылка (11.9 раза в *SL*), спереди почти круглое в сечении, к хвостовому концу сжатое с боков (рис. 1). Голова умеренной величины, 6.8 раза в *SL*, уплощённая, её дорсальный профиль плавно понижается от межглазничной области к круто обрывающейся вершине рыла. Глаз слабо эллиптический (его вертикальный диаметр в 1.14 раза меньше горизонтального), в профиль не достигает дорсаль-

ного контура головы, его горизонтальный диаметр 1.2 раза укладывается в ширине костного межглазничного промежутка (рис. 2а, 2б). Трубочка ноздри, прижатая вперёд, не достигает края верхней губы. Рот нижний, верхняя челюсть нависает перед нижней, назад достигает вертикали переднего края глаза. Верхняя губа мясистая; нижнегубные лопасти крупные, с широко закруглённым свободным краем, начинаются от линии, проходящей через середину первой пары мандибулярных (подбородочных) пор, доходят назад до конца ротовой щели (рис. 2в, 2г). Зубы в челюстях тонкие, заострённые, расставленные, скрыты в массе соединительной ткани, но у симфизов выступающие наружу; озубление праемахиллария однорядное; на нижней челюсти зубы в два ряда у симфиза, далее назад – однорядные. Зубы на vomer и palatina мелкие, конические, широко расставленные, сокрытые в толстой ткани мягкого нёба. Сошник с двумя зубами на переднем крае головки кости (один зуб в

центре и один — с правой стороны, с левой стороны зубы отсутствуют); на *palatina* с обеих сторон по три зуба в ряд. Дыхательная перепонка слабо складчатая, складки образованы крупными папиллами. Жаберная щель доходит вниз до уровня нижнего края основания *P* и вперёд — до уровня прикрепления *V*. С внутренней стороны жаберного отверстия у нижнего конца жаберной щели имеется маленький мясистый выступ. Жаберных тычинок на первой дуге 3 + 11, из них три самые нижние — в виде маленьких бугорков. Наиболее развитые тычинки в длину в 1.5 раза превышают свою ширину в основании, соизмеримы с длиной промежутка между четвёртой и пятой тычинками. Ложножабра представлена единственным коротким лепестком (изучена только с левой стороны). Оперкулярная лопасть хорошо выражена, сужающаяся к закруглённой вершине (рис. 2б).

Поры сейсмодатчиков каналов головы (рис. 2д, 2е) открываются крупными отверстиями, в особенности инфраорбитальные и преоперкуло-мандибулярные (“ноздrevидные”). Две носовые (передние супраорбитальные) поры: передняя из них расположена впереди от трубочки ноздри, а задняя — посередине расстояния между вершиной рыла и передним краем глаза. Два ряда свободных невромастов (2 + 3) на вершине рыла между передними носовыми порами соседних сторон. Инфраорбитальных пор семь, все расположены на горизонтальном отрезке костей окологлазничной серии; пятая пора располагается на вертикали заднего края глаза; последняя инфраорбитальная пора расположена на одном уровне с шестой преоперкуло-мандибулярной порой. Преоперкуло-мандибулярных пор восемь, из них четыре на *dentale*, одна на *anguloarticulare* и три на *praeperculum*; восьмая пора заметно мельче предшествующих, открывается на середине промежутка между задним краем глаза и верхним краем основания *P* на линии, проходящей выше седьмой инфраорбитальной поры на расстоянии половины диаметра последней. С каждой стороны головы присутствует единственная посторбитальная пора, расположенная на вертикали шестой инфраорбитальной поры. Корональная и затылочные поры отсутствуют. Туловищная боковая линия, представленная трудноразличимыми свободно сидящими невромастами, начинается от вершины оперкулярной лопасти, полого спускается вниз к вентральному краю тела (до уровня границы средней и нижней трети высоты основания *P*) и пропадает на уровне начала *A*.

Начало *D* расположено позади конца прижатого к телу *P*, примерно посередине между ним и вертикалью начала *A*; первый дорсальный птеригофор, несущий луч, расположен между 16-м и 17-м невральными отростками; первый луч *D* очень мал, шесть передних лучей *D* скрыты в

толще эпаксиальных мышц и соединительной ткани; имеется 10 свободных *supraneuralia*, из которых первое — вильчатое (вероятно, сформировано слиянием двух элементов), расположено между седьмым и восьмым невральными отростками; крошечный костный элемент (рудимент луча?) различим между 9-м и 10-м свободными *supraneuralia*; передние два анальных птеригофора расположены впереди вершины первого гемального отростка. Концы лучей *P*, прижатого вперёд, достигают заднего края глаза; дистальный край этого плавника закруглённый, его срединные лучи наибольшие. Длина *V* в 1.25 раза превышает горизонтальный диаметр глаза, эти плавники прикрепляются на вертикали середины промежутка между шестой инфраорбитальной порой и основанием *P*. Анус расположен у начала *A*. Пилорические придатки не развиты.

Чешуя на голове отсутствует, за исключением 7/6 изолированных чешуй на жаберной крышке; совершенно нет чешуи на затылке и вдоль срединно-спинной линии в предоральной области, а также на горле, груди и основании *P*. Чешуя полностью отсутствует на брюхе между горизонталями, проходящими через нижние концы оснований *P* правой и левой сторон назад вплоть до начала *A* (рис. 3а). Чешуя не заходит на вертикальные плавники, за исключением их самых задних отделов, где редкие, очень мелкие чешуйки присутствуют по ходу лучей *D* и *A*. Кожа головы подвижная и отчасти складчатая, на теле плотно прикреплённая. Вентральная складка отсутствует.

Окраска фиксированного экземпляра после 30 лет хранения в формалине очень светлая, бежевая, но заметно более тёмная, коричневатая на плавниках, в абдоминальной области и в особенности на боковой и вентральной поверхности головы (рис. 1). Ротовая полость светлая, жаберная — коричневатая; жаберные дуги светлые. Брюшина одноцветно-коричневая. Желудок коричневатый; кишка беловатая, с множественными меланофорами в виде чёрточек в заднем отделе.

Измерения. В % *SL*: *lc* 14.7, *wc* 7.6, *hc* 5.7, *H* 8.4, *H<sub>A</sub>* 7.6, *lP* 9.2, *lV* 2.7, *hP* 4.6, *lC* 2.5, *aD* 31.5, *aA* 35.3, *aV* 12.5, *ao* 4.4, *oo* 2.2, *ho* 1.9, *io* 2.6, *lmx* 4.4, *lbr* 0.4, *wbr* 0.3, *ibr* 0.4, *lba* 5.4. В % *lc*: *wc* 51.9, *hc* 38.9, *H* 57.4, *H<sub>A</sub>* 51.9, *lP* 63.0, *lV* 18.5, *hP* 31.5, *lC* 16.7, *aD* 214.8, *aA* 240.7, *aV* 85.2, *ao* 29.6, *oo* 14.8, *ho* 13.0, *io* 17.6, *lmx* 29.6, *lbr* 2.8, *wbr* 1.9, *ibr* 2.8, *lba* 37.0.

Сравнительные замечания. Только восемь видов лиценхелов описаны с глубин, превышающих 3000 м (пять из них отмечены в водах Берингова моря и Курило-Камчатской впадины). Все эти виды характеризуются редукцией передней части *D*, так что перед первым несущим луч птеригофором всегда имеются свободные *supraneuralia*, а наиболее передние лучи *D* скрыты в мягких тканях и не видны снаружи. Различия между этими ви-

дами суммированы в таблице. У всех остальных видов рода редукция передней части *D* не отмечена, за исключением *L. hureaui* (Andriashev, 1979) из батиа-ли Кергеленского района Южного океана, имеющего 0—1 свободных *supraneuralia*, однако этот вид может быть легко отличён по малому числу туловищных позвонков (22), наличию трёх посторбитальных пор и отсутствию *V* (Андрияшев, 1979).

Описанный экземпляр проявляет очевидное сходство с *L. uschakovi*, который до сих пор был известен только по голотипу, пойманному в Курило-Камчатской впадине на широте о-ва Парамушир при тралении на глубине 3960—4070 м. Однако некоторые признаки нового экземпляра не согласуются с таковыми у голотипа, в связи с чем его идентификация с этим видом нуждается в доказательствах. Новый экземпляр отличается от голотипа единственной (против двух) посторбитальной порой с каждой стороны головы, полным отсутствием чешуи на брюхе в промежутке между концами оснований *P* и назад до начала *A* (тогда как у голотипа чешуя сплошь покрывает брюхо от линии, соединяющей нижние концы оснований *P*, до начала *A*) (рис. 3), а также отсутствием чешуи в предорсальной области, её слабым развитием на вертикальных плавниках и меньшим числом свободных *supraneuralia* (10 против 15). Число посторбитальных пор является важным признаком в систематике рода: Федоров и Андрияшев (1993) даже предпринимали попытку разделить северотихоокеанские виды на группы по данному признаку. Однако внутривидовая изменчивость в числе этих пор не так уж и редка. Так, у абиссального *L. antarctica* отмечена как одна, так и две пары посторбитальных пор, что соответствует различиям, наблюдаемым между голотипом *L. uschakovi* и описываемым здесь экземпляром. Разница в одну—две поры в посторбитальной серии отмечена также для *L. pearcyi* Anderson, 1995, *L. plicifera* и для ряда батиальных видов (Anderson, 1995; Thiel et al., 2018; Kawarada et al., 2020). Кроме того, у голотипа *L. uschakovi* посторбитальные поры не одинаково развиты на разных сторонах головы — справа поры сближены гораздо сильнее, чем слева (Андрияшев, 1958. Рис. 3). Это позволяет предполагать, что у данного вида число и положение посторбитальных пор не строго детерминировано. По другим меристическим признакам различия между голотипом *L. uschakovi* и описываемым здесь экземпляром полностью укладываются в известные пределы изменчивости у *L. antarctica*. Так, число свободных *supraneuralia* у *L. antarctica* варьирует от 6 до 16 (Anderson, 1988, 1995), что значительно снижает диагностическую ценность данного признака (а также различий в положении начала видимой снаружи части *D*).

Однако различия в степени развития чешуйного покрова между голотипом *L. uschakovi* и новым экземпляром существенно превышают известные

пределы возрастной и индивидуальной изменчивости по данному признаку среди *Lycodinae*. У нового экземпляра чешуя совершенно отсутствует на брюхе и по средней линии спины в предорсальной области; редкие, очень мелкие чешуйки присутствуют по ходу лишь самых задних лучей *D* и *A*, тогда как у голотипа брюхо и спина от уровня оснований *P* покрыты чешуёй, на вертикальных плавниках чешуя имеется и в начальной их части (близ основания), а в задней сплошь покрывает их почти до края. Кроме того, у нового экземпляра абсолютные размеры отдельных чешуек меньше, а сам чешуйный покров гораздо более разрежен (промежутки между чешуйками больше их диаметра, тогда как у голотипа чешуйки почти соприкасаются). Поскольку новый экземпляр мельче голотипа (*TL* 188 против 259 мм), различия в степени развития чешуйного покрова можно было бы расценивать как возрастные, однако они слишком велики для столь консервативного в пределах группы признака. У абиссального вида *L. antarctica*, наиболее близкого к *L. uschakovi* по совокупности морфологических признаков (таблица) и столь же глубоководного, при сходных размерах различия в степени развития чешуи выявлены лишь в передней части брюха. У экземпляров из Перуанско-Чилийского жёлоба, имеющих *TL* 141 и 184 мм, брюхо лишено чешуи до уровня середины длины прижатых к телу *P*, тогда как у более крупной рыбы *TL* 242 мм чешуя доходит вперёд до линии, соединяющей нижние концы оснований *P*. На спине чешуйный покров правой и левой сторон соединяется перед началом *D* у всех рыб, на плавниках чешуя отсутствует, что, по-видимому, характерно для вида в целом. В то же время разреженность чешуи на теле у *L. antarctica* с ростом явственно уменьшается. Анализ литературных данных и экземпляров *L. melanostomias* и *L. sarsii* (Collett, 1871), имеющихся в коллекции ИО РАН, позволяет заключить, что характер изменчивости в развитии чешуи на теле, описанный выше для *L. antarctica*, характерен для рода в целом, а ситуация, наблюдаемая у *L. uschakovi*, если относить к этому виду новый экземпляр, оказывается уникальной. Насколько стабильна подобная задержка в степени очешуения предорсальной области и брюха в онтогенезе *L. uschakovi*, можно будет судить только после поимки новых экземпляров этого вида.

Поскольку за исключением степени развития чешуйного покрова не удалось найти других достоверных различий между голотипом *L. uschakovi* и описанным здесь экземпляром, я считаю последнего конспецифичным данному виду. Новая находка является одной из самых глубоководных для рода — с больших глубин известен лишь *L. antarctica* в Перуанско-Чилийском жёлобе (до 5320 м) (Anderson, 1995).

Признак	Вид, источник информации										<i>L. volki</i>
	<i>L. alba</i>	<i>L. albeola</i>	<i>L. antarctica</i>	<i>L. monstrosa</i>	<i>L. pearcyi</i>	<i>L. plisifera</i>	<i>L. uschakovi</i>		<i>L. volki</i>		
							Голотип	экз. TL 188 мм			
	Geistdoefer et al., 1970; Møller, 1999	Андрियाшев, 1958	Anderson, 1988, 1995; наши данные	Anderson, 1982a, 1995	Anderson, 1995	Андрियाшев, 1955; Anderson, 1995	Андрियाшев, 1958; наши данные	Наши данные	Андрियाшев, 1955; наши данные		
<i>D</i>	115–120	127	102–116	111–118	118–124	110–115	101	101	113		
<i>A</i>	110–116	109	98–112	98–108	104–109	99–102	96	94	101		
<i>vert.</i>	133–141	133	120–138	124–132	128–134	122–126	122	119	126		
<i>vert. abd.</i>	25–29	27	26–29	26–30	27–30	28–30	28	28	30		
Число свободных <i>supraneurialia</i>	10–12	2*	6–16	1–7	1–3	5–6	15	10	7		
Корональная пора	–	–	–	–	+ или –	–	–	–	+	**	
Число посторбитальных пор	2	2	1–2	1***	1–2	1–2	2	1	2		
Чешуя на голове	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
Чешуя на брюхе	+	+	+	+	+	+	+	–	+		
Складка кожи по средней линии брюха	–	–	–	–	+	+	–	–	–		
Туловищная боковая линия	Двойная	Дорсальная	Вентральная	Двойная	Вентральная	Двойная	Вентральная	Вентральная	Вентральная		
Пигментация тела	–	–	+	+	+	+	+	+	+		
Географическое распространение	Северная Атлантика	Курило-Камчатский жёлоб	Антарктика и Перуанско-Чилийский жёлоб	От Калифорнии до Панамы	От Орегона до Мексики	Алеутский и Курило-Камчатский жёлоб	Курило-Камчатский жёлоб	Курило-Камчатский жёлоб	Берингово море		

**Примечание.** “+” — есть, “–” — нет; \* — последующие пять птеригифоров несут короткие слабые лучи, скрытые в тканях и не определяемые снаружи; \*\* в первоописании эта пора указана в тексте, но не изображена на рисунке (Андрियाшев, 1955. Рис. 14); \*\*\* у одного из 13 исследованных экземпляров с одной стороны посторбитальная пора двойная (Anderson, 1995).





Рис. 4. *Lycenchelys melanostomias* TL 103 мм, общий вид.

### *Lycenchelys melanostomias* Toyoshima, 1983

(рис. 4, 5)

*Lycenchelys melanostomias* Toyoshima, 1983. P. 271. Pl. 157. Figs. 25–27 (первописание). Toyoshima, 1985. P. 170. Figs. 26, 27, 31I. Hatoooka, 2002. P. 1032 (в ключе). Imamura et al., 2004. P. 84. Figs. 1–3. Tabl. 1. Kawarada et al., 2020. P. 27. Figs. 21–24. Tabl. 6.

*Lycenchelys brevimaxillaris* Toyoshima, 1985. P. 174. Figs. 29, 30, 31K (первописание). Hatoooka, 2002. P. 1033 (в ключе). Imamura et al., 2004. P. 84 (синонимия с *L. melanostomias*). Imamura et al., 2005. P. 2. Figs. 1–3. Tabl. 1.

*Lycenchelys parini* Федоров, 1995. С. 126. Рис. 1, 2 (первописание). Kawarada et al., 2020. P. 32. Fig. 25 (сравнение с *L. melanostomias*, фотография голо- типа плохого качества) (**syn. nov.**).

Материал. 2 экз. TL 56 и 103 мм (SL 54 и 100 мм), 50°31' с.ш., 155°18' в.д., НИС “Академик М. Келдыш”, рейс 11А, ст. 1413, проба № 5, трал Сигсби, 792–804 м, 23:00–23:35, 04.07.1986 г.

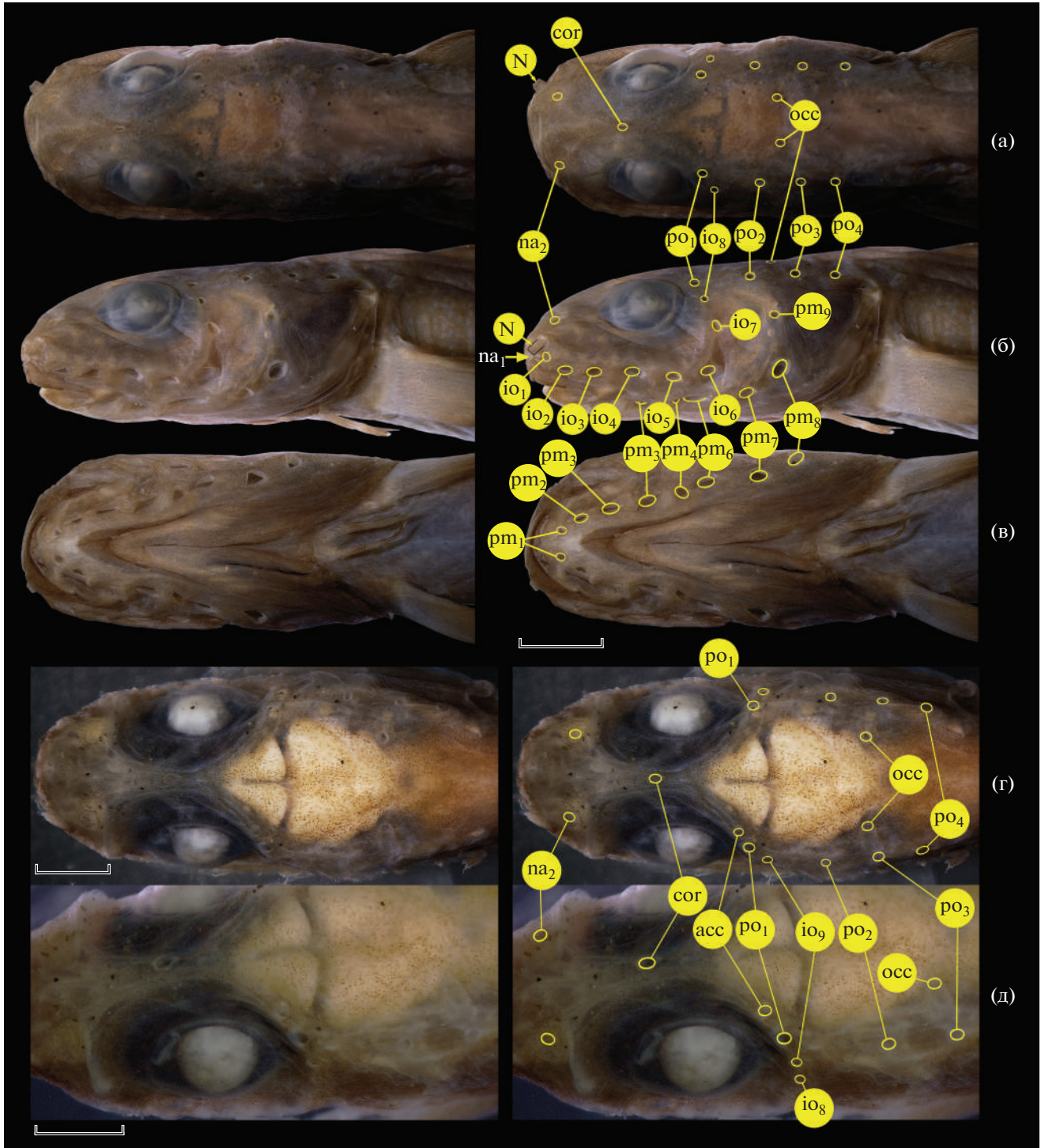
Диагноз. Вид рода *Lycenchelys* без свободных supraneuralia, с 22–25 туловищными позвонками, четырьмя–пятью посторбитальными порами, двумя (редко одной) порами в затылочной комиссуре, имеющий корональную пору, вентральную боковую линию (иногда различимую только в начальной части) и однотонно пигментированное тело. Чешуя на голове, на основании, перепонке и лучах *P* отсутствует. Оперкулярная лопасть развита. *D* 112–120, *A* 98–107, *V* 3, *vert.* 117–125.

Описание. TL 103 мм. *D* 118, *A* 101, *C* 10, *P* 15, *V* 3; *r. br* 6, *sp. br* 12, *pbr* 3; *vert.* 22 + 99 = 121.

Тело тонкое, удлинённое, наиболее высокое у затылка (16.7 раза в *SL*), в туловищной части слабо, в хвостовой — сильно сжатое с боков (рис. 4). Голова 7.4 раза в *SL*, почти на всём протяжении равномерно высокая, лишь впереди от орбит её дорсальный профиль слабо наклонный; вершина рыла круто обрезанная. Глаз эллиптический (его вертикальный диаметр в 1.4 раза меньше горизонтального), не достигает дорсального профиля головы, его горизонтальный диаметр в 1.4 раза превышает ширину костного межглазничного промежутка (рис. 5а, 5б). Трубочка ноздри короткая, немного не достигает верхнего края верхней губы. Рот умеренной величины, верхняя челюсть оканчивается на вертикали переднего края зрачка, задний конец ротовой щели немного не достигает

вертикали переднего края глаза (примерно вдвое ближе к глазу, чем к заднему краю носовой трубочки). Губы мясистые, лопасти нижней губы доходят вперёд до уровня первой (подбородочной) пары мандибулярных пор (рис. 5в). Зубы на челюстях мелкие, конические: на praemaxillare однорядные, на dentale близ симфиза в два ряда, далее назад — в один; зубы на сошнике мелкие, конические, устроенные в поперечный ряд, числом восемь; на нёбных костях справа один, слева два ряда очень мелких трудно различимых зубов. Мягкое нёбо с продольными рядами хорошо разобщённых, отчётливо выступающих мелких папилл. Жаберных тычинок на первой дуге 2 + 10, из них самая верхняя и самая нижняя слабо развиты; тычинки короткие и широкие, расстояние между наиболее развитыми тычинками соизмеримо с их длиной. Нижний конец жаберной щели слегка не достигает горизонтали нижнего конца основания *P*. Оперкулярная лопасть вполне развита (рис. 5б).

В сейсмодатированной системе головы (рис. 5а–5в) две передние надглазничные (носовые) поры, из которых первая расположена между ноздрей и верхней губой, а вторая чуть позади основания трубочки ноздри, на одной вертикали с первой инфраорбитальной порой. Задняя надглазничная пора (по: Федоров, 1995. С. 127) или дополнительная пора (additional pore — по: Kawarada et al., 2020. P. 30) с обеих сторон отсутствует. Четыре заглазничные поры, из которых первая, расположенная у задневерхнего края глаза, отстоит от равнорасставленных последующих на промежуток в 1.5 раза больший, чем расстояние между второй и третьей заглазничной порами. Имеется непарная корональная пора, расположенная на уровне середины промежутка между вертикалями передних краёв глаза и зрачка. В затылочной комиссуре две поры. Инфраорбитальных пор восемь: в горизонтальной части подглазничного канала шесть очень крупных ноздревидных пор, в вертикальной (позади орбиты) — две более мелкие округлые поры. Преоперкуло-мандибулярных пор девять, большинство их тоже открывается очень крупными отверстиями (со второй по восьмую — ноздревидные), девятая (последняя) — самая мелкая, округлая. Восьмая пора преоперкуло-мандибулярного канала расположена на уровне шестой, девятая — чуть выше горизонтали верхнего края седьмой инфраорбитальной поры; пятая пора несколько развёрнута поперёк хода канала. Туловищ-



**Рис. 5.** *Lycenchelys melanostomias* TL 103 (а–в) и 56 (г, д) мм; детали строения головы и расположение пор сейсмической системы, вид: а, г – сверху; б, в, д – соответственно сбоку, снизу, дорсолатерально. асс, сог, осс – соответственно дополнительная (задняя надглазничная), корональная и затылочные поры; ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб: а–в – 3 (линейка общая); г, д – 0.75 мм.

ная боковая линия (в виде поверхностного ряда невромасгов) прослеживается только в самой начальной части туловища, довольно резко спускается от уровня верхнего края жаберного отвер-

стия к середине длины прижатого к телу *P*, далее назад неразличима.

Начало *D* немного отстоит от вертикали основания *P* (примерно на величину интервентраль-

ного промежутка). Первый дорсальный птеригофор расположен в промежутке между четвёртым и пятым невральными отростками, свободных *supraneurialia* нет, но около пяти передних лучей *D* укорочены и скрыты в коже. Плевральные рёбра развиты с третьего по 22-й позвонки; перед гемальным отростком 23-го позвонка три анальных птеригофора, первый из них без луча (или его луч сильно редуцирован, на рентгенограмме не различим). Шестой–восьмой лучи *P* наибольшие, вершины лучей с 9-го по 15-й утолщены и отчётливо выступают из межлучевой перепонки. Будучи прижатым вперёд, *P* достигает своим концом вертикали середины глаза. *V* прикрепляются на середине промежутка между вертикалями нижнего конца жаберной щели и основания *P*. Длина *V* в 1.1 раза превышает горизонтальный диаметр глаза. Чешуя на теле хорошо развита, отсутствует на голове, в преддорсальной области, на истмусе, основании *P* и вокруг *V*; на брюхе чешуя менее заметна и более разрежена, доходит вперёд до линии, соединяющей нижние концы основания *P*. По среднебрюшной линии от уровня нижнего края основания *P* до ануса проходит чёткая утолщённая светлая полоса, однако не образующая складки. Анус расположен у начала *A*. Два коротких супротивно расположенных пилорических придатка.

**Измерения.** В % *SL*: *lc* 13.5, *wc* 5.5, *hc* 5.5, *H* 6.0, *H<sub>A</sub>* 5.0, *IP* 9.0, *IV* 3.0, *hP* 3.2, *IC* 3.0, *aD* 15.0, *aA* 31.0, *aV* 10.0, *ao* 2.5, *oo* 2.8, *ho* 2.0, *io* 2.0, *lmx* 3.0, *lbr* 0.5, *wbr* 0.2, *ibr* 0.5, *lba* 4.5. В % *lc*: *wc* 40.7, *hc* 40.7, *H* 44.4, *H<sub>A</sub>* 37.0, *IP* 66.7, *IV* 22.2, *hP* 23.7, *IC* 22.2, *aD* 111.1, *aA* 229.6, *aV* 74.1, *ao* 18.5, *oo* 20.4, *ho* 14.8, *io* 14.8, *lmx* 22.2, *lbr* 3.7, *wbr* 1.5, *ibr* 3.7, *lba* 33.3.

**Окраска** фиксированного экземпляра светлая, кофейно-коричневая; нижняя поверхность головы, *P*, *V* и дистальные края непарных плавников тёмно-коричневые, выступающие утолщённые концы лучей нижней половины *P* светлые (рис. 4); жаберно-ротовая полость и брюшина тёмные, верхняя сторона языка тёмная, нижняя – светлая; желудок и кишечник светлые с участками тёмно-коричневой пигментации.

**Малёк** *TL* 56 мм (рис. 5г, 5д). Число лучей в вертикальных плавниках и границу между туловищными и хвостовыми позвонками определить не удалось из-за недостаточной разрешающей способности рентгенограммы. *Vert.* 123. Тело более тонкое, его максимальная высота 21.6 раза укладывается в *SL*. Голова 7.2 раза в *SL*, дорсальный профиль рыла более пологий, чем у большего экземпляра. Глаз очень большой, сильно вытянутый продольно (его горизонтальный диаметр в 1.8 раза превышает вертикальный), костный межглазничный промежуток узкий, в 5.5 раза меньше горизонтального диаметра глаза. Нёбные зубы однорядные. С правой стороны имеется хорошо развитая дополнительная (задняя надглазничная) пора (сле-

ва отсутствует). Корональная пора расположена на уровне переднего края зрачка. Инфраорбитальных пор девять (в горизонтальном отделе семь пор). Первый дорсальный птеригофор расположен между третьим и четвёртым невральными отростками. Отогнутый вперёд *P* немного заходит своим концом за передний край зрачка. Чешуя и боковая линия не различимы. Остальные признаки этого малька соответствуют описанным для экземпляра *TL* 103 мм.

**Измерения.** В % *SL*: *lc* 13.9, *wc* 4.6, *hc* 4.3, *H* 4.6, *H<sub>A</sub>* 3.2, *IP* 12.0, *IV* 3.7, *hP* 3.2, *IC* 3.7, *aD* 15.7, *aA* 29.6, *aV* 11.1, *ao* 2.8, *oo* 5.1, *ho* 2.8, *io* 0.9, *lmx* 4.6. В % *lc*: *wc* 33.3, *hc* 30.7, *H* 33.3, *H<sub>A</sub>* 23.3, *IP* 86.7, *IV* 26.7, *hP* 23.3, *IC* 26.7, *aD* 113.3, *aA* 213.3, *aV* 80.0, *ao* 20.0, *oo* 36.7, *ho* 20.0, *io* 6.7, *lmx* 33.3.

**Сравнительные замечания.** Идентификация описанных экземпляров требует обсуждения реальности различий между номинальными видами *L. parini* и *L. melanostomias*, так как они с равным основанием могут быть отнесены и к тому, и к другому виду. Федоров (1995) описал *L. parini* по единственному экземпляру *TL* 164 мм, пойманному у тихоокеанского побережья о-ва Итуруп (Курильские о-ва) на глубине 800 м. В первоописании в качестве уникальной особенности *L. parini* он указал наличие пары задних заглазничных пор, предположив, однако, что такое же строение сёмосенсорной системы имеет *L. melanostomias*. Действительно, у одного из 42 исследованных экземпляров *L. melanostomias* также была обнаружена пара заглазничных пор (Kawarada et al., 2020. Fig. 22D). Из исследованных мною рыб у более крупного экземпляра эти поры отсутствуют, а у меньшего задняя заглазничная пора присутствует лишь с правой стороны. Это позволяет предполагать, что наличие данных добавочных пор является редкой абберрацией и не имеет диагностического значения.

Следует также оговорить сходство между указанными номинальными видами по положению пятой и шестой преоперкуло-мандибулярных пор. Действительно, на рисунке голотипа *L. melanostomias* (Toyoshima, 1983. Figs. 25, 27. Pl. 157; 1985. Fig. 27B) продольные диаметры отверстий этих пор развёрнуты поперёк простираания самого канала, как и у голотипа *L. parini*, однако на рисунке *L. brevimaxillaris* (Toyoshima, 1985. Fig. 30C) эти поры изображены в обычном положении. Конспецифичность *L. brevimaxillaris* и *L. melanostomias* была убедительно показана Имамурой с соавторами (Imamura et al., 2004, 2005). У изученных рыб только отверстие пятой поры несколько развёрнуто поперёк хода канала, подобно тому, как это изображено для *L. melanostomias* (Kawarada et al., 2020. Fig. 22A). По-видимому, изменчивость этого признака существенно ограничивает его диагностическое значение.

Федоров (1995) привёл семь признаков, по которым можно отличить *L. parini* от *L. melanostomias*, однако после переописания последнего вида и сведения в его синонимы *L. brevimaxillaris* только первый из этих признаков (положение боковой линии) сохранил своё значение, тогда как остальные полностью уложились в пределы индивидуальной изменчивости японских популяций *L. melanostomias* (Imamura et al., 2004, 2005; Kawarada et al., 2020). Указанная для *L. parini* медиолатеральная боковая линия действительно резко отличает этот вид от *L. melanostomias*, имеющего вентральную боковую линию. Однако корректность оценки данного признака у голотипа *L. parini* вызывает сомнение. По моей просьбе М.В. Назаркин (ЗИН РАН) изучил боковую линию у голотипа *L. parini* и обнаружил следующее: “боковая линия практически неразличима – видны передние невромасты, идущие от задней посторбитальной поры вниз сразу позади основания *P*, за ним различимы три–четыре невромаста в линии, направленной вниз и назад” (личное сообщение 23.12.2020 г.). Таким образом, положение боковой линии у голотипа *L. parini* ничем не отличается от наблюдаемого у исследованных мной экземпляров и от изображения, приведённого Тоёшимой (Toyoshima, 1985. Fig. 31K) для *L. brevimaxillaris*, и нет никаких доказательств, что она действительно была медиолатеральной.

Наконец, комментарий требует ещё одна характеристика – пигментация желудка, по которой Тоёшима (Toyoshima, 1985) различал свои номинальные виды *L. brevimaxillaris* и *L. melanostomias* (светлая у первого и тёмная у второго). Имамура с соавторами (Imamura et al., 2004) указали, что и у *L. melanostomias* желудок светлый. В первоописании *L. parini* этот признак не охарактеризован, по наблюдениям М.В. Назаркина (личное сообщение 23.12.2020 г.), желудок, по-видимому, не пигментирован, очень слабые следы пигментации прослеживаются лишь в пилорической области. У исследованного экземпляра *TL* 103 мм (малёк *TL* 56 мм не вскрывался) желудок с отдельными участками коричневой пигментации, и можно ожидать значительную индивидуальную изменчивость в развитии таких участков.

Таким образом, не находится ни одного признака, по которому можно было бы уверенно разделить номинальные виды *L. parini* и *L. melanostomias*, и признаки голотипа первого вида и описанных здесь экземпляров от Северных Курил полностью укладываются в характеристику *L. melanostomias* из вод Японии в последних работах по этому виду (Imamura et al., 2004, 2005; Kawarada et al., 2020). На этом основании я считаю указанные номинальные виды конспецифичными.

Малёк *TL* 56 мм заметно отличается по ряду габитуальных особенностей от более крупной рыбы. Насколько мне известно, столь мелкие экземпляры лиценхелов в литературе никогда не описыва-

лись. Исследованный малёк характеризуется меньшей длиной головы, меньшей высотой головы и тела, более длинными парными плавниками и в особенности более крупным, продольно вытянутым глазом с очень узким межглазничным промежутком по сравнению с экземпляром *TL* 103 мм. Чешуя у него ещё не выражена. Вместе с тем по развитию озубления и пор сейсмодатированной системы малёк *TL* 56 мм не имеет существенных отличий от более крупных рыб. Поры сейсмодатированных каналов несколько мельче, а их просветы, наоборот, шире, чем у экземпляра *TL* 103 мм, и промежутки между затылочными порами заметно более широкий (рис. 5а, 5г), но в остальном отличий не наблюдается. Интересно отметить, что дополнительная (задняя надглазничная) пора появляется уже при столь малых размерах – это позволяет заключить, что даже непостоянные поры у лиценхелов формируются очень рано.

Ранее *L. melanostomias* указывался только от побережья Японии, где он известен для вод у охотоморского и тихоокеанского побережья о-ва Хоккайдо от префектуры Аомори до префектуры Ибараки на глубинах 425–1440 м (Kawarada et al., 2020). Голотип *L. parini* был пойман в Курило-Камчатской впадине близ о-ва Итуруп (44°39′ с.ш., 149°02′ в.д.) на глубине 800 м. Новая находка, сделанная у охотоморского побережья о-ва Парамушир, расширяет известный ареал вида далее к северу и позволяет предполагать, что он может населять воды как охотоморского, так и тихоокеанского побережья Курильской гряды на всем её протяжении.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен М.В. Назаркину (ЗИН РАН) и М.Э. Андерсону (M.E. Anderson, Makhandha, South Africa) за предоставление сравнительных материалов и обсуждение.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья частично поддержана (изучение онтогенетической изменчивости) Российским научным фондом, грант № 19-14-00026.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1955. Обзор угревидных ликодов [*Lucenchelys* Gill (Pisces, Zoarcidae) и близкие формы] морей СССР и сопредельных вод // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 349–384.
- Андряшев А.П. 1958. Добавление к обзору угревидных ликодов (*Lucenchelys* Gill) с описанием трех новых видов из Курило-Камчатской впадины // Вопр. ихтиологии. Вып. 11. С. 171–180.
- Андряшев А.П. 1979. О первом нахождении рыб семейств Zoarcidae и Liparidae у острова Кергелен // Биология моря. № 6. С. 28–34.

- Федоров В.В. 1995. *Lycenchelys parini* sp. nova (Perciformes: Zoarcidae) с батимальных глубин Курило-Камчатской впадины // *Вопр. ихтиологии*. Т. 35. № 1. С. 126–129.
- Федоров В.В., Андрияшев А.П. 1993. *Lycenchelys makushok* sp. nova (Perciformes, Zoarcidae) с батимальных глубин Курило-Камчатской впадины // Там же. Т. 33. № 1. С. 133–136.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // *Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий*. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Anderson M.E. 1982a. A new eelpout (Teleostei: Zoarcidae) from the eastern tropical Pacific Ocean // *Bull. Mar. Sci.* V. 32. № 1. С. 207–212.
- Anderson M.E. 1982b. Revision of the fish genera *Gymnelus* Reinhardt and *Gymnelopsis* Soldatov (Zoarcidae), with two new species and comparative osteology of *Gymnelus viridis* // *Natl. Mus. Can. Publ. Zool.* № 17. P. 1–76.
- Anderson M.E. 1988. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere: I. The Antarctic and subantarctic regions // *Biology of the Antarctic Seas XIX*. Antarctic Res. Ser. V. 47. P. 59–113. <https://doi.org/10.1029/AR047p0059>
- Anderson M.E. 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // *Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol.* № 60. 120 p.
- Anderson M.E. 1995. The eelpout genera *Lycenchelys* Gill and *Taranetzella* Andriashev (Teleostei: Zoarcidae) in the eastern Pacific, with descriptions of nine new species // *Proc. Calif. Acad. Sci.* V. 49. № 2. P. 55–113.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.) 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2021).
- Geistdoerfer P., Hureau J.C., Rannou M. 1970. Deux poissons abyssaux nouveaux capturés dans l'atlantique nord et est: *Bathytyphlops azorensis* n. sp. (Ipnopidae) et *Lycenchelys labradorensis* n. sp. (Zoarcidae) // *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Ser. 2. V. 42. № 3. P. 452–459.*
- Hatooka K. 2002. Zoarcidae // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1028–1044, 1581–1583.
- Imamura H., Machida Y., Ohta S. 2004. *Lycenchelys melanostomias* Toyoshima, 1983, a senior synonym of *L. brevimaxillaris* Toyoshima, 1985 (Teleostei: Zoarcidae) // *Ichthyol. Res.* V. 51. № 1. P. 84–88. <https://doi.org/10.1007/s10228-003-0194-2>
- Imamura H., Shinohara G., Shiogaki M. 2005. Rediscovery of the type specimens of *Lycenchelys brevimaxillaris* (Actinopterygii: Perciformes: Zoarcidae) with taxonomic notes on the species // *Species Divers.* V. 10. № 1. P. 1–6. <https://doi.org/10.12782/specdiv.10.1>
- Kawarada S., Imamura H., Narimatsu Y., Shinohara G. 2020. Taxonomic revision of the genus *Lycenchelys* (Osteichthyes: Zoarcidae) in Japanese waters // *Zootaxa.* V. 4762. № 1. P. 1–66. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4762.1.1>
- Møller P.R. 1999. Taxonomic status of the western North Atlantic eelpout, *Lycenchelys paxillus* (Goode & Bean, 1879) (Pisces, Zoarcidae) // *Ichthyol. Res.* V. 46. № 3. P. 323–328.
- Peden A.E., Anderson M.E. 1978. A systematic review of the fish genus *Lycodapus* (Zoarcidae) with description of two new species // *Can. J. Zool.* V. 56. № 9. P. 1925–1961. <https://doi.org/10.1139/z78-262>
- Thiel R., Knebelsberger T., Eidus I. 2018. Description and DNA barcoding of *Lycenchelys lenzeni*, a new species of eelpout (Perciformes: Zoarcidae) from the deep sea off the Kuril Archipelago // *Zootaxa.* V. 4370. № 1. P. 45–56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4370.1.3>
- Toyoshima M. 1983. Zoarcidae // *Fishes from the North-Eastern seas of Japan and Okhotsk Sea off Hokkaido. The intensive research of unexploited fishery resources on continental slopes*. Tokyo: JFRCA. P. 136–149, 208–210, 258–277, 329–335.
- Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* V. 32. № 2. P. 131–243.

УДК 597.08

## ПОПЫТКА РАЗГРАНИЧЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CARASSIUS* (CYPRINIDAE) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОРФОЛОГИИ И СВЯЗАННЫЕ С ЭТИМ ПРОБЛЕМЫ: ТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДАХ ИРАНА<sup>#</sup>

© 2022 г. М. Хосрави<sup>1, 2, \*</sup>, А. Абдоли<sup>2</sup>, Ф. Таджбахш<sup>1</sup>, Ф. Ахмадзаде<sup>2</sup>, Х. Немати<sup>1</sup>, Б. Х. Киаби<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Университет Шахида Бехешти, Тегеран, Иран

<sup>2</sup>Научно-исследовательский институт экологических наук,  
Университет Шахида Бехешти, Тегеран, Иран

\*E-mail: [khosravi.milad1991@gmail.com](mailto:khosravi.milad1991@gmail.com)

Поступила в редакцию 07.06.2021 г.

После доработки 11.10.2021 г.

Принята к публикации 12.10.2021 г.

Инвазивные виды рыб считаются глобальной угрозой биоразнообразию пресноводных водоёмов и одним из ведущих факторов, ответственных за исчезновение видов. Виды рода *Carassius* расселяются почти по всему земному шару либо естественным путем, либо в результате деятельности человека. Идентификация видов этого рода с использованием традиционных морфологических подходов вызывает много сложностей из-за высокого морфологического сходства, в то время как таксономическая информация необходима для любого биологического исследования, особенно когда речь идёт об инвазионных чужеродных видах. Настоящее исследование направлено на разграничение двух видов карася (*Carassius gibelio* и *C. auratus*) в некоторых важных пресноводных экосистемах Ирана с помощью генетической идентификации, что может быть полезно для раннего выявления видов и обсуждения надёжности результатов. Для этой цели морфометрические и счётные признаки были проанализированы с использованием метода главных компонент и одностороннего дисперсионного анализа. Результаты показали значительную дифференциацию между исследованными особями каждого из упомянутых видов. Несмотря на такое чёткое разделение, существуют также такие факторы, как уровень пloidности, гибридизация и опосредованная окружающей средой морфологическая пластичность, которые могут представлять проблему при рассмотрении результатов, что необходимо учитывать при проведении морфологических исследований видов рода *Carassius*.

**Ключевые слова:** инвазивные чужеродные виды, пресноводные виды рыб, *Carassius*, морфометрический признак, счётный признак, анализ главных компонент, односторонний дисперсионный анализ, Иран.

DOI: 10.31857/S0042875222020126

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

УДК 597.551.21.591.4

## ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ВНУТРЕННЕГО УХА СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ *CARASSIUS GIBELIO* (CYPRINIDAE)

© 2022 г. Д. А. Павлов\*

Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.03.2021 г.

После доработки 02.06.2021 г.

Принята к публикации 02.06.2021 г.

Исследованы взаимное расположение структур внутреннего уха (мембранного лабиринта) и их локализация в нев록раниуме у серебряного карася *Carassius gibelio*. Верхняя передняя часть лабиринта (*pars superior*) находится на значительном расстоянии от его нижней задней части (*pars inferior*). Вентральная область *pars superior* свободно лежит в углублении верхней части *prooticum*. *Pars inferior*, включающая саккулюс и лагелу, заключена в костную капсулу *basioscapitale* и ограничена сверху тонкой костной мембраной (*tectum basioscapitale*). Структуры *pars inferior*, участвующие в восприятии вибраций стенки плавательного пузыря, находятся на одном уровне с элементами Веберова аппарата. Общий канал (*cus communis*) лабиринта продолжается в удлинённый *ductus utriculus-sacculus*, который входит в костную капсулу через медиальное отверстие в *tectum basioscapitale*. Приведена уточнённая схема внутреннего уха серебряного карася. Обсуждаются морфологические и функциональные особенности мембранного лабиринта представителей группы *Otophysi*.

**Ключевые слова:** серебряный карась *Carassius gibelio*, *Otophysi*, внутреннее ухо, морфология, *pars superior*, *pars inferior*, костная капсула *basioscapitale*.

**DOI:** 10.31857/S0042875222020187

Внутреннее ухо рыб – сложный комплекс мембранных каналов, мешковидных органов, кальцинированных твёрдых образований (отолитов) и сенсорных структур, в совокупности именуемый мембранным лабиринтом. На каждой стороне тела лабиринт состоит из трёх полукружных каналов и трёх отолитовых органов: утрикулюса, саккулюса и лагелы, каждый из которых содержит отолит (соответственно лапиллус, сагитту и астерискус). Мембрана отолита находится в контакте с сенсорным эпителием (макулой), содержащим волосковые клетки. Утрикулюс прилегает к основанию полукружных каналов, а его макула представляет собой чашу, расположенную в его вентральной части. Саккулюс у большинства рыб лежит вентральнее утрикулюса, а лагела расположена каудальнее саккулюса; их макулы расположены на медиальных стенках. У некоторых видов рядом с утрикулюсом обнаружена небольшая макула (*macula neglecta*), функция которой остаётся во многом неясной. Система полукружных каналов служит для обеспечения равновесия и перемещения в трёхмерном пространстве. Каждый отолитовый орган обладает способностью к выполнению преимущественно вестибулярной или слуховой функции (Retzius, 1881; Popper et al., 2003, 2005; Kasumyan, 2004; Putland et al., 2019).

Несмотря на единый план строения, морфология внутреннего уха костистых рыб варьирует у разных видов (Retzius, 1881). Эта варибельность затрагивает в основном саккулюс и лагелу – отолитовые органы, служащие главным образом для восприятия звука и линейных ускорений. Структуры, у большинства рыб связанные с вестибулярной функцией (полукружные каналы и утрикулюс), менее изменчивы (Jones, Spells, 1963; Popper, Coombs, 1982; Popper, Edds-Walton, 1995). Взаимное расположение отолитовых органов также подвержено изменчивости. Например, у единственного изученного представителя отряда *Cyprinodontiformes* – *Poecilia mexicana* – утрикулюс прилегает к саккулюсу, и все три отолитовых органа находятся в одной плоскости (Schulz-Mirbach et al., 2011; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). Наибольшие межвидовые различия отмечены в относительных размерах саккулюса и лагелы, в форме сагитты и астерискуса, в форме и площади сенсорного эпителия, а также в распределении, ориентации и ультраструктуре волосковых клеток. По морфологии внутреннего уха представители серии *Otophysi* в наибольшей степени отличаются от остальных костистых рыб (Popper, Edds-Walton, 1995; Popper et al., 2003, 2005; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016).

Серия Otophysi надотряда Ostariophysii рассматривается как монофилетическая группа, включающая четыре отряда: Cypriniformes, Siluriformes, Characiformes и Gymnotiformes. Отряд Cypriniformes обладает наибольшим числом плезиоморфных признаков, два последних отряда считаются наиболее филогенетически продвинутыми (Briggs, 2005). Взаимоотношения между Siluriformes, Characiformes и Gymnotiformes являются предметом дискуссий (Nelson et al., 2016). Представители Otophysi доминируют в пресных водах и составляют около 27% ныне живущих видов рыб и 64% пресноводных рыб (Nelson et al., 2016).

Эволюционный успех этой группы, очевидно, связан с наличием Веберова аппарата, состоящего из серии мелких сочленяющихся косточек, соединяющих внутреннее ухо с плавательным пузырьём, что даёт возможность последнему выполнять функцию резонатора и улучшать восприятие звуков внутренним ухом. Хорошо развитая слуховая рецепция способствует селективному преимуществу рыб в пресноводных водоёмах. Считается, что помимо Веберова аппарата Otophysi не обладают какими-либо существенными признаками, способствующими их чрезвычайно широкому распространению (Briggs, 2005). Близкий контакт передних выростов плавательного пузыря с левым и правым лабиринтами, увеличивающий диапазон воспринимаемых звуковых колебаний, обнаружен у ряда костистых рыб, не относящихся к Otophysi, и, в частности, у некоторых представителей семейства Cichlidae (Schulz-Mirbach et al., 2012, 2013a).

Межвидовая изменчивость структуры внутреннего уха Otophysi исследована слабо. Во многих обзорах схематичные изображения лабиринта язя *Leuciscus idus* (= *Cyprinus idus*), обыкновенного сома *Silurus glanis* и голяна *Phoxinus phoxinus* (= *Phoxinus laevis*), представленные в ранних работах (Retzius, 1881; Frisch, Stetter, 1932), принимаются за стандартные для всех Otophysi. В отряде Cypriniformes изображение лабиринта в трёхмерном пространстве и/или его положение в невробраниуме описано лишь у некоторых видов: голяна (Cyprinidae: Leuciscinae) (Frisch, Stetter, 1932), озёрного голавля *Couesius plumbeus* (Cyprinidae: Leuciscinae) (Song et al., 2008) и барбуса *Barbus luteus* (= *Carasobarbus luteus*) (Cyprinidae: Barbinae) (AL-Jumaily, 2012). Наиболее подробная характеристика лабиринта приведена для ряда видов отряда Siluriformes (Chardon et al., 2003). Среди костистых рыб, не относящихся к Otophysi, с применением компьютерной томографии подробно описан лабиринт мексиканской пецилии *Poecilia mexicana*, *Poecilia* sp. (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) (Schulz-Mirbach et al., 2011, 2013b) и некоторых представителей семейства Cichlidae (Perciformes) (Schulz-Mirbach et al., 2012, 2013a, 2013b). Топография внутреннего уха и его положение в невробраниуме проанализированы у не-

которых видов семейства Carapidae (Ophidiiformes), обладающих удлинёнными мышцами между передней частью плавательного пузыря и глазницей, служащими для генерации звуков (Parmentier et al., 2001).

Из четырёх видов рода *Carassius*, распространённых в Европе (золотая рыбка *C. auratus*, серебряный карась *C. gibelio*, карась мабуна *C. langsdorfii*, золотой карась *C. carassius*), два первых являются наиболее близкими (Kalous et al., 2012; Rylková et al., 2013). Серебряный карась является инвазивным видом, распространившимся из Восточной Азии (Przybył et al., 2020); существенное увеличение его численности в Среднем Поволжье наблюдается с середины 80-х гг. XX столетия (Монахов и др., 2020)<sup>1</sup>. Однако одним из основных объектов исследования вестибулярной и слуховой систем Otophysi является золотая рыбка. На примере этого вида выполнено большое число работ, посвящённых нейрофизиологии слуха (Jacobs, Tavalga, 1968; Fay, 1970, 1980; Fay, Popper, 1974; Fay et al., 1978; Hall et al., 1981; Canfield, Rose, 1996; Finneran, Hastings, 2000; Ladich, Wysocki, 2003), развитию Веберова аппарата (Watson, 1939), распределению волосковых клеток в макулах трёх отолитовых органов (Platt, 1977), морфологии и функции саккулюса, включая ультраструктуру сенсорного эпителия (Hama, 1969; Lanford et al., 2000), а также повреждению волосковых клеток саккулюса под действием шумового воздействия (Smith et al., 2006). Золотая рыбка является слуховым специалистом, способным воспринимать звук частотой свыше 3000 Гц (Popper et al., 2005)<sup>2</sup>. Лишь в некоторых из упомянутых работ (Watson, 1939; Platt, 1977; Lanford et al., 2000) приведены схематические изображения лабиринта, которые, тем не менее, не дают представления о реальной топографии его элементов.

Цель настоящей работы — описать взаимное расположение элементов внутреннего уха серебряного карася *C. gibelio* в соответствии со структурами невробраниума.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2019–2020 гг. в небольшом (588 м<sup>2</sup>) озере, расположенном в Большо-

<sup>1</sup> Серебряный карась, имеющий прежнее название *Carassius auratus gibelio* (Богущая, Насека, 2004), был переописан (Kalous et al., 2012), и в настоящее время следует выделять *C. auratus* (дикие популяции в основном в Средиземноморском регионе и Великобритании) и *C. gibelio* (две клады из: 1) Западной Монголии и 2) Европы, России, Восточной Монголии и Китая) (Kalous et al., 2012; Rylková et al., 2013).

<sup>2</sup> В более поздней работе (Popper, Fay, 2011) авторы советуют отказаться от терминов “слуховые специалисты” и “слуховые генералисты” и использовать термин “специализация” лишь в случаях, когда имеется морфологическая связь между внутренним ухом и воздушной полостью, влияющая на чувствительность к звуковому давлению.



мурашкинском районе Нижегородской области (55°43'37" с.ш. 44°38'22" в.д.). Рыб отлавливали поплавочной удочкой и вершами. Почти все особи серебряного карася были представлены самками.

Как известно, популяции серебряного карася могут состоять из диплоидных ( $2n = 100$ ) и триплоидных ( $3n = 150-160$ ) особей; последние обычно представлены самками, размножающимися путём гиногенеза с самцами близких видов (Васильева, 1990; Kalous et al., 2012; Przybył et al., 2020). Для оценки плоидности определяли площадь ядер эритроцитов 22 особей серебряного карася в соответствии с описанным ранее методом (Flajšhans, 1977). Для сравнения измеряли площадь ядер 11 особей золотого карася, отловленных в том же водоёме. Представители этого вида являются диплоидными ( $2n = 100$ ) (Knytl et al., 2013). Соотношение площадей ядер *C. gibelio* и *C. carassius* составило в среднем 1.21. Соотношение площадей ядер эритроцитов триплоидных и диплоидных особей одного вида обычно составляет ~1.50: у европейского сома *Silurus glanis* – 1.56 (Flajšhans, 1977), у серебряного карася – 1.46 (Kalous et al., 2012). В условиях симпатрии площадь ядер эритроцитов диплоидных особей *C. gibelio* превышала таковую у *C. carassius* (Emiroglu et al., 2012). Таким образом, по крайней мере большинство исследованных нами особей серебряного карася являлись диплоидными. Следует отметить, что у этого вида уровень плоидности существенно не влияет на морфологические признаки (Васильева, 1990; Васильева, Васильев, 2000; Rylková et al., 2013).

Для анализа использовали преимущественно свежих наркотизированных (MS-222) особей, а также замороженные и фиксированные 4%-ным раствором формальдегида экземпляры длиной по Смитту (*FL*) 50–159 мм ( $M = 97$  мм;  $\sigma = 29$ ,  $n = 40$ ). У рыб отделяли голову и удаляли верхние покровные окостенения. Замороженные экземпляры использовали для изготовления сагиттальных срезов с целью уточнения пространственного расположения элементов лабиринта. Фрагменты головы рыбы фиксировали в пластилине на чашке Петри и под бинокулярным микроскопом проводили препарирование внутреннего уха, аккуратно извлекая мозг. Окостенения невробраниума прослежены после отделения мягких тканей у экземпляров, помещённых на несколько минут в воду температурой 90°C.

Изображения элементов внутреннего уха получали под микроскопом YEGREN TXB2-D7-DG (Китай), соединённым с цифровой камерой SKT-ML500C-125A. В некоторых случаях использовали послойные изображения с последующим совмещением слоёв в программе Adobe Photoshop. Измерения проводили с применением программы ImageJ.

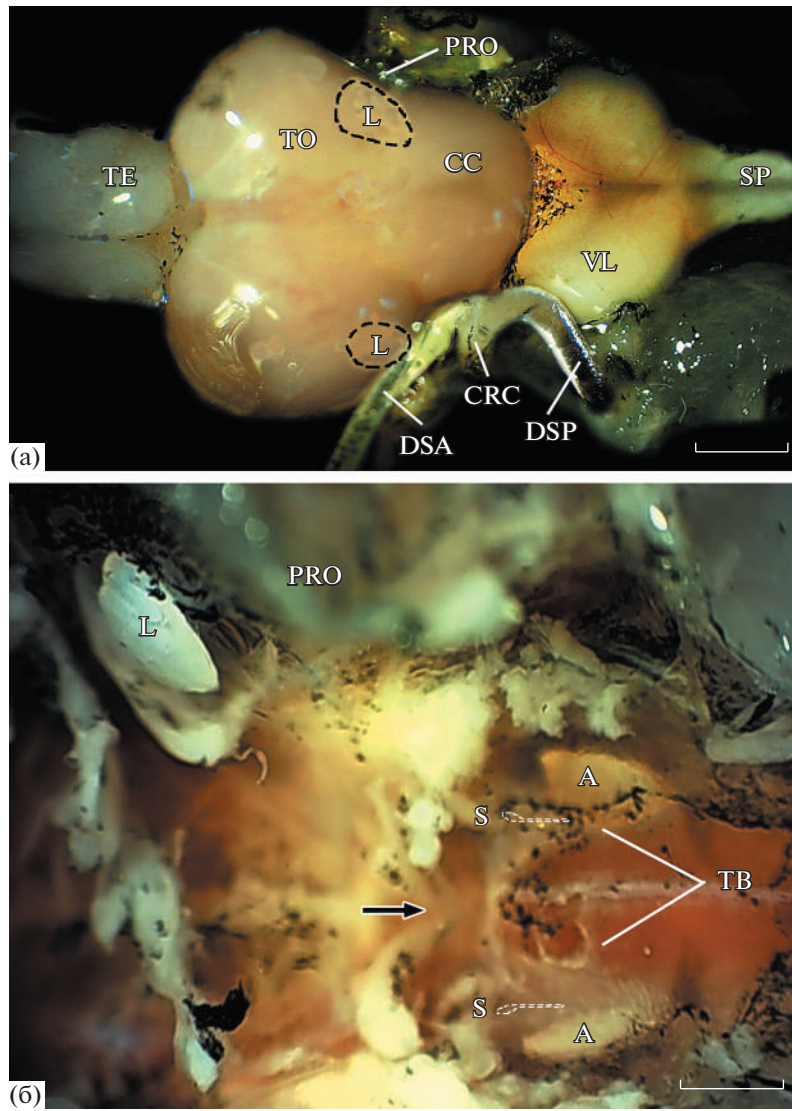
Для описания морфологии элементов внутреннего уха использована терминология из ряда работ (Chardon, 1968; Chardon et al., 2003; Rodgers, 2008; AL-Jumaily, 2012; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). Обозначения отделов мозга, окостенений и нервов взяты из нескольких статей (Takahasi, 1952; Ito et al., 2007; Dakrory, Hussein, 2011; Akmal et al., 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Мембранный лабиринт расположен в левой и правой заднебоковых областях невробраниума. Ушная капсула ограничена сверху *frontale* и *parietale*, снизу – *basioccipitale*. Внутреннее ухо чётко подразделяется на две части: переднюю верхнюю (*pars superior*) и заднюю нижнюю (*pars inferior*). *Pars superior* включает полукружные каналы и утрикулус, *pars inferior* – саккулус и лагену. Утрикулус и заключённый в нём отолит (лапиллус) расположены под заднебоковой вентральной границей оптической доли среднего мозга, а общий канал (*crus communis*) начинается позади утрикулуса и лежит на уровне средней боковой области мозжечка (рис. 1а). Дорсальная часть переднего полукружного канала прилегает к задней латеральной части оптической доли и находится на уровне её поверхности. Дорсальная часть заднего полукружного канала лежит над поверхностями задней части мозжечка и вагусной доли продолговатого мозга. Большая часть бокового полукружного канала заключена в ткани невробраниума.

*Pars superior* и *pars inferior* расположены на значительном расстоянии друг от друга как в переднезаднем, так и в дорсовентральном направлениях. У особей *FL* 82–109 мм ( $M = 96$  мм;  $\sigma = 10$ ,  $n = 20$ ) расстояние между задним краем лапиллуса и передним краем астерискуса в переднезаднем направлении составляет ~2.9 мм, а расстояние между вентральным краем лапиллуса и дорсальным краем астерискуса в дорсовентральном направлении – ~6.8 мм (рис. 1б, 2). Кроме этого астерискус смещён в медиальном направлении на ~0.6 мм по отношению к медиальному краю лапиллуса. Саккулус с наименьшим палочковидным отолитом (сагитта) и лагена с наибольшим отолитом (астерискус) заключены в костную капсулу *basioccipitale*. Эта капсула ограничена сверху тонкой костной мембраной, названной нами крышей *basioccipitale* (*tectum basioccipitale*). На этой мембране лежит продолговатый мозг. У некоторых особей под крышей *basioccipitale* просвечивают контуры астерискуса. Сагитта расположена медиально по отношению к астерискусу и слегка впереди последнего.

Вентральная область *pars superior*, включающая утрикулус с заключённым в нём лапиллусом, *ampulla anterior*, *ampulla lateralis*, общий канал (*crus communis*) и *ampulla posterior*, свободно лежит в небольшом углублении верхней части *prooticum*



**Рис. 1.** Головной мозг *Carassius gibelio* и расположение отолитов, вид сверху (здесь и на рис. 2–5 голова ориентирована влево): а – лапиллус (---) под задним вентральным краем зрительных долей, ювенильная особь *FL* 50 мм; б – лапиллус, астериск и приблизительное расположение сагитты (---), головной мозг удалён, самка *FL* 96 мм, IV–V стадия зрелости гонад, (→) – место впадения левого и правого каналов ductus utriculus-sacculus; А – астериск, СС – мозжечок (corpus cerebelli), CRC – общий канал (crus communis), DSA – передний полукружный канал (ductus semicircularis anterior), DSP – задний полукружный канал (ductus semicircularis posterior), L – лапиллус, PRO – prooticum, S – сагитта, SP – спинной мозг (spinal cord), TB – крыша basioccipitale (tectum basioccipitale), TE – передний мозг (telencephalon), TO – зрительные доли среднего мозга (optic tectum), VL – вагусная доля (vagal lobe) продолговатого мозга. Масштаб здесь и на рис. 2–4: 1 мм.

(prooticum fossa) перед гребнем этой кости, вдающимся внутрь ушной капсулы (рис. 16, 3).

Общий канал (crus communis) верхней части лабиринта продолжается в канал, соединяющий утрикулос и саккулос (ductus utriculus-sacculus), который идёт в дорсовентральном направлении по поверхности prooticum, а под задней границей мозжечка входит в костную капсулу basioccipitale через медиальное отверстие в крыше basioccipitale. Это отверстие расположено перед pars inferior на расстоянии (по средней линии basioccipitale)

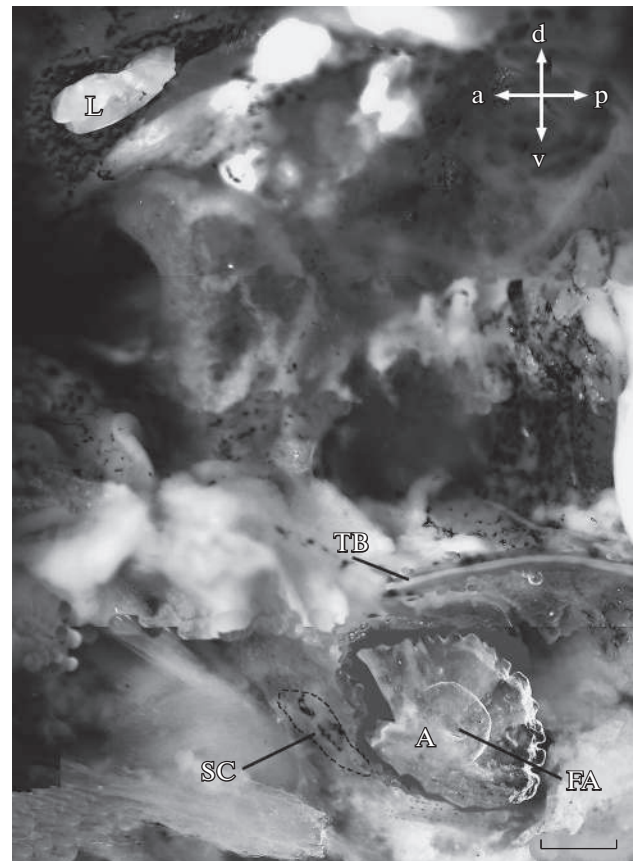
0.7 мм от передней границы астериска у особи *FL* 96 мм и 1.2 мм – у особи *FL* 144 мм (рис. 16, 4а); отверстие является общим для левого и правого ductus utriculus-sacculus. Ветви слухового нерва, иннервирующие макулы саккулоса и лагены, частично лежат внутри prooticum и входят в костную капсулу basioccipitale латерально от медиального отверстия в крыше basioccipitale. На каждой стороне неврокраниума вдоль латеральной границы ушной капсулы по поверхности basioccipitale проходит корешок блуждающего нерва.

Левая и правая части костной капсулы отделены друг от друга медиальным межатриальным гребнем *basioscapitale* (*cartilago interatrialis*), сросшимся в его верхней части (вдоль средней линии *basioscapitale*) с крышей *basioscapitale* (рис. 4б). По обе стороны от этого гребня имеются углубления, в которых лежат желудочки перилимфатического синуса (*sinus impar perilymphaticus*). Саккулус смещён медиально по отношению к лагене, оболочка которой прилегает к границе костной капсулы. Сагитта представляет собой малозаметный и хрупкий отолит, который редко удаётся извлечь. Астерискус, ориентированный в сагиттальной плоскости, свободно лежит в углублении костной капсулы *basioscapitale* (рис. 2, 4б, 4в). Слуховая ямка (*fossa acustica*) находится на медиальной поверхности астериска и прилегает к макуле. С латеральной стороны от костной капсулы *basioscapitale* находится отверстие слухового отдела неврокраниума, ограниченное *basioscapitale*, *prooticum*, *pteroticum* и *exoccipitale*. Схема внутреннего уха серебряного карася представлена на рис. 5.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В нашей статье впервые приведены изображения некоторых структур внутреннего уха серебряного карася, выполненные преимущественно на свежем материале. Некоторые из них не описаны у видов рода *Carassius*, но их можно найти на приведённых в ряде работ (см. ниже) схематических изображениях мембранного лабиринта представителей *Otophysi*.

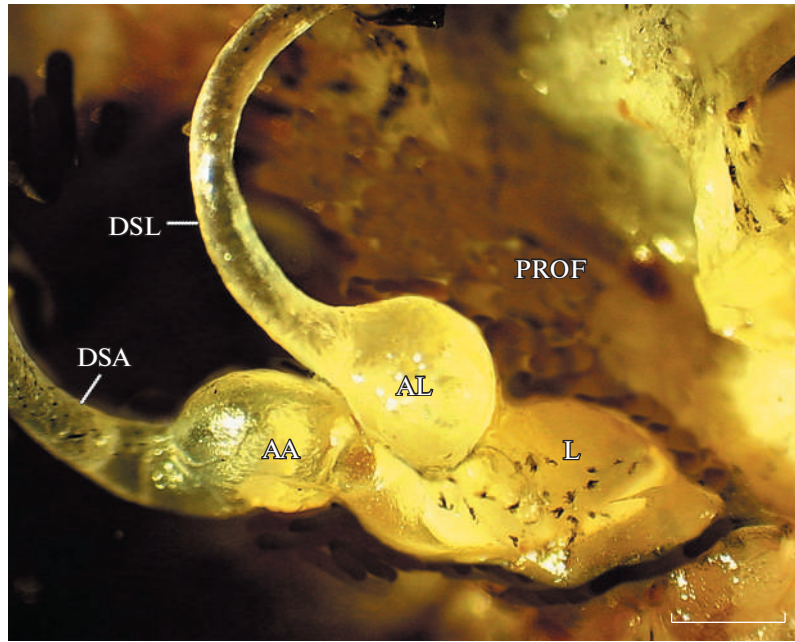
Наиболее выраженные отличия структуры внутреннего уха *Otophysi* от остальных костистых рыб состоят в следующем: 1) камеры саккулуса и лагены имеют соответственно удлинённую и округлую форму, а объём лагены превышает объём саккулуса и утрикулуса (за исключением большинства *Siluriformes*, у которых объём утрикулуса больше, чем объём двух других отолитовых органов, а лапиллус превышает по размеру сагитту и астерискус); 2) сагитта имеет палочковидную (звездообразную на поперечном срезе) форму с тонкими продольными лопастями; 3) астерискус по размеру превышает сагитту, уплощён в медиолатеральном направлении, имеет округлую форму и волнистые края (Popper, Coombs, 1982; Popper, Platt, 1983; Assis, 2003; Chardon et al., 2003; Popper, Fay, 2011; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). Остальные синапоморфии (аутапоморфии) внутреннего уха *Otophysi* включают следующие признаки: 4) соединение между *pars superior* и *pars inferior* через *ductus utriculus-sacculus*; 5) связь между левым и правым лабиринтами посредством поперечного канала (*canalis communicans transversus*), имеющего задний слепой вырост — эндолимфатический синус (*sinus endolymphaticus*); 6) перилимфатический синус (*sinus impar perilymphaticus*) прилегает к эндолимфатическому синусу и



**Рис. 2.** Сагиттальное изображение области внутреннего уха *Carassius gibelio* (самка FL 104 мм, VI–II стадия зрелости гонад), вид с медиальной стороны: FA — *fossa acustica*, SC — саккулус, (---) — область расположения саккулуса; a, p, d, v — соответственно передняя, задняя, дорсальная и вентральная стороны; ост. обозначения см. на рис. 1.

раздваивается в каудальном направлении, контактируя с внешних сторон с конечными элементами Веберова аппарата (*scaphii*) (Chardon et al., 2003; Popper, Fay, 2011; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016); 7) нижняя часть лабиринта (*pars inferior*), как правило, находится в костной капсуле (Frisch, Stetter, 1932; Chardon, Vandewalle, 1991, 1997; Chardon et al., 2003; наша статья).

Эволюционные изменения лабиринта *Otophysi* сопряжены с формированием элементов Веберова аппарата. В соответствии с одной из гипотез (Chardon, Vandewalle, 1997; Chardon et al., 2003), дивертикулом плавательного пузыря, соединяющийся с утрикулусом у генерализованных *Clupeiformes* (сестринской группой для *Ostariophysi*), преобразовался в межкостные лигаменты, прикрепляющиеся к элементам передних позвонков. Последние преобразовались в структуры Веберова аппарата. Можно предположить, что эти структуры вступили в контакт с отолитовыми органами *pars inferior*, а *pars superior* приобрела относительную независимость.



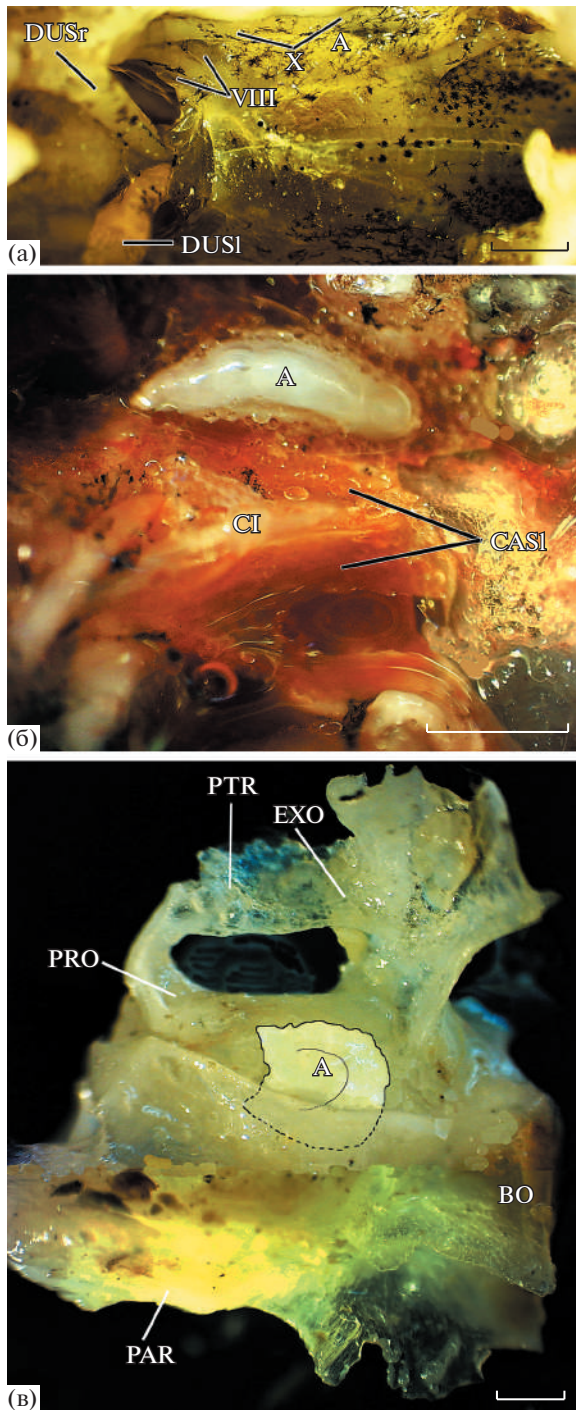
**Рис. 3.** Вентральная область верхней части (*pars superior*) внутреннего уха *Carassius gibelio* (самка FL 154 мм, IV стадия зрелости гонад), частично отделённая от неврокраниума, вид с медиальной стороны, *stus communis* и *ampulla posterior* удалены: AA – *ampulla anterior*, AL – *ampulla lateralis*, DSL – боковой полукружный канал (*ductus semicircularis lateralis*), PROF – *prooticum fossa*; ост. обозначения см. на рис. 1.

В связи с тем что окостенения Веберова аппарата лежат вдоль позвоночника, структуры *pars inferior*, участвующие в восприятии вибраций стенки плавательного пузыря, находятся на том же уровне. У сравнительно высокотелых рыб, к которым относятся представители рода *Carassius*, *pars superior* и *pars inferior* находятся на значительном расстоянии друг от друга, в связи с чем *ductus utriculus-sacculus* достигает существенной длины.

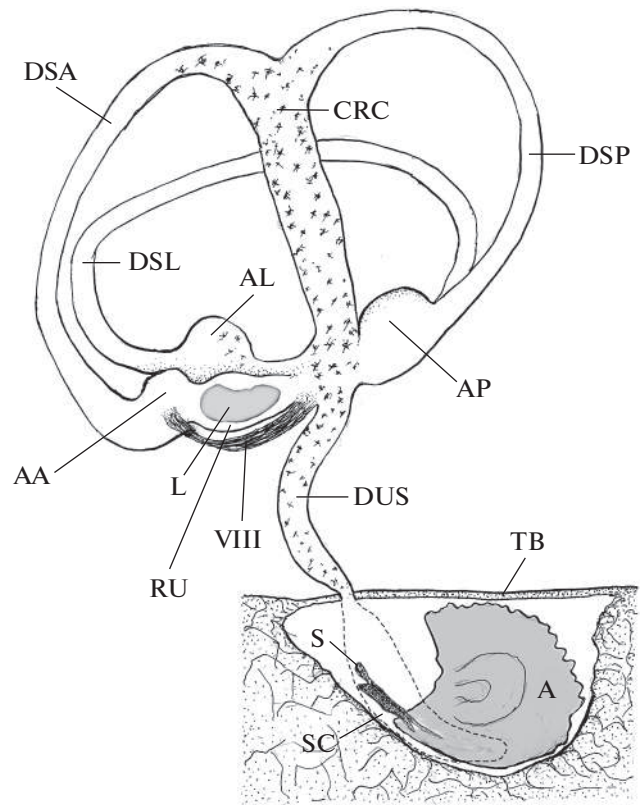
На изображениях лабиринта костистых рыб, приведённых в ряде обзорных работ (Chardon, Vandewalle, 1991, 1997; Kasumyan, 2004; Popper, Fay, 2011; Ladich, Schulz-Mirbach, 2016), представители *Otophysi* отличаются от остальных костистых рыб главным образом лишь относительными размерами саккулюса и лагены и соответственно формой и размером сагитты и астерискуса, а связь между эндолимфатическим и перилимфатическим синусами (вид сверху) показана весьма схематично. Канал, соединяющий *pars superior* и *pars inferior* (*ductus utriculus-sacculus*), как правило, изображён чрезвычайно коротким. У ряда представителей *Otophysi* этот канал в действительности является коротким, что подтверждают фотографии и рисунки, выполненные на следующих видах: *C. plumbeus* (Song et al., 2008), *C. luteus* (= *B. luteus*) (Al-Jumaily, 2012), сомик-перевёртыш *Synodontis nigriventris* (Siluriformes: Mochokidae) (Jensen, 1994), парчовый сом *Pterygoplichthys gibbiceps* (Siluriformes: Loricariidae) (Rodgers, 2008). Вместе с тем короткий *ductus utriculus-sacculus* изображён и на схемах внут-

реннего уха золотой рыбки (Platt, 1977. Fig. 1; Lanford et al., 2000. Fig. 2), что, очевидно, не соответствует реальной топографии элементов лабиринта. На одной из ранних схем (Watson, 1939. Fig. 8) этот канал не показан, но отмечен эндолимфатический синус, переходящий, по-видимому, в поперечный канал (*canalis communicans transversus*), соединяющийся с *pars superior*, что также не соответствует действительности.

У большинства костистых рыб, не относящихся к *Otophysi*, лабиринт не полностью погружён в ткани неврокраниума, а три отолитовых органа расположены свободно. Например, у видов семейства *Sarapidae* *pars superior* лежит в полости, образованной *prooticum* и *pteroiticum*, а *pars inferior* прилегает к *basioccipitale* и *exoccipitale*, причём обе последние кости соединяются, формируя для лагены и астерискуса углубление (*asteriscus foramen*) (Parmentier et al., 2001). Наличие костной капсулы, на поверхности которой лежит продолговатый мозг, по-видимому, является уникальной структурой *Otophysi*. Она упоминается лишь у некоторых видов и обычно отсутствует на схемах лабиринта. В частности, костная капсула *basioccipitale* описана у сомообразных рыб (Chardon et al., 2003). У большинства сомообразных утрикулос и передняя область саккулюса и лагена находятся в костной капсуле *basioccipitale*. Большая часть *pars inferior* покрыта тонкой костной мембраной, названной мостиком *exoccipitale* (*exoccipital bridge*)



**Рис. 4.** Нижняя часть (pars inferior) внутреннего уха *Carassius gibelio*: а – самка FL 144 мм, IV стадия зрелости гонад, вид сверху, головной мозг удалён; б – самка FL 84 мм, III стадия зрелости, вид сверху, tectum basioccipitale удалена, левый астерискус извлечён; в – самка FL 110 мм, IV стадия зрелости, вид с медиальной стороны, tectum basioccipitale удалена, астерискус выделен более ярким цветом; BO – basioccipitale, CASI – углубления для желудочков перилимфатического синуса (cavitatis atria sinus impairs), CI – cartilago interatrialis, DUSl – левый канал ductus utriculus-sacculus, DUSr – правый канал ductus utriculus-sacculus, EXO – exoccipitale, PAR – parasphenoidium, PTR – pteroticum, VIII – ветви nervus acusticus, X – корешок nervus vagus; ост. обозначения см. на рис. 1.



**Рис. 5.** Схема внутреннего уха *Carassius gibelio*, вид с медиальной стороны: AP – ampulla posterior, DUS – ductus utriculus-sacculus, RU – recessus utriculi, (---) – предполагаемая граница sacculus; ост. обозначения см. на рис. 1–4.

(Chardon et al., 2003). В связи с тем что в формировании этой структуры, очевидно, принимает участие и basioccipitale, мы именуем её tectum basioccipitale. У представителей семейств Trichomycteridae и Callichthyidae крыша basioccipitale отсутствует (редуцируется в процессе эволюции), но наблюдается частичное окостенение стенки перилимфатического синуса – структуры, аналогичной крыше basioccipitale (Chardon et al., 2003). Костная капсула, окружающая по меньшей мере лагону, изображена (но не обозначена) у голяна (Frisch, Stetter, 1932. Fig. 2). У золотой рыбки формирование костной капсулы basioccipitale описано лишь в одной работе (Watson, 1939). У мальков длиной 11 мм спинной мозг окружён хрящевым кольцом, спереди образующим ткани неврокраниума. В утолщённом основании хряща, лежащем между хордой и спинным мозгом, формируется полость, которая распространяется вперёд и таким образом образуется крыша над полостью перилимфатического синуса. Автор отмечает, что эта структура может представлять неокостеневшее продолжение exoccipitalia, а у взрослых особей превращается в тонкую костную пластинку.

У серебряного карася ductus utriculus-sacculus, очевидно, открывается в ростральную часть саккулюса. В указанной работе (Watson, 1939) морфология эндолимфатического и перилимфатического синусов не прослежена и должна составить предмет будущих исследований. По данным литературы, у *Otophysi* левый и правый саккулюсы сообщаются между собой поперечным каналом (canalis communicans transversus), медиальное расширение которого именуется эндолимфатическим синусом (sinus endolymphaticus). К эндолимфатическому синусу примыкает перилимфатический синус (sinus impar perilymphaticus), в каудальном направлении разделяющийся на левый и правый желудочки (atria sinus imparis) (Frisch, Stetter, 1932; Chardon et al., 2003). У всех *Otophysi*, по-видимому, имеется проток, соединяющий саккулюс и лагону. В частности, наличие такого протока отмечено у *P. gibbiceps*. У этого вида scaphium свободно прилегает к медиальной поверхности перилимфатического синуса, а последний контактирует с эндолимфатическим синусом и внешней мембраной лагены. Движение scaphium передаётся на мембрану перилимфатического синуса и вызывает перемещение эндолимфы в лагону (Rodgers, 2008). Вместе с тем если сагитта перемещается под действием движения эндолимфы, располагаясь напротив ductus utriculus-sacculus, то лагону практически изолирована от pars superior и саккулюса. В связи с этим сагитта воспринимает волны звукового давления низкой амплитуды, а астерискус функционирует как акселерометр, воспринимая волны смещения частиц (Chardon, Vandewalle, 1991; Chardon et al., 2003).

Таким образом, у серебряного карася и, очевидно, у остальных видов рода *Carassius*, которые морфологически близки друг к другу (Rylková et al., 2013), верхняя часть лабиринта (pars superior) значительно обособлена от нижней (pars inferior). Ductus utriculus-sacculus проходит вдоль боковой стенки prooticum, достигает существенной длины и впадает в медиальное отверстие крыши basioccipitale. Последняя представляет собой тонкую костную мембрану, покрывающую костную капсулу basioccipitale, в которую заключена нижняя часть лабиринта (pars inferior). Межвидовая изменчивость взаимного расположения структур внутреннего уха представителей *Otophysi*, адаптированных к близким и различающимся экологическим нишам, является предметом последующих работ.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю А.О. Касумяна (МГУ) и анонимных рецензентов за ценные замечания по тексту рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ 20-1-21 № 121032300102-9.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Васильева Е.Д. 1990. О морфологической дивергенции гиногенетической и бисексуальной форм серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоол. журн. Т. 69. № 11. С. 97–110.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2000. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 581–592.
- Монахов С.П., Аськеев А.О., Аськеев И.В. и др. 2020. Прошлое и настоящее видов рода *Carassius* Средневожского региона // Вопр. рыболовства. Т. 21. № 1. С. 5–19.
- Akmal Y., Dhamayanti Y., Paujiah E. 2020. Osteocranium of *Tor tambroides* (Cypriniformes: Cyprinidae) from Tangse River, Aceh, Indonesia // Biodiversitas. V. 21. № 2. P. 442–450. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d210203>
- Al-Jumaily I.S. 2012. Morphological description of inner ear in *Barbus luteus* Heckel (Teleostei: Cyprinidae) // Ibn Al Haitham J. Pure Appl. Sci. V. 25. № 3. P. 104–112.
- Assis C.A. 2003. The lagenar otoliths of teleosts: their morphology and its application in species identification, phylogeny and systematics // J. Fish Biol. V. 62. № 6. P. 1268–1295. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00106.x>
- Briggs J.C. 2005. The biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal // J. Biogeogr. V. 32. № 2. P. 287–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01170.x>
- Canfield J.G., Rose G.J. 1996. Hierarchical sensory guidance of Mauthner-mediated escape response in goldfish (*Carassius auratus*) and cichlids (*Haplochromis burtoni*) // Brain Behav. Evol. V. 48. № 3. P. 137–146. <https://doi.org/10.1159/000113193>
- Chardon M. 1968. Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes // Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. V. 169. P. 1–277.
- Chardon M., Vandewalle P. 1991. Acoustico-lateralis system // Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation / Eds. Winfield I.J., Nelson J.S. London; N.Y.: Chapman and Hall. P. 332–352.
- Chardon M., Vandewalle P. 1997. Evolutionary trends and possible origin of the Weberian apparatus // Netherl. J. Zool. V. 47. № 4. P. 383–403. <https://doi.org/10.1163/156854297X00076>
- Chardon M., Parmentier E., Vandewalle P. 2003. Morphology, development and evolution of the Weberian apparatus in catfish // Catfishes / Eds. Arratia G. et al. Enfield: Sci. Publ. P. 71–120.
- Dakrory A.I., Hussein A.K. 2011. Anatomical studies on the cranial nerves of *Mugil cephalus* (family: Mugilidae). Nervus vagus // Aust. J. Basic Appl. Sci. V. 5. № 12. P. 60–74.
- Emiroglu Ö., Uyanoglu M., Baskurt S. 2012. Comparison of the erythrocyte sizes of *Carassius gibelio* and *Carassius carassius*

- species living together in Akgöl (Adapazari/Turkey) // Asian J. Anim. Vet. Adv. V. 7. № 9. P. 876–883.  
<https://doi.org/10.3923/ajava.2012.876.883>
- Fay R.R. 1970. Auditory frequency discrimination in the goldfish (*Carassius auratus*) // J. Comp. Physiol. Psychol. V. 73. № 2. P. 175–180.  
<https://doi.org/10.1037/h0030245>
- Fay R.R. 1980. Psychophysics and neurophysiology of temporal factors in hearing by the goldfish: amplitude modulation detection // J. Neurophysiol. V. 44. № 2. P. 312–332.  
<https://doi.org/10.1152/jn.1980.44.2.312>
- Fay R.R., Popper A.N. 1974. Acoustic stimulation of the ear of the goldfish (*Carassius auratus*) // J. Exp. Biol. V. 61. № 1. P. 243–260.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.61.1.243>
- Fay R.R., Ahroon W., Orawski A. 1978. Auditory masking patterns in the goldfish (*Carassius auratus*): psychophysical tuning curves // Ibid. V. 74. № 1. P. 83–100.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.74.1.83>
- Finneran J.J., Hastings M.C. 2000. A mathematical analysis of the peripheral auditory system mechanics in the goldfish (*Carassius auratus*) // J. Acoust. Soc. Am. V. 108. № 3. P. 1308–1321.  
<https://doi.org/10.1121/1.1286099>
- Flajšhans M. 1977. A model approach to distinguish diploid and triploid fish by means of computer-assisted image analysis // Acta Vet. Brno. V. 66. № 2. P. 101–110.  
<https://doi.org/10.2754/avb199766020101>
- Frisch K. v., Stetter H. 1932. Unterbuchungen über den Sitz des Gehörssinnes bei der Elritze // Z. Vergl. Physiologie. V. 17. № 4. P. 686–801.  
<https://doi.org/10.1007/BF00339067>
- Hall L., Patricowski M., Fay R.R. 1981. Neurophysiological mechanisms of intensity discrimination in the goldfish // Hearing and sound communication in fishes / Eds. Tavolga W.N. et al. N.Y.: Springer-Verlag. P. 179–186.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7186-5\\_9](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7186-5_9)
- Hama K. 1969. A study on the fine structure of the saccular macula of the gold fish // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. V. 94. № 2. P. 155–171.  
<https://doi.org/10.1007/bf00339353>
- Ito H., Ishikawa Y., Yoshimoto M., Yamamoto N. 2007. Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche // Brain Behav. Evol. V. 69. № 2. P. 76–86.  
<https://doi.org/10.1159/000095196>
- Jacobs D.W., Tavolga W.N. 1968. Acoustic frequency discrimination in the goldfish // Anim. Behav. V. 16. № 1. P. 67–71.  
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(68\)90111-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(68)90111-5)
- Jensen J.C. 1994. Structure and innervation of the inner ear sensory organs in an otophysine fish, the upside-down catfish (*Synodontis nigriventris* David) // Acta Zool. V. 75. № 2. P. 143–160.  
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1994.tb01118.x>
- Jones G.M., Spells K.E. 1963. A theoretical and comparative study of the functional dependence of the semicircular canal upon its physical dimensions // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. V. 157. № 968. P. 403–419.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.1963.0019>
- Kalous L., Bohlen J., Rylková K., Petrtýl M. 2012. Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neotype for *Carassius gibelio* (Teleostei: Cyprinidae) // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 23. № 1. P. 11–18.
- Kasumyan A.O. 2004. The vestibular system and sense of equilibrium in fish // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S224–S268.
- Knytl M., Kalous L., Ráb P. 2013. Karyotype and chromosome banding of endangered crucian carp, *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Cyprinidae) // Comp. Cytogen. V. 7. № 3. P. 205–213.  
<https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v7i3.5411>
- Ladich F., Schulz-Mirbach T. 2016. Diversity in fish auditory systems: one of the riddles of sensory biology // Front. Ecol. Evol. V. 4. Article 28.  
<https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00028>
- Ladich F., Wysocki L.E. 2003. How does tripus extirpation affect auditory sensitivity in goldfish? // Hear. Res. V. 182. № 1–2. P. 119–129.  
[https://doi.org/10.1016/S0378-5955\(03\)00188-6](https://doi.org/10.1016/S0378-5955(03)00188-6)
- Lanford P., Platt C., Popper A.N. 2000. Structure and function in the saccule of the goldfish (*Carassius auratus*): A model of diversity in the non-amniote ear // Ibid. V. 143. № 1–2. P. 1–13.  
[https://doi.org/10.1016/s0378-5955\(00\)00015-0](https://doi.org/10.1016/s0378-5955(00)00015-0)
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Fifth Edition. Hoboken: John Wiley and Sons, 707 p.
- Parmentier E., Vandewalle P., Lagardère F. 2001. Morphoanatomy of the otic region in carapid fishes: eco-morphological study of their otoliths // J. Fish Biol. V. 58. № 4. P. 1046–1061.  
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1511>
- Platt C. 1977. Hair cell distribution and orientation in goldfish otolith organs // J. Comp. Neurol. V. 172. № 2. P. 283–297.  
<https://doi.org/10.1002/cne.901720207>
- Popper A.N., Coombs S. 1982. The morphology and evolution of the ear in Actinopterygian fishes // Amer. Zool. V. 22. № 2. P. 311–328.  
<https://doi.org/10.1093/icb/22.2.311>
- Popper A.N., Edds-Walton P.L. 1995. Structural diversity in the inner ear of teleost fishes: implications for connections to the Mauthner cell // Brain Behav. Evol. V. 46. № 3. P. 131–140.  
<https://doi.org/10.1159/000113266>
- Popper A.N., Fay R.R. 2011. Rethinking sound detection by fishes // Hear. Res. V. 273. № 1–2. P. 25–36.  
<https://doi.org/10.1016/j.heares.2009.12.023>
- Popper A.N., Platt C. 1983. Sensory surface of the saccule and lagena in the ears of Ostariophysan fishes // J. Morphol. V. 176. № 2. P. 121–129.  
<https://doi.org/10.1002/jmor.1051760202>
- Popper A.N., Fay R.R., Platt C., Sand O. 2003. Sound detection mechanisms and capabilities of teleost fishes // Sensory processing in aquatic environments / Eds. Collin S.P., Marshall N.J. N. Y.: Springer-Verlag. P. 3–38.
- Popper A.N., Ramcharitar J., Campana S.E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology // Mar. Freshw. Res. V. 56. № 5. P. 497–504.  
<https://doi.org/10.1071/MF04267>
- Przybył A., Przybylski M., Spóz A. et al. 2020. Sex, size and ploidy ratios of *Carassius gibelio* from Poland // Aquat. Invasions. V. 15. № 2. P. 335–354.  
<https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.2.08>
- Putland R.L., Montgomery J.C., Radford C.A. 2019. Ecology of fish hearing // J. Fish. Biol. V. 95. № 1. P. 39–52.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.13867>

- Retzius G.* 1881. Das Gehörorgan der Wirbelthiere: morphologische-histologische Studien. V. 1. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm: Samson and Wallin, 368 p.
- Rodgers B.D.* 2008. Morphology of the inner and peripheral ear of the loricariid catfish *Pterygoplichthys gibbiceps* K. // Honors college capstone experience. Thesis projects. Paper 221. [http://digitalcommons.wku.edu/stu\\_hon\\_theses/221](http://digitalcommons.wku.edu/stu_hon_theses/221).
- Rylková K., Kalous L., Bohlen J. et al.* 2013. Phylogeny and biogeographic history of the cyprinid fish genus *Carassius* (Teleostei: Cyprinidae) with focus on natural and anthropogenic arrivals in Europe // *Aquaculture*. V. 380–383. P. 13–20. <https://doi.org/10.1016/J.AQUACULTURE.2012.11.027>
- Schulz-Mirbach T., Heß M., Plath M.* 2011. Inner ear morphology in the Atlantic molly *Poecilia mexicana* – first detailed microanatomical study of the inner ear of a cyprinodontiform species // *PLoS ONE*. V. 6. № 11. Article e27734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027734>
- Schulz-Mirbach T., Metscher B., Ladich F.* 2012. Relationship between swim bladder morphology and hearing abilities—a case study on Asian and African cichlids // *Ibid.* V. 7. № 8. Article e42292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042292>
- Schulz-Mirbach T., Heß M., Metscher B.D. et al.* 2013a. A unique swim bladder-inner ear connection in a teleost fish revealed by a combined high-resolution microtomographic and three-dimensional histological study // *BMC Biol.* V. 11. Article 75. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-75>
- Schulz-Mirbach T., Heß M., Metscher B.D.* 2013b. Sensory epithelia of the fish inner ear in 3D: studied with high-resolution contrast enhanced microCT // *Front. Zool.* V. 10. Article 63. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-63>
- Smith M.E., Coffin A.B., Miller D.L., Popper A.N.* 2006. Anatomical and functional recovery of the goldfish (*Carassius auratus*) ear following noise exposure // *J. Exp. Biol.* V. 209. № 21. P. 4193–4202. <https://doi.org/10.1242/jeb.02490>
- Song J., Mann D.A., Cot P.A. et al.* 2008. The inner ears of Northern Canadian freshwater fishes following exposure to seismic air gun sounds // *J. Acoust. Soc. Am.* V. 124. № 2. P. 1360–1366. <https://doi.org/10.1121/1.2946702>
- Takahasi N.* 1952. Revision of the names of head bones of *Cyprinus carpio* and *Carassius auratus* // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 2. № 4–5. P. 196–205. <https://doi.org/10.11369/jji1950.2.196>
- Watson J.M.* 1939. The development of the Weberian ossicles and anterior vertebrae in the goldfish // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 127. № 849. P. 452–472. <https://doi.org/10.1098/rspb.1939.0034>



УДК 597.5.591.9

## АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИХТИОФАУНЫ ВНУТРЕННИХ И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ОСТРОВА САХАЛИН. 5. СЕМЕЙСТВА CYCLOPTERIDAE–LIPARIDAE<sup>#</sup>

© 2022 г. Ю. В. Дылдин<sup>1, \*</sup>, А. М. Орлов<sup>1, 2, 3, 4, 5, 6</sup>

<sup>1</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия

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

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

<sup>4</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>5</sup>Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

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

\*E-mail: yurydyldin@gmail.com

Поступила в редакцию 29.01.2021 г.

После доработки 04.02.2021 г.

Принята к публикации 04.02.2021 г.

В пятой части работы приводится окончание аннотированного списка видов рыб, встречающихся в морских (в пределах 200-мильной зоны), солоноватых и пресных водах Сахалина – 84 вида из одного отряда Perciformes, одного подотряда Cottoidei, двух семейств Cyclopteridae, Liparidae и двух подсемейств Liparopsinae, Eumicrotreminae в 13 родах. Приводится общая экологическая характеристика ихтиофауны Сахалина, а также заключительный очерк.

*Ключевые слова:* ихтиофауна, аннотированный список, природоохранный статус, промысловое значение, морские рыбы, пресноводные рыбы, солоноватоводные рыбы, Сахалин, Охотское море, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875222020060

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

## ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЭКОЛОГИИ ПЯТНИСТОГО ТЕРПУГА *HEXAGRAMMOS STELLERI* (HEXAGRAMMIDAE) В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2022 г. Ю. К. Курбанов\*

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

\*E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru

Поступила в редакцию 01.02.2021 г.

После доработки 15.03.2021 г.

Принята к публикации 16.03.2021 г.

На основании материалов донных траловых съёмок, выполненных в прикамчатских водах Охотского моря в летне-осенний период 1999–2019 гг., выяснено, что пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri* является обычным компонентом донной ихтиофауны. Его наиболее плотные скопления отмечены в северной части западнокамчатского шельфа, что обусловлено особым гидрологическим режимом в этом районе. Судя по динамике уловов, встречаемости и батиметрическому распределению терпуга в июне–октябре, пик нереста приходится на август, когда вид отмечается в значительных количествах на глубинах < 20 м. Осенью молодь перемещается в придонные слои и концентрируется в диапазоне глубин 31–40 м. В уловах в исследованном районе *H. stelleri* представлен особями длиной 7–37 см и массой 10–680 г. Результаты анализа зависимости длина–масса у рыб западного побережья Камчатки в сопоставлении с таковой у рыб североохотоморских вод указывают на разный характер роста терпуга в пределах Охотского моря.

**Ключевые слова:** пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri*, распределение, размерный состав, масса, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875222020151

Бровастые терпуги рода *Hexagrammos* повсеместно обитают в прикамчатских водах. Рыбы этой группы из-за отсутствия значимых скоплений не используются промыслом, однако являются потенциальными объектами прибрежного рыболовства, а в спортивно-любительском сегменте приобретают всё большее значение (Юсупов и др., 2006; Токранов, 2018). Одним из таких видов является наиболее широко распространённый в северной части Тихого океана пятнистый терпуг *H. stelleri*: от зал. Петра Великого Японского моря и тихоокеанского побережья о-ва Хоккайдо у азиатских берегов до северной части Калифорнии – у американских (Рутенберг, 1962; Линдберг, Красюкова, 1987; Allen, Smith, 1988). Помимо этого он отмечен в прилегающих районах Арктики – в Чукотском море и западной части моря Бофорта (Mecklenburg et al., 2002; Антоненко, 2010).

В настоящее время степень изученности жизненного цикла *H. stelleri* на столь обширном ареале крайне низка. В российских водах обстоятельно рассмотрены распределение, биология и состояние запасов терпуга в акваториях северной части Охотского моря (Черешнев и др., 2001; Ше-

стаков, Назаркин, 2006; Юсупов и др., 2006; Шестаков, 2019) и в зал. Петра Великого Японского моря (Антоненко, Вдовин, 2001; Антоненко, Гнубкина, 2001; Вдовин, Антоненко, 2001; Антоненко, Пушина, 2002). В то же время исследования жизненного цикла данного вида у берегов Камчатки представлены на основе очень ограниченного материала (Золотов, 2012), в особенности у охотоморского побережья, где он занимает доминирующее место среди бровастых терпугов как по численности, так и по биомассе. Исключение составляют работы по состоянию запасов и питанию *H. stelleri* в данной акватории (Четвергов, 2000; Напазаков, 2010, 2015).

Цель работы – проанализировать и охарактеризовать встречаемость, распределение и особенности экологии пятнистого терпуга в прикамчатских водах Охотского моря.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран у западного побережья Камчатки в летне-осенний период (июнь–октябрь) 1999–2019 гг. в ходе проведения донных траловых

**Таблица 1.** Список донных траловых съёмок у западного побережья Камчатки, материалы которых использованы в работе

Судно	Год	Дата	Охват глубин, м	Число тралений и промеренных рыб		
				$N$	$N_R/n$	$N_T$
НИС “Профессор Кагановский”	1999	05.07–04.08	14–206	141	21/5161	21
СРТМ-К “Пограничник Петров”	2000	19.07–03.09	12–300	156	28/5659	25
То же	2001	02.07–13.08	12–201	206	43/5522	43
СТР “Сопочное”	2002	14.07–12.08	8–206	179	32/5–	18
СРТМ-К “Панкара”	2003	03.09–22.10	14–300	235	96/5–	–
НИС “Профессор Пробатов”	2005	02.07–21.08	15–296	213	46/543	46
НИС “Профессор Кагановский”	2005	15.06–22.07	13–202	284	65/5–	65
СРТМ-К “Пограничник Кирдищев”	2006	04.07–25.07	15–151	59	15/5111	–
НИС “Профессор Кагановский”	2007	07.07–09.08	14–200	196	56/5858	–
То же	2008	05.07–29.07	11–201	198	45/5–	1
НИС “Профессор Кизеветтер”	2009	23.07–27.08	14–284	241	49/527	–
То же	2010	05.07–08.08	13–262	208	54/5794	54
НИС “ТИНРО”	2011	08.07–11.08	13–300	218	51/5266	–
НИС “Профессор Пробатов”	2012	05.07–22.07	9–102	124	20/5–	–
То же	2013	15.06–21.08	13–261	200	51/5–	51
НИС “ТИНРО”	2014	09.06–18.07	14–299	226	65/514	64
НИС “Профессор Кизеветтер”	2015	06.06–13.07	14–300	239	58/514	–
НИС “ТИНРО”	2016	02.06–06.07	13–298	226	68/516	68
То же	2017	22.06–01.08	12–298	241	73/51499	65
»	2017	05.10–12.10	15–255	41	13/5–	–
»	2018	01.06–03.07	12–204	185	66/544	66
НИС “Профессор Кагановский”	2019	11.06–12.07	11–275	218	73/5381	73
Всего				4234	1088/5409	660

**Примечание.** НИС – научно-исследовательское судно, СТР – средний траулер рыболовный, СРТМ-К – средний рыболовный морозильный траулер. Число тралений:  $N$  – общее,  $N_R$  – результативных (в уловах которых отмечен терпуг),  $N_T$  – с измерением температуры придонного слоя воды;  $n$  – число промеренных рыб.

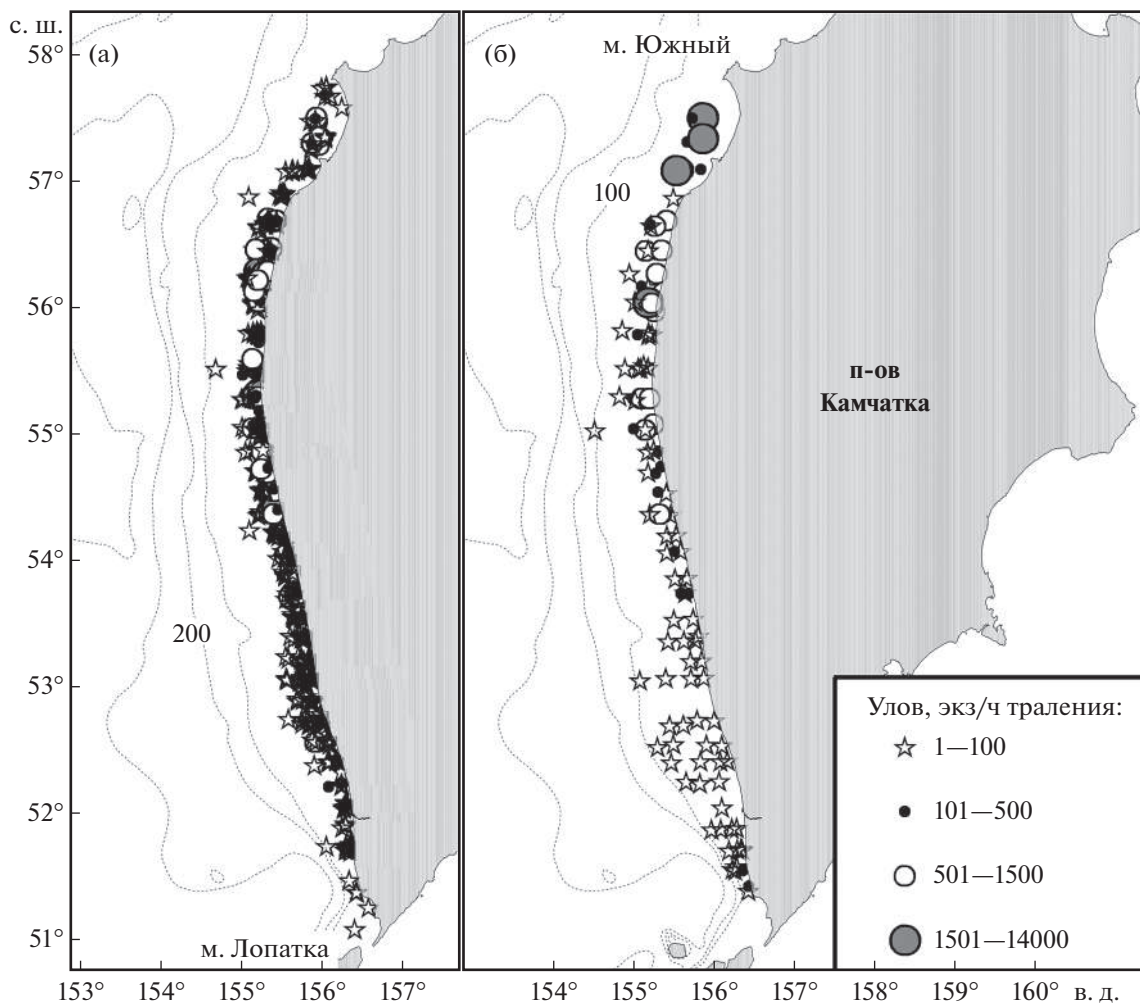
съёмок (табл. 1). Траления выполняли донным тралом ДТ 27.1 при скорости судна 3 узла. Поскольку пятнистый терпуг является сублиторальным видом и не встречается в верхних отделах материкового склона, в анализ включены только траления, выполненные в диапазоне глубин до 300 м. Разбор уловов на каждой траловой съёмке выполняли по общепринятой методике (Борец, 1997).

Пространственное и батиметрическое распределение, размерную структуру уловов и температурные предпочтения пятнистого терпуга анализировали по материалам съёмок 2000–2019 гг. (4093 траления, 5248 экз.); зависимость массы тела ( $W$ ) от полной длины ( $TL$ ) – по собранным в 1999 г. данным (141 траление, 161 экз.). Частоту встречаемости (ЧВ, %) определяли как отношение числа результативных тралений к общему их числу. Пространственное распределение уловов наносили на карту с использованием программы ArcView GIS 3.3. Плотность по батиметрическим диапазонам рас-

считывали методом площадей (Аксютин, 1968) с некоторыми дополнениями (Лапко, 2002; Савин, 2012). Затем проводили осреднение данного показателя по глубинам. К рассматриваемому виду был принят коэффициент уловистости 0.4 (Борец, 1997; Ильинский, 2007). Распределение терпуга в зависимости от температуры придонного слоя воды в летний период анализировали по средним значениям плотности (экз/км<sup>2</sup>).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В период проведения траловых работ пятнистый терпуг постоянно отмечался в уловах в пределах обследованного района: от м. Лопатка на юге до м. Южный на севере (рис. 1). ЧВ данного вида в разные годы варьировала от 14.9 до 40.9% (в среднем 25.4%). Таким образом, *H. stelleri* является обычным компонентом донной ихтиофауны западнокамчатского шельфа.



**Рис. 1.** Распределение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* у западного побережья Камчатки в летний (а) и осенний (б) периоды 2000–2019 гг.; (···) – изобаты.

Наибольшие уловы отмечены севернее 54° с.ш., что не противоречит более ранним исследованиям (Четвергов, 2000). Как летом, так и осенью у юго-западной оконечности Камчатки уловы *H. stelleri* были относительно низкими и не превышали 100 экз/ч траления. Пространственное распределение пятнистого терпуга подтверждает предположение Золотова (2012) о том, что данный вид предпочитает модифицированные субарктические водные массы Охотского моря с более низкими значениями температуры и солёности.

Величина уловов и частота встречаемости пятнистого терпуга у западного побережья Камчатки в рассматриваемый период подвержены сезонной динамике (рис. 2). Максимальные значения средних уловов летом отмечены в июле, осенью – в сентябре, а минимальные – соответственно в августе и октябре. Наиболее часто *H. stelleri* встречался в июне (30.3%) и октябре (27.0%), в то время как наименьший показатель ЧВ приходился на ав-

густ (15.9%). Выявленная динамика этих показателей, вероятно, связана с особенностями распределения *H. stelleri* на разных этапах жизненного цикла. Как известно (Горбунова, 1962), нерест данного вида проходит в летне-осенний период, при этом в южных районах его отмечают позднее, чем в северных. Так, в акватории зал. Петра Великого Японского моря пятнистый терпуг нерестится в сентябре–октябре (Антоненко, Пушина, 2002), в Тауйской губе северной части Охотского моря – с конца июня по сентябрь (Шестаков, Назаркин, 2006; Шестаков, 2019), а у американского побережья Тихого океана в районе зал. Пьюджет-Саунд и архипелага Сан-Хуан – в октябре–декабре (Patton, 1980; DeMartini, 1986). Снижение уловов и частоты встречаемости *H. stelleri* у западного побережья Камчатки во второй половине лета, вероятно, указывает на начало нерестового периода с пиком в августе. *H. stelleri* размножается в литоральной зоне в диапазоне глубин 2.5–8.0 м (DeMartini, 1986; Антоненко, Гнубкина, 2001; Юсупов и др.,

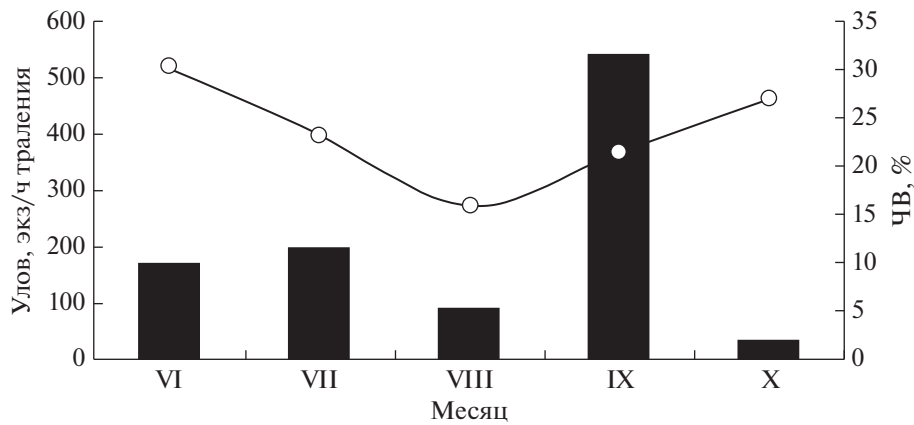


Рис. 2. Динамика средних уловов (■) и частота встречаемости – ЧВ (—○—) пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* по месяцам у западного побережья Камчатки в летне-осенний период 2000–2019 гг.

2006), где учётные траления мы не проводили. Поэтому величина уловов в августе у Западной Камчатки не отражает реальную численность вида. Минимальные уловы в октябре, видимо, обусловлены двумя причинами. Во-первых, в это время происходит постепенный отход половозрелых рыб из расположенных на мелководье районов нереста, при этом они не образуют плотных скоплений. Во-вторых, минимальный показатель средних уловов может быть обусловлен значительно меньшим числом тралений в октябре по сравнению с другими месяцами.

Пятнистый терпуг является представителем сублиторального ихтиоценоза и на разных этапах своего жизненного цикла встречается во всём диапазоне глубин шельфа. Нижняя граница вертикального распространения определяется особенностями конкретного района обитания. Например, для восточной части Берингова моря она составляет 175 м (Allen, Smith, 1988), а для российских вод Японского моря – 308 м (Панченко и др., 2016). Для прикамчатских вод Охотского моря в качестве нижней границы Золотов (2012) указывает глубины 151–200 м. В наших уловах в летне-осенний период 2000–2019 гг. *H. stelleri* был отмечен в диапазоне 10–117 м. В летние месяцы данный вид встречался наиболее часто на глубинах < 20 м, где его средняя плотность распределения достигала 6833 экз/км<sup>2</sup> (941.3 кг/км<sup>2</sup>) (табл. 2). Образование столь плотных скоплений пятнистого терпуга на мелководье, вероятно, объясняется началом его нерестового периода. Осенью пятнистый терпуг концентрировался преимущественно на глубинах 31–40 м – 29944 экз/км<sup>2</sup> (490.1 кг/км<sup>2</sup>). Причины таких высоких значений показателей плотности по численности и низким по массе можно объяснить следующим образом.

Эмбриональный период пятнистого терпуга длится ~ 1 мес., вылупившаяся молодь обитает

в пелагиали, нередко встречаясь вдали от берега (Горбунова, 1962; DeMartini, 1986; Юсупов, Юсупов, 2019). По данным Токранова и Сафронова (2004), в приповерхностном слое Охотского моря (0–5 м) личинки *H. stelleri* TL 9–13 мм единично начинают встречаться в августе, к сентябрю–октябрю их численность в ихтионейстоне резко возрастает, что указывает на массовое вылупление. В это время личинки терпуга имеют TL 7–22 мм. В июне следующего года длина мальков варьирует в пределах 24–43 мм, ЧВ начинает снижаться, а в июле они уже не отмечаются в приповерхностном слое, что объясняется их переходом в эпипелагиаль. Ранее Горбунова (1962) указывала, что в этом слое длина мальков терпуга в июле составляет 30–70 мм. Учитывая динамику уловов, встречаемость по месяцам и вероятность того, что пик нереста *H. stelleri* в прикамчатских водах Охотского моря приходится на август, можно предположить, что начиная с первой половины осени в исследованном районе у молоди пятнистого терпуга происходит смена образа жизни с пелагического на придонный. Появление значительного числа более мелких особей также объясняет существенные уловы у западного побережья Камчатки в сентябре (рис. 2) и высокие показатели их встречаемости на глубинах 31–40 м.

По данным Антоненко и Вдовина (2001), в зал. Петра Великого Японского моря молодь пятнистого терпуга к придонному образу жизни переходит в августе–сентябре. В прикамчатских водах Охотского моря это происходит на 1–2 мес. позже. Подобные различия, по-видимому, вызваны более суровым гидрологическим режимом исследованного района, который в значительной степени влияет на темп роста *H. stelleri*.

Пятнистый терпуг встречается в довольно широком диапазоне температуры придонных вод: от –2.0 до 11.7°C (Напазаков, 2010; Золотов, 2012; Love et al., 2016), т.е. является эвритермным видом.

**Таблица 2.** Батиметрическое распределение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* у западного побережья Камчатки в летний и осенний периоды 2000–2019 гг.

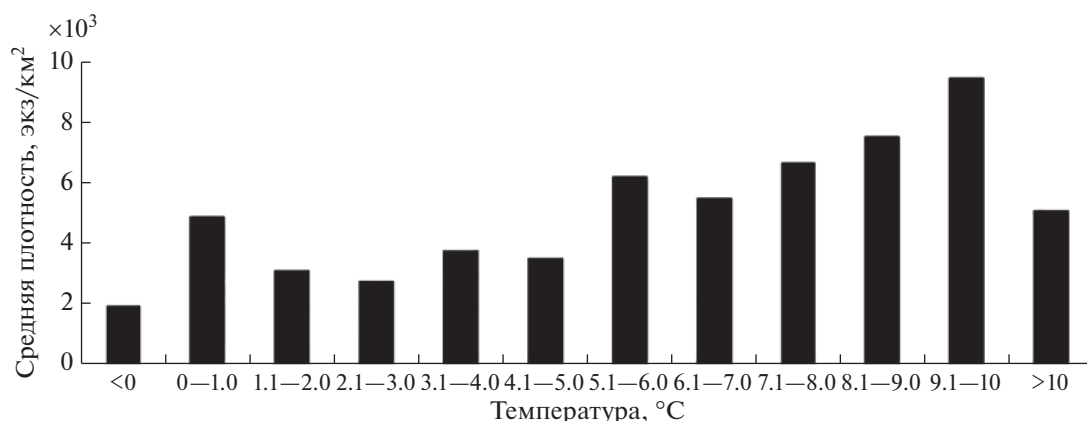
Глубины, м	Лето (июнь–август)				Осень (сентябрь–октябрь)			
	ЧВ, %	P		n	ЧВ, %	P		n
		экз/км <sup>2</sup>	кг/км <sup>2</sup>			экз/км <sup>2</sup>	кг/км <sup>2</sup>	
<20	85.2	6833	941.3	495	85.7	6765	187.6	28
20–30	62.3	4137	766.4	665	87.8	10210	571.3	49
31–40	27.8	2191	451.2	335	87.5	29944	490.1	16
41–50	7.4	446	68.3	336	55.0	1490	342.5	20
51–60	1.6	522	158.1	375	44.0	346	65.0	25
61–70	1.0	112	22.5	204	27.3	244	21.7	11
71–80	0.5	57	18.1	415	7.1	57	6.3	28
81–90	–	–	–	125	–	–	–	13
91–100	–	–	–	172	–	–	–	27
>100	–	–	–	694	1.6	94	32.8	61

**Примечание.** ЧВ – частота встречаемости, P – средняя плотность, n – число тралений, “–” – нет данных.

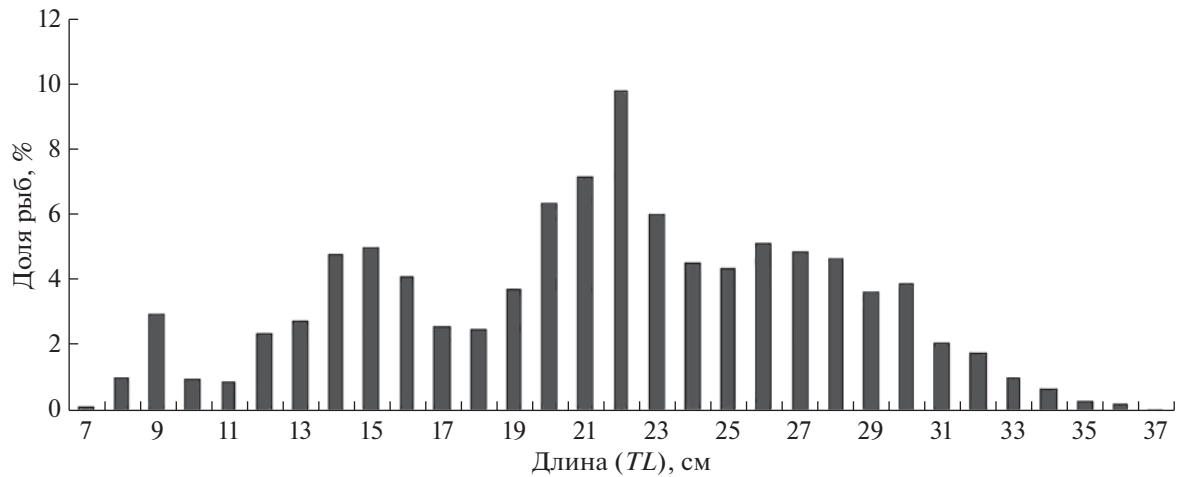
Согласно материалам, собранным в 2000–2019 гг. в летние месяцы, *H. stelleri* встречался при температуре у дна от  $-0.2$  до  $12.6^{\circ}\text{C}$ ; наиболее предпочитаемый диапазон –  $7-10^{\circ}\text{C}$  (рис. 3). Следует подчеркнуть, что характер распределения терпуга в зависимости от придонной температуры вполне согласуется с таковым по диапазонам глубин в летний период, так как в это время исследуемый вид начинает мигрировать в хорошо прогреваемые участки прибрежной зоны для нереста.

Среди представителей рода *Hexagrammos* пятнистый терпуг характеризуется сравнительно мелкими размерами. Максимальная TL 48 см отмечена у

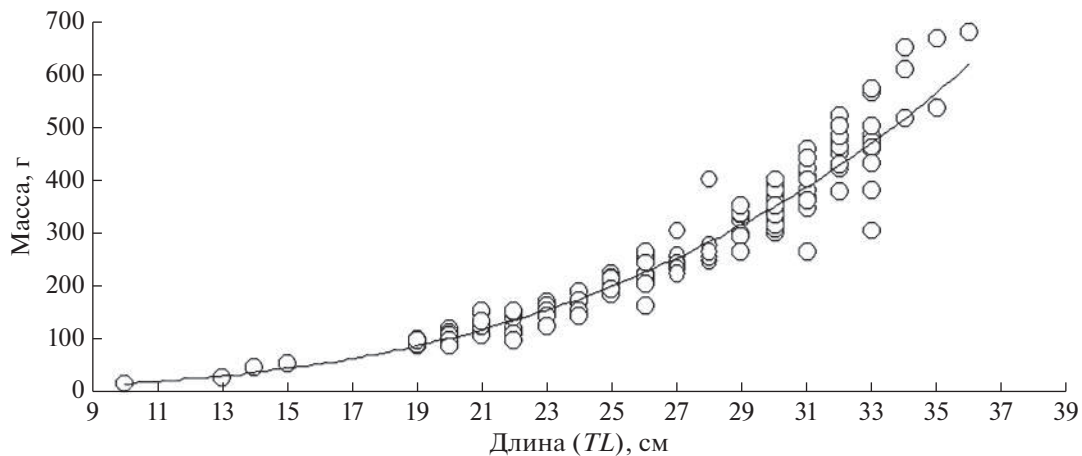
американского побережья в районе Северной Калифорнии (Miller, Lea, 1972). По данным Рутенберга (1962), в азиатской части ареала были случаи находок рыб TL 45 см у берегов Камчатки, однако без указания района поимки, а в зал. Петра Великого *H. stelleri* может достигать TL 42 см (Антоненко, Пушина, 2002). Наши уловы у западного побережья Камчатки были представлены особями TL 7–37 см, преобладала (29.4%) размерная группа 20–23 см (рис. 4), максимальный показатель отмечен только у одной особи. Наличие рыб TL 7–10 см позволяет предположить, что при достижении этих размеров молодь пятнистого тер-



**Рис. 3.** Распределение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* в зависимости от температуры придонного слоя воды у западного побережья Камчатки в летний период 2000–2019 гг.



**Рис. 4.** Размерный состав пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* в траловых уловах у западного побережья Камчатки в летне-осенний период 2000–2019 гг. (5248 экз.,  $TL = 21.44 \pm 0.08$  см).



**Рис. 5.** Зависимость длина–масса тела пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* у западного побережья Камчатки в 1999 г.:  $W = 0.0076TL^{3.1552}$ ,  $R^2 = 0.964$ ,  $n = 161$  экз.

пуга начинает вести донный образ жизни. Тем не менее не исключён вылов отдельных мелких особей в пелагиали во время поднятия трала на борт судна. Заметим, что в южных районах обитания, например в зал. Петра Великого, смена образа жизни у данного вида происходит при несколько больших размерах ( $TL$  12–13 см) (Антоненко, Вдовин, 2001).

Максимальная масса пятнистого терпуга 680 г зарегистрирована в улове 1999 г., это была самка  $TL$  36 см. Близкие показатели получены в северной части Охотского моря – самки  $TL$  35.3 см имели массу 659 г (Юсупов и др., 2006). Связь между длиной и массой тела пятнистого терпуга в прикамчатских водах Охотского моря, рассчитанная для 161 экз. ( $TL$  10–36 см, масса 10–680 г), описывается

уравнением:  $W = 0.0076TL^{3.1552}$ ,  $R^2 = 0.964$  (рис. 5). Сведения о зависимости длина–масса *H. stelleri* на остальной части ареала имеются только для побережья Магаданской области (Юсупов и др., 2006). По сравнению с прикамчатскими водами значение степенного коэффициента данного уравнения в упомянутом районе значительно выше (3.5873), что может указывать на разный характер роста пятнистого терпуга в пределах Охотского моря.

## ВЫВОДЫ

1. Пятнистый терпуг является обычным представителем донной икhtiофауны прикамчатских вод Охотского моря. Его основные скопления в данной акватории отмечены севернее  $54^\circ$  с.ш., что обуслов-

лено особым гидрологическим режимом северной части западнокамчатского шельфа.

2. Динамика уловов и встречаемость терпуга по месяцам могут указывать на то, что пик нереста у западного побережья Камчатки приходится на август. Также предполагается, что в первой половине осени у особей *TL* 7–10 см происходит смена образа жизни – с пелагического на придонный.

3. Батиметрический диапазон *H. stelleri* в исследованном районе составляет 10–117 м. Основные скопления пятнистый терпуг образует в летний период на глубинах < 20 м, что связано с началом нерестовой миграции, а в осенний – на 31–40 м, что обусловлено перемещением молоди ко дну и последующим её распределением.

4. В прикамчатских водах Охотского моря пятнистый терпуг отмечается как при отрицательных значениях температуры придонных вод, так и в хорошо прогретых участках прибрежной зоны.

5. Длина *H. stelleri* в уловах в исследованном районе составляет 7–37 см, масса – 10–680 г. Результаты анализа зависимости длина–масса у западного побережья Камчатки в сопоставлении с таковыми для североохотоморских вод могут указывать на разный характер роста пятнистого терпуга в пределах Охотского моря.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин З.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.
- Антоненко Д.В. 2010. Первое обнаружение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) в российских водах Чукотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 50. № 2. С. 266–269.
- Антоненко Д.В., Вдовин А.Н. 2001. Сезонное распределение пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // *Там же*. Т. 41. № 4. С. 490–494.
- Антоненко Д.В., Гнубкина В.П. 2001. Некоторые особенности раннего онтогенеза бурого *Hexagrammos octogrammus* и пятнистого *H. stelleri* терпугов из залива Петра Великого (Японское море) // *Там же*. Т. 41. № 6. С. 799–803.
- Антоненко Д.В., Пушина О.И. 2002. Основные черты биологии терпуговых рыб рода *Hexagrammos* в заливе Петра Великого (Японское море) // *Изв. ТИНРО*. Т. 131. С. 164–178.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Вдовин А.Н., Антоненко Д.В. 2001. Состояние запасов пятнистого терпуга (*Hexagrammos stelleri*) в заливе Петра Великого // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41. № 1. С. 56–61.

Горбунова Н.Н. 1962. Размножение и развитие рыб семейства Терпуговых (Hexagrammidae) // *Тр. ИО АН СССР*. Т. 59. С. 118–182.

Золотов О.Г. 2012. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских и смежных вод // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. № 24. С. 30–67.

Ильинский Е.Н. 2007. Динамика состава и структуры донного ихтиоценоза западнокамчатского шельфа // *Изв. ТИНРО*. Т. 150. С. 48–55.

Лапко В.В. 2002. Результаты исследований nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря // *Там же*. Т. 130. С. 929–939.

Линдберг Г.У., Красноякова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.

Напазаков В.В. 2010. Питание пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) на западнокамчатском шельфе // *Вопр. ихтиологии*. Т. 50. № 1. С. 104–108.

Напазаков В.В. 2015. Трофический статус и пищевые отношения массовых хищных рыб западнокамчатского шельфа // *Там же*. Т. 55. № 1. С. 63–73. <https://doi.org/10.7868/S0042875215010154>

Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных рыб в российских водах Японского моря // *Там же*. Т. 56. № 3. С. 264–283. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030152>

Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // *Тр. ИО АН СССР*. Т. 59. С. 3–100.

Савин А.Б. 2012. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 52. № 4. С. 432–445.

Токранов А.М. 2018. Потенциальные объекты прибрежного рыболовства прикамчатских вод Охотского моря и проблемы использования их ресурсов // *Вестн. КамчатГТУ*. № 44. С. 109–113. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2018-44-109-113>

Токранов А.М., Сафронов С.Г. 2004. Ихтионейстон прикамчатских вод Охотского моря // *Тр. КФ ТИГ ДВО РАН*. Вып. 5. С. 273–285.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.

Четвергов А.В. 2000. Состояние запасов пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* на западно-камчатском шельфе // *Тез. докл. II обл. науч.-практ. конф. “Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки”*. Петропавловск-Камчатский. С. 109–110.

Шестаков А.В. 2019. Биология пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) Тауйской губы Охотского моря // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. № 53. С. 67–73. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.53.67-73>

Шестаков А.В., Назаркин М.В. 2006. Первые данные по биологии пятнистого *Hexagrammos stelleri* и бурого



- H. octogrammus* терпугов Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 711–714.
- Юсунов Р.Р., Юсунов Р.Р. 2019. Эмбриональное и ранее личиночное развитие пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 199. С. 141–151. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-199-141-151>
- Юсунов Р.Р., Басов И.Д., Рябченко Е.Н. 2006. Биология и состояние запаса пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) в прибрежье Магаданской области (северная часть Охотского моря) // Там же. Т. 146. С. 150–157.
- Allen M.J., Smith G.B. 1988. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 66. Seattle: NMFS, 151 p.
- DeMartini E.E. 1986. Reproductive colorations, paternal behavior and egg masses of kelp greenling, *Hexagrammos decagrammus*, and whitespotted greenling, *H. stelleri* // Northwest Sci. V. 60. № 1. P. 32–35.
- Love M.S., Elder N., Mecklenburg C.W. et al. 2016. Alaska Arctic marine fish species accounts // Alaska Arctic marine fish ecology catalog. US Geological Survey Scientific Investigations Report 2016-5038 (OCS Study, BOEM 2016-048) / Eds. Thorsteinson L.K., Love M.S. Reston: US Geol. Survey. P. 41–616. <https://doi.org/10.3133/sir20165038>.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Miller D.J., Lea R.N. 1972. Guide to the coastal marine fishes of California // Calif. Fish Bull. № 157. 235 p.
- Patten B.G. 1980. Short-term thermal resistance of hexagrammid eggs and planktonic larvae from Puget Sound // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 109. P. 427–432.

УДК 597.556.31.591.5

## БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИПЕРЫ СИМУШИРСКОЙ *POLYPERA SIMUSHIRAE* (LIPARIDAE) ИЗ ТИХООКЕАНСКИХ ВОД СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2022 г. Ю. Н. Полтев\*

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

\*E-mail: y.poltev@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 04.03.2021 г.

После доработки 27.04.2021 г.

Принята к публикации 27.04.2021 г.

Рассмотрены размерно-половой состав, питание и плодовитость симуширской полиперы *Polypera simushirae* в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов. В августе–ноябре 1997 г. уловы были представлены особями длиной 41–71 ( $57.0 \pm 0.7$ ) см и массой 1200–8800 ( $4035 \pm 171$ ) г. Самки доминировали над самцами в соотношении 8.4 : 1.0. Основу питания полиперы составляют рыбы (97.7% массы пищи), преимущественно Liparidae (85.3%), в том числе представители рода *Careproctus* (32.1%) и обыкновенный элассодискус *Elassodiscus tremebundus* (29.0%). Индивидуальная абсолютная плодовитость варьировала в пределах 36683–82992 ( $57367 \pm 1558$ ) икринок.

**Ключевые слова:** симуширская полипера *Polypera simushirae*, размерно-половой состав, питание, плодовитость, северные Курильские острова.

DOI: 10.31857/S0042875222010131

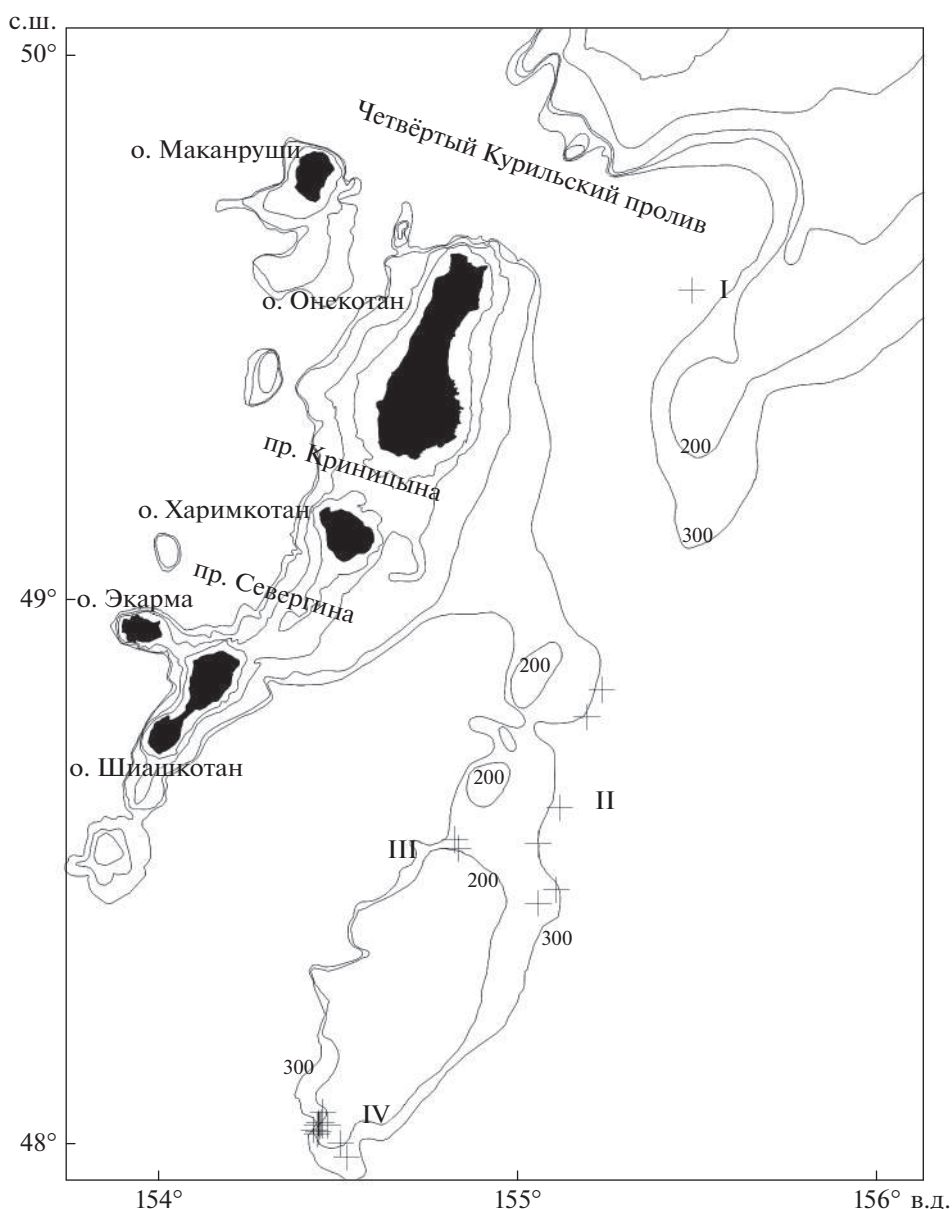
Симуширская полипера *Polypera simushirae* (далее полипера) – широкобореальный приазиатский вид; эндемик тихоокеанских вод центральной части Курильской гряды, где он обитает преимущественно на элиторальных глубинах (0–833 м), нередко встречается в пределах верхней батииали (Орлов, Питрук, 1996; Каталог ..., 2000; Парин и др., 2014). Вид описан по особям, выловленным на литорали о-ва Симушир (Gilbert, Burke, 1912). Долгие годы сведения о его поимках относились к водам этого острова (Burke, 1930; Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Matsubara, 1955; Линдберг, Красюкова, 1987). В дальнейшем полипера была поймана у северного побережья о-ва Хоккайдо (Ueno, 1971), а также у побережья о-ва Парамушир, вплоть до Первого Курильского пролива (Орлов, Бирюков, 2003), и даже у Юго-Восточной Камчатки (Орлов, 2010). В 1992–2002 гг. в рамках проведения научно-исследовательских работ по малоизученным рыбам материкового склона дальневосточных морей была получена информация по питанию (Орлов, Питрук, 1996; Токранов, 2000а, 2017, 2020), размерно-возрастному составу (Токранов, 2000б) и пространственному распределению (Токранов, 2000в; Орлов, Бирюков, 2003; Orlov, 2003) полиперы в водах восточного побережья северных Курильских о-вов.

В настоящей работе представлены данные, дополняющие имеющуюся информацию по полипере, а также первые сведения по её плодовитости.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пространственное распределение полиперы рассматривается по данным 22 донных тралений, в которых она присутствовала (рис. 1). Траления проводили в сентябре–октябре 1997 г. у восточного побережья северных Курильских о-вов Онекотан–Шиашкотан. Вертикальное и горизонтальное раскрытия трала составляли соответственно 6 и 18–25 м. Материалы по размерно-половому составу и питанию анализировали для всего района исследований и для четырёх пространственно разобщённых его участков: I – самый северный, находящийся напротив Четвёртого Курильского пролива (глубины 380–415 м, 1 траление, 1 особь); II – тянувшийся вдоль островов (270–530 м, 4 траления, 6 экз.); III – на севере самого крупного подводного плато (180–240 м, 2 траления, 22 экз.); IV – на юге этого плато (170–303 м, 11 тралений, 46 экз.). Всего проанализировано 75 особей из 18 тралений.

У всех рыб измеряли длину по Смитту (*FL*). Содержимое желудков исследовали общепринятыми методами (Руководство ..., 1961). В отдельных случаях массу пищевых объектов находили,



**Рис. 1.** Места поимок (+) симуширской полиперы *Polypera simushirae* в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов в сентябре–октябре 1997 г.; I–IV – участки, (—) – изобаты 200 и 300 м.

исходя из их доли (в % на глаз) в пищевом комке с установленной массой, принимая, что полученные значения соответствуют долям по массе. Значение отдельных компонентов в питании полиперы оценивали по доле их массы (в % общей массы пищи). Яичники 39 самок (III–IV стадия зрелости) отбирали и фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Камеральную обработку проводили весовым методом (Анохина, 1969). Освобождённые из формалина яичники выдерживали в течение нескольких часов в проточной воде, после чего обсушивали на фильтровальной бумаге. Массу яичников измеряли на электронных весах

с точностью до 0.001 г. Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) определяли в пробах массой 1.882–5.459 г, взятых из средней части яичника; в каждой пробе измеряли диаметр 10 икринок.

Корреляцию показателей оценивали как очень сильную (>0.90), сильную (0.71–0.90), значительную (0.51–0.70), умеренную (0.30–0.50) и слабую (<0.30) (Лакин, 1973).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В районе исследований полипера встречалась в уловах донного трала на участке 47°58′–49°32′ с.ш. и

154°26'–155°30' в.д. В пределах этих координат данный вид отмечали и другие авторы (Орлов, Питрук, 1996; Токранов, 2000в; Orlov, 2003). В августе–октябре 1997 г. численность полиперы была существенно ниже (до 17 экз/ч траления), чем в мае–декабре 1995–1997 гг. (до 323 экз/ч) (Токранов, 2000в) и в 1992–2000 гг. (до 100 экз/ч) (Orlov, 2003). В 1993–1999 гг. средняя численность полиперы в уловах составляла 1.2 экз/ч траления (Орлов, 1998; Orlov, 2005). Пространственная разобщённость тралений с уловами полиперы позволяет сравнить полученные данные на разных участках. На I участке улов полиперы составил 0.2 экз/ч траления, на II – 0.1–7.0 (в среднем 2.7) экз., на III – 11–14 (12.5) экз., на IV – 1–17 (7.8) экз. Эти данные соответствуют представлениям, согласно которым полипера наиболее часто встречается в районе подводного плато в южной части северного звена подводного хребта Витязя (Орлов, Питрук, 1996).

Полипера в уловах была представлена особями  $FL$  41–71 ( $57.0 \pm 0.7$ ) см и массой 1200–8800 ( $4035 \pm 171$ ) г. Основу её численности составили размерные группы  $FL$  51–55 (23.9% для самок и 24.0% оба пола), 56–60 (28.4 и 26.7%) и 61–65 (32.8 и 32.0%) см. Размерные ряды самок и в целом обоих полов совпадают (рис. 2). В сентябре–декабре 1995–1997 гг. длина полиперы в траловых уловах составляла 39–67 см, масса – 900–7200 г, доминировали особи 45–65 см (87%) и 1000–5000 г (88%) (Токранов, 2000б).

В наших уловах самки значительно преобладали по численности над самцами (8.4 : 1.0) и были крупнее их:  $FL$   $57.4 \pm 0.7$  (41.0–71.0) против  $53.0 \pm 2.5$  (45.5–64.5) см, масса  $4172 \pm 173$  (1200–8800) против  $2888 \pm 574$  (1300–5200) г. Тогда как по обобщённым данным за сентябрь–октябрь 1993 и апрель–май 1995 гг. (Орлов, Питрук, 1996), наоборот, доминировали самцы (1.7 : 1.0); при этом средние значения их длины и массы (59.18 см и 5086 г) были больше, чем у самок (53.21 см и 3420 г). Отличия наших данных от полученных ранее, возможно, обусловлены тем, что в 1997 г. облавливаемые участки не совпадали с местами

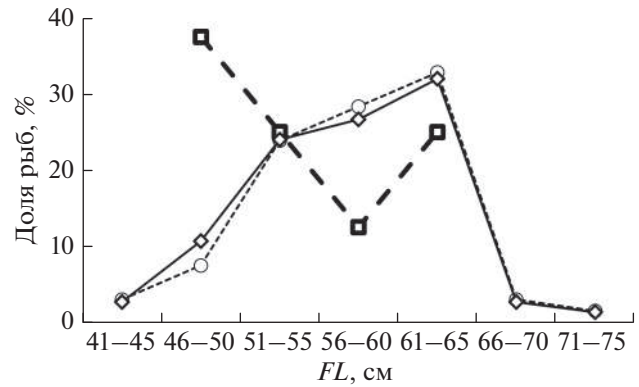


Рис. 2. Размерный состав ( $FL$ ) симуширской полиперы *Polypera simushirae* в уловах в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов: (○) – самки, 67 экз.; (□) – самцы, 8 экз.; (◇) – оба пола, 75 экз.

преимущественного обитания самцов, в том числе и более крупных.

При сравнении размерного и полового состава уловов полиперы на разных участках прослеживается тенденция увеличения в юго-западном направлении как средних значений длины и массы особей, так и доли самок (табл. 1).

Полипера по типу питания является хищником-засадчиком, преимущественно ихтиофагом (Орлов, Питрук, 1996; Токранов, 2000а, 2017, 2020). Наши данные с этим согласуются – на долю рыб приходится 97.7% массы пищи (табл. 2). Основу рыбной пищи составляют липаровые (*Liparidae*) (85.3%) – преимущественно представители рода *Careproctus* (32.1%) и обыкновенный элассодискус *Elassodiscus tremebundus* (29.0%). Токранов (2000а) в сентябре–октябре 1996 г. получил близкие к нашим значения липаровых в питании полиперы (84.0%). В этой связи данный вид можно более точно охарактеризовать как преимущественного липарофага. В исследованном районе самым значимым объектом питания полиперы является элассодискус. Данный вид как наиболее важный кормовой объект полиперы отмечен и в 1993–1995 гг. – 16.51% по частоте встречаемости

Таблица 1. Размерно-половой состав уловов симуширской полиперы *Polypera simushirae* на разных участках тихоокеанских вод северных Курильских о-вов

Участок	Число рыб, экз.	Длина ( $FL$ ), см		Масса, г		Доля рыб, %	
		min–max	$M$	min–max	$M$	Самки	Самцы
I	1		50.5		1500	0	100
II	6	41–59	52.4	1200–4500	2992	83.3	16.7
III	22	46–65	57.1	1300–5800	3900	90.9	9.1
IV	46	45–71	57.6	1400–8800	4291	91.3	8.7

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя,  $M$  – среднее значение.

**Таблица 2.** Состав пищи симуширской полиперы *Polypera simushirae* на разных участках тихоокеанских вод северных Курильских о-вов, % массы

Компонент пищи и другие показатели	Участок				Весь район
	I	II	III	IV	
Amphypoda		0.56			0.01
Isopoda				0.05	0.03
Decapoda	10.00	1.76	0.05	2.25	1.68
Caridea, неопределённые остатки		1.76	0.05	0.75	0.58
<i>Pandalus</i> sp.	10.00				0.05
<i>Lebbeus groenlandica</i>				1.50	1.05
Teuthida ( <i>Berreteutis magister</i> )				0.51	0.36
Pisces	90.00	96.01	99.74	96.94	97.64
Cottidae:		8.33	1.38	4.59	3.81
<i>Hemilepidotus gilberti</i>				1.59	1.11
<i>Icelus</i> sp.				0.17	0.12
<i>I. canaliculatus</i>				0.17	0.12
<i>Triglops scepticus</i>				2.32	1.62
неопределённые остатки		8.33	1.38	0.34	0.84
Psychrolutidae ( <i>Malacocottus zonurus</i> )				1.61	1.13
Liparidae:		83.98	92.38	83.17	85.85
<i>Elassodiscus tremebundus</i>		52.78	54.01	18.49	29.16
неопределённые остатки		31.20	30.71	21.59	24.37
<i>Careproctus</i> :			7.66	43.09	32.32
<i>C. furcellus</i>				10.66	7.47
<i>C. rastrinus</i>				2.03	1.43
<i>C. zachirus</i>				1.27	0.89
<i>C. cypsellurus</i>				9.15	6.42
<i>C. rozeofuscus</i>			6.71		1.84
<i>C. macrocephalus</i>				8.92	6.25
неопределённые остатки			0.95	11.06	8.02
Blennidae			3.03		0.83
Неопределённые остатки рыб	90.00	3.70	2.95	7.57	6.02
Икра:		1.67	0.21	0.25	0.28
Liparidae				0.11	0.08
неопределённая		1.67	0.21	0.14	0.20
Число желудков, шт.	1	6	22	46	75
Число тралений	1	4	2	11	18

(Орлов, Питрук, 1996), а в 1996 г. — 64.8% массы пищи (Токранов, 2000а).

На всех рассматриваемых участках в желудках полиперы доминируют рыбы (90.00–99.73% массы пищи), а на участках II–IV — липаровые (83.17–92.38%) (табл. 2). На участке II идентифицированные до вида липаровые представлены эласодискусом (52.78%). На участке III помимо эласодискуса (54.01%) отмечены также карепрокты (7.66%). На участке IV доля эласодискуса

существенно ниже (18.49%) за счёт возросшей значимости карепроктот (43.09%), которые представлены пятью видами.

Исходя из формы и окраски тела, свойственных для ведущих малоподвижный образ жизни на дне или вблизи него рыб, Орлов и Питрук (1996) полагают, что полипера подстерегает свои жертвы в укрытиях или маскируясь под цвет грунта. Данные по составу пищи особей на участке III позволяют предположить, что полипера может

**Таблица 3.** Видовой состав уловов с симуширской полиперой *Polypora simushirae* на разных участках тихоокеанских вод северных Курильских о-вов

Вид	Участок			
	I	II	III	IV
<i>Berretheutis magister</i>	244	134	132	108
<i>Bathyraja maculata</i>	11	33	25	—
<i>B. interrupta</i>	11	—	—	—
<i>Albatrossia pectoralis</i>	—	12	—	—
<i>Theragra chalcogramma</i>	708	398	105	19
<i>Sebastes alutus</i>	—	763	393	624
<i>S. borealis</i>	—	35	*	—
<i>Sebastolobus macrocir</i>	19	35	—	*
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	—	—	1139	9623
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	—	37	38	142
<i>Triglops scepticus</i>	—	47	205	437
<i>Dasycottus setiger</i>	35	—	—	—
<i>Malacocottus zonurus</i>	104	361	242	292
<i>Sarritor frenatus</i>	*	14	—	—
<i>Careproctus cypsellurus</i>	—	87	—	—
<i>C. furcellus</i>	12	34	—	*
<i>C. rastrinus</i>	*	—	—	10
<i>C. roseofuscus</i>	16	—	11	*
<i>C. macrocephalus</i>	—	23	*	*
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	—	572	—	36
<i>Paraliparis grandis</i>	14	*	—	—
<i>Polipora simushirae</i>	*	*	13	*
<i>Bothrocarina microcephala</i>	13	—	—	—
<i>Lycodes albalinneatus</i>	21	*	—	—
<i>L. brunneofasciatus</i>	11	*	—	*
<i>Bothrocarina brunnea</i>	11	—	—	—
<i>Zaprora selena</i>	—	—	*	19
<i>Atherestes evermanni</i>	*	13	*	—
Всего видов	25	45	17	32
Число тралений	1	4	2	11

**Примечание.** В таблицу включены наиболее многочисленные виды ( $\geq 10$  экз/ч траления), “—” — отсутствует в уловах, “\*” < 10 экз/ч траления.

вести и активный поиск жертв: на этом участке основу её питания составил элассодискус, который отсутствовал в траловых уловах. Такое несоответствие можно объяснить кормовыми миграциями особей от занимаемых ими территорий к местам скопления элассодискуса и обратно.

В табл. 3 представлены виды с относительно высокой численностью, встречающиеся в уловах с полиперой. Отмеченные в питании полиперы мягкий бычок *Malacocottus zonurus* и большеглазый триглопс *Triglops scepticus* являются наиболее многочисленными видами (соответственно 104—

361 и 47—437 экз/ч траления); их длина (11—29 и 16—28 см) позволяет стать жертвами полиперы, однако в её питании они имеют ничтожное значение (1.13 и 1.61% массы). При численности командорского кальмара *Berretheutis magister* 108—244 экз/ч траления его доля ещё ниже (0.36% массы пищи). Совершенно отсутствовал в желудках полиперы наиболее многочисленный (1139—9623 экз/ч) на склонах плато в рассматриваемый период северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*. Не был отмечен в питании полиперы данный вид и в сентябре—октяб-

**Таблица 4.** Состав пищи симуширской полиперы *Polypera simushirae* разных размерных групп в тихоокеанских вод северных Курильских о-вов (участок IV), % массы

Компонент пищи	Размерная группа (FL), см			
	46–50	51–55	56–60	61–65
Isopoda			0.13	0.02
Decapoda:	16.82	7.72	0.66	0.40
Caridea, неопределённые остатки	5.15	3.53		0.11
<i>Lebbeus groenlandica</i>	11.67	4.19	0.66	0.29
Teuthida ( <i>Berreteutis magister</i> )		5.07		
Pisces:	83.18	86.10	99.21	99.30
Cottidae:	43.01	8.41		1.84
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	10.31			1.84
<i>Icelus</i> sp.		1.68		
<i>I. canaliculatus</i>		1.71		
<i>Triglops szepticus</i>	31.34	2.50		
неопределённые остатки	1.36	2.52		
Psychrolutidae ( <i>Malacocottus zonurus</i> )	1.36			
Liparidae:	32.29	73.33	88.69	90.83
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	20.62	35.81	11.20	21.47
неопределённые остатки	11.67	16.71	28.92	20.17
<i>Careproctus</i> :		20.81	48.57	49.19
<i>C. furcellus</i>			28.00	6.85
<i>C. zachirus</i>				2.57
<i>C. cypsellurus</i>				18.52
<i>C. macrocephalus</i>			11.43	7.92
неопределённые остатки		20.81	9.14	13.33
Неопределённые остатки рыб	6.52	4.36	10.52	6.63
Икра:		1.11		0.28
Liparidae		1.11		
неопределённая				0.28
Число желудков, шт.	6	9	11	16

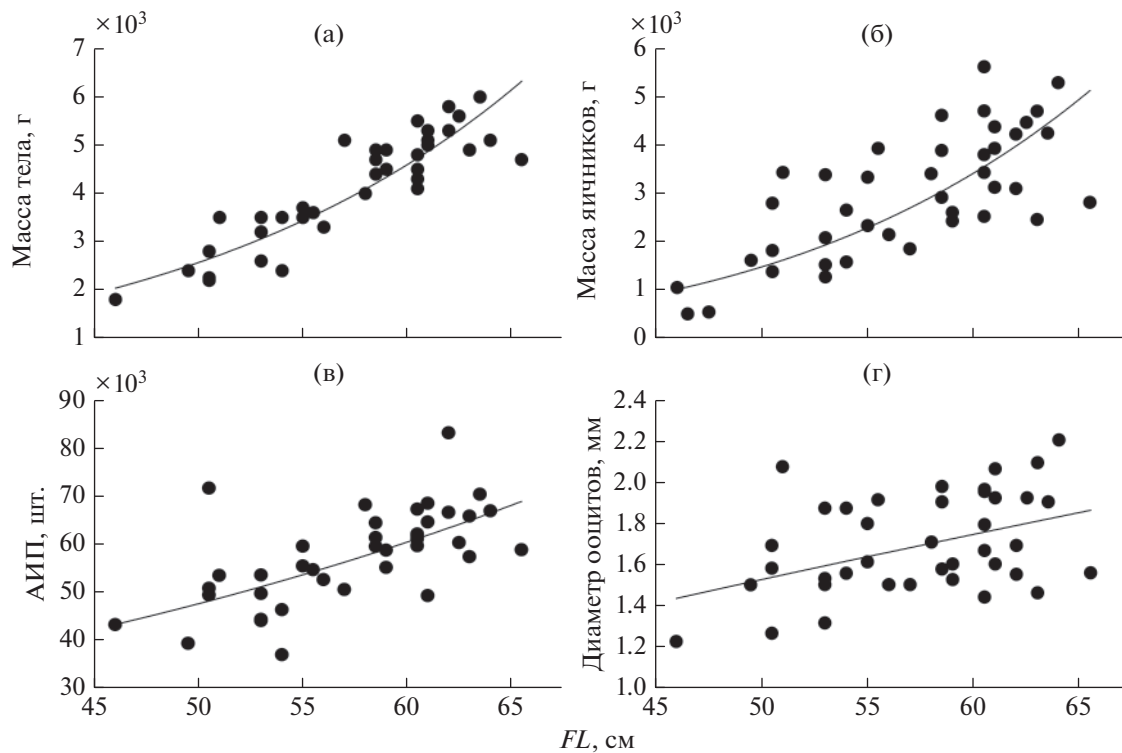
ре 1996 г. (Токранов, 2000а), но в 1993–1995 гг., наряду с элассодискусом и карепроктами, имел наибольшее значение в питании полиперы (Орлов, Питрук, 1996).

Собранный на участке IV материал позволяет сравнить питание разных размерных групп полиперы (табл. 4). Основу питания особей FL 46–50 см составляют рогатковые (Cottidae) (43.0% массы пищи) и липаровые (32.3%) виды рыб, а также десятиногие ракообразные (Decapoda) (16.8%). По мере роста полиперы потребление липаровых возрастает, а вклад рогатковых и десятиногих ракообразных становится несущественным. Доля элассодискуса варьирует в пределах от 11.2 (у особей FL 56–60 см) до 35.8% (FL 51–55 см). Для особей FL 56–60 и 61–65 см карепрокты становятся самыми значимыми объектами питания (соответственно 48.6 и 49.2%). У рыб FL 61–65 см питание

характеризуется наибольшим видовым разнообразием карепроктков.

Все исследованные самки полиперы (FL 41–71 см) были половозрелыми. Длина самок, яичники которых находились на III–IV стадии зрелости, варьирует в пределах 46.0–65.5 (57.41 ± 0.77) см, масса – 1800–6000 (4124 ± 180) г; масса их яичников – 102.6–562.8 (309 ± 19 г). Корреляция между длиной и массой тела ( $r = 0.90$ ), как и между длиной и массой яичников (0.73), оценивается как сильная. Зависимости описываются соответственно экспоненциальным ( $y = 140.98e^{0.0581x}$ ,  $R^2 = 0.8181$ ) и степенным ( $y = 2E - 06x^{4.6564}$ ,  $R^2 = 0.5952$ ) уравнениями (рис. 3а, 3б).

ИАП полиперы в среднем составляет  $57367 \pm 1558$  икринок и варьирует от 36683 шт. у самки FL 54 см и массой 3500 г до 82992 шт. у самки FL 62 см и



**Рис. 3.** Зависимость массы тела (а), массы яичников (б), абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП) (в) и диаметра ооцитов (г) от длины тела ( $FL$ ) симуширской полиперы *Polypera simushirae* в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов.

массой 5300 г (рис. 3в). Корреляция между длиной и ИАП значительная (0.64). Зависимость описывается экспоненциальным уравнением  $y = 14224e^{0.024x}$  ( $R^2 = 0.4302$ ).

Средний диаметр ооцитов равен  $1.70 \pm 0.039$  мм; минимальное значение (1.23 мм) отмечено у самки  $FL$  46 см и 1800 г, максимальное (2.2 мм) —  $FL$  64 см и 5100 г (рис. 3в). Между длиной тела и диаметром икринок корреляция умеренная ( $r = 0.416$ ). Зависимость описывается степенным уравнением  $y = 0.0855x^{0.7365}$  ( $R^2 = 0.1922$ ).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность И.Н. Мухаметову (СахНИРО) за помощь в сборе материала по биологии симуширской полиперы и О.П. Шелеповой (СахНИРО) за помощь в подсчёте икринок.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохина Л.Е. 1969. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука, 295 с.  
 Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. 2000. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 165 с.  
 Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 343 с.

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.

Орлов А.М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.

Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.

Орлов А.М., Бирюков И.А. 2003. Новые данные по распространению симуширской полиперы *Polypera simushirae* (Liparidae, Scorpaeniformes) у Курильских островов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 108. Вып. 5. С. 78–80.

Орлов А.М., Питрук Д.Л. 1996. Материалы по питанию симуширской полиперы *Polypera simushirae* (Liparidae) и замечания о её распространении в районе северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 6. С. 821–826.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 263 с.

Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 563 с.



- Таранец А.Я.* 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Там же. Т. 11. 200 с.
- Токранов А.М.* 2000а. Питание липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 530–536.
- Токранов А.М.* 2000б. Размерно-возрастной состав липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Там же. Т. 40. № 3. С. 347–352.
- Токранов А.М.* 2000в. Видовой состав и пространственное распределение липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Там же. Т. 40. № 2. С. 176–186.
- Токранов А.М.* 2017. Пищевая специализация липаровых рыб (Liparidae, Pisces) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Матер. Всерос. науч. конф. “Современные проблемы экологии и эволюции”. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 366–371.
- Токранов А.М.* 2020. Трофические группировки донных и придонных рыб различных семейств отряда Scorpaeniformes в прикамчатских водах // Матер. VIII междунар. Балт. мор. форума. Т. 3. Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 107–117.
- Шмидт П.Ю.* 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Burke C.V.* 1930. Revision of the fishes of the family Liparidae // Bull. US Nat. Mus. № 150. P. 1–204.
- Gilbert C.H., Burke C.V.* 1912. New Cyclogasterid fishes from Japan // Proc. US Nat. Mus. V. 42. P. 351–380.
- Matsubara K.* 1955. Fish morphology and hierarchy. V. I–III. Tokyo: Ishizaki Shoten, 1605 p.
- Orlov A.M.* 2003. Impact of eddies on spatial distributions of groundfishes along waters off the northern Kuril Islands, and southeastern Kamchatka (north Pacific Ocean) // Ind. J. Mar. Sci. V. 32. № 2. P. 95–113.
- Orlov A.M.* 2005. Bottom trawl-caught fishes and some features of their vertical distribution in the Pacific waters off the north Kuril Islands and south-east Kamchatka, 1993–1999 // Aqua J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 9. № 4. P. 139–160.
- Ueno T.* 1971. List of marine fishes from the waters of Hokkaido and its adjacent regions // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. St. V. 13. P. 61–102.

УДК 597.556.333.7:591.134.

## ВОЗРАСТ, РОСТ, СОЗРЕВАНИЕ И СМЕРТНОСТЬ СУЛТАНКИ *MULLUS BARBATUS* (MULLIDAE) КРЫМА, ЧЁРНОЕ МОРЕ

© 2022 г. Д. Н. Куцын\*

Институт биологии южных морей РАН – ИнБИОМ РАН, Севастополь, Россия

\*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 03.03.2021 г.

После доработки 22.03.2021 г.

Принята к публикации 22.03.2021 г.

Изучены половая и размерно-возрастная структура, рост, динамика созревания и смертность султанки *Mullus barbatus* акватории Крыма. Соотношение полов в уловах смещено в сторону самок (1.00 : 0.72). Максимальная общая длина и предельный возраст самок 21.4 см и 6 лет, самцов – 15.8 см и 4 года. Выявлены выраженные межполовые различия в росте. Рассчитаны значения параметров уравнения Бергаланфи: для самок предельная длина составляет 29.8 см, масса – 191 г, коэффициент роста – 0.15 год<sup>-1</sup>; для самцов – 22.8 см, 108 г и 0.16 год<sup>-1</sup>. 50% самок созревают при общей длине 10.83 см, 50% самцов – 9.73 см в возрасте 1 год. Коэффициенты общей, естественной и промысловой смертности самок составляют соответственно 1.21, 0.39 и 0.82 год<sup>-1</sup>; самцов – 1.60, 0.53 и 1.07 год<sup>-1</sup>. Коэффициент эксплуатации обоих полов составляет 0.65, что соответствует чрезмерной промысловой нагрузке. Наиболее изменчивой характеристикой жизненного цикла султанки является темп роста на первых годах жизни, который в акватории Крыма ниже, чем в Средиземном море.

**Ключевые слова:** султанка *Mullus barbatus*, возраст, рост, созревание, смертность, Крым, Чёрное море.

**DOI:** 10.31857/S0042875222010088

Султанка *Mullus barbatus* – морской демерсальный вид рыб семейства султанковые (Mullidae). Распространена в Восточной Атлантике: от Британских о-вов и Скандинавии на севере до Дакара, Сенегала, Канарских о-вов и архипелага Кабо-Верде на юге (Nugeau, 1986). В Средиземном и Чёрном морях встречается у всех берегов. Заходит в Азовское море, где распространяется до акватории Таганрогского залива (Световидов, 1964). В пределах Средиземноморского бассейна султанка достигает высокой численности и имеет промысловое значение (Sampson et al., 2014); у берегов Крыма занимает одно из ведущих мест в вылове (до 42% в 2000–2017 гг.) среди демерсальных видов рыб (Кожурин и др., 2018).

Биологические особенности султанки часто оказываются в фокусе внимания исследователей. В значительной степени это обусловлено её важным хозяйственным значением и необходимостью организации промысла. Сведения о росте, возрасте, созревании и смертности известны для султанки Эгейского моря (Papaconstantinou et al., 1981; Akyol et al., 2000; Çelik, Torcu, 2000; Arslan, Işmen, 2014; Kurtul, Özeydin, 2017; Tüzün et al., 2019), Ионического моря (Tursi et al., 1994), Левантийского моря (Özvarol et al., 2006; Atar, Mete, 2009; Çiçek, 2015), побережья Алжира (Talet et al.,

2016), северного побережья Сицилии (Sieli et al., 2011), Адриатического моря (Joksimović et al., 2008), Сицилийского пролива (Gancitano et al., 2012). В пределах черноморской части ареала имеются данные о биологии султанки из прибрежных вод Турции (Samsun, 1992; Genç, 2000; Aksu et al., 2011; Aydın, Karadurmuş, 2013; Yıldız, Karakulak, 2016; Kasapoğlu, 2018). Известны работы по биологии, динамике численности и размножению султанки Чёрного моря, датированные второй половиной XX века (Павловская, 1954; Овен, 1961; Выскребенцева, 1966; Данилевский, Выскребенцева, 1966). Из наиболее поздних публикаций следует отметить работу Овен с соавторами (2009), в которой рассматриваются морфологические, физиологические и популяционные особенности султанки у берегов Севастополя. При этом биологические особенности *M. barbatus* прибрежной акватории Крыма в современных условиях, а также эколого-географические закономерности изменчивости жизненного цикла данного вида остаются малоизученными.

Размеры, возраст, рост, созревание и смертность являются ключевыми характеристиками жизненного цикла рыб. Изучение экологической и географической изменчивости жизненных циклов необходимо для понимания влияния факто-



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

ров среды на вектор эволюционных изменений, что особенно актуально в условиях климатических изменений и роста антропогенной нагрузки. Без этих знаний невозможна организация рационального промысла и охрана вида.

Цель работы – изучить половую, размерно-возрастную структуру, рост, созревание и смертность *M. barbatus* акватории Юго-Западного Крыма и проанализировать эколого-географическую изменчивость биологических особенностей вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в июне–сентябре 2020 г. у юго-западного побережья Крыма от б. Ласпи на юге до б. Севастопольская на севере (рис. 1). Рыб

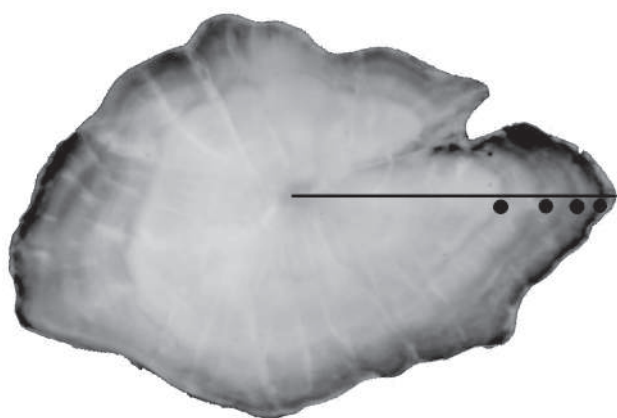


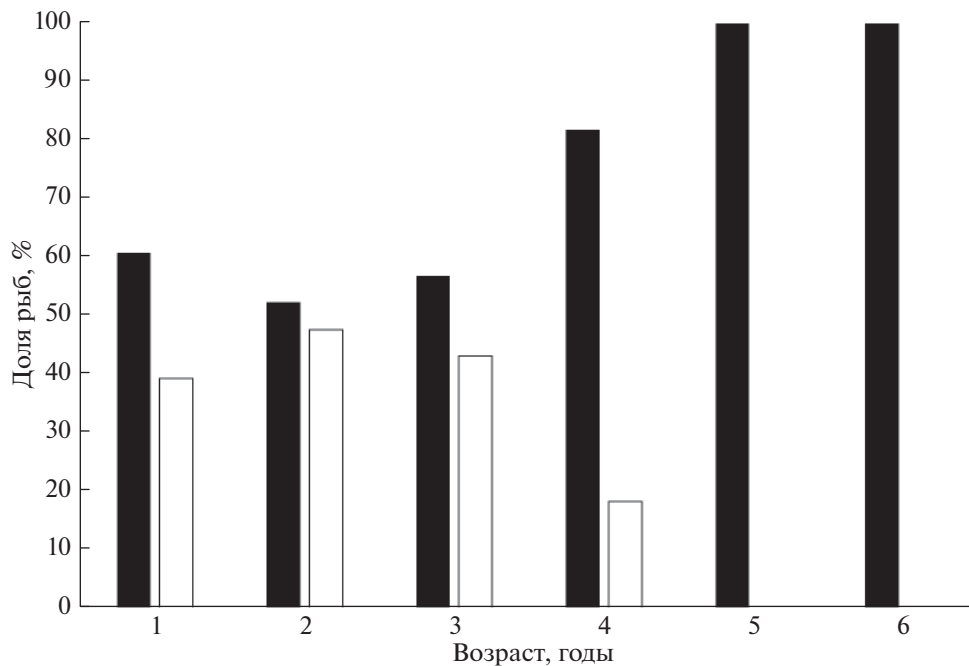
Рис. 2. Отолит самки султанки *Mullus barbatus* TL 18.3 см, возраст 4+: (●) – годовые кольца, (—) – радиус отолита.

отлавливали ставными неводами (ячея 12 мм) на глубинах от 5 до 20 м. Объём исследованного материала, включая неполовозрелых особей, составил 1668 экз., из них 925 с определением возраста.

Биологический анализ включал измерение длины – общей ( $TL$ ), по Смитту ( $FL$ ) и стандартной ( $SL$ )<sup>1</sup> с точностью 0.1 см, общей массы тела с точностью 0.1 г, определение пола. Стадию зрелости гонад оценивали по 5-балльной шкале (Правдин, 1966). Экземпляр считали половозрелым, если его гонады находились на IV стадии зрелости и выше. Возраст определяли по отолитам. После очистки и просушки их просматривали в отражённом свете на тёмном фоне при 20-кратном увеличении. Годовым кольцом считали границу между внешним краем транслюцентной зоны (тёмной) и внутренним краем опаковой (светлой). Радиус отолита ( $OR$ ) определяли как прямую, соединяющую ядро отолита и ростральный край (рис. 2). Обратные расчисления проводили по формуле Фрейзера–Ли (Lee, 1920):  $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$ , где  $S_i$  – радиус годового кольца, соответствующий возрасту  $i$ ;  $L_c$  –  $TL$  рыбы при поимке;  $S_c$  – радиус отолита ( $OR$ ) при поимке;  $c$  – интерсепт линейной регрессии  $TL-OR$ .

Для описания роста султанки разные авторы традиционно используют уравнение Бергаланфи (Papaconstantinou et al., 1981; Akyol et al., 2000; Çelik, Torcu, 2000; Arslan, Işmen, 2014; Kurtul, Özay-

<sup>1</sup> При изучении размерных характеристик и роста *M. barbatus*, как правило, указывают общую длину. Однако в отдельных работах, в особенности посвящённых султанке Эгейского моря (Vassilopoulou, Papaconstantinou, 1992; Akyol et al., 2000; Kurtul, Özaydin, 2017), используется длина по Смитту. Для пересчёта построены следующие регрессии:  $TL = 1.08FL + 0.23$ ,  $R^2 = 0.98$ ;  $TL = 1.24SL + 0.39$ ,  $R^2 = 0.98$ .



**Рис. 3.** Соотношение самок (■) и самцов (□) в разных возрастных группах султанки *Mullus barbatus* Юго-Западного Крыма.

dm, 2017; Tüzün et al., 2019). Однако следует учитывать некоторые ограничения соответствующей модели, связанные с аппроксимацией роста неполовозрелых особей. В связи с этим в данной работе при описании роста приведены как эмпирические данные, так и уравнения Берталанфи (для анализа географической изменчивости роста) (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  $L_{\infty}$  – предельная (асимптотическая) длина,  $W_{\infty}$  – асимптотическая масса;  $k$  – константа, характеризующая скорость приближения к  $L_{\infty}$  или  $W_{\infty}$ ;  $t_0$  – возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой модели равна 0;  $b$  – показатель степени в зависимости массы от длины ( $W = aL^b$ ). Рассчитывали индекс роста для линейных размеров и массы (Pauly et al., 1988):  $\phi' = \lg k + 2 \lg L_{\infty}$  и  $\phi = \lg k + (2 \lg W_{\infty})/3$ . При построении моделей использованы результаты обратных расчислений.

При изучении созревания использовали логистическую модель:  $Y_{TL} = 100/[1 + \exp^{-a(TL - b)}]$ , где  $Y_{TL}$  – доля половозрелых особей,  $a$  – угловой коэффициент,  $b$  – точка перегиба, соответствующая длине, при которой созревают 50% особей ( $TL_{50}$ ) в принятой модели (Shiraishi et al., 2010).

Для определения общей смертности ( $Z$ ) строили линейную регрессию:  $\ln N_t = a + bt$ , где  $t$  – возраст,  $N_t$  – численность особей в возрасте  $t$ . В данной модели  $Z = -b$  (Cadima, 2003). Естественную смертность ( $M$ ) определяли по эмпирической формуле

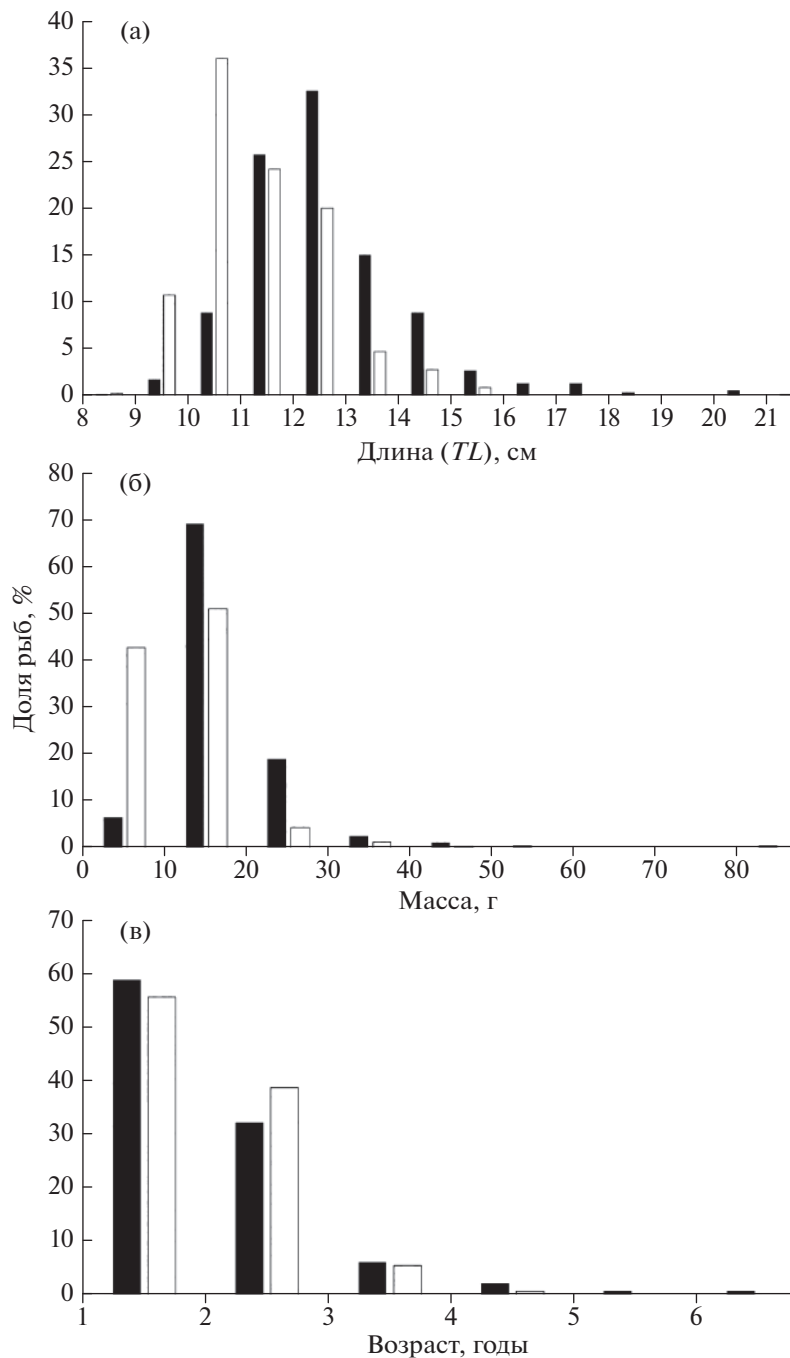
(Pauly, 1980):  $\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_{\infty} + 0.6543 \log k + 0.463 \log T$ , где  $T$  – среднегодовая температура поверхности моря. Промысловую смертность ( $F$ ) рассчитывали как разницу между общей и естественной смертностью:  $F = Z - M$  (Рикер, 1979). Коэффициент эксплуатации ( $E$ ) оценивали как:  $E = F/Z$  (Gulland, 1971).

Для анализа связи параметров роста с температурой поверхности моря (ТПМ) применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена при  $p < 0.05$ . Данные по ТПМ взяты из электронного источника (World Sea Temperature, 2021). При анализе полового состава применяли критерий  $\chi^2$ . Для сравнения распределений по длине, массе и возрасту между полами использовали непараметрический критерий Колмогорова–Смирнова. Статистический анализ осуществляли с помощью программных пакетов MS Excel и Statistica 12.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Половая и размерно-возрастная структура.** У юго-западного побережья Крыма соотношение полов в уловах *M. barbatus* смещено в сторону самок и составляет 1.00 : 0.72. Отличие от 1 : 1 статистически значимо ( $\chi^2 = 25$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ). Доля самок увеличивается в старших возрастных группах (рис. 3).

В уловах отмечены самки  $TL$  8.8–21.4 (в среднем  $12.7 \pm 0.07$ ) см, самцы – 8.4–15.8 ( $11.3 \pm 0.07$ ) см (рис. 4а). Межполовые различия распределений



**Рис. 4.** Распределение по длине (а), массе (б) и возрасту (в) самок и самцов султанки *Mullus barbatus* в уловах у юго-западного побережья Крыма; обозначения см. на рис. 3.

по длине статистически значимы (тест Колмогорова–Смирнова,  $n_f = 504$ ,  $n_m = 314$ ,  $p = 0.001$ ). Для обоих полов средняя длина составила  $12.1 \pm 0.06$ ,  $n = 818$ .

Масса самок варьировала в пределах 6.4–83.4 ( $17.5 \pm 0.4$ ) г, самцов – 5.7–40.8 ( $12.2 \pm 0.3$ ) г (рис. 4б). Межполовые различия распределения по массе статистически значимы (тест Колмогорова–Смирнова,  $n_f = 504$ ,  $n_m = 314$ ,  $p = 0.001$ ). Для

обоих полов средняя масса составляет  $15.5 \pm 0.28$  г,  $n = 818$ .

Максимальный возраст самок составил 6 лет, самцов – 4 года (рис. 4в); средний возраст соответственно  $1.48 \pm 0.03$  и  $1.38 \pm 0.03$  года. Межполовые различия распределения по возрасту статистически незначимы (тест Колмогорова–Смир-

**Таблица 1.** Длина и масса ( $M \pm SE$ ) самок и самцов султанки *Mullus barbatus* разного возраста в уловах у юго-западного побережья Крыма

Возраст, годы	Самки			Самцы		
	Длина ( $TL$ ), см	Масса, г	$n$ , экз.	Длина ( $TL$ ), см	Масса, г	$n$ , экз.
1	$10.7 \pm 0.07$	$14.3 \pm 0.21$	447	$10.3 \pm 0.05$	$10.1 \pm 0.17$	220
2	$13.2 \pm 0.08$	$18.7 \pm 0.38$	183	$12.5 \pm 0.17$	$14.7 \pm 0.35$	142
3	$15.5 \pm 0.22$	$28.0 \pm 1.33$	37	$14.1 \pm 0.17$	$24.2 \pm 1.61$	22
4	$17.7 \pm 0.36$	$43.3 \pm 2.88$	11	$15.4 \pm 0.25$	$37.6 \pm 3.19$	2
5	$20.1 \pm 0.27$	$67.7 \pm 4.61$	3			
6	$20.7 \pm 0.40$	$72.5 \pm 7.82$	3			

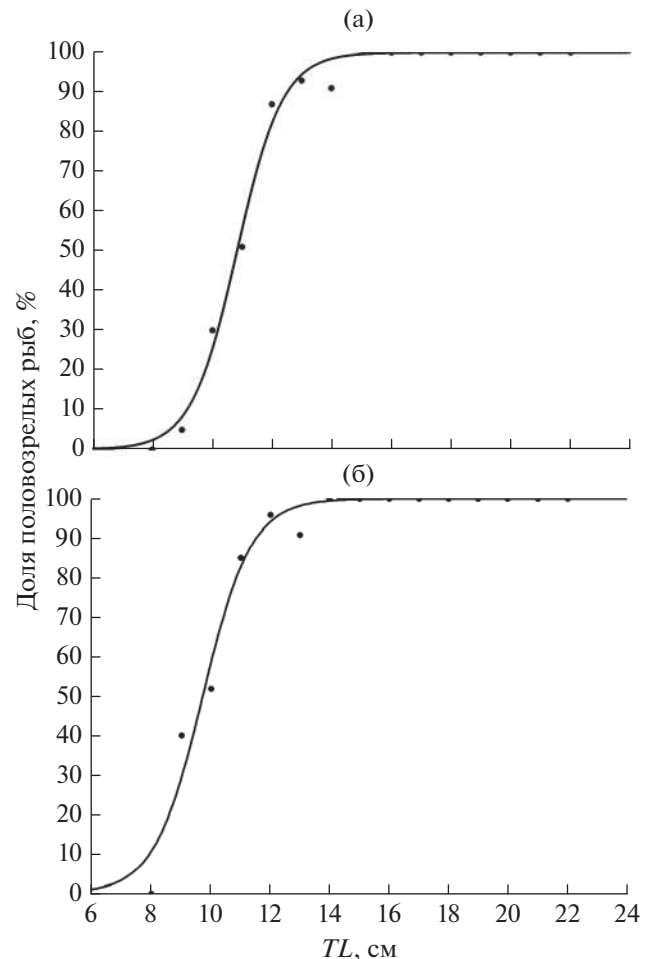
**Примечание.**  $M \pm SE$  – среднее значение и стандартная ошибка,  $n$  – число особей.

нова,  $n_f = 539$ ,  $n_m = 314$ ,  $p > 0.10$ ). Для обоих полов средний возраст составил  $1.45 \pm 0.02$  года,  $n = 853$ .

**Рост и созревание.** По эмпирическим данным, наибольший прирост длины султанки наблюдается до полового созревания, и на первом году жизни составляет в среднем 10.7 см для самок и 10.3 см для самцов (табл. 1). Массовое созревание происходит в возрасте 1+ и описывается логистическими функциями:  $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-1.31(TL - 10.83)}]$  для самок;  $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-1.22(TL - 9.73)}]$  для самцов. Созревание самок и самцов начинается при достижении  $TL$  8 см и завершается соответственно при 14 и 13 см; у самок  $TL_{50} = 10.83 \pm 0.16$  см, у самцов –  $9.73 \pm 0.24$  см (рис. 5). После достижения половой зрелости темп роста заметно снижается. Уже на 2-м году жизни абсолютный годовой прирост общей длины самок составляет в среднем 2.5 см, самцов – 2.2 см; на 4-м году – соответственно 2.2 и 1.3 см. К концу жизненного цикла, на 6-м году, абсолютный прирост самок сокращается до 0.6 см. Наибольшие годовые абсолютные приросты массы у самок наблюдаются на 4-м и 5-м году жизни (15 и 24 г), самцов – на 3-м и 4-м году (10 и 13 г).

Зависимости массы ( $W$ , г) от длины ( $TL$ , см) у самок, самцов и у обоих полов описываются уравнениями соответственно:  $W = 0.0126 TL^{2.84}$  ( $R^2 = 0.87$ ),  $W = 0.0051 TL^{3.19}$  ( $R^2 = 0.90$ ),  $W = 0.0088 TL^{2.95}$  ( $R^2 = 0.88$ ). Из уравнений следует, что весовой рост самок характеризуется отрицательной аллометрией ( $b = 2.84 \pm 0.05$ ), а самцов – положительной ( $b = 3.19 \pm 0.06$ ). Межполовые различия могут объясняться сроками отбора проб. Большая часть материала собрана в июне–июле, когда наблюдается пик нерестовой активности. Интенсивное развитие гонад и многопорционное икротетание у самок в этот период приводят к уменьшению соотношения общей массы тела к длине.

**Моделирование роста.** Линейный и весовой рост султанки Юго-Западного Крыма описывается следующими уравнениями Берталанфи:



**Рис. 5.** Доля половозрелых самок (а) и самцов (б) султанки *Mullus barbatus* в зависимости от длины ( $TL$ ) у юго-западного побережья Крыма.

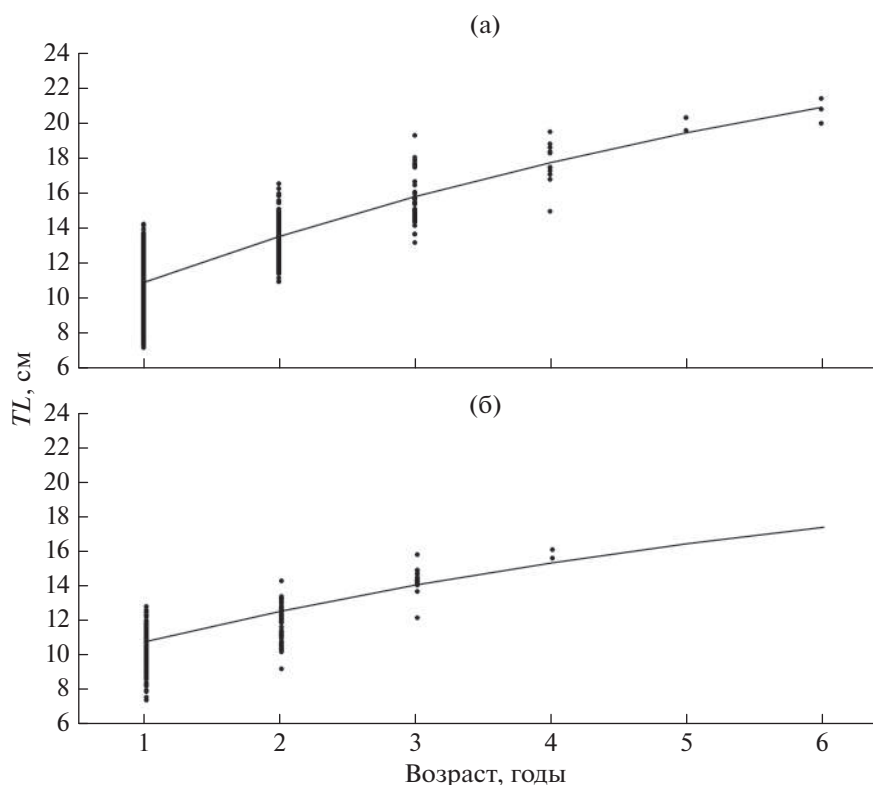


Рис. 6. Кривые линейного роста ( $TL$ ) султанки *Mullus barbatus* у юго-западного побережья Крыма, аппроксимированные уравнениями Бергаланфи: а – самки, б – самцы: (●) – эмпирические данные, (—) – кривая роста.

самки –  $TL = 29.8[1 - e^{-0.15(t + 2.05)}]$  и  $W = 191[1 - e^{-0.15(t + 2.05)}]^{2.84}$ , самцы –  $TL = 22.8[1 - e^{-0.16(t + 2.99)}]$  и  $W = 108[1 - e^{-0.16(t + 2.99)}]^{3.19}$ . Согласно моделям рост *M. barbatus* в районе исследований характеризуется выраженными межполовыми различиями (рис. 6). Темп роста самок заметно выше: асимптотическая длина самок составляет 29.8 см против 22.8 см у самцов, а асимптотическая масса – 191 г против 108 г. При этом значения коэффициента  $k$  у обоих полов сопоставимы. Индекс линейного роста самок  $\phi' = 2.12$ , самцов –  $\phi' = 1.92$ , весового роста соответственно  $\phi = 0.70$  и  $0.56$ .

**Смертность.** Коэффициент общей смертности самок и самцов *M. barbatus* Юго-Западного Крыма составляет 1.21 и 1.60 год<sup>-1</sup>. Коэффициент естественной смертности связан со скоростью метаболизма, темпом роста, предельными размерами и температурой окружающей среды (Pauly, 1980). Поскольку у *M. barbatus* имеются выраженные межполовые различия в темпе роста и предельных размерах, значения коэффициентов смертности самок и самцов различаются. Так, у самцов коэффициент естественной смертности выше (0.53 против 0.39 год<sup>-1</sup> у самок), а промысловой смертности ниже (0.82 против 1.07 год<sup>-1</sup>). Коэффициент эксплуатации как самцов, так и са-

мок составляет 0.65, что соответствует чрезмерной промысловой нагрузке ( $E > 0.50$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Для половой и размерно-возрастной структуры популяции, роста, созревания и смертности характерна как видовая, так и популяционная специфичность. Эти биологические показатели приспособительно меняются в соответствии с условиями среды (Никольский, 1974). Поэтому анализ их экологической и географической изменчивости позволяет установить направление адаптивных изменений как в пространстве, так и во времени.

Половая структура и половой диморфизм во многом определяют эволюционную пластичность вида и часто связаны с условиями обитания (Никольский, 1974). Для *M. barbatus* из акватории Крыма, как и из других участков ареала, характерно преобладание самок в половозрелой части популяции (Tursi et al., 1994; Özvarol et al., 2006; Talet et al., 2016; Yıldız, Karakulak 2016; Kasapoğlu, 2018; Tüzün et al., 2019). Такое несимметричное распределение полов сопряжено с выраженными межполовыми различиями жизненного цикла: темп роста, длина наступления половой зрелости,

предельные размеры и продолжительность жизни у самцов заметно ниже, чем у самок (табл. 2). Как следствие, показатель естественной смертности у самцов выше, что приводит к преобладанию самок, особенно в старших возрастных группах. Преимущество данной стратегии проявляется в стабильных условиях обитания и заключается в большей популяционной плодовитости, чем при равном соотношении полов. Недостаток стратегии заключается в меньшем числе вариантов рекомбинаций генов у потомства, что снижает генетическое разнообразие, эволюционную пластичность и менее эффективно в лабильных условиях.

Развитие, рост и размеры пойкилотермных животных, в особенности водных, связаны с температурой окружающей среды. В пределах ареала вида при снижении температуры в направлении к высоким широтам скорость развития и темп роста снижаются, а максимальные размеры увеличиваются (Pauly, 1998). Это правило справедливо также для описания связи размеров и роста с температурой в условиях потепления климата. Закономерность находит различные объяснения из области физиологии, биохимии и эволюционной теории. Часто уменьшение размеров на фоне повышения температуры связывают с растущими потребностями в кислороде, разной чувствительностью катаболизма и анаболизма к температуре, отрицательной аллометрией роста органов дыхания, а также влиянием отбора (Verberk et al., 2021). Согласно этому правилу *M. barbatus* акватории Чёрного моря должна характеризоваться наибольшими предельными размерами ( $L_{\infty}$ ) и наименьшим темпом роста (низким значением  $k$ ). Действительно, при сравнении султанки акватории Крыма и южной части Средиземного моря (Sieli et al., 2011; Gancitano et al., 2012; Talet et al., 2016) эта закономерность подтверждается. Значения  $L_{\infty}$  и  $k$  для самок в первом случае составляет 29.8 см и  $0.15 \text{ год}^{-1}$ , в то время как у побережья Алжира значения этих показателей 25.1 см и  $0.60 \text{ год}^{-1}$  (табл. 2). Аналогичная ситуация наблюдается и в случае с самцами. При этом корреляционный анализ  $L_{\infty}$ ,  $k$  и  $\phi'$  у *M. barbatus* из разных участков ареала с ТПМ не позволяет констатировать существование заметной связи между этими параметрами (табл. 3). Это может быть связано с комплексным влиянием других факторов, сильно варьирующих в пределах бассейна Средиземного моря (промысловая нагрузка, продуктивность акватории, солёность, антропогенное загрязнение и пр.).

Географическая изменчивость параметра  $k$  существенно выше, чем  $L_{\infty}$ . Максимальные размеры *M. barbatus*, как смоделированные, так и эмпирические, слабо отличаются между разными частями ареала. При этом индекс линейного роста ( $\phi'$ ) для султанки Чёрного моря варьирует в пре-

делах 1.92–2.19, а в Средиземном море достигает 2.58 (Talet et al., 2016). Более низкое значение коэффициента  $k$  у султанки из северных районов свидетельствует о сравнительно низком темпе роста. Так, *M. barbatus* акватории Крыма в возрасте 3 года достигает в среднем  $TL$  15.8 см, а в Южном Средиземноморье – 21.3 см (Talet et al., 2016). Характерно, что при такой разнице в росте на первых годах жизни к концу жизненного цикла султанка как северных, так и южных популяций достигает  $TL$  24–25 см и максимального возраста 6–7 лет (Samsun, 1992; Talet et al., 2016; Tüzün et al., 2019). Длина тела при наступлении полового созревания также слабо варьирует в пределах ареала и составляет 9.0–12.5 см (Froese, Pauly, 2021), что соответствует второму году жизни.

Помимо непосредственного влияния температуры на метаболизм и рост следует указать и на роль отбора в формировании характера жизненного цикла *M. barbatus*. У южных границ ареала биологическое разнообразие и давление хищников выше, чем в пределах Чёрного моря. В связи с этим высокий темп роста султанки южных популяций позволяет эффективнее выходить из-под пресса хищников. В то же время быстрый рост способствует увеличению плодовитости, что адаптивно в условиях высокой смертности и закрепляется отбором.

Также следует отметить, что черноморские популяции обитают в условиях сезонности климата. Это обстоятельство ограничивает доступность пищевых ресурсов в зимний период, когда рыбы переходят на эндогенное питание (Шульман, Урденко, 1989), что отрицательным образом сказывается на их темпе роста, связанным с параметром  $k$ .

Таким образом, наиболее изменчивой характеристикой жизненного цикла *M. barbatus* является темп роста на первых годах жизни, который в изучаемой акватории Крыма имеет низкие значения. Такие показатели, как максимальные размеры, максимальный возраст, длина и сроки наступления половой зрелости, варьируют слабо. В связи с этим потепление климата в долгосрочной перспективе может привести к увеличению темпа роста *M. barbatus* Чёрного моря, не оказав при этом существенного влияния на предельные размеры и возраст. В целях сохранения численности и организации рационального промыслового использования султанки можно рекомендовать сокращение объёмов вылова, поскольку в настоящее время коэффициент эксплуатации превышает 0.50.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена по теме государственного задания № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообра-



Таблица 2. Параметры уравнений Берталанфи и индексы роста султанки *Mullus barbatus* из разных частей ареала

Регион	Пол	Параметры уравнения Берталанфи						Индексы роста		Источник информации
		$L_{\infty}$ , см	$k$ , год <sup>-1</sup>	$W_{\infty}$ , г	$a$	$b$	$t_0$ , год	$\phi'$	$\phi$	
Чёрное море:										
– Юго-Западный Крым	Самки	29.8	0.15	191	0.0126	2.84	–2.05	2.12	0.70	Наши данные
	Самцы	22.8	0.16	108	0.0050	3.19	–2.99	1.92	0.56	
– центральная часть	Оба пола	29.5	0.10				–3.22	1.95		Samsun, 1992
	То же	20.2	0.33		0.0107	2.97		2.13		Aksu et al., 2011
– восточная часть	»	23.8	0.23	152	0.0074	3.11	–1.62	2.11	0.82	Genç, 2000
	Самки	25.6	0.24	189	0.0064	3.18	–1.32	2.19	0.90	
	Самцы	22.2	0.21	115	0.0074	3.11	–2.03	2.01	0.70	
	Оба пола	27.4	0.14		0.0088	3.03	–2.35	2.02		Aydın Karadurmuş, 2013
	Самки	25.4	0.14	171			–2.70	1.96	0.63	
	Самцы	19.3	0.35	73			–0.75	2.11	0.79	
– западная часть	Оба пола	24.1	0.17		0.0109	2.99	–1.98	1.99		Yıldız, Karakulak, 2016
	Самки	24.8	0.16		0.0103	3.01	–2.32	1.98		
	Самцы	23.1	0.18		0.0137	2.90	–1.91	1.98		
Эгейское море										
	Самки	25.5*	0.21					2.14		Vassilopoulou, Papaconstantinou, 1992
	Самцы	22.7*	0.25					2.11		
	Оба пола	27.0*	0.18		0.0063	3.36	–1.51	2.13		Akyol et al., 2000
	Самки	27.0*	0.17		0.0059	3.29	–1.84	2.10		
	Самцы	22.5*	0.20		0.0077	3.28	–2.30	2.01		
	Оба пола	28.8	0.16		0.0084	3.08	–1.92	2.10		Arslan, İşmen, 2014
	Самки	26.6	0.18		0.0610	3.19	–1.75	2.11		
	Самцы	28.3	0.14		0.0800	3.09	–2.39	2.06		
	Оба пола	18.4*	0.62		0.0100	3.20	–0.91	2.32		Kurtul, Özaydın, 2017
	То же	26.1*	0.13		0.0157	2.98	–3.54	1.94		Çelik, Torcu, 2000
	»	19.1	0.38		0.0060	3.22	–1.56	2.15		Tüzün et al., 2019
	Самки	27.2	0.17		0.0060	3.22	–2.49	2.10		
	Самцы	15.9	0.74		0.0070	3.15	–0.83	2.27		
Ионическое море										
	Оба пола	25.2	0.26				–1.71	2.22		Tursi et al., 1994
	Самки	24.5	0.27				–1.98	2.21		
	Самцы	22.4	0.28				–1.85	2.15		
Левантийское море										
	Самки	30.3	0.10		0.1329	3.08	–4.47	1.98		Özvarol et al., 2006
	Самцы	24.2	0.11		0.0979	3.32	–5.52	1.79		
	Оба пола	27.9	0.12		0.0212	2.80	–3.47	1.95		Atar, Mete, 2009
	То же	22.0	0.19		0.0072	3.16	–1.17	1.97		Çiçek, 2015
Адриатическое море										
	»	30.1	0.12		0.0077	3.10	–3.18	2.03		Joksimović et al., 2008
	Самки	27.5	0.15		0.0073	3.12	–2.69	2.05		
	Самцы	17.8	0.28		0.0077	3.09	–3.01	1.95		
Тирренское море, побережье Сицилии										
	Самки	22.1	0.38				–0.94	2.27		Sieli et al., 2011
Средиземное море:										
– побережье Алжира	Оба пола	25.1	0.49		0.0172	2.84	–0.19	2.49		Talet et al., 2016
	Самки	25.1	0.60		0.0176	2.82	–0.15	2.58		
	Самцы	20.9	0.66		0.0079	3.11	–0.14	2.46		

Таблица 2. Окончание

Регион	Пол	Параметры уравнения Бергаланфи						Индексы роста		Источник информации
		$L_{\infty}$ , см	$k$ , год <sup>-1</sup>	$W_{\infty}$ , г	$a$	$b$	$t_0$ , год	$\phi'$	$\phi$	
– Сицилийский пролив	Самки	23.6	0.45		0.0134	2.94	–0.80	2.40		Gancitano et al., 2012
	Самцы	20.2	0.57		0.0176	2.82	–0.80	2.37		

Примечание. \* Авторы использовали длину по Смитту ( $FL$ ), в остальных случаях – общую длину ( $TL$ ).

Таблица 3. Значения коэффициента корреляции Спирмена при анализе связи параметров роста султанки *Mullus barbatus* со среднегодовой температурой поверхности моря

Пол	Предельная длина ( $L_{\infty}$ )	Параметр $k$	Индекс линейного роста ( $\phi'$ )
Самки	–0.035	+0.238	+0.223
Самцы	–0.217	+0.347	+0.378

Примечание. Данные по предельной длине султанки Эгейского моря, рассчитанные на основе  $FL$ , были пересчитаны при помощи уравнения связи  $TL$  с  $FL$ .

зия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Выскребенцева Л.И. 1966. О значении биологических показателей в оценке состояния запаса черноморской барабули в 1963 г. // К вопросу динамики численности основных промысловых рыб Азовского и Чёрного морей. Вып. 24. С. 81–86.
- Данилевский Н.Н., Выскребенцева Л.И. 1966. Динамика численности барабули // Там же. Вып. 24. С. 71–80.
- Кожурин Е.А., Шляхов В.А., Губанов Е.П. 2018. Динамика уловов промысловых рыб Крыма в Чёрном море // Тр. ВНИРО. Т. 171. С. 157–169.
- 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.
- Овен Л.С. 1961. О специфике порционного икрометания и о плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov // Вопр. ихтиологии. Т. 1 (17). С. 33–38.
- Овен Л.С., Салехова Л.П., Кузьмина Н.С. 2009. Современное состояние популяции черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus*, обитающей в прибрежной зоне у Севастополя // Там же. Т. 49. № 2. С. 214–224.
- Павловская Р.М. 1954. Размножение шпрота, ставриды и барабули в Чёрном море // Рыбохоз. исслед. Черномор. науч.-промысл. экспедиции ВНИРО. Т. 28. С. 126–135.
- 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.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Чёрного моря. М.: Наука, 550 с.
- Шульман Г.Е., Урденко С.Ю. 1989. Продуктивность рыб Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 188 с.
- Aksu H., Erdem Y., Özdemir S., Erdem E. 2011. Estimation of some population parameters of red mullet (*Mullus barbatus ponticus*, Essipov, 1927) caught in the Black Sea // J. Fish. Sci. V. 5. P. 345–353. <https://doi.org/10.3153/jfscm.2011039>
- Akyol O., Tosunoğlu Z., Tokaç A. 2000. Investigations of the growth and reproduction of red mullet (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758) population in the Bay of Izmir (Aegean Sea) // Anadolu Univ. Bilim Teknol. Derg. A. V. 1. P. 121–127.
- Arslan M., İşmen A. 2014. Age, growth, reproduction and feeding of *Mullus barbatus* in Saros Bay (North Aegean Sea) // J. Black Sea / Mediterr. Environ. V. 20. № 3. P. 184–199.
- Atar H.H., Mete T. 2009. Investigating of some biological features of red mullet (*Mullus sp.* Linnaeus, 1758) distributing in Mersin Bay // Biol. Sci. Res. J. V. 2. № 2. P. 29–34.
- Aydın M., Karadurmuş U. 2013. An investigation on age, growth and biological characteristics of red mullet (*Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927) in the Eastern Black Sea // Iran. J. Fish. Sci. V. 12. № 2. P. 277–288.
- Bertalanffy L. Von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // Human Biol. V. 10. P. 181–213.
- Cadima E.L. 2003. Fish stock assessment manual // FAO Fish. Tech. Paper № 393. 161 p.
- Çelik Ö., Torcu H. 2000. Investigations on the biology of red mullet (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758) in Edremit Bay, Aegean Sea, Turkey // Turk. J. Vet. Anim. Sci. V. 24. P. 287–295.
- Çiçek E. 2015. Age, growth and mortality parameters of *Mullus barbatus* Linnaeus, 1758 (Perciformes: Mullidae) in Iskenderun Bay, northeastern Mediterranean // Iran. J. Ichthyol. V. 2. № 4. P. 262–269.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version 02/2021).
- Gancitano V., Badalucco C., Cusumano S. et al. 2012. Age cohort analysis of red mullet, *Mullus barbatus* (L. 1758) (Pisces: Mullidae), in the strait of Sicily (GSA 15 and 16) // Biol. Mar. Mediterr. V. 19. № 1. P. 208–209.

- Genç Y. 2000. Population parameters and bio-ecological features of the red mullet (*Mullus barbatus ponticus*, Ess. 1927) stocks from the Eastern Black Sea coast of Turkey: Ph.D. Thesis. Trabzon: Black Sea Tech. Univ., 182 p.
- Gulland J.A. 1971. The fish resources of the ocean. West Byfleet, U.K.: Fishing News (Books) Ltd, 255 p.
- Hureau J.C. 1986. Mullidae // Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 2. Paris: UNESCO. P. 877–882.
- Joksimović A., Regner S., Kasalica O. et al. 2008. Growth of the red mullet, *Mullus barbatus* (Linnaeus, 1758) on the Montenegrin Shelf (South Adriatic) // Electron. J. Ichthyol. V. 1. P. 1–7.
- Kasapoğlu N. 2018. Age, growth, and mortality of exploited stocks: anchovy, sprat, Mediterranean horse mackerel, whiting, and red mullet in the southeastern Black Sea // Aquat. Sci. Engineering. V. 33. № 2. P. 39–49. <https://doi.org/10.18864/ase201807>
- Kurtul I., Özyayın O. 2017. Age, growth and length-weight relationship of red mullet (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758) in Gülbahçe Bay (Aegean Sea) // Turk. J. Aquat. Sci. V. 32. № 3. P. 135–145. <https://doi.org/10.18864/TJAS2017>
- Lee R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // Fish. Invest. London. Ser. II. V. 4. P. 1–35.
- Özyarol Z.A.B., Balcı B.A., Özbaş M. et al. 2006. An investigation on the growth properties of red mullet (*Mullus barbatus* L. 1758) in Antalya Bay // Ege J. Fish. Aquat. Sci. V. 23. № 1/1. P. 113–118.
- Papaconstantinou C., Tsimenidis N. Daoulas C. 1981. Age, growth and reproduction of red mullet (*Mullus barbatus* L. 1758) in the Gulf of Saronikos and Thermaikos // Thalassographica. V. 1. № 4. P. 39–66.
- Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fishstocks // J. Cons. Int. Explor. Mer. V. 39. P. 175–192.
- Pauly D. 1998. Tropical fishes: patterns and propensities // J. Fish Biol. V. 53. P. 1–17. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1998.0810>
- Pauly D., Moreau J., Prein M. 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // ICLARM Conf. Proc. V. 15. P. 469–479.
- Sampson D., Damalas D., Osio G. (eds.). 2014. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF) – Black Sea Assessments (STECF-14-14). Luxembourg: Publ. Office E. U., 421 p. <https://doi.org/10.2788/19168>
- Samsun O. 1992. Research on some characteristics of the red mullet (*Mullus barbatus ponticus* Ess. 1927) caught by the trawlers in the mid Black Sea region from the point of view of fishery biology: Ph.D. Thesis. Atakum: Inst. Sci. Technol., Ondokuz Mayıs Univ., 88 p.
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al. 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrostoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu // Jpn. Agric. Res. Quarterly. V. 44. № 2. P. 197–206. <https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>
- Sieli G., Badalucco C., Di Stefano G. et al. 2011. Biology of red mullet, *Mullus barbatus* (L. 1758), in the Gulf of Castellammare (NW Sicily, Mediterranean Sea) subject to a trawling ban // J. Appl. Ichthyol. V. 27. P. 1218–1225. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01784.x>
- Talet L.B., Talet A.B., Boutiba Z. 2016. Population dynamic parameters of the red mullet *Mullus barbatus* (Mullidae) in the Arzew Gulf, Algeria // Int. J. Aquat. Biol. V. 4. № 1. P. 1–10. <https://doi.org/2016.01.001>
- Tursi A., Matarrese A., D'Onghia G., Sion L. 1994. Population biology of red mullet (*Mullus barbatus* L.) from the Ionian Sea // Mar. Life (Marseille). V. 4. № 2. P. 33–43.
- Tüzün S., Dalyan C., Eryılmaz L. 2019. Age and growth of the red mullet *Mullus barbatus* in the North Aegean Sea // J. Ichthyol. V. 59. № 4. P. 572–582. <https://doi.org/10.1134/S0032945219040179>
- Vassilopoulou V., Papaconstantinou C. 1992. Aspects on the biology and dynamics of red mullet (*Mullus barbatus*) in the Aegean Sea // FAO Fish. Rept. № 477. Rome: FAO. P. 115–126.
- Verberk W.C., Atkinson D., Hoefnagel K.N. et al. 2021. Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen // Biol. Rev. V. 96. № 1. P. 247–268. <https://doi.org/10.1111/brv.12653>
- World Sea Temperature. 2021. <https://www.seatemperature.org/mediterranean-sea> (ver. 02/2021).
- Yıldız T., Karakulak F.S. 2016. An investigation of age, growth and mortality of the red mullet (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758) in the western Black Sea // Cah. Biol. Mar. V. 57. № 4. P. 415–425.

УДК 57.047;639.2.05

## МОДЕЛИРОВАНИЕ СЦЕНАРИЕВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЗАПАСА РУССКОГО ОСЕТРА *ACIPENSER GUELDENSTAEDTII* АЗОВСКОГО МОРЯ ПРИ ОТСУТСТВИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА

© 2022 г. Т. И. Булгакова<sup>1</sup>, С. Н. Кульба<sup>2</sup>, М. М. Пятинский<sup>2</sup>, \*

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

<sup>2</sup>Азово-Черноморский филиал ВНИРО – АзНИИРХ, Ростов-на-Дону, Россия

\*E-mail: pyatinskiy\_m\_m@azniirkh.ru

Поступила в редакцию 05.04.2021 г.

После доработки 11.06.2021 г.

Принята к публикации 08.07.2021 г.

Предлагается новая модель, описывающая динамику популяции осетровых рыб (*Acipenseridae*), естественное воспроизводство которой отсутствует либо чрезвычайно мало, – Depleted artificial population model. Модель реализована в среде R и состоит из двух подмоделей. Первая из них позволяет уточнить необходимые параметры модели (коэффициент естественной убыли половозрелой части популяции и эффективность искусственного воспроизводства) с использованием оптимизационной процедуры, вторая рассматривает разные сценарии восстановления запаса для прогнозного периода. Сценарии характеризуются разными значениями двух параметров – численностью выпущенной осетровыми рыболовными заводами молоди и промысловой убылью, вызванной нелегальным промыслом и изъятием на научные исследования. Проведённые на примере русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря расчёты указывают, что его запас до целевого уровня 10 тыс. т может быть восстановлен при базовом и оптимистичных сценариях к 2037–2048 гг. в зависимости от объёма искусственного воспроизводства и степени незаконного, несообщаемого и нерегулируемого промысла. При депрессивных сценариях восстановление запаса не предвидится.

**Ключевые слова:** русский осётр *Acipenser gueldenstaedtii*, популяция, моделирование, восстановление запаса, Азовское море.

DOI: 10.31857/S0042875222020047

В настоящее время наблюдается катастрофическое уменьшение запаса русского осетра Азовского моря *Acipenser gueldenstaedtii* (Чепурная, Реков, 2017; Реков, Чепурная, 2018). Перед авторами настоящей работы стояла задача оценить возможные пути восстановления данного запаса при разных управляющих воздействиях. Для рассмотрения различных возможных вариантов восстановления популяции русского осетра в Азовском море требуется проанализировать многолетнюю динамику численности популяции, что в общем случае можно сделать при помощи структурированных продукционных моделей и методов, применяемых при недостатке информации (Бабаян и др., 2018).

Структурированные методы позволяют учесть биологические особенности моделируемой популяции, но предъявляют повышенные требования к объёму и качеству входных данных (включая данные по возрастной структуре уловов) и не применимы в случае неполноты промысловой статистики.

Продукционные модели менее требовательны к входным данным. В рамках этого подхода популяцию рассматривают как совокупность одинаковых особей, не учитывая их возрастную структуру. Для параметризации продукционной модели требуются многолетние ряды промысловых данных, а именно годовых уловов и величины промыслового усилия. Эти ряды должны охватывать достаточно большой временной интервал, превышающий продолжительность жизни особей данной популяции, а данные по промысловому усилию следует стандартизировать.

Для случаев с недостаточной полнотой и качеством входных данных были разработаны методы с бедным информационным обеспечением – Data limited methods (DLM) (Carruthers et al., 2014). К ним относится, в частности, и модель DB-SRA (Depletion-based stock reduction analysis) (Dick, MacCall, 2011). В её основе лежит продукционная модель, согласно которой формирование пополнения половозрелого запаса функционально зависит от его биомассы. Данная модель позво-

ляет получить оценки ориентиров управления и ретроспективную динамику биомассы запаса, а затем перейти на прогноз при предположении, что продукционные возможности популяции не меняются со временем. Модель DB-SRA была успешно применена для оценки состояния популяции севрюги *A. stellatus* Каспийского моря (Ye, Valbo-Jørgensen, 2012; Сафаралиев и др., 2019). Однако её использование в отношении русского осетра Азовского моря невозможно, поскольку естественное воспроизводство данного вида в течение многих лет отсутствует вследствие недоступности нерестилищ после зарегулирования рек Дон и Кубань.

По данным Горбачевой с соавторами (2020), поколения русского осетра Азовского моря начиная с 1972 г. рождения на 100% состоят из рыб, полученных на осетровых рыболовных заводах (ОРЗ); только в поколениях 1978–1981 гг. около 30% особей являются результатом естественного воспроизводства. Однако последнее утверждение сомнительно, так как нельзя исключать ошибки при определении возраста рыб, пойманных в последующие годы. Таким образом, можно считать, что воспроизводство русского осетра Азовского моря в последние 30 лет не зависит от численности или биомассы половозрелой части его запаса. Данные об уловах русского осетра за последние 20 лет отсутствуют, поскольку начиная с 2000 г. его коммерческий промысел в Азовском море запрещён, а экспертные оценки незаконного, несообщаемого и нерегулируемого промысла (ННН-промысел) имеются только для периода 1994–1999 гг. (Чепурная и др., 2008). Следовательно, при отсутствии и естественного воспроизводства популяции осетра, и информации об уловах и промысловых усилиях применение продукционных моделей, в том числе DB-SRA, не представляется возможным.

В этой связи актуальной задачей является разработка модели динамики популяции, базирующейся на данных об искусственном пополнении запаса, ретроспективных данных о промысловых уловах, оценках интенсивности ННН-промысла и особенностях биологии русского осетра Азовского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для моделирования динамики запаса русского осетра Азовского моря была разработана модель DAP (Depleted artificial population model). Данная модель реализована в среде R (R Core Team, 2016) и состоит из двух подмоделей. В первой из них с помощью метода наименьших квадратов выполняется настройка модели. Используется итеративная процедура сопоставления модельного ряда оценок биомассы половозрелой части популяции ( $B_y$ ) с оценками того же запаса, полученными с помощью учётных съёмов 1981–1999 гг. ( $B_{prior(y)}$ ).

Предварительно проводится сглаживание оценок запаса по данным съёмов методом скользящего среднего по трём точкам для устранения межгодовых флуктуаций и неточностей оценивания прямым методом. В данной подмодели учитываются многолетние ряды уловов, включая как официальные ( $C_y$ ), так и ряды уловов ННН-промысла ( $C_{iuu}$ ); ежегодный выпуск молоди с ОРЗ ( $N_{juv(y)}$ ); средняя масса половозрелых особей ( $W_M$ ), рассчитанная по данным о возрастной динамике массы тела  $W(x)$  с учётом пола. Значения ННН-уловов для периода 1989–1999 гг. получены путём кусочно-линейной аппроксимации экспертных оценок за период 1994–1999 гг. (рис. 1); для периода 1981–1988 гг. условно приняли, что ННН-уловы составляли 10% официального вылова. Каких-либо оценок этого параметра в данный период в Азово-Донском бассейне, к сожалению, не имеется.

В процессе настройки модели выполняется оптимизация следующих параметров:  $\phi_M$  – коэффициент годовой естественной убыли половозрелого стада;  $rr$  – коэффициент выживания выпускаемой молоди до возраста достижения половой зрелости (эквивалент коэффициента промыслового возврата для промысловых популяций);  $B_0$  – биомасса половозрелой части запаса в первый год выбранного периода настройки модели.

Расчёт биомассы пополнения половозрелой части запаса в год  $y$  выполняется по формуле:

$$B_{rec(y)} = N_{juv_{y-i}} W_M r r, \quad (1)$$

где  $i$  – возраст достижения половой зрелости,  $N_{juv_{y-i}}$  – численность выпущенной молоди русского осетра в год  $(y-i)$ .

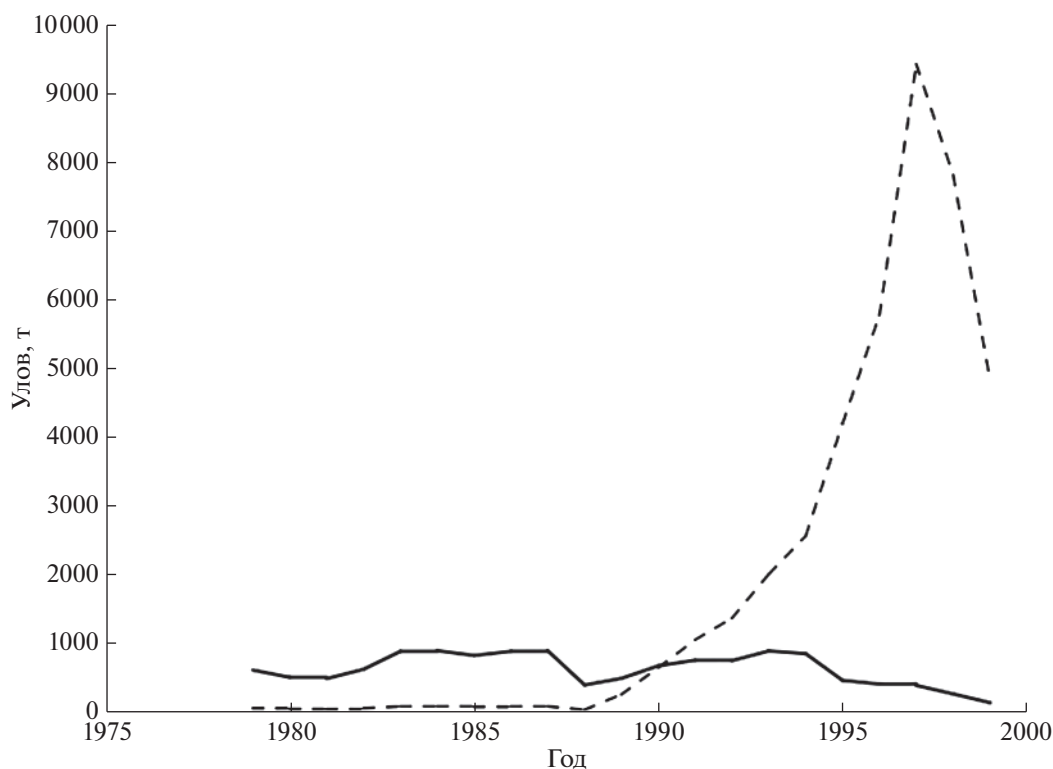
В модели в качестве стартового значения принято  $rr = 0.01$  (1%), что согласуется с данными литературы: 1.1–1.3 (Бойко, Калинин, 1961; Макаров, 1964; Реков, Корнеев, 1987), 0.6% (Зайдинер и др., 2000).

Биомасса половозрелой части популяции на начало следующего года вычисляется по формуле:

$$B_{y+1} = B_y (1 - \phi_M) + B_y \left( \frac{W_y}{W_M} \right) + B_{rec(y)} - C_{total(y)}, \quad (2)$$

где  $B_y$  – биомасса половозрелой части запаса на начало года  $y$ ;  $C_{total(y)} = C_y + C_{iuu-y}$ , где  $C_y$  и  $C_{iuu-y}$  – временные ряды соответственно официальных и ННН-уловов в год  $y$ ;  $\phi_M$  – коэффициент годовой естественной убыли,  $W_M$  – средняя масса особей половозрелого стада,  $W_y$  – средний годовой прирост массы тела половозрелых особей.

Зависимости массы тела половозрелой особи от возраста ( $W1(x)$  – самцы в возрасте от 6 до 21 года,  $W2(x)$  – самки 10–25 лет) рассчитаны по средне-многолетним данным (Козлитина и др., 2005) с помощью линейных функций (в обоих случаях  $R^2 = 0.97$ ):  $W1(x) = 0.8482x + 1.47$  и  $W2(x) = 1.764x -$



**Рис. 1.** Временные ряды официальных (—) и ННН-уловов (- -), используемые при моделировании запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря.

– 5.013. В расчётах далее принято среднее значение годового прироста самцов и самок (соответственно 0.848 и 1.764 кг):  $W_y = 1.306$  кг.

Средний возраст наступления половой зрелости определён по кривой полового созревания русского осетра логит-методом (Михайлюк, Пятинский, 2020) и принят равным 14 лет (17 лет для самок, 12 для самцов), что согласуется с данными Чепурной и Рекова (2017). Средняя масса особи в возрасте созревания ( $W_M$ ) оценена как 17 кг.

Отметим, что в модели DAP ведутся расчёты для двух периодов: первый период, выбранный для настройки модели (1981–1999 г.), второй – прогнозный (2021–2050 г.). Как правило, в условиях моратория на промысел между этими периодами существует промежуток лет, для которого запас моделью не оценивается.

Поскольку оценка запаса методом учётных съёмов проводится не в начале года, а в некотором месяце  $m$ , выполнен пересчёт модельного ряда  $B_y$  к моменту проведения съёмки; биомасса запаса в месяце  $m$  года  $y$  рассчитывается по уравнению:

$$B_{my} = B_y + (B_{y+1} - B_y) \frac{m}{12}. \quad (3)$$

Вторая подмодель рассматривает разные сценарии управления запасом для прогнозного периода. Расчёты биомассы половозрелой части запаса для

прогнозного периода выполняются по тому же уравнению (2) с тем же набором оптимальных значений коэффициентов ( $\phi_M, rr$ ), но для него теперь требуется задать биомассу запаса для предыдущего 2020 г., для которого съёмка показала близкую к нулю величину, потому принято  $B_{0(2020)} = 0$ .

В прогностической подмодели исследованы 24 сценария восстановления запаса, рассматривающие разные сочетания двух управляющих параметров:  $N_{juv, y-14}$  – численность выпуска молоди с ОРЗ с временным лагом, равным возрасту созревания 14 лет;  $biuu-coef$  – доля ННН-уловов от биомассы запаса в начале каждого года. До 2020 г. включительно объём выпуска молоди ( $N_{juv}$ ) известен (данные официальной статистики ОРЗ). Начиная с 2021 г. для каждого сценария задаётся постоянное значение  $N_{juv}$ , которое начиная с 2035 г. будет определять величину биомассы рекрутов ( $B_{rec}$ ) согласно формуле (1). В разных сценариях рассматриваются четыре уровня  $N_{juv}$  в прогнозный период: 3 млн экз. – наблюдаемый среднемноголетний уровень выпуска; 5 млн экз. – оптимистичный вариант сценария выпуска; 1 млн экз. – депрессивный вариант сценария; 7 млн экз. – максимально наблюдаемый показатель в ретроспективный период.

Значения коэффициента  $biuu-coef$  задаются в диапазоне от 1 до 20% биомассы запаса на начало

года — 1, 5, 7, 10, 15, 20%, что не превышает значений этого параметра в ретроспективный период (20%).

Для проверки надёжности построенной модели выполняли процедуру диагностики — тест чувствительности модели. Тест чувствительности позволяет оценить возможные отклонения локальных оптимумов от глобального оптимума оценок параметров модели (биомассы запаса, биомассы пополнения, промысловой убыли), что может приводить к ошибкам при выборе оптимального набора значений ( $\varphi_M$ ,  $r$ ,  $B_0$ ). Тест неопределённости позволяет оценить возможные отклонения оценок биомассы запаса из-за неопределённости расчётных оценок промысловой убыли в ретроспективный период.

При выполнении теста чувствительности из всех наборов значений трёх параметров ( $\varphi_M$ ,  $r$ ,  $B_0$ ) случайным образом выбирали 75% наборов. Далее для каждого выбранного набора значений ( $\varphi_M$ ,  $r$ ,  $B_0$ ) выполняется повторный пересчёт всех характеристик запаса (биомассы запаса и пополнения, промысловой убыли), после чего полученные оценки для каждого расчётного года ( $y$ ) упорядочиваются по возрастанию и для каждого года определяются медианные оценки и доверительные 95%-ные интервалы. Полученные интервалы являются оценками возможной степени разброса истинной величины запаса из-за возможной неточности параметризации модели. Процедура теста чувствительности выполняется как итеративная процедура метода Монте-Карло. Полученные медианные оценки и доверительные интервалы сравниваются с модельными оценками, полученными при генеральном оптимуме ( $\varphi_M$ ,  $r$ ,  $B_0$ ) для определения степени надёжности оценок запаса.

Тест неопределённости динамической системы запас—промысел к фактору изменчивости промысловой убыли (этот тест особенно важен из-за неопределённости оценок ННН-изъятия) выполнен в соответствии с процедурой тестирования моделей в организациях ICES/FAO (FAO, 1996, 2002). Суть процедуры заключается в оценке возможной степени вариативности величины запаса в зависимости от того, какая изменчивость промысловой убыли наблюдалась в ретроспективный период. При помощи данного теста выполняется прогноз возможных изменений биомассы запаса в будущем в зависимости от того, что наблюдалось в прошлом для динамической системы запас—промысел. В качестве оценки вариативности используется значение стандартного отклонения из ряда оценок промысловой убыли в ретроспективный период, после чего с помощью коэффициента вариации эта величина пересчитывается на шкалу оценок биомассы запаса. На основе полученных оценок вариации и известных величин средних значений биомассы запаса в ретроспективный период генерируются псевдослучайные ряды оце-

нок биомассы запаса. Полученные ряды псевдослучайных значений сортируются по возрастанию, после чего рассчитываются 95%-ные доверительные интервалы.

Хотя промысловое изъятие русского осетра в прогнозный период не предвидится, тем не менее в работе моделируется допустимое изъятие для целей научных исследований (НИР) и искусственно-го воспроизводства (далее — ОДУ НИР). Оценка ОДУ НИР выполнена из соображений поиска такой величины изъятия, которая не может оказать существенного влияния на половозрелую часть запаса в прогнозный период. Для этого, исходя из результатов теста неопределённости при базовом сценарии прогноза ( $biuu-coef = 0.1$ ,  $Njuv = 3$  млн экз), вычисляется определённая доля от ширины доверительного интервала оценки биомассы запаса. Этот диапазон описывает вероятную степень изменчивости величины запаса за каждый год. Полагаем, что небольшая доля изъятия от этого диапазона не должна значительно повлиять на биомассу запаса в прогнозном периоде.

Для определения незначимой доли ОДУ НИР тестировали несколько уровней доли от диапазона неопределённости (1, 5, 10, 50, 100%) и вывод о незначимости влияния ОДУ НИР делали на основе исследования его влияния на период достижения целевого ориентира управления ( $B_{tr}$ ). Незначимым считался такой уровень воздействия, при котором период достижения целевого ориентира увеличивался не более чем на 1 год.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате выполнения процедуры поиска оптимального решения по входным данным за период с 1981 по 1999 г. получены оценки трёх основных параметров модели (табл. 1). На основе найденных оптимальных значений параметров модели выполнен расчёт биомассы рекрутов и запаса (рис. 2) по уравнениям (1)–(3) для ретроспективного периода. Рост коэффициента промысловой убыли (рис. 2в) в конце периода настройки модели связан как с высокими оценками нелегального изъятия (рис. 1), так и с резким снижением биомассы запаса. Для диагностики результатов моделирования выполнены тесты чувствительности (рис. 3) и неопределённости (рис. 4).

Анализ динамики запаса русского осетра, полученной в ретроспективный период настройки модели (рис. 2а), показал, что в течение благоприятного для запаса периода (1988–1998 гг.) условия среды позволяли поддерживать биомассу половозрелой части популяции на уровне не менее 10000 т, поэтому в прогнозных сценариях решено рассматривать задачу восстановления запаса до этого уровня ( $B_{tr} = 10000$  т), который и считаем целевым ориентиром управления запасом и промыслом рус-

**Таблица 1.** Оценки трёх параметров модели DAP для запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря

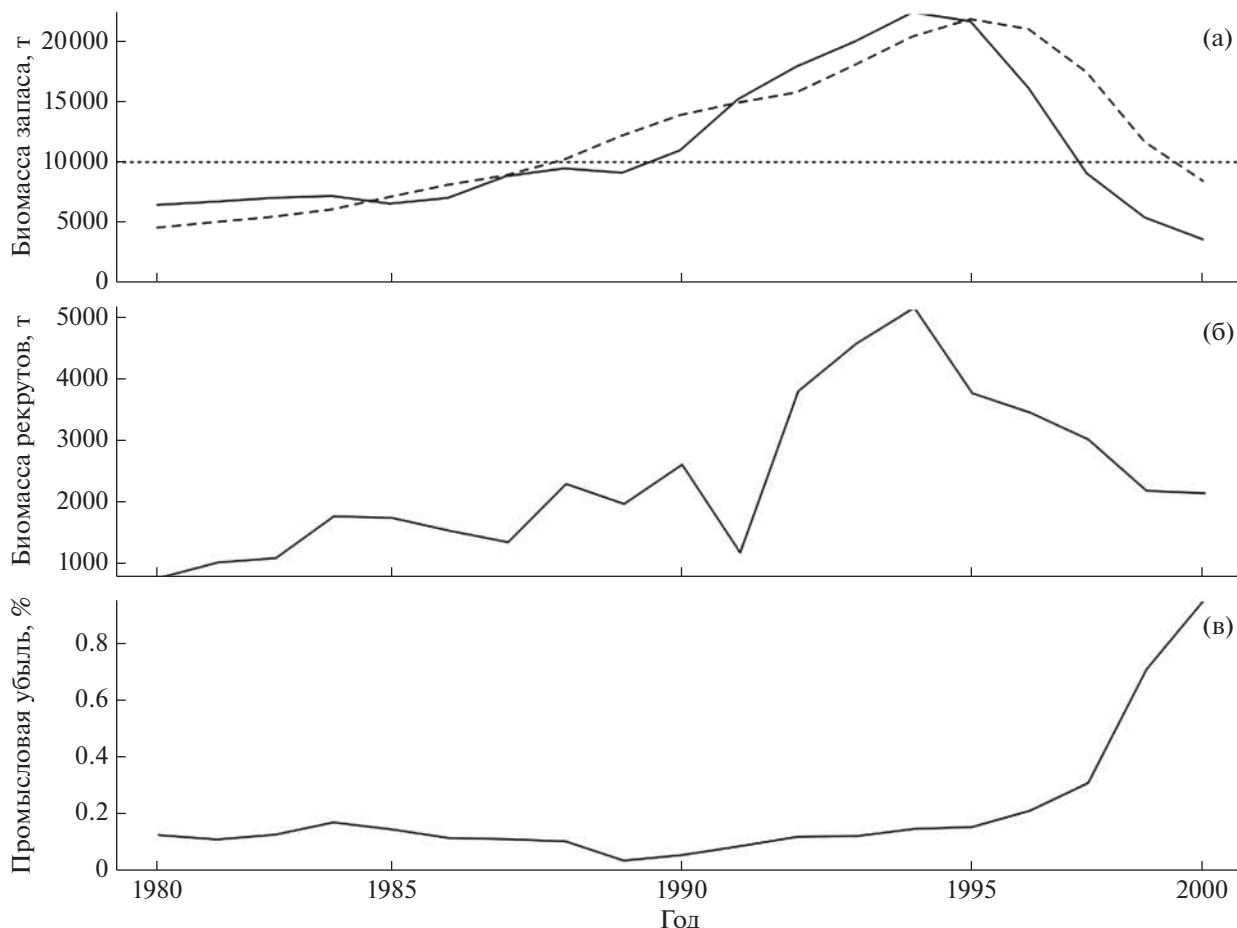
Параметр	Стартовое значение	Заданные пределы изменения	Оптимальное значение
$\varphi_M$	0.05	0.04–0.10	0.0412
$rr$	0.01	0.005–0.020	0.0182
$B_0$ , т	6000	4000–8000	4400

ского осетра. Таким образом, при моделировании возможных прогнозных сценариев запас считается восстановленным, если его биомасса достигла величины 10000 т.

Для прогнозного периода рассмотрены 24 сценария при разном сочетании управляющих параметров: численность выпущенной с ОРЗ молоди 14 лет назад ( $N_{juv}$ ) и коэффициент  $biuu-coef$ , постоянный для всего прогнозного периода. В качестве базового (и наиболее реального) выбран сценарий, при котором рыболовные заводы ежегодно будут выпускать 3 млн особей (на уровне среднесуточного выпуска в ретро периоде), а  $biuu-coef=0.1$

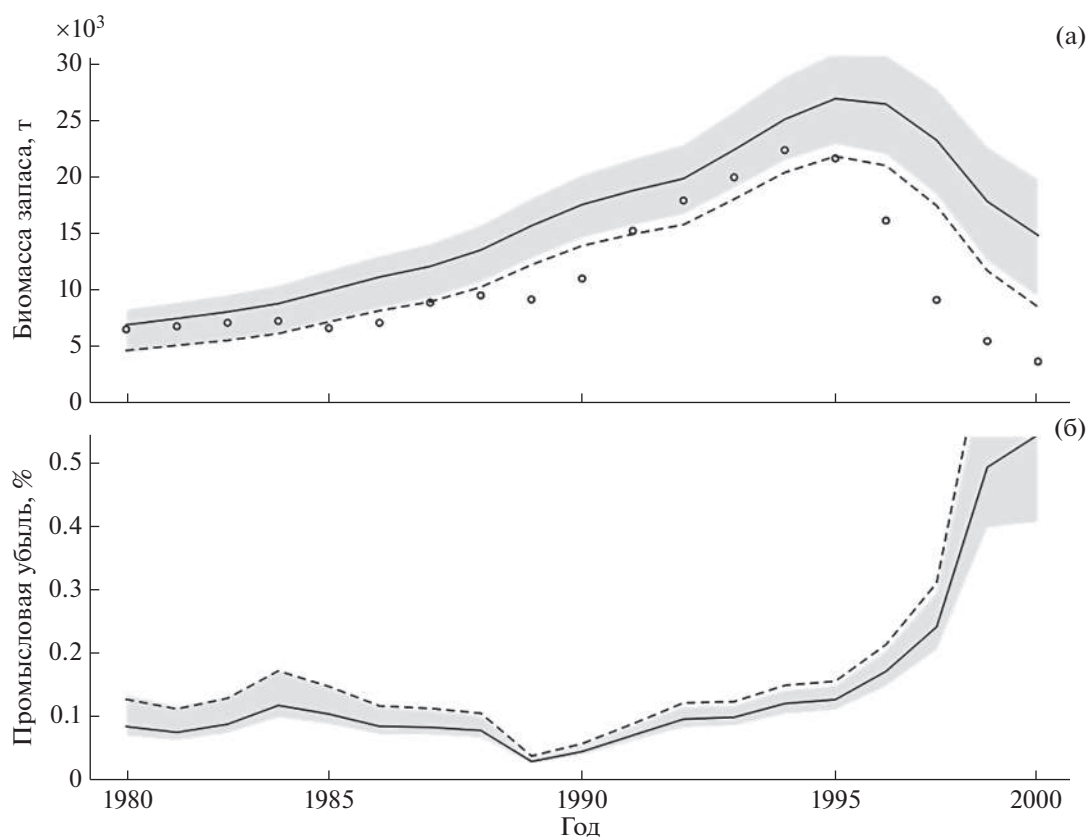
(10% биомассы запаса на начало года). На рис. 5 представлены оценки половозрелой части запаса и биомассы пополнения для базового сценария. Возобновление коммерческого промысла русского осетра не рассматривается, однако на нужды научного изъятия и для формирования ремонтно-маточного стада осетровых заводов закладывается незначительное изъятие ОДУ НИР на уровне 1% от ширины доверительных интервалов, полученных в тесте неопределённости (рис. 6).

При базовом сценарии биомасса запаса достигнет целевого ориентира 10 тыс. т в 2048 г. и продолжит расти, если не изменится режим промысла

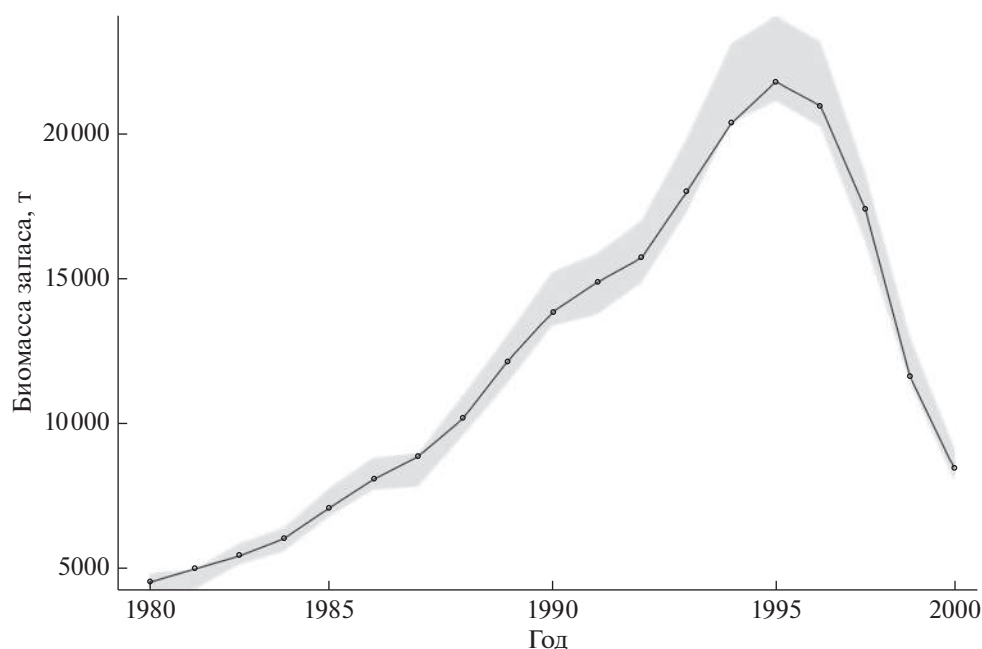


**Рис. 2.** Результаты моделирования параметров запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря в период настройки модели 1981–1999 гг.: а – биомасса запаса, б – биомасса рекрутов, в – промысловая убыль; (–) – модель DAP, (—) – данные съёмки, (···) – целевой ориентир 10 тыс. т.





**Рис. 3.** Тест чувствительности оценок биомассы запаса (а) и промысловой убыли (б) русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря, метод Монте-Карло в период настройки; (- -) – оценки по модели при глобальном оптимуме, (—) – медианные оценки после процедуры Монте-Карло, (■) – доверительные интервалы ( $p = 0.95$ ) медианных оценок, (○) – прямые оценки половозрелой части запаса по данным учётных съёмов.



**Рис. 4.** Тест неопределённости оценок биомассы запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря к изменчивости его промысловой убыли в период настройки; обозначения см. на рис. 3.

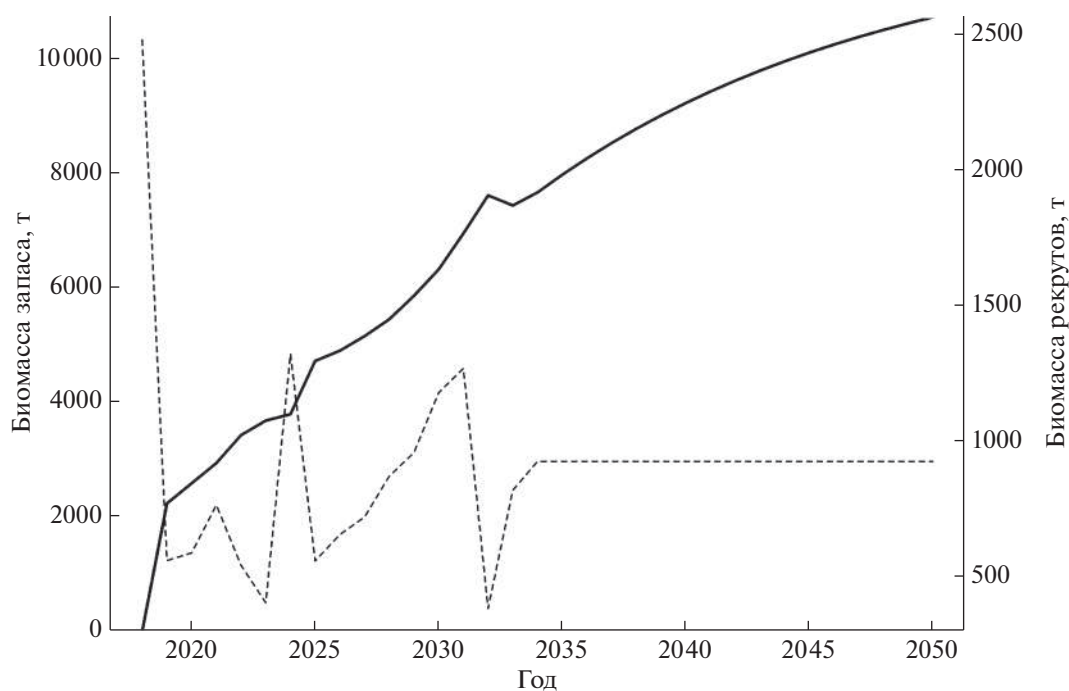


Рис. 5. Результаты прогнозирования динамики биомассы запаса (—) и пополнения (- -) русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря по базовому сценарию в 2018–2050 гг.

(рис. 5). Биомасса пополнения начиная с 2035 г. стабилизируется на уровне 931 т при фиксированном годовом выпуске с ОРЗ 3 млн экз. сеголеток.

На рис. 6 представлена динамика запаса с доверительными интервалами, рассчитанными при тех же условиях, что и в ретроспективной подмодели, на основе вариативности коэффициентов промысловой убыли согласно тесту неопределённости (рис. 6б) и тесту чувствительности к стартовым параметрам на основе процедуры Монте-Карло (рис. 6а) при уровне значимости  $p = 0.95$ .

Уравнение для общего улова в прогнозный период после 2034 г. имеет вид:  $C_{total(y)} = C_y + C_{iuu-y} = C_y + biuu-coef \times B_y$ , где  $C_y$  — допустимое изъятие на цели НИР и воспроизводства на уровне, не оказывающем значимое влияние на биомассу половозрелой части запаса (рис. 7);  $C_{iuu-y}$  — объём ННН-добычи, представленный как доля биомассы половозрелой части запаса на начало года ( $C_{iuu-y} = biuu-coef \times B_y$ ).

Результаты проверки различных уровней ОДУ НИР в течение прогнозного периода показали, что незначимое смещение года достижения целевого ориентира выполняется при уровне 1% изъятия от ширины доверительного интервала оценок запаса в тесте неопределённости. Для предотвращения нарушения процесса восстановления запаса из-за неопределённости уровня ННН-изъятия было решено оценивать величину лимитирующего (максимально допустимого) значения ОДУ НИР

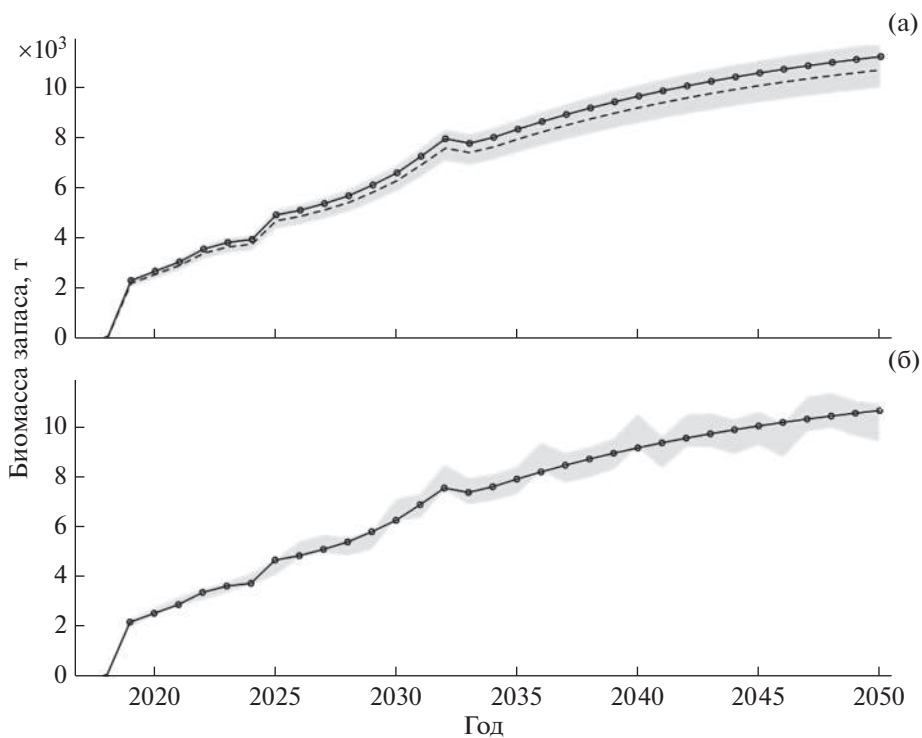
для разных сценариев с учётом возможности реализации самого худшего, депрессивного, сценария. Максимальная величина ОДУ НИР для всех сценариев зафиксирована на её максимальном вычисленном для депрессивного сценария уровне: 6.13 т ( $biuu-coef = 0.2$  и  $N_{juv} = 3$  млн экз.). Эта величина соответствует максимальному значению нелинейной функции, описывающей зависимость год-вылов в прогнозный период (рис. 7б). Полученные для базового сценария значения возможного ОДУ НИР заложены во все моделируемые сценарии в качестве величины официального изъятия ( $C_y$ ).

Три других сценария восстановления запаса при иных величинах  $N_{juv}$ , но с тем же значением  $biuu-coef = 0.1$ , что для базового сценария, представлены на рис. 8 вместе с базовым. Для этих четырёх сценариев биомасса запаса меняется одинаково вплоть до 2034 г., пока  $N_{juv}$  определяется реальными объёмами выпуска молоди.

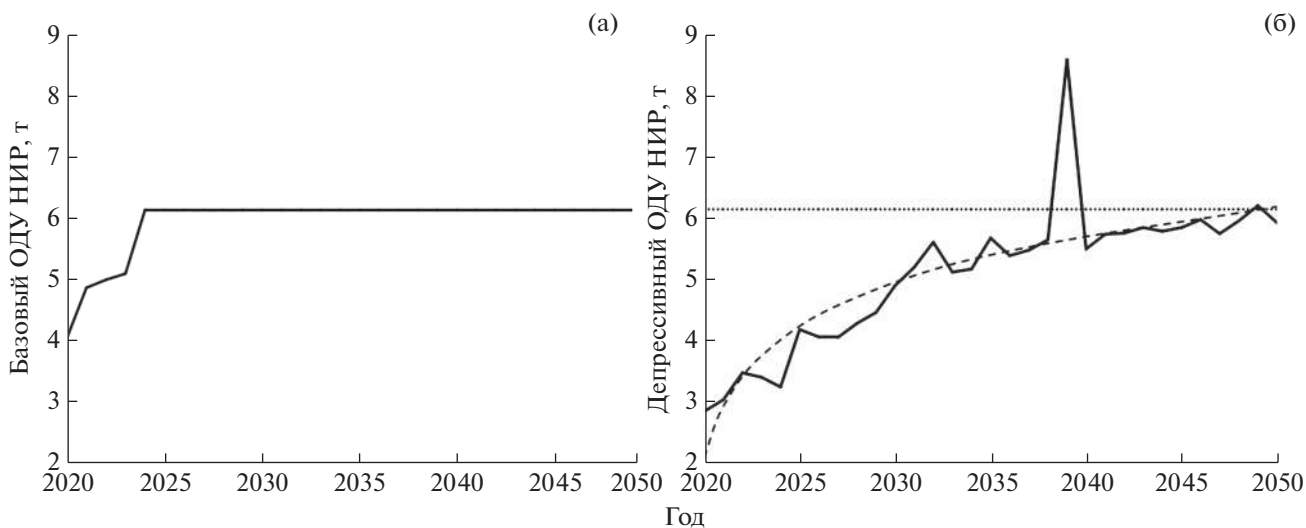
Результаты прогностической подмодели для всех 24 сценариев динамики запаса: четыре варианта численности ежегодного выпуска молоди (1, 3, 5 и 7 млн экз.) при шести вариантах значений  $biuu-coef$  (0.01, 0.05, 0.07, 0.10, 0.15 и 0.20) представлены в табл. 2

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты моделирования в ретроспективный период (рис. 2а) свидетельствуют о плав-



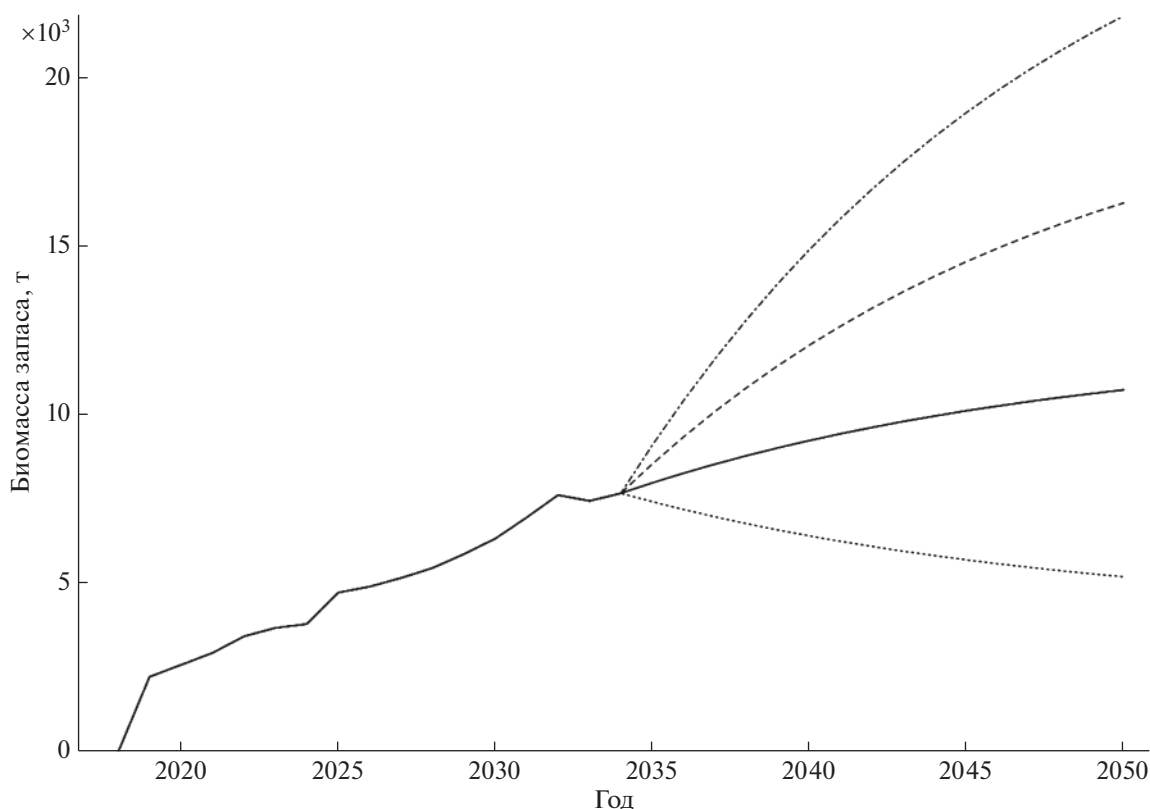
**Рис. 6.** Базовый сценарий прогноза биомассы запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря в 2018–2050 гг.: а – тест чувствительности, б – тест неопределённости; (– –) – модельные оценки биомассы запаса, (—) – медианная оценка теста; ост. обозначения см. на рис. 3.



**Рис. 7.** Общий допустимый улов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* для научных исследований (НИР) и воспроизводства (ОДУ НИР) в Азовском море по результатам моделирования доли неопределённости 2020–2050 гг.: а – базовый сценарий ( $N_{juv} = 3$  млн экз.,  $biuu-coef = 0.1$ ), б – депрессивный сценарий ( $N_{juv} = 3$  млн экз.,  $biuu-coef = 0.2$ ); (—) – теоретически допустимый уровень ОДУ НИР, (···) – верхняя асимптота максимально возможной величины ОДУ НИР (6.13 т) по логарифмической кривой ( $y = 1.2664 \ln(x) + 1.7869$ ,  $R^2 = 0.7559$ ), (– –) – логарифмическая аппроксимация значений биомассы запаса.

ном росте биомассы половозрелой части запаса в 1985–1995 гг., что обусловлено высокочисленными выпусками ОРЗ в предшествующий период (1971–1981 гг.). Начиная с 1995 г. отмечается стре-

мительное сокращение биомассы запаса на фоне резкого роста промысловой убыли, которая в большей степени была обусловлена объёмом ННН-изъятия в этот период.



**Рис. 8.** Четыре сценария восстановления биомассы запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря (с учётом рассчитанного изъятия для НИР и воспроизводства для базового сценария при  $biuu-coef = 0.1$ ) при разном объёме выпуска молоди после 2034 г.: (···) — 1, (—) — 3, (— —) — 5, (— · —) — 7 млн экз/год.

Результаты теста чувствительности (рис. 3) указывают на удовлетворительную надёжность оценок модели, однако начиная с 1990 г. увеличивается их неопределённость: модельные значения двух оцениваемых величин (биомассы запаса и промысловой убыли) расположены вне доверительных интервалов и смещены в одну сторону от медианы. Благодаря этому тесту можно сделать существенный вывод: смещение значений трёх параметров модели относительно абсолютного оптимума в процессе настройки приводит к завышению биомассы запаса и занижению коэффициента промысловой убыли.

Результат теста неопределённости (рис. 4) также указывает на увеличение разброса вероятностных оценок после 1990 г. По-видимому, снижение надёжности настройки ретроспективной подмодели после 1990 г. обусловлено недостаточной информационной обеспеченностью величин ННН-промысла и многократным усилением с годами его воздействия на популяцию русского осетра. Также, вероятно, снижение надёжности получаемых оценок биомассы запаса, рекрутов и промысловой убыли после 1990-х гг. обусловлено неопределённостью и (или) временной изменчивостью параметров  $r$ ,  $\phi_M$  в разные модельные периоды. Пара-

метры  $r$  и  $\phi_M$  в модели полагаются неизменными. Это условие может не выполняться, однако при ограниченности данных считаем такое допущение приемлемым.

Практически все прогнозные сценарии, за исключением самых депрессивных, указывают на возможность восстановления запаса русского осетра в долгосрочной перспективе. Так, наиболее вероятный сценарий, при котором ННН-изъятие не превысит 10% биомассы запаса на начало года, а объём выпуска молоди ОРЗ останется на среднемноголетнем уровне — 3 млн экз., предполагает восстановление биомассы половозрелой части запаса до уровня 10 тыс. т к 2048 г., а при более высоком выпуске молоди (5 млн экз.) — уже к 2037 г.

При наиболее оптимистичных сценариях (при более строгом регулировании ННН-промысла и наращивании мощностей ОРЗ) возможно восстановление запаса до целевого уровня уже к 2028 г. Оптимистичными выглядят и сценарии, при которых объём выпуска молоди ОРЗ составит 7 млн экз/год — даже при величине ННН-изъятия 15% биомассы запаса возможно достижение целевого уровня  $B_{cr}$ .

Рассмотрены и более депрессивные сценарии. Так, в случае ослабления регулирования ННН-до-

**Таблица 2.** Результаты анализа 24 сценариев восстановления запаса русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Азовского моря

Объём выпуска, млн экз/год	Показатель	<i>biuu-coef</i>					
		0.01	0.05	0.07	<b>0.10</b>	0.15	0.20
3	Биомасса запаса в 2050 г., т	43150	21495	15915	<b>10749</b>	6386	4281
	Год достижения $B_{gr} = 10$ тыс. т	2029	2032	2035	<b>2048</b>	*	*
	Тренд изменения запаса	+	+	+	+	+	+
5	Биомасса запаса в 2050 г., т	55061	29854	22977	<b>16296</b>	10216	7032
	Год достижения $B_{gr} = 10$ тыс. т	2029	2032	2035	<b>2037</b>	2048	*
	Тренд изменения запаса	+	+	+	+	+	+
1	Биомасса запаса в 2050 г., т	31238	13136	8853	<b>5202</b>	2557	1532
	Год достижения $B_{gr} = 10$ тыс. т	2028	2032	*	*	*	*
	Тренд изменения запаса	+	+	–	–	–	–
7	Биомасса запаса в 2050 г., т	66973	38213	30039	<b>21843</b>	14045	9781
	Год достижения $B_{gr} = 10$ тыс. т	2028	2032	2035	<b>2036</b>	2039	*
	Тренд изменения запаса	+	+	+	+	+	+

**Примечание.** \* Целевой уровень не достигнут; тренд изменения биомассы после 2034 г.: “+” – рост, “–” – снижение; полужирным шрифтом выделены результаты сценариев, приведённых на рис. 8.

бычи (вариант *biuu-coef* = 0.20) независимо от объёма выпуска молоди ОРЗ достичь целевого уровня восстановления запаса не удастся вплоть до 2050 г. При низком уровне выпуска молоди с ОРЗ (1 млн экз/год) прогноз также неблагоприятный – целевой ориентир не будет достигнут, а биомасса запаса будет постепенно снижаться.

Результаты данной работы согласуются с выводами других авторов (Чепурная и др., 2008; Чепурная, Реков, 2017; Реков, Чепурная, 2018), которые отмечают критическое состояние запаса русского осетра в Азовском море в период запрета промысла и главенствующее негативное влияние ННН-промысла, а для восстановления запаса требуется выпуск не менее 2.8 млн экз/год. Данный объём выпуска использован в базовом сценарии, рассмотренном в нашей работе. Шляхов с соавторами (2005) в качестве негативного фактора, оказывающего главенствующее влияние на биомассу запаса русского осетра, также указывают ННН-промысел.

Моделирование возможного ОДУ на цели НИР и воспроизводства указывает на возможность изъятия по мере увеличения запаса при базовом сценарии от 4.86 т в 2022 г. до 6.13 т в 2050 г. (рис. 7а). При депрессивном сценарии изъятие для НИР и воспроизводства может составить соответственно 3.46 и 5.90 т (рис. 7б). Как показали результаты моделирования, такое изъятие не окажет значимого влияния на биомассу половозрелой части запаса в рассматриваемый прогнозный период. Эта рекомендация согласуется с рекомендациями протокола “XXXII сессии Российско-украинской комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море”, в котором промысел русского осетра

запрещён, а на цели НИР и воспроизводства для Российской Федерации и Украины предлагается ОДУ соответственно 3.81 и 0.20 т. Следует заметить, что представленные рекомендации по ОДУ НИР не будут оказывать значимого влияния на динамику запаса только в рамках моделируемых сценариев.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемая модель ДАР может быть применима в случае, когда воспроизводство запаса обеспечивается только выпусками молоди, получаемой в условиях ОРЗ. Другим важным условием для использования модели является наличие оценок запаса и промысла в благоприятный период развития запаса до закрытия промысла. Модель ДАР может быть применена не только для запасов осетровых, но и для других видов рыб с искусственным воспроизводством.

Следует иметь в виду, что на практике сложно оценить реальную промысловую убыль из-за неопределённости уровня ННН-промысла, а тем более его изменчивости. Фактор ННН-промысла, существенно превышающий официальные величины изъятия, вносит в результаты моделирования высокую долю неопределённости. В случае, если данные по уловам представлены надёжным временным рядом, при моделировании можно избежать большой неопределённости, с которой пришлось столкнуться авторам настоящей работы.

Полученные результаты свидетельствуют о депрессивном состоянии запаса русского осетра в бассейне Азовского моря в настоящее время. Рассмотренные долгосрочные сценарии включают

как оптимистическое развитие событий, сопровождающееся ростом биомассы запаса, так и депрессивное, которое может повлечь за собой длительный коллапс популяции. Имеющиеся работы других авторов (Шляхов и др., 2005; Чепурная и др., 2008; Чепурная, Реков, 2017; Реков, Чепурная, 2018) подтверждают высокую вероятность депрессивного сценария.

Как показали результаты работы, для реализации оптимистичного сценария необходимо предпринимать более значимые административные меры по снижению уровня ННН-промысла и интенсификации деятельности по выпуску молоди ОРЗ.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Ю.И. Рекову (АзНИИРХ) за консультации и предоставленный для выполнения данной работы материал.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др.* 2018. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО, 312 с.
- Бойко Е.Г., Калинин Е.А.* 1961. О выживании осетровой молоди разных весовых групп // Рыб. хоз-во. № 4. С. 18–22.
- Горбачева Л.Т., Горбенко Е.В., Панченко М.Г. и др.* 2020. К вопросу развития искусственного воспроизводства азовских осетровых в связи со 150-летием осетроводства России // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 4. С. 111–119.  
[https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2020\\_3\\_4\\_111](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_4_111)
- Зайдинер Ю.И., Грибанова С.Э., Реков Ю.И.* 2000. Новые данные об эффективности воспроизводства осетра в Азово-Донском районе // Тез. докл. Междунар. конф. “Осетровые на рубеже XXI века”. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 243–244.
- Козлитина С.В., Жиликова Л.Ю., Луц Г.И., Белоусов В.Н.* 2005. Прогнозирование общего допустимого улова основных промысловых рыб Азовского моря // Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне / Под ред. Волыка С.П., Корпаковой И.Г. Краснодар: Изд-во АзНИИРХ. С. 215–231.
- Макаров Э.В.* 1964. Оценка выживания осетровой молоди, выращиваемой донскими рыболовными заводами // Тр. ВНИРО. Т. 56. С. 141–170.
- Михайлюк А.Н., Пятинский М.М.* 2020. Оценивание параметров полового созревания гидробионтов при отсутствии визуальных признаков зрелости у части половозрелых особей // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 2. С. 24–29.  
[https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2020\\_3\\_2\\_24](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_2_24)
- Реков Ю.И., Корнеев А.А.* 1987. Эффективность воспроизводства и пополнение стад азовских осетровых // Воспроизводство запасов осетровых в Каспийском и Азово-Черноморском бассейнах. М.: Изд-во ВНИРО. С. 9–10.
- Реков Ю.И., Чепурная Т.А.* 2018. Основные направления восстановления промысловых запасов азовских осетровых рыб // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем”. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 211–214.
- Сафаралиев И.А., Рубан Г.И., Булгакова Т.И.* 2019. Каспийская севрюга: распределение, оценка запаса и сценарии восстановления волжской популяции. М.: Изд-во ВНИРО, 156 с.
- Чепурная Т.А., Реков Ю.И.* 2017. Изменение запасов азовских осетровых рыб в период запрета промысла // Сб. тр. VIII Междунар. науч.-практ. конф. “Экологические проблемы. Взгляд в будущее” / Под ред. Федорова Ю.А. Ростов н/Д.; Таганрог: Изд-во ЮФУ. С. 511–514.
- Чепурная Т.А., Тихонова Г.А., Реков Ю.И.* 2008. Характеристика состояния популяции азовских осетровых рыб в 2006–2007 гг. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 118–124.
- Шляхов В.А., Губанов Е.П., Демьяненко К.В.* 2005. О состоянии запасов и неучтенном вылове азовских осетровых // Матер. Юбилейн. науч.-практ. конф. “Проблемы и решения в современном рыбном хозяйстве на Азовском бассейне”. Мариуполь: Рената. С. 59–61.
- Carruthers Th.R., Punt A.E., Walters C.J. et al.* 2014. Evaluating methods for setting catch limits in data-limited fisheries // Fish. Res. V. 153. № 1. P. 48–68.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.12.014>
- Dick E.J., MacCall A.D.* 2011. Depletion-based stock reduction analysis: a catch based method for determining sustainable yields for data-poor fish stocks // Fish. Res. V. 110. № 2. P. 331–341.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.05.007>
- FAO. 1996. Precautionary approach to fisheries, part 2: scientific papers // FAO Fish. Tech. Pap. № 350. Pt. 2. Rome: FAO, 210 p.
- FAO. 2002. A fishery manager’s guidebook: management measures and their application // Ibid. № 424. Rome: FAO, 231 p.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ye Y., Valbo-Jørgensen J.* 2012. Effects of IUU fishing and stock enhancement on and restoration strategies for the stellate sturgeon fishery in the Caspian Sea // Fish. Res. V. 131–133. P. 21–29.  
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.06.022>

УДК 597.555.5.575.8

## ПОЛИМОРФИЗМ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК МИНТАЯ *GADUS CHALCOGRAMMUS* АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА И ЕГО ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ<sup>#</sup>

© 2022 г. С. Ю. Орлова<sup>1, 6</sup>, А. А. Сергеев<sup>1</sup>, Д. М. Щепетов<sup>2</sup>, Д. С. Курносов<sup>3</sup>,  
Е. А. Чикурова<sup>1</sup>, А. М. Орлов<sup>1, 4, 5, 6, \*</sup>, М. К. Глубоковский<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>3</sup>Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного  
хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

<sup>4</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

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

<sup>6</sup>Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 07.06.2021 г.

После доработки 13.08.2021 г.

Принята к публикации 30.08.2021 г.

Впервые на масштабном материале (1162 особи из 38 выборок) проведён филогеографический анализ выборок минтая *Gadus chalcogrammus* из азиатской части ареала (западная часть Берингова, Охотское и Японское моря, тихоокеанские воды Курильских о-вов и Камчатки) на основании данных о полиморфизме фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК (*D-loop*, 526 п.н.). Полученные результаты свидетельствуют о существовании на обследованной акватории двух крупных группировок: одна локализована в западной части Берингова моря, а другую образуют выборки из Японского и Охотского морей и из тихоокеанских вод Курильских о-вов и Камчатки. Выявлен необычно низкий уровень полиморфизма контрольного региона митохондриальной ДНК минтая, что ранее было обнаружено также у тихоокеанской трески *G. macrocephalus* и, вероятно, обусловлено сходными микроэволюционными процессами, происходившими в прошлом у обоих видов.

**Ключевые слова:** минтай *Gadus chalcogrammus*, тихоокеанская треска *G. macrocephalus*, контрольный регион митохондриальной ДНК (*D-loop*), генетическая изменчивость, популяционная структура, северно-западная часть Тихого океана.

DOI: 10.31857/S0042875222020163

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

УДК 597.08

**АМПЛИФИКАЦИЯ И СЕКВЕНИРОВАНИЕ ПОЛНОЙ  
МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ГОРЧАКА *ACHEILOGNATHUS  
LONGIPINNIS* (CYPRINIDAE), НАХОДЯЩЕГОСЯ ПОД УГРОЗОЙ  
ИСЧЕЗНОВЕНИЯ, С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДНК,  
ВЫДЕЛЕННОЙ ИЗ АКВАРИУМНОЙ ВОДЫ<sup>#</sup>**

© 2022 г. Р. Какехаши<sup>1</sup>, С. Ито<sup>1</sup>, К. Ясуи<sup>1</sup>, Ч. Камбаяши<sup>1</sup>, Ш. Канао<sup>2</sup>, А. Курабаяши<sup>1, 3, \*</sup>

<sup>1</sup>Институт биологических наук и технологий Нагахамы, Нагахама, Япония

<sup>2</sup>Музей озера Бива, Кусацу, Япония

<sup>3</sup>Северо-Западный университет, Потчеструм, Южная Африка

\*E-mail: kuraba@nagahama-i-bio.ac.jp

Поступила в редакцию 24.06.2021 г.

После доработки 01.10.2021 г.

Принята к публикации 04.10.2021 г.

Горчак *Acheilognathus longipinnis* Regan, 1905 из семейства карповых является исчезающим пресноводным видом рыб, эндемичным для Японии. В связи с его признанием японским памятником природы исследования образцов *A. longipinnis* строго ограничены законом. В этом исследовании мы дополняем существующую генетическую информацию и предоставляем ресурсы для будущих исследований с ограниченным доступом к биоматериалам этого охраняемого вида. Используя экологическую ДНК, выделенную из аквариумной воды, мы амплифицировали перекрывающиеся фрагменты митохондриальной ДНК длиной от 4.9 до > 8.0 т. п. н., чтобы получить полный митохондриальный геном *A. longipinnis*. Кольцевой геном 16772 п. н. содержит 37 генов и две некодирующие области, обычно встречающиеся в митохондриальной ДНК позвоночных. Полученная митохондриальная ДНК обладает высоким нуклеотидным сходством с таковой родственных видов. Более того, последовательности генов *12S* рРНК и *nd2* митохондриальной ДНК были идентичны тем, о которых сообщалось ранее для *A. longipinnis*, и указывают на то, что митохондриальная ДНК, амплифицированная из экологической ДНК, соответствует митохондриальной ДНК *A. longipinnis*. Это исследование представляет собой новое использование музейных и аквариумных ресурсов для получения данных о митохондриальной ДНК охраняемого вида. Процедуры, примененные нами в экспериментах, могут расширить потенциальные возможности для получения длинных генетических последовательностей от очень редких и/или охраняемых организмов, для которых желательно разработать неинвазивную методику исследования с использованием экологической ДНК.

**Ключевые слова:** *Acheilognathus longipinnis*, вымирающий вид, экологическая ДНК, митохондриальная ДНК, полимеразная цепная реакция длинных фрагментов.

DOI: 10.31857/S0042875222020096

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



УДК 597.5.591.185.3

## РЫБЫ КАК ИСТОЧНИКИ КАЙРОМОНОВ – ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ ДЛЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 2022 г. А. О. Касумян\*

Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: alex\_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2021 г.

После доработки 15.03.2021 г.

Принята к публикации 16.03.2021 г.

Систематизированы сведения об эффектах, оказываемых кайромонами (межвидовыми химическими сигналами) рыб, на водных животных – ракообразных, моллюсков, личинок и имаго насекомых, амфибий и других организмов, а также на некоторых животных вне воды. Рассмотрено разнообразие релизерных (поведенческих) и праймерных (фенотипических) реакций животных на запахи рыб и взаимоотношения, регулируемые этими сигналами. Оценено влияние биотических и абиотических факторов и условий существования (биотопическое сходство взаимодействующих видов, их ареал, образ жизни, тип питания и пищевое поведение, возраст и жизненная стадия, заражённость паразитами, накормленность, суточная и сезонная динамика и др.) на выделение кайромонов рыбами-донорами и восприимчивость к ним животных-реципиентов. Обобщены данные о химической природе кайромонов рыб. Обсуждается роль кайромонов рыб в регуляции связей между организмами в водных сообществах.

*Ключевые слова:* рыбы, гидробионты, кайромоны, хеморецепция, химические сигналы, хемокоммуникация, поведение, водная химическая экология.

DOI: 10.31857/S0042875222020114

В исследованиях хемокоммуникаций рыб традиционно основное внимание уделяют выяснению разнообразия химических сигналов, воспринимаемых рыбами и регулирующих их внутривидовые и межвидовые взаимоотношения и различные формы поведения (Kasumyan, 2004). Источниками таких запахов чаще всего являются экзометаболиты – сложные смеси веществ разной природы, постоянно выделяемые рыбами в окружающую среду в результате жизнедеятельности (Wisenden, 2015). Некоторые из этих веществ эволюционно приобретают информационную функцию и становятся феромонами – химическими маркерами вида, популяции, социального статуса особи, индивидуальной и половой принадлежности, готовности к нересту и т.п. (Brönmark, Hansson, 2012; Sorensen, Wisenden, 2015). Другие вещества обеспечивают химическую коммуникацию между рыбами разных видов, а также рыб с другими представителями водных сообществ. Из межвидовых химических сигналов наиболее распространены кайромоны – запахи, продуцируемые особями одного вида, но содержащие полезную информацию для реципиентов, принадлежащих к другим видам.

Генерация запахов и создание рыбами химических информационных полей экспериментально показана уже почти около века назад (Wrede,

1932; Göz, 1941). Последующие исследования на многочисленных примерах подтвердили, что вода, в которой какое-то время пребывали рыбы, неизбежно приобретает специфический запах, улавливаемый другими рыбами и несущий им различную информацию (Sorensen, Wisenden, 2015). Формирование рыбами химического следа в воде подтверждает также детектирование в природных водоёмах экологической ДНК рыб – эДНК (environmental DNA – eDNA), что позволяет использовать этот метод для обнаружения рыб, мониторинга их популяций, определения сроков миграций, уточнения ареалов и т.п. (Никифоров и др., 2018; Coulter et al., 2019). Водные животные, сосуществующие с рыбами в одних и тех же водоёмах и биотопах, обладают хорошо развитой хеморецепцией (Kamio, Derby, 2017; Derby, 2020). Поэтому вещества, распространяемые рыбами, доступны для них в той же мере, что и самим рыбам. Однако исследования сигнальной функции и значения запахов рыб для других животных пока ещё не получили такого же внимания, как изучение хемокоммуникаций рыб. Но, несмотря на малочисленность и спорадичность экспериментальных работ, сведения, накопленные к настоящему времени в этой области химической экологии, свидетельствуют о том, что запахи рыб служат для многих водных жи-

вотных важнейшими химическими регуляторами их поведения и метаболизма (Mitchell et al., 2017).

Большинство рыб питаются животной пищей и занимают верхние уровни в трофической иерархии водных экосистем (Wootton, 1998). Являясь хищниками по отношению к остальным гидробионтам, рыбы представляют для них опасность при прямом столкновении. Для успешного сосуществования с рыбами потенциальные жертвы должны обладать разнообразными защитными адаптациями, такими как шипы, колючки и других выросты, прочные внешние покровы, быстрое созревание и повышенная плодовитость, хорошие локомоторные возможности, образование скоплений и стай, способность к мимикрии, наличие химической защиты (токсичность, ядовитые железы, репеллентность, вкусовая детеррентность и т.п.) и многими другими (Lima, Dill, 1990; Paul et al., 2007; Ferrari et al., 2010). В число таких адаптаций входит обладание большими сенсорными возможностями и широким диапазоном воспринимаемых сигналов. Это позволяет жертвам заблаговременно обнаруживать опасность и вовремя реализовать двигательные реакции и иные защитные механизмы. Из-за особенностей водной среды дистантная хеморецепция имеет ряд несомненных преимуществ по сравнению с другими сенсорными системами водных животных, например, зрительной и акустической, сигналы которых формируют менее устойчивые и менее протяжённые информационные поля, подверженные нарушениям из-за интерференции и других ограничений (Atema, 2012).

Цель настоящего обзора – систематизация и анализ имеющихся сведений о роли и значении кайромонов в регуляции взаимоотношений рыб с другими представителями водных сообществ. В основные задачи обзора входит оценка разнообразия эффектов, оказываемых кайромонами рыб на водных животных различных групп, рассмотрение зависимости этих эффектов от образа жизни доноров и реципиентов кайромонов, от биотических и абиотических факторов среды, обобщение данных о соотношении врождённых и приобретённых компонентов в проявлении ответов животных на кайромоны рыб, анализ сведений о химической природе этих сигналов.

Исследования, рассматривающие влияние кайромонов рыб на водных животных, выполняются по двум основным направлениям. Первое касается релизерных реакций, т.е. быстро проявляющихся поведенческих ответов животных. В работах второго направления рассматриваются праймерные эффекты кайромонов рыб – медленно развивающиеся латентные реакции, затрагивающие физиологические процессы в организме реципиента и приводящие к отставленным по времени фенотипическим и иным изменениям при хроническом воздействии. В обоих направле-

ниях исследований наибольший объём данных получен на примере ракообразных, брюхоногих моллюсков, водных личинок насекомых и личинок амфибий. Объекты исследований, за редкими исключениями, являются обитателями пресных вод. Другие группы водных животных изучены значительно слабее. Условия получения кайромонов рыб в некоторых экспериментах представлены в табл. 1.

## РЕЛИЗЕРНОЕ ДЕЙСТВИЕ КАЙРОМОНОВ РЫБ

Механизмы релизерных ответов водных животных на запахи рыб основаны на хемосенсорных системах, обеспечивающих рецепцию этих сигналов. У беспозвоночных животных таких систем много, уровень их развития позволяет улавливать следовые концентрации различных запахов (Valentinčić, 1991; Moore, Bergman, 2005; Mobley et al., 2008; Motti et al., 2018). Поскольку рыбы являются потенциальными хищниками для многих гидробионтов, поведенческие ответы на кайромоны рыб представляют собой защитные реакции.

### Кайромоны рыб – сигналы для жертв

*Моллюски* (Mollusca). Запах линя *Tinca tinca* стимулирует брюхоногих моллюсков (Gastropoda) – большого прудовика *Lymnaea stagnalis* и пупырчатую физию *Physa fontinalis*, имеющих относительно тонкую раковину, подниматься к поверхности воды и выползать на надводные предметы. Моллюскам с более прочной раковиной – *Lymnaea peregra*, *Planorbis planorbis* и *Anisus vortex* – присущ уход на дно в укрытия (Rundle, Brönmark, 2001; Dalesman et al., 2006). Физа *Physella gyrina* при наличии в воде запаха обыкновенного солнечника *Lepomis gibbosus* предпочитает больше времени находиться в укрытии, тогда как запах рака *Faxonius (=Orconectes) rusticus* (Decapoda) вынуждает моллюска избегать перемещений по дну и подниматься к поверхности воды (Turner et al., 1999; Verpot, Turner, 2001). Чем ближе моллюск находится к источнику запаха – сетчатому садку с живой рыбой внутри, тем сильнее реакция (рис. 1) (Turner, Montgomery, 2003). Запах (раствор кожной слизи) обыкновенного фундулюса *Fundulus heteroclitus* вызывает испуг и уход у живущих на литорали брюхоногих моллюсков *Littoraria irrorata* и *Ilyanassa obsoleta* (Rahman et al., 2000).

У дрейссены *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) запах плотвы *Rutilus rutilus* подавляет фильтративную активность: уменьшает скорость осветления воды и снижает продукцию перлет (Naddafi et al., 2007). Сходным образом другой вид дрейссены (*D. rostriformis*) реагирует на запахи черноротого бычка *Neogobius melanostomus* и солнечника *L. gibbosus*, что указывает на отсутствие заметной специ-

Таблица 1. Условия получения кайромонов рыб

Рыба (донор кайромонов)	Длина рыб, см (масса, г)	Экспозиция			Источник информации
		объём воды, л	время, ч	температура, °С	
Атлантическая сельдь <i>Clupea harengus</i>	—	2500	§	10	Hamrén, Hansson, 1999
Радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i>	—	§	12	16	Mathis, Hoback, 1997
Ручьевой голец <i>Salvelinus fontinalis</i>	20–25	200	§	—	McIntosh, Peckarsky, 1996
То же	13	25	3*	17	Huryñ, Chivers, 1999
Щука <i>Esox lucius</i>	18.2	12	72	22	Wudkevich et al., 1997
То же	16	1.2	72	—	Chivers et al., 1996
Верховка <i>Leuciscus delineatus</i>	5	5	24	20	Pijanowska et al., 2006a
Язь <i>Leuciscus idus</i>	—	4	24	—	Tams et al., 2018
Золотой карась <i>Carassius carassius</i>	—	0.5	24	—	Pijanowska et al., 2020
То же	6	10	24	—	Dawidowicz et al., 2010
Гольян <i>Phoxinus phoxinus</i>	2	1	24	—	Tollrian, Heibl, 2004
Трёхиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i>	—	1.5	2	—	Jensen et al., 1998
Окунь <i>Perca fluviatilis</i>	20.6	10	1	—	Laurila, 2000
То же	4	2	—	—	Reede, 1995
<i>Perca fluviatilis</i> , <i>Gobiomorphus cotidianus</i>	—	2.5	24	—	Lagrué, Poulin, 2007
<i>Perca flavescens</i> , <i>Ambloplites rupestris</i> , <i>Etheostoma nigrum</i> , <i>E.exile</i>	—	—	§	—	Keller, Moore, 1999
Большеротый окунь <i>Micropterus salmoides</i>	20.5	22.7	40	—	Kenison et al., 2018
Зелёный солнечник <i>Lepomis cyanellus</i>	9	100	24	21	Holomuzki, Short, 1988
То же	7–9	10	0.3–0.4	21	Holomuzki, Short, 1988
»	5	38	24	20	Lauridsen, Lodge, 1996
Солнечник <i>Lepomis megalottis</i>	9.7 (25.6)	20	72	18	Holomuzki, Hatchett, 1994
Обыкновенный солнечник <i>Lepomis gibbosus</i>	5–7	4	1.5	21	Macchiusi, Baker, 1992
То же	6	8	—	21	Gyssels, Stoks, 2006
Полосатая зубатка <i>Anarhichas lupus</i>	61 (1830)	20	1	7	Hagen et al., 2002
Атлантическая менидия <i>Menidia menidia</i>	6–8	4	72	23–25	Cieri, Stearns, 1999
Цихлида <i>Nimbochromis venustus</i>	—	1.5	24	19–20	Stabell et al., 2003

Примечание. “—” — данные отсутствуют; § — приведены сведения, характеризующие параметр иным образом, \* время указано в неделях.

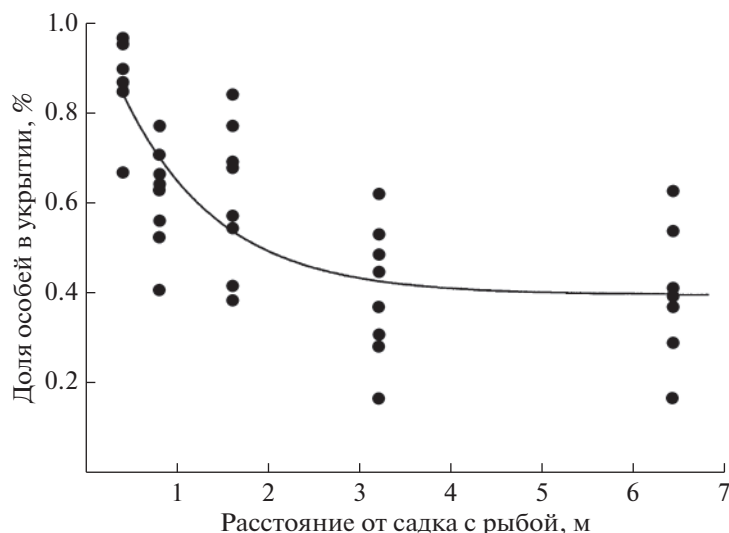
фичности в ответах моллюсков на кайромоны симпатрических и аллопатрических рыб (Naddafi, Rudstam, 2013).

*Иглокожие* (Echinodermata). Молодь морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* избегает запах губана *Tautoglabrus adspersus*, питающегося в природе молодью ежа (Scheibling, Hamm, 1991).

*Ракообразные* (Crustacea). Значительное число публикаций посвящено изучению влияния кайромонов рыб на поведение мелких планктонных ракообразных рода *Daphnia* — представителей ветвистоусых (Cladocera). Наиболее хорошо изучен феномен усиления их суточных вертикальных ми-

граций в присутствии запаха рыб. Уход на глубину при повышении освещённости является защитной адаптацией, позволяющей планктонным организмам выйти из-под пресса планктоноядных рыб (Ringelberg, 1995). Наблюдается взаимосвязь между численностью рыб в водоёмах и вертикальными перемещениями зоопланктона (Dini, Carpenter, 1991; Ringelberg et al., 1991).

В воде с запахом верховки *Leucaspius delineatus* дафнии *D. magna* совершают регулярные вертикальные миграции в соответствие с суточным ритмом освещённости, тогда как в воде без запаха таких перемещений не происходит: дафнии постоянно распределяются в верхних слоях воды (Dawidowicz,



**Рис. 1.** Зависимость доли особей фиды *Physella acute* (Gastropoda), пребывающих в укрытии, от расстояния до источника кайромонов рыб – сетчатого садка с обыкновенным солнечником *Lepomis gibbosus* (по: Turner, Montgomery, 2003, с изменениями).

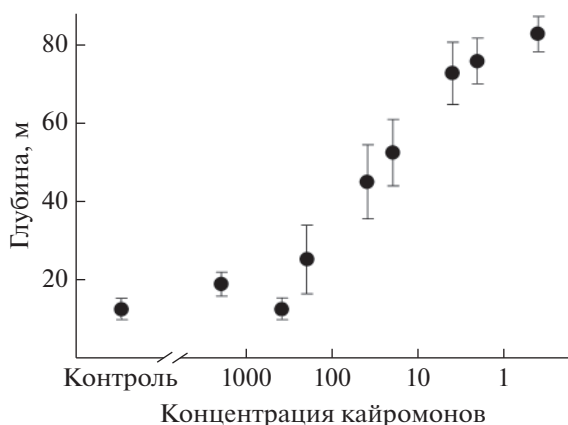
Loose, 1992). Кайромоны хищников, преследующих и схватывающих своих жертв поштучно, вызывают у дафний горизонтальные перемещения. В частности, таким образом дафнии реагируют на запах личинок коретры – комаров рода *Chaoborus* (Loose et al., 1993).

Запах синежаберного солнечника *Lepomis macrochirus* не только усиливает вертикальные миграции разных видов дафний, но и достаточен для их инициирования (Dodson, 1988). Действие кайромонов *L. macrochirus* усиливает чувствительность дафний к небольшим гидродинамическим возмущениям, а также снижает их уязвимость при прямом столкновении с мелкими хищниками – гуппи

*Poecilia reticulata* (Brewer et al., 1999). Опускание дафний в более глубокие слои воды становится заметным уже через 5 мин после начала стимуляции, интенсивность реакции зависит от концентрации экзометаболитов рыб (рис. 2) (Van Gool, Ringelberg, 1995; von Elert, Pohnert, 2000). Запах плотвы стимулирует уход на глубину у дафнии *D. magna* всех исследованных клонов (16) независимо от их происхождения (водоёма). При этом зрительная доступность рыб для реагирующих дафний на силу ответа не влияет. При возвращении в чистую воду поведение дафний нормализуется через несколько дней (De Meester, 1993). При дефиците пищи эффект кайромонов проявляется слабо (Van Gool, Ringelberg, 1995, 1998).

В присутствии запаха плотвы дафния *D. magna* образует более компактные скопления и становится менее подвижной, хотя частота прыжков увеличивается (Pijanowska, Kowalczewski, 1997). При стимуляции запахом трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* перемещения дафний *D. pulex* в скоплениях более согласованы, чем в чистой воде (Jensen et al., 1998). Повышение агрегированности и синхронности плавания может обеспечивать лучшую защищённость, как это наблюдается в стаях рыб (Касумян, Павлов, 2018).

На мелководье запах рыб может побуждать дафний уходить в укрытия. Так, запах зелёного солнечника *L. cyanellus* вынуждает дафний *D. magna* покидать свободную центральную часть аквариума и скрываться среди водных растений, куда в норме дафнии заходить избегают (табл. 2) (Lauridsen, Lodge, 1996). Солёность воды может модифицировать ответы дафний на запах уклей *Alburnus eschschrichtii* (Bezirci et al., 2012).



**Рис. 2.** Глубина ( $M \pm m$ ) погружения дафнии *Daphnia magna* в зависимости от концентрации кайромонов (литров воды на одну рыбу, экспозиция 24 ч) золотого карася *Carassius carassius* (по: von Elert, Pohnert, 2000).

Таблица 2. Эффекты, оказываемые кайромонами некоторых видов рыб на водных и других животных

Рыба-донор кайромонов	Животные-реципиенты кайромонов	Краткая характеристика ответа	Источник информации
Радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i>	Релизерные ответы <i>Gammarus pseudolimnaeus</i> (Amphipoda) <i>Gammarus pseudolimnaeus</i> (Amphipoda) Личинки подёнки <i>Vaetis bicaudatus</i> (Ephemeroptera) Микроспоридия <i>Muxobolus cerebralis</i> (Мухозоя, Cnidaria) Гаммарус <i>Gammarus lacustris</i> (Amphipoda) Молодь <i>Astacus astacus</i> и <i>Pacifastacus leniusculus</i> (Decapoda) Личинки стрекоз-стрелок <i>Enallagma</i> spp. (Odonata, Zygoptera) Головастики лягушек прудовой <i>Pelophylax lessonae</i> и съедобной <i>P. esculenta</i> (Amphibia) Дрейссена <i>Dreissena polymorpha</i> (Bivalvia) <i>Daphnia magna</i> (Cladocera) То же	Подавление пассивного ската в темноте и перемещение навстречу потоку днём Быстрое образование пары и вступление в амplexус Снижение длительности нахождения в потоке ночью Выброс филамента и закрепление споры на хозяине Сокращение продолжительности плавания, увеличение времени неподвижного пребывания на дне Снижение двигательной активности, увеличение времени нахождения в укрытии Снижение охотничьей активности Снижение подвижности, стремление находиться на максимальном удалении от источника запаха Подавление фильтрационной активности Вертикальные миграции Повышение агрегированности, снижение подвижности, усиление прыжков Уход в более глубокие слои грунта Избегание запаха	Williams, Moore, 1982 Mathis, Hoback, 1997 Alvarez et al., 2014 Kallert et al., 2005, 2011 Wudkevich et al., 1997 Appelberg et al., 1993; Blake, Hart, 1993 Chivers et al., 1996 Stauffer, Semlitsch, 1993 Naddafi et al., 2007 De Meester, 1993; von Elert, Loose, 1996 Pijanowska, Kowalczewski, 1997 Hölker, Stief, 2005 Мантейфель, Жушев, 1998
Верховка <i>Leucaspis delineatus</i> Линь <i>Tinca tinca</i> Золотой карась <i>Carassius auratus</i>	<i>Daphnia magna</i> (Cladocera) Большой прудовик <i>Lymnaea stagnalis</i> , физиды, пупырчатая <i>Physa fontinalis</i> (Gastropoda) <i>Gammarus roeseli</i> , <i>G. pulex</i> (Amphipoda) <i>Daphnia</i> spp. (Cladocera)	Вертикальные миграции Подъём к поверхности воды, выплывание на надводные предметы Избегание запаха; снижение двигательной активности Иницирование и усиление вертикальных миграций	Dawidowicz, Loose, 1992; Pijanowska et al., 2006b Rundle, Brönmark, 2001; Dalesman et al., 2006 Baumgärtner et al., 2002; Åbjörnsson et al., 2004 Van Gool, Ringelberg, 1995; von Elert, Loose, 1996; von Elert, Pohnert, 2000 Angelon, Petranka, 2002; van Dam, Walton, 2008; Eveland et al., 2016
Гамбузия <i>Gambusia affinis</i>	Имаго комаров <i>Culex</i> spp. (Diptera)	Избегание водоёмов с кайромонами при поиске мест для откладки яиц	

Таблица 2. Продолжение

Рыба-донор кайромонов	Животные-реципиенты кайромонов	Краткая характеристика ответа	Источник информации
Налим <i>Lota lota</i>	Взрослые особи саламандры <i>Eurycea sosorum</i> (Amphibia) <i>Gammarus roesei</i> (Amphipoda)	Подавление двигательной активности Избегание запаха	DeSantis et al., 2013 Baumgärtner et al., 2002, 2003
Трёхглазая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i>	Молодь <i>Astacus astacus</i> и <i>Pacifastacus leniusculus</i> (Decapoda) <i>Daphnia pulex</i> (Cladocera)	Снижение двигательной активности, увеличение времени нахождения в укрытии Повышение согласованности перемещений в скоплениях	Appelberg et al., 1993; Blake, Hart, 1993 Jensen et al., 1998
Окунь <i>Percu fluviatilis</i>	Личинки коретры <i>Chaoborus flavicans</i> (Diptera) Молодь раков <i>Astacus astacus</i> и <i>Pacifastacus leniusculus</i> (Decapoda) Жук-плавунец <i>Acilius sulcatus</i> (Coleoptera) Водолюбы <i>Hydrogorus incognitus</i> и <i>H. nigrita</i> (Coleoptera)	Уход в придонные и донные слои, поиск укрытий Снижение двигательной активности, увеличение времени нахождения в укрытии Снижение плавательной активности в воде Избегание ёмкостей с запахом для откладки яиц	Dawidowicz et al., 1990 Appelberg et al., 1993; Blake, Hart, 1993 Åbjörnsson et al., 1997 Brodin et al., 2006
Большеротый окунь <i>Micropterus salmoides</i>	Головастики остромордой <i>Rana arvalis</i> , травяной <i>R. temporaria</i> и прудовой <i>Pelophylax lessonae</i> лягушек и серой жабы <i>Bufo bufo</i> (Amphibia) Головастики травяной лягушки <i>Rana temporaria</i> <i>Gammarus pulex</i> (Amphipoda) Молодь рака <i>Astacus astacus</i> (Decapoda)	Избегание запаха Снижение подвижности Избегание запаха здоровыми особями и предпочтение после инфицирования скребнем <i>Pomphorhynchus laevis</i> (Asanthocephala)	Мантейфель, Жулев, 1998 Laurila, 2000 Baldauf et al., 2007
Зелёный солнечник <i>Lepomis cyanellus</i>	Жук-плавунец <i>Acilius sulcatus</i> (Coleoptera) <i>Faxonius</i> (= <i>Orcopectes</i> ) <i>rusticus</i> (Decapoda) Личинки коретры <i>Chaoborus punctipennis</i> (Diptera) Взрослые особи саламандры <i>Eurycea sosorum</i> (Amphibia) Головастики американской жабы <i>Bufo americanus</i> , лягушки-быка <i>Rana catesbeiana</i> и крикликовой лягушки <i>R. clamitans</i> (Amphibia) <i>Daphnia magna</i> (Cladocera), <i>Lirreus fontinalis</i> (Isopoda)	Снижение двигательной активности, увеличение времени нахождения в укрытии Снижение плавательной активности в воде Снижение подвижности, замирание, движение клешнями и антеннами, переход в укрытие Отпугивающее действие, уход в противоположную от источника запаха в сторону Подавление двигательной активности Снижение активности, пребывание в водных зарослях и др.	Appelberg et al., 1993 Åbjörnsson et al., 1997 Kenison et al., 2018 O'Bryan, Forrester, 1997 DeSantis et al., 2013 Smith et al., 2008
	<i>Gammarus minus</i> (Amphipoda)	Сокращение времени плавания	Holomuzki, Short, 1988; Lauridsen, Lodge, 1996 Holomuzki, Hoyle, 1990

Таблица 2. Продолжение

Рыба-донор кайромонов	Животные-реципиенты кайромонов	Краткая характеристика ответа	Источник информации
Синежаберный сол- нечник <i>L. macrochirus</i>	<i>Lirceus fontinalis</i> (Isopoda)	Подавление пищевого поведения	Short, Holomuzki, 1992
	Личинки саламандры <i>Ambystoma texanum</i> и <i>Eurycea bislineata</i> ; головастика квакши <i>Hyla chrysosealis</i> (Amphibia)	Сокращение времени, проводимого на открытых участках	Petranka et al., 1987; Kats, 1988; Kats et al., 1988
Синежаберный сол- нечник <i>L. macrochirus</i>	Головастики американской жабы <i>Bufo americanus</i> , лягушки-быка <i>Rana catesbeiana</i> и крикликовой лягушки <i>R. clamitans</i> (Amphibia)	Снижение активности, пребывание в водных зарослях и др.	Smith et al., 2008
	<i>Daphnia</i> spp. (Cladocera)	Инициирование и усиление вертикальных миграций	Dodson, 1988
Верховка <i>Leucaspis delineaus</i>	Имаго двукрылых насекомых (Diptera)	Избегание водоёмов с кайромонами при поиске мест для откладки яиц	Petranka, Fakhoury, 1991
	<i>Daphnia magna</i> (Cladocera)	Праймерные ответы	
Линь <i>Tinca tinca</i>	То же	Синхронизация репродуктивных циклов, повышение доли самок с покоящимися яйцами	Rijanowska, Stolpe, 1996; Rijanowska et al., 2006a
	Прудовик <i>Radix balthica</i> (Gastropoda)	Усиление экспрессии гена, контролирующего фолдинг (скручивание полипептидной цепи и приобретение белками пространственной структуры)	Schwarzenberger et al., 2009
Трёхглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i>	То же	Изменение формы и увеличение толщины стенок раковины	Lakowitz et al., 2008; Brönmark et al., 2011
	<i>Daphnia lumholtzi</i> (Cladocera)	Индукирование роста хвостовой иглы	Tollrian, 1994
Окунь <i>Perca fluviatilis</i>	Науплии <i>Temora longicornis</i> (Copepoda)	Повышение темпа роста	Vjerke et al., 2014
	Головастики Amphibia	Изменений пропорций туловища, длины хвоста и раз- мера хвостовых мышц	Relyea, 2001; Teplicky et al., 2005
Зелёный солнечник <i>Lepomis cyanellus</i>	Личинки стрекозы <i>Lestes viridis</i> (Odonata)	Замедление роста и накопления жиров, отставание в развитии иммунной системы	Stoks et al., 2006
	Трематода <i>Coitocaeum parvum</i> (Digenea) в промежуточном хозяине (амфипода <i>Paracalliope fluviatilis</i> )	Снижение протенеза (созревание половых клеток до достижения организмам взрослой стадии)	Laguerre, Poulin, 2007
Синежаберный сол- нечник <i>L. macrochirus</i>	<i>Daphnia galeata</i> × <i>D. hyalina</i> (Cladocera)	Сокращение времени созревания и снижение размеров в первые созревающих дафний	Reede, 1995
	Личинки саламандры <i>Ambystoma barbouri</i> (Amphibia)	Увеличение длительности инкубационного периода	Moore et al., 1996
Синежаберный сол- нечник <i>L. macrochirus</i>	<i>Daphnia lumholtzi</i> (Cladocera)	Индукирование роста длинного шипа на голове и хвостовой иглы	Dzialowski et al., 2003; Engel, Tollrian, 2009

Запахи разных видов рыб (верховка, плотва, золотой карась *Carassius carassius*) не имеют выраженной видовой специфичности в своём влиянии на поведение дафний, поскольку опасность, исходящая от них мелким планктонным жертвам, сходная (von Elert, Loose, 1996). Не находят существенных различий между кайромонами разных рыб и по химическим свойствам (см. ниже).

Данные о влиянии запаха рыб на проявление дафниями вертикальных миграций, полученные в лаборатории, подтверждаются экспериментами и наблюдениями, выполненными в природе. Так, изъятие из озера (~1 га) 90% всех рыб (*Phoxinus eos*, *P. neogaeus*, *Umbra limi*) и вселение большеротого окуня *Micropterus salmoides* привело к повышению численности дафний и к отсутствию или слабо выраженному проявлению ими суточных вертикальных перемещений. Но после возвращения карповых рыб в водоём миграции дафний вновь становятся хорошо заметными (Dini, Carpenter, 1991).

**Ж а б р о н о г и е** (Branchiopoda). У науплий артемии *Artemia franciscana* уход на глубину при повышении освещённости выражен сильнее, если в воде присутствует запах обыкновенного фундулюса, атлантического менхэдена *Brevoortia tyrannus* или ключей чопы *Lagadon rhomboides*; действие кайромонов заметно уже в первые минуты после подачи запаха и зависит от его концентрации (McKelvey, Forward, 1995).

**Б о к о п л а в ы** (Amphipoda). Запах щуки *Esox lucius* приводит к сокращению времени, затрачиваемому гаммарусом *Gammarus lacustris* на плавание в аквариуме в толще воды, но увеличивает длительность неподвижного нахождения на дне, что делает его менее заметным для щуки (табл. 2). Реагируя на запах хищника, охотящегося иным образом — личинок стрекозы *Aeshna eremita*, гаммарус старается не опускаться ко дну или находиться на грунте, т.е. избегает зоны водоёма, занимаемые личинками стрекоз (Wudkevich et al., 1997).

Содержание радужной форели *Oncorhynchus mykiss* внутри сетчатого садка, из которого запах беспрепятственно попадает в гидродинамическую установку, подавляет (в течение нескольких минут) пассивный скат амфиподы *Gammarus pseudolimnaeus* в темноте. При дневной освещённости запах радужной форели блокирует перемещение гаммаруса навстречу потоку (Williams, Moore, 1982). Такие же ответы вызывают запахи других симпатрических рыб — озёрного гольца *Salvelinus namaycush*, арктического хариуса *Thymallus arcticus*, ринихтов *Rhinichthys* spp., дартеров *Etheostoma* spp., нотрописов *Notropis* spp., а также аллопатрической африканской цихлиды *Pelmatochromis kribensi* (Williams, Moore, 1985). Запах зелёного солнечника *L. cyanellus* сокращает время плавания амфиподы *Gammarus minus* (Holomuzki, Hoyle, 1990). Запах хищ-

ных личинок насекомых, ведущих донный образ жизни, в отличие от запаха рыб не подавляет, а усиливает ночной дрейф мелких ракообразных (Wooster, Sih, 1995).

Ночной дрейф гаммарид в реках и ручьях, населённых рыбами, менее интенсивный по сравнению с тем, что наблюдается там, где рыбы отсутствуют (Friberg et al., 1994). Внесение садка с кумжей *Salmo trutta* в небольшой безрыбный ручей сразу снижает ночной скат обитающей здесь амфиподы *Gammarus pulex* (Andersen et al., 1993). Сходным образом эта амфипода реагирует и на запахи европейского обыкновенного подкаменщика *Cottus gobio*. После помещения нескольких сотен подкаменщиков в отгороженный участок небольшой реки интенсивность ночного дрейфа амфипод в ручье ниже по течению от этого участка уменьшается по сравнению с дрейфом выше по течению от участка с рыбой. Реакция на запах подкаменщика наблюдается и в лабораторных опытах. Но если подкаменщика поместить в стеклянную ёмкость, блокирующую распространение запаха, но сохраняющую возможность жертвам для зрительного контроля за хищником, изменений в поведении амфипод не происходит, что подтверждает важность хемосенсорного контакта между жертвой и хищником (Andersson et al., 1986).

Амфиподы, реагирующие на запахи рыб (кумжа), способны благодаря изогнутой форме тела и движениям плеопод создавать локальный противоток, благодаря которому амфиподы получают запаховый сигнал от источника, располагающегося ниже по течению. У амфиподы *G. pulex* это расстояние не превышает 1 см. За счёт неоднородности донного рельефа могут создаваться локальные противотoki ещё большей протяжённости. Эти особенности гидродинамики важны для таких животных дрейфа, как амфиподы, поскольку позволяют им хемосенсорно детектировать рыб и других хищников, располагающихся в большинстве случаев ниже по течению (Dahl et al., 1998).

Кайромоны рыб не только изменяют двигательную активность, но и приводят к перераспределению или перемещению животных благодаря реакциям предпочтения/избегания. При возможности выбора одного из двух отсеков проточного лабиринта, лишённого каких-либо укрытий, амфипода *Gammarus roeseli* избегает отсек с запахом налима *Lota lota* или золотого карася (табл. 2). Реакция отсутствует, если концентрация запаха недостаточно высокая (снижена на один порядок). Запах окуня *Perca fluviatilis*, в меньшей степени склонного к поиску пищи в грунте, где предпочитают находиться скрывающиеся от хищников амфиподы, избегания не вызывает (Baumgärtner et al., 2002). Запах налима не только вынуждает *G. roeseli* избегать потенциально опасные зоны, но и смещает биотопические предпочтения: амфипода начина-



ет избирать донный субстрат из мелкого галечника, в котором хищнику её сложнее обнаружить (Baumgärtner et al., 2002, 2003).

В присутствии запаха радужной форели самцы амфиподы *Gammarus pseudolimnaeus* быстрее образуют пару и вступают в амplexус с самками меньшего размера, чем в чистой воде (Mathis, Hoback, 1997).

**Р а в н о н о г и е (Isopoda).** При появлении запаха зелёного солнечника *L. cyanellus* изопода *Lirceus fontinalis* снижает двигательную активность на открытых участках и реже покидает укрытия – скопления нитчатых водорослей *Cladophora* (табл. 2) (Holomuzki, Short, 1988). Двигательная активность изоподы *L. fontinalis* снижается и при действии запаха длинноухого солнечника *Lepomis megalotis* (Holomuzki, Hatchett, 1994). Запах рыб подавляет пищевое поведение *L. fontinalis*, причём запах хищных рыб (зелёный солнечник) действует сильнее, чем рыб, питающихся преимущественно водорослями или бентосом (необычная кампостома *Campostoma anomalum*) (Short, Holomuzki, 1992).

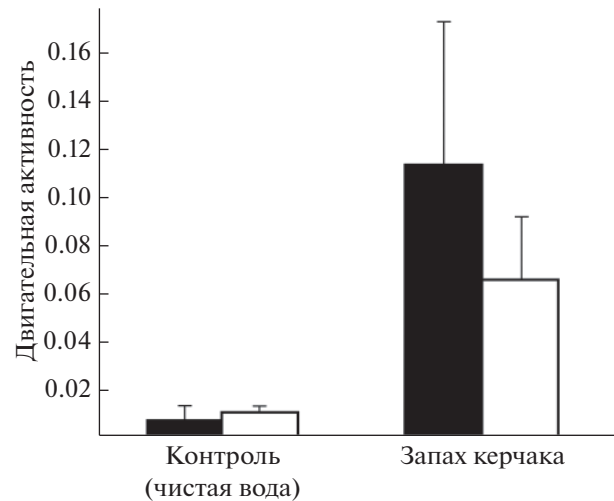
Запах европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* вынуждает морскую изоподу *Saduria entomon* в десять раз больше времени находиться в грунте и не выходить из него (рис. 3), реже и на меньшую высоту выставлять над грунтом антенны, на которых располагаются хеморецепторы (Ejdung, 1998).

**М и з и д ы (Mysida).** В присутствии запаха атлантической сельди *Clupea harengus* мизиды *Mysis mixta* в несколько раз снижают интенсивность питания науплиями артемии. Предполагают, что запах сельди и других планктоноядных рыб может также стимулировать защитные вертикальные миграции мизид в более глубокие и холодные и менее кормные слои воды, но более безопасные для них в дневное время (Hamrén, Hansson, 1999).

**В е с л о н о г и е (Copepoda).** В воде, содержащей кайромоны атлантической менидии *Menidia menida*, веслоногие рачки *Acartia tonsa* и *A. hudsonica* менее интенсивно питаются планктонными диатомовыми водорослями. Эффект проявляется только при освещённости, достаточной для зрительного питания менидии (Cieri, Stearns, 1999).

**Р а к у ш к о в ы е (Ostracoda).** Добавление небольшого количества воды (3 мл), взятой из аквариума с молодью леща *Abramis brama*, в установку, где находятся ракушковые рачки *Cypridopsis vidua*, приводит к их перераспределению и избиранию безопасных условий – отсека с густыми зарослями хары *Chara fragilis* (Roca et al., 1993).

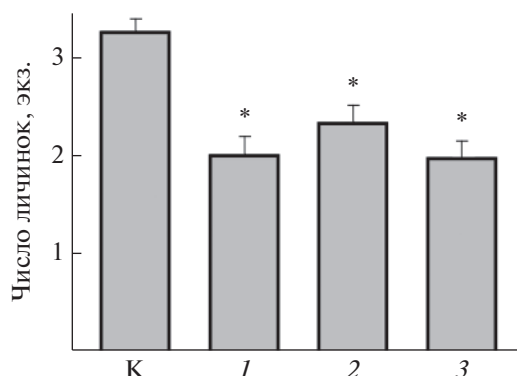
**Д е с я т и н о г и е р а к и (Decapoda).** Запах окуня, щуки, налима и европейского угря *Anguilla anguilla* подавляет двигательную активность и вынуждает молодёжь широкопалого речного рака *Astacus astacus* и североамериканского рака *Pacifastacus leniusculus* больше времени проводить в укрытии, когда она находится в темноте и максимально активна (Appelberg et al., 1993; Blake, Hart, 1993). Но



**Рис. 3.** Влияние запаха европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* на двигательную активность (длительность пребывания вне грунта и плавание,  $M \pm m$ , усл. ед.) одиночной изоподы *Saduria entomon* в темноте (■) и на свету (□) в аквариуме с объектами её питания – амфиподами *Monoporeia affinis*; различия между двигательной активностью изоподы в темноте и на свету в обоих вариантах опыта незначительны ( $p > 0.05$ ) (по: Ejdung, 1998, с изменениями).

запах плотвы, не представляющей опасности для *A. astacus*, индифферентен для этого рака (Appelberg et al., 1993). Результаты подтверждают способность жертв дифференцированно реагировать на запах разных хищников, симпатрических по отношению к жертвам. Запах европейского угря вызывает у рака *P. leniusculus*, интродуцированного в водоёмы Финляндии, поисковое поведение – нахождение вне укрытий и повышенную двигательную активность, т.е. поведение, противоположное ответу на запах угря у рака *A. astacus* (Hirvonen et al., 2007).

Однако запахи красноглазого каменного окуня *Ambloplites rupestris*, жёлтого окуня *Perca flavescens*, чёрного дартера *Etheostoma nigrum* и изящного дартера *E. exile*, являющихся опасными хищниками для молоди рака *Faxonius (=Orconectes) virilis*, влияния на её подвижность не оказывают (Keller, Moore, 1999). В то же время запах этих рыб стимулирует у молоди рака демонстрацию позы угрозы (Hazlett, Schoolmaster, 1998), что, как полагают, отражает настороженность и готовность проявить защитную реакцию (Keller, Moore, 1999). Возможно, сохранение двигательной активности у *F. virilis* связано с недостаточной концентрацией запаха, поскольку в другом исследовании, выполненном на близком виде – *F. rusticus*, запах большеротого окуня *M. salmoides*, питающегося в природе этими раками, снижает их подвижность, вызывает замирание, движение клешнями и антеннами, переход в укрытие (Kenison et al., 2018). Запах малоротого



**Рис. 4.** Число ( $M \pm m$ ) питающихся личинок североамериканской подёнки *Baetis bicaudatus* на открытой поверхности дна в чистой воде (К) и в присутствии кайромонов рыб: 1 – ручьевого голец *Salvelinus fontinalis*, 2 – лосось Кларка *Oncorhynchus clarkii*, 3 – радужная форель *O. mykiss*; \* отличия от контроля достоверны при  $p < 0.05$  (по: Alvarez et al., 2014, с изменениями).

окуня *Micropterus dolomieu* приводит к снижению двигательной активности у *F. virilis* (Ramberg-Pihl, Yurewicz, 2020).

Запах бронзового керчака *Myoxocephalus aeneus* вынуждает молодь американского омара *Homarus americanus* в несколько раз больше времени проводить в укрытии, чем это наблюдается в чистой воде (Wahle, 1992). Планктонные личинки краба *Rhithropanopeus harrisi* (зооа) становятся более чувствительными к затенению как к сигналу начала вертикальной миграции, если испытывают действие запаха обыкновенного фундулюса (Cohen, Forward, 2003).

**Насекомые (Insecta).** Водные личинки. Личинки североамериканской подёнки *Baetis bicaudatus* (Ephemeroptera), взятые из рек, где много питающихся ими рыб, ночью в проточных бассейнах, куда постоянно поступает запах ручьевого гольца *S. fontinalis*, снижают длительность нахождения в потоке воды (McIntosh, Peckarsky, 1996). Такой же эффект на личинок оказывают кайромоны других симпатрических, но разных по экологии питания и систематике рыб – радужной форели, лосося Кларка *Oncorhynchus clarkii*, обыкновенного чукучана *Catostomus catostomus*, интродуцированной в местные реки кумжи. Под действием запаха этих рыб личинки подёнки реже выходят на открытую донную поверхность для питания (рис. 4) (Alvarez et al., 2014). Запах золотой рыбки *Carassius auratus*, аллопатрической по отношению к подёнкам *B. bicaudatus* и не представляющей для них потенциальной угрозы в качестве хищника, на дрейф личинок влияния не оказывает (McIntosh, Peckarsky, 2004). Личинки обитающей на европейском континенте подёнки *Baetis rhodani* реагируют только на запах кумжи и не чув-

ствительны к запаху карпа *Cyprinus carpio* и тюрбо *Psetta maxima* (Alvarez et al., 2014).

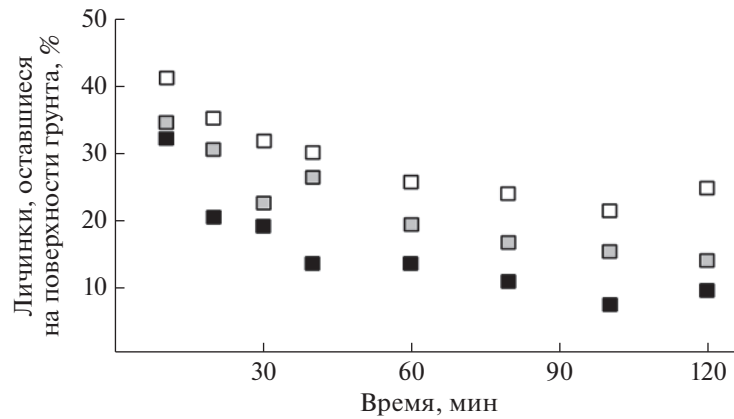
Реакция водных животных на кайромоны рыб зависит от биологии рыб. Так, личинки подёнки *Ephemerella aurivill* в ответ на запах бентосоядного длинноносового ринихта *Rhinichthys cataractae* не снижают, а усиливают ночью скат по течению воды. Личинки подёнок *Paraleptophlebia teronea* и *Baetis tricaudatus* в ответ на запах этой рыбы поведение в потоке не изменяют (Scrimgeour et al., 1994). Адаптивное значение усиления ската личинок *E. aurivill* при получении химического сигнала о присутствии питающегося бентосом хищника очевидно. Но какими особенностями биологии обусловлено отсутствие реакции на этот сигнал у личинок других подёнок, не выяснено.

Предположение, что кайромоны рыб регулируют интенсивность суточных ритмов ската личинок подёнок в водоёмах (Douglas et al., 1994), подтверждают эксперименты в природе. Локальное внесение запаха ручьевого гольца *S. fontinalis* в небольшую речку, населённую этими рыбами, вызывает снижение числа крупных личинок подёнок, попавших в ловушки в ночные часы. Эффект заметен уже через 5 мин (McIntosh et al., 1999).

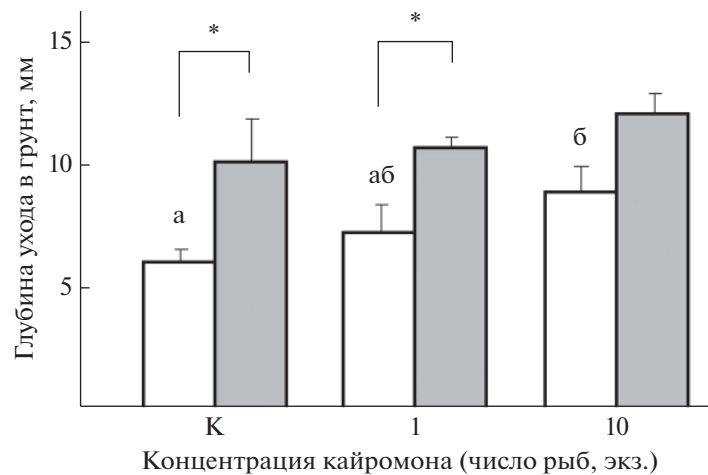
Под действием веществ, выделяемых в воду шухой, хищные личинки стрекоз-стрелок *Enallagma* spp. (Odonata, Zygoptera) снижают свою охотничью активность: реже изгибают характерным образом тело и реже совершают направленные перемещения и броски (табл. 2) (Chivers et al., 1996).

Запах американского карликового сома *Ameiurus nebulosus* и большеротого окуня оказывает репеллентное действие на личинок коретры *Chaoborus punctipennis* (Diptera). В отличие от дафний и других планктонных Cladocera личинки коретры не уходят на глубину, а перемещаются по горизонтали в сторону, противоположную источнику запаха (O'Bryan, Forrester, 1997). Присутствие в установке в отгороженном сетчатом отсеке трёхиглой колюшки вызывает у личинок коретры *C. flavicans* уход в придонные и донные слои и попытки найти там укрытие. Реакция проявляется на протяжении всех 15 сут наблюдений (Dawidowicz et al., 1990). Личинки комаров *Chironomus riparius* (Diptera) при наличии в воде запаха плотвы быстрее зарываются в грунт и уходят в его более глубокие слои; эта реакция усиливается с повышением концентрации запаха и длительности воздействия (рис. 5, 6) (Hölker, Stief, 2005). В присутствии запаха обыкновенного солнечника выращенные в лаборатории личинки комаров *C. tentans* менее активны и реже покидают свои домики-трубки (Macchiusi, Baker, 1992).

И м а г о. Вещества, выделяемые водными организмами, не только хорошо растворимы в воде, но и могут обладать летучестью, подниматься в воздух и нести полезную информацию для наземных или



**Рис. 5.** Динамика ухода личинок комаров *Chironomus riparius* с поверхности грунта в глубину в зависимости от концентрации кайромонов плотвы *Rutilus rutilus*: (□) – контроль (чистая вода), (◻) – запах одной рыбы, (■) – запах десяти рыб (по: Hölker, Stief, 2005, с изменениями).



**Рис. 6.** Глубина ухода ( $M \pm m$ ) личинок комаров *Chironomus riparius* в грунт при экспозиции 3 (□) и 5 (◻) сут в чистой воде (К) и при разной концентрации кайромонов плотвы *Rutilus rutilus*; разные буквы обозначают наличие достоверных различий при экспозиции 3 сут,  $p < 0.05$ ; \* достоверные различия между глубиной ухода в грунт при экспозиции 3 и 5 сут,  $p < 0.05$  (по: Hölker, Stief, 2005, с изменениями).

воздушных обитателей (Fink, 2007). Хорошо известен пример с веществами диметилсульфидной природы, выделяемыми морским фитопланктоном в местах скопления. Переходя в воздух и поднимаясь вверх, они служат важными запаховыми ориентирами для рыбоядных птиц, легко обнаруживающих таким образом питающихся планктоном рыб (Nevitt et al., 1995; Nevitt, 2008).

Жук-плавунец *Acilius sulcatus* (Coleoptera), постоянно живущий в водоёмах и лишь изредка покидающий их для расселения, при появлении запаха окуня снижает свою плавательную активность. Реакция наблюдается в темноте и в условиях слабой видимости, но отсутствует при дневном освещении (Åbjörnsson et al., 1997). При расселении, когда жуки-плавунцы и некоторые другие жесткокрылые (Coleoptera) перелетают в новые водоёмы,

запахи рыб, поднимающиеся в воздух, влияют на выбор мигрирующими жуками нового места обитания. В эксперименте жуки-плавунцы Dytiscidae и водолюбы Hydrophilidae избегают колонизировать искусственные водоёмы-ёмкости, вода в которых содержит кайромоны *Lepomis*, *Gambusia*, *Pimephales*, *Enneacanthus* и *Umbra*. Исключением является запах насекомоядного пиратоокуня *Aphredoderus sayanus* (Aphredoderidae, Percosiformes), который, как полагают, обладает уникальным для рыб свойством – запаховым камуфляжем (Resetarits, Binckley, 2013). Присутствие запаха окуня *P. fluviatilis* в ёмкостях с водой препятствует откладке яиц водолюбами *Hydroporus incognitus* и *H. nigrita* (рис. 7), однако на двигательную активность личинок жуков этот запах не влияет (Brodin et al., 2006).

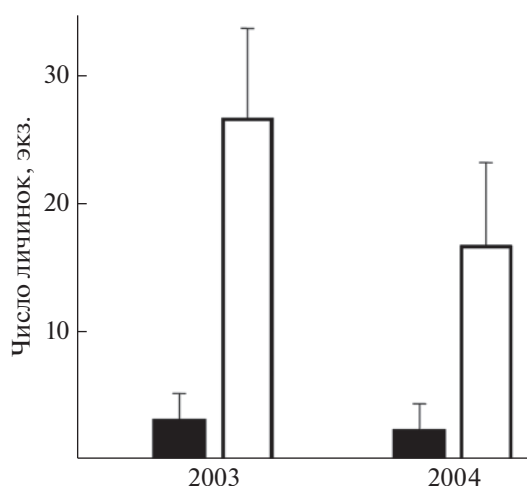


Рис. 7. Число личинок ( $M \pm m$ ) жуков-водолюбов *Hydroporus incognitus* и *H. nigrita* в мезокосмах с сетчатой садкой с окунем *Perca fluviatilis* (■) и без него (□) после пяти недель экспонирования вблизи природных водоёмов в 2003 и 2004 гг. (по: Brodin et al., 2006, с изменениями).

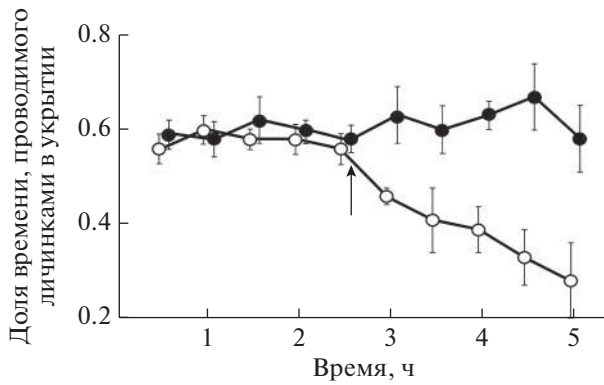
Двукрылые насекомые (Diptera), жизненный цикл которых связан с водой, при откладке яиц отдают предпочтение тем водоёмам, в которых рыбы отсутствуют или плотность их популяции невысокая (Vonesh, Blaustein, 2010). Число яиц, откладываемых самками *Aedes taeniorhynchus* в прудах, населённых рыбами, ниже, чем в прудах без рыб, пропорционально численности рыбного населения (Ritchie, Laidlaw-Bell, 1994). В бассейнах, в которых в отгороженных сетчатых отсеках содержится синезаберный солнечник *L. macrochirus*, личинок комаров меньше, чем в бассейнах без рыб (Petranka, Fakhougu, 1991). Количество личинок комаров *Culex* spp., обнаруживаемых в имитирующих природные водоёмы ёмкостях, закономерно уменьшается по мере увеличения концентрации экзотометаболитов гамбузии *Gambusia affinis* (Angelon, Petranka, 2002). Наличие в воде запаха *G. affinis*, но не зелёного солнечника *L. cyanellus*, препятствует откладке яиц комарами *Culex restuans* (Eveland et al., 2016).

Запах рыб по-разному влияет на самок комаров, различающихся экологией размножения. Запах гамбузии *G. affinis* отпугивает самок комаров *Culex tarsalis*, обычно использующих для размножения водоёмы, населённые рыбами. У самок *Culex quinquefasciatus*, редко использующих для размножения водоёмы, где может быть рыба, избегание запаха гамбузии выражено слабо. Добавление в воду кайромонов гамбузии не оказывает никакого влияния на выбор ёмкости у самок *Aedes aegypti*, которые в природе используют для размножения дупла деревьев и другие небольшие углубления с водой (van Dam, Walton, 2008). Экзотометаболиты краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* и девятиглай колюшки *Pungitius pungitius* препятствуют откладке

яиц самками тех видов коретры (*Chaoborus crystallinus* и *C. obscuripes*), которые в природе размножаются в водоёмах, где нет рыб. Для самок коретры *C. flavicans*, размножающихся в водоёмах, обычно населённых рыбами, запах краснопёрки и колюшки не оказывает какого-либо влияния на выбор контейнеров с водой для откладки яиц (Verendonk, 1999).

**Амфибии (Amphibia).** Многие амфибии, главным образом их личинки, являются объектами питания рыб. Кайромоны рыб служат для личинок химическими сигналами, предупреждающими об опасности и вызывающими у них защитное поведение. Запах окуня, плотвы, ротана *Perccottus glenii* и особенно ерша *Gymnocephalus cernuus* избегают головастики разных бесхвостых амфибий — остромордой *Rana arvalis*, травяной *R. temporaria* и прудовой *Pelophylax lessonae* лягушек и серой жабы *Bufo bufo* (Мантейфель, Жушев, 1998). Вода, поступающая из ёмкости с зелёным солнечником *L. cyanellus*, снижает время, проводимое личинками саламандр *Ambystoma texanum* и *Eurycea bislineata* и квакши *Hyla chrysoscelis* на открытых участках, где они более доступны для хищников, и увеличивает длительность пребывания в убежище (рис. 8) (Petranka et al., 1987; Kats, 1988; Kats et al., 1988). Если запах рыб заставит личинок *Ambystoma barbourin* на открытом дне, то они следуют к укрытию по прямой траектории (Sih, Kats, 1991). Экзотометаболиты американской евдошки *Umbra limi* уменьшают подвижность и продолжительность питания и вызывают стремление покинуть запаховую зону у головастиков шести видов североамериканских бесхвостых амфибий (Reluea, 2001). Запах гамбузии, солнечника *L. auratus* и особенно большеротого окуня подавляет двигательную активность у взрослой саламандры *Eurycea sosorum* (рис. 9) (DeSantis et al., 2013). После блокирования органа обоняния реакция у личинок саламандр не проявляется (Kats, 1988; Kats et al., 1988). Запах солнечника *L. cyanellus* эффективен в основном для личинок саламандр и бесхвостых амфибий Северной Америки (Hylidae, Ranidae, Bufonidae, Plethodontidae, Ambystomatidae, Salamandridae), обитающих в водоёмах, населённых рыбами (Kats et al., 1988). Если реакция на запах хищных рыб (*L. cyanellus*, *O. mykiss*) у личинок амфибий отсутствует, то у них обнаруживают вкусовую детеррентность — другой способ химической защиты от рыб (Kats et al., 1988; Kiesecker et al., 1996; Nyström, Åbjörnsson, 2000).

В присутствии запаха окуня головастики травяной лягушки *R. temporaria* снижают свою подвижность (табл. 2) (Laurila, 2000), головастики прудовой *Pelophylax lessonae* и съедобной *P. esculenta* лягушек снижают подвижность и стремятся находиться на максимальном удалении от источника запаха щуки (Staufer, Semlitsch, 1993).



**Рис. 8.** Время ( $M \pm m$ ), проводимое в убежище личинками саламандры *Ambystoma texanum*, в зависимости от присутствия (○) или отсутствия (●) в воде кайромонов зелёного солнечника *Lepomis cyanellus*; (↑) – момент внесения в воду кайромонов (по: Kats et al., 1988).

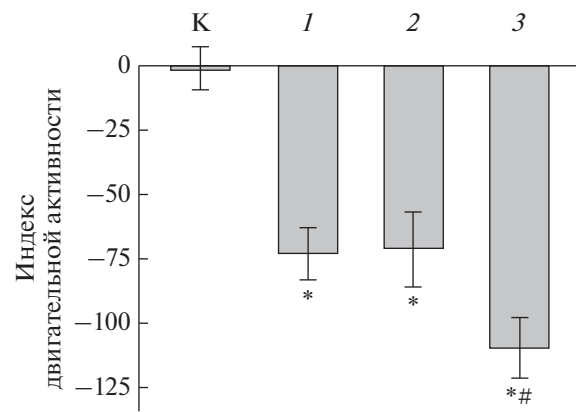
Экзометаболиты синежаберного солнечника, большеротого окуня и золотой рыбки оказывают влияние на поведение головастиков американской жабы *Bufo americanus*, лягушки-быка *Rana catesbeiana* и крикливой лягушки *R. clamitans*, однако изменения, вызываемые у каждой из этих жертв (снижение активности, пребывание в водных зарослях и др.), имеют свои особенности и зависят от размера головастиков (Smith et al., 2008).

В присутствии запаха золотой рыбки повышается смертность головастиков дальневосточной квакши *Hyla japonica*, находящихся в аквариуме совместно с хищными личинками стрекозы *Anax parthenope* (Odonata) или флоридским раком *Procambarus clarkii* (Decapoda). Эффект связывают с увеличением доступности жертв, снижающих двигательную активность в ответ на восприятие запаха рыб (Takahara et al., 2003).

Искусственные водоёмы, в которых некоторое время содержали разных североамериканских пресноводных рыб (Esocidae, Salmonidae, Amiuridae, Centrarchidae, Umbriidae, Poeciliidae), менее предпочтительны для откладки икры квакшами *Hyla chrysoscelis*, *H. femoralis* и *H. squirella* (Hylidae). Исключение – запах пиратоокуня *A. sayanus*, обладающего химическим (запаховым) камуфляжем (Resetarits, Wilbur, 1989; Binckley, Resetarits, 2003; Resetarits, Binckley, 2013).

#### Кайромоны рыб – сигналы для хищников

Экзометаболиты, продуцируемые рыбами, в некоторых случаях служат сигналами, информирующими не только жертв об опасности, но и хищников о наличии добычи. Стрекательные клетки хищной сифонофоры, португальского кораблика *Physalia physalis* (Hydrozoa), охотящегося в том числе и на рыб, в электрофизиологических опытах



**Рис. 9.** Влияние кайромонов рыб на двигательную активность ( $M \pm m$ ) взрослых особей саламандры *Eurycea sosorum*. Индекс двигательной активности – разность между временем плавания или перемещения по грунту одиночной саламандры до и после подачи в экспериментальный аквариум (4.5 л) 50 мл чистой воды (К – контроль) или воды с запахом рыб: 1 – гамбузия *Gambusia affinis*, 2 – солнечник *Lepomis auratus*, 3 – большеротый окунь *Micropterus salmoides*; отличия достоверны при  $p < 0.05$ : \* от контроля, # от воздействия кайромонов гамбузии и солнечника (по: DeSantis et al., 2013).

отвечают на стимуляцию запахом паралихта *Paralichthys lethostigma* (Purcell, Anderson, 1995).

#### Кайромоны рыб – сигналы для паразитов

Вещества, выделяемые рыбами в окружающую среду, служат химическими ориентирами для свободных форм многих паразитических организмов и облегчают им поиск и обнаружение рыб-хозяев. Экзометаболиты и отдельные компоненты кожных выделений (гликопротеины, аминокислоты) обыкновенной пецилии *Xiphophorus maculatus* привлекают расселяющихся теронтов (бродяжки) ихтиофтириуса *Ichthyophthirius multifiliis* – паразитической реснитчатой инфузории (Hymenostomatida, Ciliophora). Экзометаболиты, по-видимому гликоконъюгаты, вызывают у теронтов реакцию избегания. Предполагают, что реакция на запах рыб-хозяев возможна, когда теронты в результате поиска оказываются на близком к ним расстоянии (Haas et al., 1999). Компоненты кожной слизи радужной форели, карпа, леща и последующая механическая стимуляция спор микроспоридий *Mухоболус cerebralis* (Mухozoa, Cnidaria) вызывают у них выброс филамента и закрепление на хозяине (Kallert et al., 2005, 2011). Запахи атлантического лосося *Salmo salar* и некоторых других рыб повышают подвижность лососёвой вши *Lepeophtheirus salmonis* (Сорепода) и инициируют её перемещение к источнику запаха (Devine et al., 2000).

Расселяющиеся церкарии трематоды *Cryptocotyle lingua* (Digenea) под влиянием запаха атлантического

ской сельди сокращают продолжительность периодов покоя и увеличивают время активного плавания, чаще меняют направление движения, что, как полагают, повышает вероятность столкновения с будущим хозяином (Chapman, 1974; Naas, 1994). Церкарии трематоды *Acanthostomum brauni* быстро прикрепляются к агаровому субстрату, содержащему компоненты слизи карпа (Ostrowski de Nuñez, Naas, 1991). Под действием запаха окуня и гобiomорфа *Gobiomorphus cotidianus*, являющихся окончательными хозяевами для трематоды *Coitocaecum parvum*, паразит, находящийся в промежуточном хозяине (амфипода *Paracalliope fluviatilis*), изменяет жизненную стратегию: снижает проявление прогениза (созревание половых клеток до достижения организмом взрослой стадии) (Lagrange, Poulin, 2007). Инфицированная скребнем *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) амфипода *G. pulex* предпочитает запах окуня, тогда как незаражённые амфиподы запах хищника избегают. Реакция на зрительный образ окуня у амфиподы не изменяется (Baldauf et al., 2007). Аналогичным образом изменяется поведение циклопа *Macrocyclops albidus* (Copepoda) после инфицирования процеркоидами цестоды *Schistocephalus solidus* (Cestoda) (Jakobsen, Wedekind, 1998). Имеются другие примеры влияния кайромонов рыб на состояние паразитов и их манипуляцию хозяевами (Baldauf et al., 2007; Гопко, Михеев, 2017).

#### ПРАЙМЕРНОЕ ДЕЙСТВИЕ КАЙРОМОНОВ РЫБ

Столкновение водных животных с запахами рыб происходит не только случайно или неожиданно. В населённых рыбами водоёмах (причём не только в относительно небольших и замкнутых) эти запахи постоянно присутствуют в воде. Косвенно об этом свидетельствуют результаты экологической генетики, выявляющие молекулярные следы рыб в водоёмах (Coulter et al., 2019). Химическая природа и скорость распада веществ, формирующих запахи рыб, неизвестны, а реальная продолжительность сохранения кайромонами активности в природной воде исследована крайне слабо. Однако, судя по косвенным данным, этот срок всё же достаточен для накопления и достижения этими веществами концентраций, способных при хроническом действии вызывать у животных ответы праймерного типа. В целом структурные и функциональные изменения, возникающие у жертв в результате длительного влияния на них кайромонов, следует рассматривать как эпигенетические. В литературе они получили название индуцированной защиты. Наиболее полно такие ответы изучены у пресноводных ветвистоусых и личинок амфибий.

#### Морфология

Изменения в морфологии являются пластическими (фенотипическими) адаптациями и требуют перераспределения или дополнительных затрат энергии, которые могут быть оправданными только при перманентном присутствии опасности (Auld et al., 2010). Как и все праймерные ответы, эти изменения требуют определённого времени и условий для их реализации. Являясь по своей сути защитными морфологическими адаптациями, они направлены на снижение риска жертв быть атакованными, схваченными и истреблёнными хищниками.

**Моллюски (Mollusca).** Под влиянием запаха линя у прудовика *Radix balthica* меняется форма раковины: она становится более округлой и с менее заострённой вершиной, что делает её более устойчивой к механическим воздействиям. Кроме того, увеличивается толщина стенок раковины, что также повышает защищённость моллюска. Такие же особенности приобретает раковина у этих моллюсков, живущих в водоёмах, населённых рыбами (Lakowitz et al., 2008; Brönmark et al., 2011).

**Ветвистоусые (Cladocera).** Постоянное присутствие в воде кайромона язя *Leuciscus idus* вызывает у дафний разных видов рост хвостовой иглы, но только при высокой обеспеченности дафний пищей, что подчёркивает энергозатратность таких адаптаций (Spaak, Voersma, 1997). Запах сижежаберного солнечника *L. macrochirus* индуцирует рост длинного шипа на голове и хвостовой иглы у молоди дафнии *D. lumholtzi*. Для этого достаточно пребывания самок в среде с запахом, т.е. непосредственного воздействия запаха на молодёжь не требуется (Dzialowski et al., 2003; Engel, Tollrian, 2009). Повышенная выживаемость дафний с удлинёнными выростами находит экспериментальное подтверждение (Engel et al., 2014).

**Веслоногие (Copepoda).** В присутствии запаха трёхиглой колюшки науплии морской копеподы *Temora longicornis* быстрее растут, особенно на поздних возрастных стадиях (Bjærke et al., 2014).

**Амфибии (Amphibia).** Инкубация икры саламандры *Ambystoma barbouri* при постоянном присутствии запаха зелёного солнечника *L. cyanellus*, охотно питающегося молодью саламандры в природе, задерживает вылупление личинок не менее чем в два раза. Выходящие из икры личинки значительно крупнее и более развиты, чем инкубировавшиеся в воде без запаха. Полагают, что удлинение инкубационного периода и увеличение размеров снижают вероятность гибели молоди в условиях, когда существует потенциальная опасность (Moore et al., 1996).

Выращивание до стадии метаморфоза личинок леопардовой лягушки *Lithobates pipiens* в воде с запахом американского карликового сома *Ameiurus nebulosus* снижает темпы развития и роста, приводит к формированию у головастиков бо-

лее высокого хвостового плавника, что позволяет совершать резкие повороты при плавании (Balaá, Blouin-Demers, 2013).

В присутствии запаха американской евдошки *Umbra limi* у головастиков шести видов североамериканских бесхвостых амфибий через пять недель изменяются пропорции тела, хвоста и хвостового плавника (длина, высота), причём в разной мере у головастиков разных видов. Аналогичные изменения индуцируют запахи и других водных хищников (трёхиглой колюшки, личинки стрекоз *Anax* spp., жуков-плавунцов *Colymbetes* sp. и *Dytiscus* sp., водяных клопов *Belostoma* sp. и саламандры *Ambystoma tigrinum*, взрослых тритонов *Notophthalmus viridescens*), однако запах евдошки в большинстве случаев наиболее эффективен. Такие морфологические изменения обеспечивают бóльшую скорость и манёвренность плавания (Relyea, 2001; Teplitsky et al., 2005).

### Влияние кайромонов на репродукцию жертв

Кроме влияния на поведение животных или индуцирования медленно проявляющихся фенотипических изменений кайромоны рыб могут изменять скорость полового созревания и репродуктивный потенциал жертв (Lass, Spaak, 2003; Ferrari et al., 2010).

Ветвистоусые (Cladocera). Экспозиция в среде с запахом верховки синхронизирует репродуктивные циклы у дафний *D. magna* и повышает долю самок с покоящимися яйцами (табл. 2) (Pi-jañowska, Stolpe, 1996; Pi-jañowska et al., 2006a). Запах язя ускоряет созревание и снижает размеры впервые созревающих дафний *D. hyaline*, увеличивает плодовитость при первой репродукции, но уменьшает размеры производимой молоди (Stibor, 1992). К таким же эффектам приводит выращивание гибридных особей *D. galeata* × *D. hyalina* в воде с запахом окуня, сила эффекта зависит от концентрации кайромонов (рис. 10) (Reede, 1995). Не найдено существенных отличий между кайромонами гамбузии *G. holbrooki* и солнечника *L. gibbosus*: они сходным образом влияют на скорость роста, созревания, число яиц первой порции и размеры молоди *D. longispina* (Castro et al., 2007). При сочетании кайромонов с высокой обеспеченностью пищей скорость роста и плодовитость дафний в последовательных кладках снижается, но созревание происходит быстрее, что компенсирует снижение плодовитости (Hülsmann et al., 2004; Pi-jañowska et al., 2006a). Влияние запахов рыб на рост и репродукцию дафний лучше выражено в летние месяцы и слабо проявляется зимой, когда интенсивность питания рыб ниже (Stibor, Lampert, 2000).

Таким образом, длительная экспозиция в воде с запахом рыб перераспределяет энерготраты у дафний и смещает метаболизм с соматического на

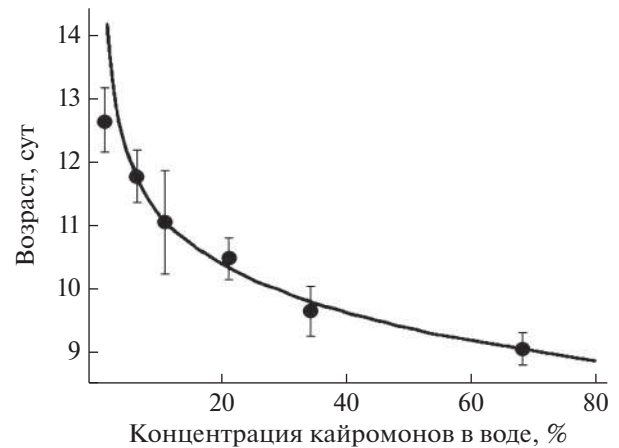


Рис. 10. Зависимость возраста полового созревания ( $M \pm m$ ) гибридных особей дафнии *Daphnia galeata* × *D. hyalina* от концентрации запаха окуня *Perca fluviatilis* (по: Reede, 1995, с изменениями).

генеративный. Это приводит к сдвигу воспроизводства дафний на более ранний возраст. Они достигают половозрелости при меньших размерах, продуцируют мелкие и более многочисленные яйца, из которых выходит мелкая молодь. В итоге жертвы становятся менее уязвимыми для рыб-планктонофагов, предпочитающих питаться более крупными объектами (Lass, Spaak, 2003). Запах личинок коретры *Chaoborus*, неспособных питаться крупными жертвами, стимулирует у дафний не генеративный, а соматический рост (Tollrian, 1994). При совместном воздействии кайромонов окуня и коретры химические сигналы нейтрализуют друг друга и эффект не проявляется (Weber, Declerck, 1997).

Восприимчивость к запаху рыб у дафний разного происхождения может не совпадать. Так, длительное пребывание *D. galeata* в воде с запахом язя снижает скорость роста у 17 клонов и приводит к более раннему созреванию у 13 клонов из 24 исследованных (Tams et al., 2018). Влияние имеет и эколого-географическая совместимость хищника и жертвы. Так, для моины *Moina macroscopa*, сосуществующей с глазчатым горчаком *Rhodeus ocellatus* в одних и тех же водоёмах, запах горчака влияет на сроки созревания, плодовитость и подвижность значительно сильнее, чем запахи выращенных в искусственных условиях золотой рыбки и данио *Danio rerio* (Gu et al., 2017).

Хроническое действие кайромонов золотого караса *C. auratus* сокращает в среднем на 20% продолжительность жизни дафний *D. hyalina* и *Diaphanosoma brachyurum* (Dawidowicz et al., 2010). Развитие в среде с запахом голяна *Phoxinus phoxinus* снижает пигментированность дафний *D. pulex*, что делает их менее заметными для рыб, полагающихся на зрение при поиске мелких планктонных жертв (Toll-

gian, Heibl, 2004). Сила действия запаха плотвы на жизненный цикл дафнии *D. galeata* зависит от их возрастной стадии, длительности экспозиции (Macháček, 1995) и концентрации кайромонов в воде (Reede, 1995; Castro et al., 2007).

Запах верховки усиливает у дафнии *D. magna* экспрессию гена, контролирующего фолдинг — скручивание полипептидной цепи и приобретение белками уникальной пространственной структуры. Полагают, это может иметь отношение к механизмам структурных (фенотипических) преобразований, вызываемых кайромонами (Schwarzenberger et al., 2009).

Н а с е к о м ы е (Insecta). В воде, в которой постоянно присутствует запах ручьевого гольца *S. fontinalis*, замедляется рост личинок подёнок *B. bicaudatus*: при переходе к стадии имаго они уступают по размерам личинкам, выросшим в воде без кайромонов (Peckarsky, McIntosh, 1998). В воде, содержащей последовательно кайромоны трёхиглой колюшки и солнечника *L. gibbosus*, личинки стрекозы зелёной лютки *Lestes viridis* (Odonata) растут медленнее. Они отстают по массе тела и накопленным энергоёмким веществам (жиры), их иммунная система хуже развита, чем у личинок в чистой воде (Stoks et al., 2006).

### Влияние кайромонов на сенсорные системы жертв

Кайромоны хищных рыб не только служат жертвам сигналом о потенциальной угрозе, вызывают поведенческие реакции и индуцируют пластические изменения, но и обостряют чувствительность к стимулам различных модальностей, что способствует раннему обнаружению опасности. Показано, что даже непродолжительное (1–3 ч) содержание в воде с запахом обыкновенного фундулюса (экстракт кожной слизи) повышает восприимчивость к свету молоди (зоа) морских крабов *Rhithropanopeus harrisi* и *Hemigrapsus sanguineus*. Снижение пороговой освещённости происходит за счёт морфологических преобразований зрительных рецепторных клеток личинок, причём эти изменения носят концентрационно-зависимый характер (Charpentier, Cohen, 2015). Столь же быстрые и такие же морфофункциональные преобразования сетчатки и зрительных возможностей запах рыб вызывает у взрослых особей артемии *A. franciscana* (Charpentier, Cohen, 2018). Присутствие в воде кайромонов *L. macrochirus* повышает восприимчивость дафнии *D. pulicaria* не только к изменению освещённости (Dawidowicz, Loose, 1992; Ringelberg, 1995; Forward, Rittschof, 1999; Charpentier et al., 2019), но и к небольшим гидродинамическим возмущениям, имитирующим плавание мелких планктоноядных рыб при питании (Brewer et al., 1999).

### ВРОЖДЁННЫЕ РЕАКЦИИ И ПРИОБРЕТЁННЫЙ ОПЫТ

Результаты многих исследований указывают на врождённый характер защитного поведения, вызываемого кайромонами рыб (Dalesman et al., 2006; Epp, Gabor, 2008; DeSantis et al., 2013). Так, наивная молодь широкопалого речного рака, выращенная в искусственных условиях и не имевшая опыта встреч с хищниками, становится менее активной и стремится больше времени проводить в укрытиях, если в аквариум попадает запах окуня, щуки, налима и европейского угря (табл. 2) (Appelberg et al., 1993). На запах гамбузии *G. affinis*, солнечника *L. auratus* и большеротого окуня реагируют выращенные в искусственных условиях взрослые особи саламандры *Eurycea sosorum* (DeSantis et al., 2013). Запах окуня подавляет в равной мере подвижность как головастика травяной лягушки *Rana temporaria*, отловленных из водоёмов, населённых питающимися ими рыбами, так и головастика из безрыбных водоёмов (Laurila, 2000). На запах ручьевого гольца *S. fontinalis* реагируют личинки подёнок (Ephemeroptera) и веснянок (Plecoptera), выращенных в лаборатории (Peckarsky, McIntosh, 1998).

Однако индивидуальный опыт столкновений с хищниками может влиять на проявление защитной реакции. Так, личинки подёнки *B. bicaudatus*, взятые из речек, населённых рыбами, реагируют сильнее отловленных в водоёмах без рыб (McIntosh, Peckarsky, 1996). Личинки коретры *C. flavicans*, ранее сталкивавшиеся с запахом трёхиглой колюшки, реагируют на него более интенсивно (Dawidowicz et al., 1990). Предварительное пребывание в воде с кайромоном линия усиливает ответ у большого прудовика (Dalesman et al., 2006). Преэкспозиция в среде с кайромонами верховки *Leuciscus delineatus* и плотвы усиливает уход дафнии на глубину (De Meester, 1993; Pijanowska et al., 2006b). Реакция ухода на глубину в ответ на запах обыкновенного фундулюса, атлантического менхэдена и колючей чопы у науплий артемии *A. franciscana* проявляется лишь в том случае, если они предварительно содержались в воде с кайромонами в течение суток (Forward, Rittschof, 1993; McKelvey, Forward, 1995). Механизм активации чувствительности к кайромонам не изучен. Личинки подёнки *Ischnura elegans* реагируют снижением двигательной активности на запах солнечника *L. gibbosus* только в тех случаях, когда несут на себе следы прошлых атак хищников — регенерирующие сегменты хвостовой части тела, потерянные ранее. Такое поведение характерно для личинок как из водоёма, населённого рыбами, так и из водоёма без рыб, что может указывать на врождённый характер ответов на кайромоны (Gyssels, Stoks, 2006). Насколько устойчивы приобретённые личинками индивидуальные навыки и закреплены ли генетически по-



пуляционные различия в поведении, остаётся невыясненным.

При сочетании с сильными врождёнными стимулами, информирующими об опасности, такими как феромон тревоги, который попадает в воду при физическом нарушении целостности жертв, запахи рыб могут усиливать своё действие или становиться эффективными. Запах кумжи, ручьевого гольца, тигровой (*S. trutta* × *S. fontinalis*) и радужной форели не влияет на активность головастика древесной лягушки *Lithobates sylvaticus* (Ranidae, Anura). Однако однократное сочетание запаха этих рыб с феромоном тревоги головастика приводит последнего к обучению распознавать кайромоны и реагировать на них резким снижением плавания (Chivers et al., 2015). Наивные личинки стрекоз-стрелок *Enallagma* spp. начинают реагировать на запах щуки после однократного совместного предъявления этого запаха вместе с феромоном тревоги (Wisenden et al., 1997). При сочетании с феромоном тревоги головастики лягушки *Pelophylax perezi* начинают реагировать на ранее инертный для них запах данио и сохраняют эту способность более недели (Gonzalo et al., 2009).

Уменьшение размеров тела и увеличение плодовитости в ответ на запах язя демонстрируют те клоны дафний, которые взяты из водоёмов, населённых рыбами (Voersma et al., 1999). Амфиподы *G. pulex* из водоёма, населённого рыбами, в ответ на запах золотого карася снижают двигательную активность, тогда как амфиподы из водоёма, где рыбы отсутствуют, её усиливают. Эти различия сохраняются у следующего поколения амфипод (F1), что указывает на наследуемость этих качеств, т.е. на существование популяционного своеобразия защитного поведения, вызываемого кайромонами (Åbjörnsson et al., 2004). У выращенных в искусственных условиях особей поколения F1 большого прудовика и пупырчатой физы защитное поведение в ответ на запах линя также сохраняется (Dalesman et al., 2006).

Существуют данные, указывающие на возможность привыкания жертв к запаху хищника. После длительного (3, 9, 15 сут) нахождения в среде с запахом длинноухого солнечника изопода *Lirceus fontinalis*, помещённая для опытов в чистую воду, реагирует на него слабее, чем содержащаяся в среде без запаха (Holomuzki, Hatchett, 1994).

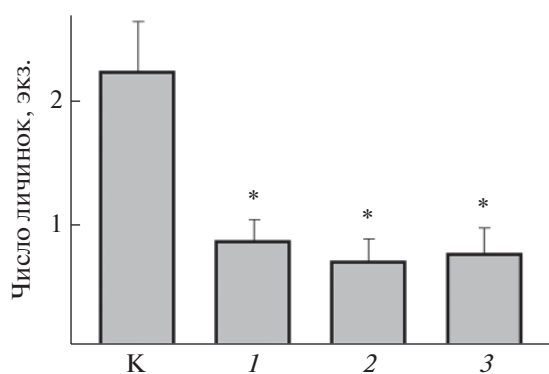
## ИСТОЧНИКИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАЙРОМОНОВ

У рыб крайне редко находят специальные железы, секретирующие запаховые вещества; как правило, кайромоны представляют собой продукты внешней экскреции (Kasumyan, 2004). Это могут быть вещества, выделяющиеся из ко-

жи и кожной слизи, попадающие в воду вместе с мочой и фекалиями, с жаберными экскретатами. Так, запах (экзометаболиты) радужной форели, а также экстракт кожной слизи и фекалий, содержащих кишечную слизь, блокируют пассивный скат вниз по течению в темноте амфиподы *G. pseudolimnaeus* (Williams, Moore, 1985). Вещества кожной слизи разных видов Salmonidae ответственны за сокращение времени пребывания в потоке воды при ночном скате личинок подёнки *B. bicaudatus* (Alvarez et al., 2014). Как полагают, запах рыб может образовываться за счёт микробных преобразований более сложных веществ-предшественников кожной слизи. На такую возможность указывает ослабление эффекта кайромонов после предварительной обработки рыб-доноров запаха антибиотиком (Ringelberg, van Gool, 1998; Beklioglu et al., 2006).

Являются ли кайромоны рыб самостоятельными сигналами или представляют собой некие дериваты сигнальных веществ, находящихся в потреблённых жертвах, — вопрос дискуссионный. Внимания этой проблеме уделено во многих исследованиях. Накоплено большое число данных, показывающих, что эффективность кайромонов зависит от питания хищников, точнее — от того, входили ли в их рацион жертвы, реакция которых исследуется. Если таких организмов в питании хищника не было, то ответы на его запах слабые или отсутствуют. Если же рыбы получают эти организмы в качестве пищи, то действие запаха проявляется или усиливается (Chivers et al., 1996; Mathis, Hoback, 1997; Chivers, Mirza, 2001; Stabell et al., 2003; Laforsch et al., 2006; Ferrari et al., 2010; Kenison et al., 2018). Например, личинки подёнок *Siphonurus* и *Siphonisca* снижают свою двигательную активность при стимуляции запахом ручьевого гольца только в том случае, если гольцам предварительно скармливали личинок любых из этих подёнок. Эффект отсутствовал, если рыбы питались артемией. Длительность питания гольцов подёнками и величина рациона, достаточные или необходимые для проявления эффекта, не исследовались. Максимальное снижение двигательной активности вызывал водный экстракт самих личинок (Hurn, Chivers, 1999).

Личинки стрекоз-стрелок *Enallagma* spp., взятые из водоёма, где отсутствует щука, на запах этого хищника проявляют своё типичное охотничье поведение (изгиб тела, направленные перемещения, броски), если щуку предварительно (12 сут) кормили мучными червями *Tenebrio molitor*. Но запах щуки, получавшей в качестве пищи личинок стрекоз-стрелок, подавляет пищевое поведение личинок (Chivers et al., 1996). Сравнительное тестирование личинок стрекоз-стрелок *Enallagma* spp., полученных из водоёмов с щукой и без неё, показало, что наивные по отношению к этому хищнику личинки реагируют лишь на собственный феромон тревоги, тогда как личинки из водоёмов с



**Рис. 11.** Число ( $M \pm m$ ) личинок североамериканской подёнки *Baetis bicaudatus*, находящихся в потоке воды в присутствии кайромонов ручьевого гольца *Salvelinus fontinalis*, получавшего разный рацион: 1 – голодные рыбы, 2 – рыбы, питавшиеся личинками *B. bicaudatus*, 3 – рыбы, питавшиеся растительным белком; \* отличия от контроля (К) достоверны при  $p < 0.05$  (по: Alvarez et al., 2014, с изменениями).

щуккой реагируют на оба запаха – на феромон тревоги и на запах щуки (Wisenden et al., 1997). Запах полосатой зубатки *Anarhichas lupus*, питавшейся несколько недель мидией *Mytilus edulis*, слабо эффективен для морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*. Однако после двух недель кормления зубатки ежами, её запах вызывает у ежей сильный ответ – смену направления движения на противоположное или длительное замирание. Водный экстракт ежей для ежей также эффективен, но по силе воздействия уступает запаху зубатки, питавшейся ежами (Hagen et al., 2002).

Предполагается, что эффект, который приобретает запах хищников после того как они некоторое время питаются исследуемыми жертвами, обеспечивается не компонентами собственного запаха хищников, а феромоном тревоги, содержащимся в жертвах. Проходя через пищеварительный тракт хищника, феромон тревоги выходит наружу неизменённым либо модифицированным. Запах хищника приобретает таким путём сигнальную активность, которая маркирует его, что послужило основанием назвать приобретённую активность пищевой меткой (Wisenden et al., 1997; Ferrari et al., 2007). Другие исследователи называют этот сигнал покоящимся феромоном или латентным сигналом опасности (Stabell et al., 2003; Stabell, 2005).

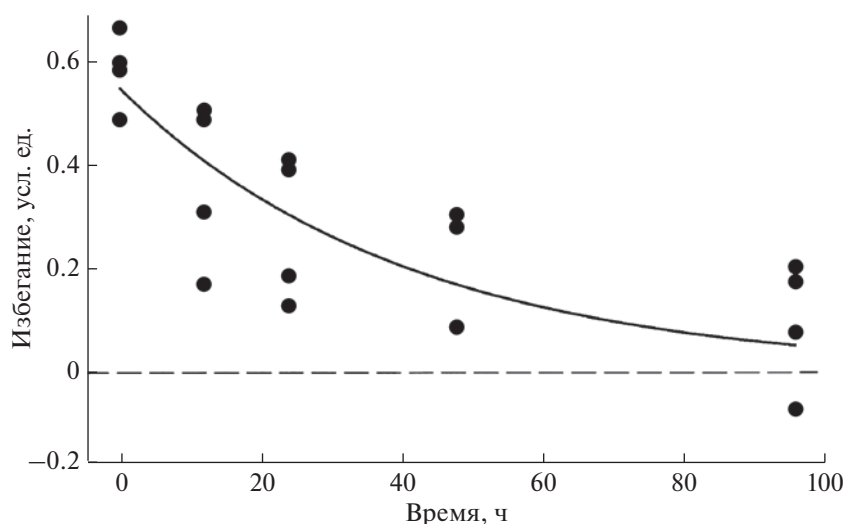
Однако имеются исследования, согласно которым рыбам совершенно необязательно питаться какое-то время жертвами, чтобы быть для них источниками сигналов опасности и вызывать релизерные или праймерные ответы (von Elert, Loose, 1996; von Elert, Pohnert, 2000; von Elert, Stibor, 2006; Paterson et al., 2013). Сообщается, что для эффективности кайромонов рыб не имеет значения, питались ли рыбы-доноры конкретными

жертвами или нет (Loose et al., 1993). Для подёнки *B. bicaudatus* кайромонами, вызывающими защитное поведение, являются компоненты кожной слизи рыб, но не вещества, происхождение которых имеет отношение к самим жертвам – феромон тревоги или продукты его преобразования в пищеварительном тракте хищника (рис. 11) (Alvarez et al., 2014). Запах американского карликового сома *Ameiurus nebulosus*, питавшегося искусственным кормом или головастиками леопардовой лягушки *Lithobates pipiens*, имеет сходное влияние на темпы развития, роста и пропорции тела этих головастиков (Balaa, Blouin-Demers, 2013).

Во многих экспериментальных работах для контроля фактора питания используют в качестве доноров запаха голодающих рыб либо рыб, питавшихся организмами, не имеющими отношения к исследуемым жертвам с точки зрения экологии, ареала и систематики. Но накормленность хищника, а не только состав его рациона могут быть самостоятельным фактором, влияющим на сигнальность его запаха – экзометаболиты сытого окуня, в отличие от голодного, не эффективны для жука-плавунца *Acilius sulcatus* (Åbjörnsson et al., 1997). Запахи сытого и голодающего окуня различаются по действию на широкопалого речного рака (Arpelberg et al., 1993).

#### ХИМИЧЕСКАЯ ПРИРОДА КАЙРОМОНОВ РЫБ

Состав экзометаболитов рыб крайне сложен. Попытки установить химическую природу запаховых веществ рыб, вызывающих у водных животных поведенческие и иные ответы, предпринимались неоднократно. Неспецифичность реакции некоторых животных (амфиподы, дафнии, моллюски) на запахи разных видов рыб, в том числе аллопатрических (Williams, Moore, 1985; von Elert, Loose, 1996; Naddafi, Rudstam, 2013), дало основание предположить, что основными компонентами запаха могут быть некие общие для всех рыб вещества (Williams, Moore, 1985). Молекулярная масса этих веществ, по разным данным, варьирует в широком диапазоне. Эффективными компонентами запаха рыб для португальского кораблика *P. physalis* являются вещества с молекулярной массой  $\leq 3000$  Да, более высокомолекулярные вещества оказались полностью инертными (Purcell, Anderson, 1995). Вещества из кожной слизи карпа, вызывающие реакцию прикрепления к хозяину у церкарий паразитической трематоды *Acanthostomum brauni*, имеют молекулярную массу  $> 10000$  Да и представляют собой гликопротеины, но их углеводные компоненты активностью не обладают (Haas, Ostrowski de Nuñez, 1988). Молекулярная масса веществ обыкновенного фундулюса, усиливающих уход науплий *A. franciscana* от света на глубину, не превышает  $10000$  Да. Эти вещества могут быть продуктами распада бо-



**Рис. 12.** Динамика реакции избегания кайромонов обыкновенного солнечника *Lepomis gibbosus* у физы *Physella acute* (Gastropoda) в зависимости от времени хранения (по: Turner, Montgomery, 2003, с изменениями).

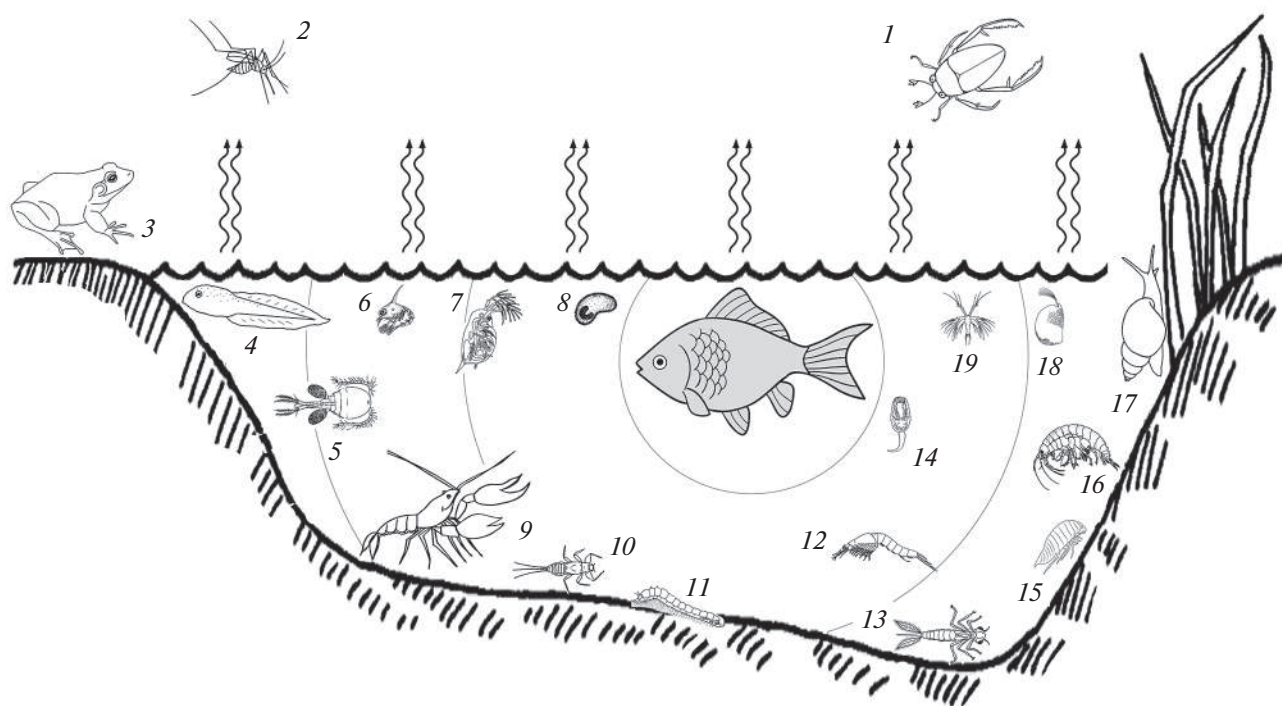
лее сложных молекул кожной слизи (гликозаминогликаны, гликопротеины), скорее всего, дисахаридами гиалуроновой кислоты, особенно с сульфамино- или ацетиламиногруппой у второго углеродного атома. Эффект таких гексозаминов прослеживается вплоть до концентрации  $10^{-9}$  М (Forward, Rittschof, 1999; Rittschof, Cohen, 2004).

Активным компонентом запаха лососёвых рыб, стимулирующего личинок подёнок уходить в убежища, являются гексозамины, входящие в более сложные соединения — гликозаминогликаны, при бактериальном разрушении которых высвобождается действующий компонент. Пептидная составляющая гликозаминогликанов активностью не обладает (Landeira-Dabarca et al., 2019). Химическими компонентами кожной слизи рыб, активирующими выброс филамента у спор миксоспоридий, являются относительно низкомолекулярные вещества, скорее всего, нуклеозиды (Kallert et al., 2011). Попытка выделить действующие вещества из экзометаболитов налима методом твёрдофазной экстракции с помощью C18-SPE показало, что кайромон либо не обладает липофильными свойствами, либо эти вещества не могут быть элюированы метанолом (Baumgärtner et al., 2002).

Большую историю имеют эксперименты по идентификации химической природы кайромонов рыб, стимулирующих вертикальные перемещения у планктонных ракообразных. Установлено, что вещества, обладающие такой активностью, относительно небольшие по размеру молекулы (<500 Да), хорошо растворимы в воде и нелетучи, устойчивы к температуре и pH, имеют невысокую липофильность, подвергаются быстрой деградации микроорганизмами. Наличие в молекуле amino, карбокси, сульфатных и фосфатных групп, по-видимому, не

обязательно или роль этих групп в обеспечении активности невысока. Глюкуроновая кислота — одна из основных составляющих слизи рыб — также не связана с активностью запаха. Эффективность не теряется после воздействия различными пептидазами, что указывает на их непептидную природу. Существенные различия между кайромонами разных представителей карповых и других рыб не обнаружены (верховка, золотой карась, плотва, трёхиглая колюшка, щука) (Loose et al., 1993; von Elert, Loose, 1996; von Elert, Pohnert, 2000). Интересно, что активность экзометаболитов коретры *Chaoborus*, обладающих сходным действием на дафний, связывают с наличием карбоксильных и гидроксильных групп (Tollrian, von Elert, 1994). Были получены данные о том, что активным компонентом запаха рыб, влияющим на вертикальные перемещения дафний, может быть триметиламин (ТМА), предшественник триметиламин-N-оксида, играющего у рыб важную роль в процессах осморегуляции (Boriss et al., 1999). Однако эти выводы впоследствии были отвергнуты, поскольку экзометаболиты рыб после удаления ТМА из их состава не снижали своего эффекта на дафний (Pohnert, von Elert, 2000). На основании сходства эффектов запаха рыб и выделяемых ими в воду желчных солей, а также самой желчи предположено, что кайромонами могут быть желчные вещества (Pijanowska et al., 2020).

В обычной воде кайромоны рыб (запах обыкновенного солнечника) довольно устойчивы и могут сохраняться в течение нескольких суток хранения, но закономерно теряют свою активность (рис. 12) (Turner, Montgomery, 2003).



**Рис. 13.** Некоторые животные, проявляющие релизерные и праймерные реакции на кайромоны рыб: 1 – жуки-плавунцы и водолюбы (Coleoptera), 2 – двукрылые насекомые (Diptera); 3, 4 – взрослые и личинки бесхвостых (Anura) и хвостатых (Caudata) земноводных (Amphibia), 5 – веслоногие (Copepoda), 6 – личинки крабов (Decapoda), 7 – ветвистоусые (Cladocera), 8 – теронт (бродяжка) паразитической реснитчатой инфузории *Ichthyophthirius multifiliis* (Ciliophora), 9 – раки и омары (Decapoda), 10 – личинки подёнок (Ephemeroptera), 11 – личинки двукрылых насекомых (Diptera), 12 – мизиды (Mysida), 13 – личинки стрекоз (Odonata), 14 – церкарий трематоды (Digenea), 15 – равноногие (Isopoda), 16 – бокоплавцы (Amphipoda), 17 – брюхоногие (Gastropoda), 18 – ракушечные рачки (Ostracoda), 19 – науплии жаброногих (Branchiopoda). Пропорции размеров тела животных не соблюдены.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на различия в экспериментальных подходах и методах, в целом имеющиеся данные свидетельствуют о важной роли, которую запахи рыб играют в регуляции отношений между хищниками (рыбы) и их жертвами в водных сообществах (Paterson et al., 2013). Эти связи затрагивают разных животных, прежде всего тех, кто обычно является объектами питания рыб, – моллюсков, различных ракообразных, насекомых, амфибий и других (рис. 13, табл. 2). Учитывая высокий уровень развития хеморецепции у водных животных (Kamio, Derby, 2017), вряд ли можно ожидать каких-либо исключений из этого правила при расширении круга исследованных видов и систематических групп, который пока остаётся ограниченным. Кайромоны рыб могут влиять не только на водных животных, но и на тех, у которых с водной средой связана лишь часть жизненного цикла. Такие данные получены пока лишь для некоторых имаго насекомых и взрослых амфибий, но, возможно, таких животных больше.

Кайромоны вызывают у жертв широкий спектр быстрых поведенческих реакций и индуцируют медленное развитие многообразных эпигенети-

ческих изменений (табл. 2). Один и тот же кайромон может быть для жертвы одновременно сигналом-релизером и сигналом-праймером, но такие примеры получены для запахов не рыб, а других водных хищников (Bourdeau et al., 2015). Информация, которую несут водным животным запахи рыб, касается главным образом взаимоотношений хищник–жертва и паразит–хозяин. Защитное поведение, морфологические адаптации и изменения репродуктивной стратегии у жертв определяются образом их жизни и особенностями охоты рыб (Smith et al., 2008). Это оптимизирует защитное поведение жертв и повышает его эффективность, но усложняет питание хищникам и неизбежно вызывает развитие контрадаптаций (Lima, Dill, 1990; Kats, Dill, 1998). Запахи хищника являются сильными стрессорами для жертв. Получение таких сигналов запускает каскад физиологических преобразований, активирующих эндокринную систему и метаболизм. Это повышает готовность жертв к проявлению быстрого поведенческого ответа, но представление об этих процессах пока недостаточно ясное (Mitchell et al., 2017).

У большинства водных животных способность реагировать на запахи, распространяемые рыба-

ми в воде, закреплена генетически, но может усиливаться или даже возникать в результате приобретаемого жертвами индивидуального опыта. Каким образом соотносится врожденность и приобретенный индивидуальный опыт в проявлении этой способности, насколько разным это соотношение может быть у разных взаимодействующих видов – эти вопросы лишь начинают разрабатываться. Слабо изучены и другие направления, например, физиологические механизмы, лежащие в основе развития у жертв фенотипических изменений в ответ на хроническое воздействие кайромонов. Явно недостаточно знаний о химической природе кайромонов рыб, что объясняется сложностью работ по идентификации сложных высокомолекулярных веществ, к которым, судя по имеющимся данным, принадлежат многие кайромоны рыб.

Нельзя исключать, что многие несоответствия полученных данных о реагировании гидробионтов на запахи рыб обусловлены несовершенством используемых методов, прежде всего отсутствием стандартизации условий и способов получения запаховых стимулов. Известно, что сила проявляемых водными животными поведенческих реакций на кайромоны рыб носит дозозависимый характер (Reede, 1995; Kats, Dill, 1998; Castro et al., 2007; Charpentier, Cohen, 2015). Однако в большинстве исследований мало внимания уделяют концентрации действующего стимула или этот важный параметр не учитывают вовсе. Отсутствие знаний о химической природе кайромонов рыб не даёт возможности выразить их концентрацию общепринятыми единицами. Но в таких случаях можно использовать условные единицы, учитывающие размеры (массу тела) доноров запаха, длительность экспозиции и объём воды или скорость водообмена, например г · ч/л (Малюкина и др., 1983; Касумян, Пономарев, 1986; Mathis, Noback, 1997; Мантейфель, Жушев, 1998). Во многих статьях, к сожалению, не упоминаются размеры рыб-доноров, температура и объём воды, в которых их содержали, продолжительность экспозиции и другие условия (табл. 1). Внимание и более строгий подход к количественному выражению концентрации кайромонов позволит решить важные вопросы, например, сравнить эффективность кайромонов рыб, использующих разные стратегии пищевого поведения (угонщики/засадчики) или оценить концентрации кайромонов, которые требуются для стимуляции у жертв ответов разных типов (релизерные и/или праймерные).

К слабо разработанным относится вопрос о существовании в онтогенезе водных животных чувствительных периодов, когда восприимчивость к кайромонам обострена или морфологические последствия у жертв, попадающих под их влияние, наиболее выражены. Отсутствуют чёткие представления о продолжительности хронического действия кайромонов, достаточной для индуцирования у

жертв пластических изменений, и относительного вклада в эти изменения длительности и силы (концентрации) этого воздействия. Ещё меньше знаний об обратимости индуцированных изменений (Relyea, 2003).

Почти все рыбы, эффект запахов которых исследовали, принадлежат к пресноводным видам. Среди них слабо представлены виды, которые по типу охоты относятся к подстерегающим хищникам (засадчикам) и представляют для жертв наибольшую опасность. Крайне ограничены наши знания о влиянии на способность водных животных обнаруживать и реагировать на кайромоны рыб разных внешних факторов, таких как температура и солёность воды, содержание загрязняющих веществ и др. (Lüring, Scheffer, 2007; Araújo et al., 2020; Cothran et al., 2020). Требуются более детальные исследования связи между питанием рыб (состав и размер рациона, длительность его получения) и эффективностью воздействия их кайромонов на жертв. Учитывая несомненную важность этих и других новых сведений в этой области водной химической экологии, многие из ещё недостаточно разработанных направлений, несомненно, получат дальнейшее развитие уже в ближайшее время.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в поиске источников литературы.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-14-50039 (конкурс “Экспансия”).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гонко М.В., Михеев В.Н. 2017. Паразитические манипуляции фенотипом хозяина: эффекты во внутренней и внешней среде // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 16–48.
- Касумян А.О., Павлов Д.С. 2018. Стайное поведение рыб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 273 с.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1986. Исследование поведения данио-рерио *Brachidanio rerio* Hamilton-Buchanan (Cypriniformes, Cyprinidae) при действии естественных химических пищевых сигналов // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 4. С. 665–673.
- Малюкина Г.А., Марусов Е.А., Карпов А.К. 1983. Некоторые особенности химической сигнализации у беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* Derjugin (Gadidae) // Там же. Т. 23. Вып. 5. С. 839–844.
- Мантейфель Ю.Б., Жушев А.В. 1998. Поведенческие реакции личинок четырех видов бесхвостых амфибий на химические стимулы от хищников // Журн. общ. биологии. Т. 59. № 2. С. 192–208.

- Никифоров А.И., Гаврилов Б.А., Круглова Д.К. и др. 2018. Исследования с использованием выделенной из водной среды ДНК: состояния и перспективы // Успехи современной биологии. Т. 138. № 1. С. 18–30.  
https://doi.org/10.7868/S0040364418010039
- Åbjörnsson K., Wagner B.M.A., Axelsson A. et al. 1997. Responses of *Acilius sulcatus* (Coleoptera: Dytiscidae) to chemical cues from perch (*Perca fluviatilis*) // *Oecologia*. V. 111. P. 166–171.  
https://doi.org/10.1007/s004420050221
- Åbjörnsson K., Hansson L.-A., Brönmark C. 2004. Responses of prey from habitats with different predator regimes: local adaptation and heritability // *Ecology*. V. 85. № 7. P. 1859–1866.  
https://doi.org/10.1890/03-0074
- Alvarez M., Landeira-Dabarca A., Peckarsky B. 2014. Origin and specificity of predatory fish cues detected by *Baetis larvae* (Ephemeroptera; Insecta) // *Anim. Behav.* V. 96. P. 141–149.  
https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.07.017
- Andersen T.H., Friberg N., Hansen H.O. et al. 1993. The effects of introduction of brown trout (*Salmo trutta* L.) on *Gammarus pulex* L. drift and density in two fishless Danish streams // *Arch. Hydrobiol.* V. 126. P. 361–371.
- Andersson K.G., Brönmark C., Herrmann J. et al. 1986. Presence of sculpins (*Cottus gobio*) reduces drift and activity of *Gammarus pulex* (Amphipoda) // *Hydrobiologia*. V. 133. P. 209–215.  
https://doi.org/10.1007/BF00005592
- Angelon K.A., Petranks J.W. 2002. Chemicals of predatory mosquitofish (*Gambusia affinis*) influence selection of oviposition site by *Culex mosquitoes* // *J. Chem. Ecol.* V. 28. № 4. P. 797–806.  
https://doi.org/10.1023/A:1015292827514
- Appelberg M., Söderbäck B., Odelström T. 1993. Predator detection of predation risk in the crayfish *Astacus astacus* L. // *Nord. J. Freshwat. Res.* V. 68. P. 55–62.
- Araújo C.V.M., Pereira K.C., Sparaventi E. et al. 2020. Contamination may induce behavioural plasticity in the habitat selection by shrimps: a cost-benefits balance involving contamination, shelter and predation // *Environ. Pollut.* V. 263B. Article 114545.  
https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114545
- Atema J. 2012. Aquatic odour dispersal fields: opportunities and limits of detection, communication, and navigation // *Chemical ecology in aquatic systems* / Eds. Brönmark C., Hansson L.-A. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 1–18.
- Auld J.R., Agrawal A.A., Relyea R.A. 2010. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity // *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci.* V. 277B. P. 503–511.  
https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1355
- Balaa R.E., Blouin-Demers G. 2013. Does exposure to cues of fish predators fed different diets affect morphology and performance of Northern Leopard Frog (*Lithobates pipiens*) larvae? // *Can. J. Zool.* V. 91. P. 203–211.  
https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0232
- Baldauf S.A., Thüken T., Frommen J.G. et al. 2007. Infection with an acanthocephalan manipulates an amphipod's reaction to a fish predator's odours // *Int. J. Parasitol.* V. 37. P. 61–65.  
https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2006.09.003
- Baumgärtner D., Jungbluth A.-D., Koch U., von Elert E. 2002. Effects of infochemicals on microhabitat choice by the freshwater amphipod *Gammarus roeseli* // *Arch. Hydrobiol.* V. 155. P. 353–367.  
https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/155/2002/353
- Baumgärtner D., Koch U., Rothhaupt K.-O. 2003. Alteration of kairomone-induced antipredator response of the freshwater amphipod *Gammarus roeseli* by sediment type // *J. Chem. Ecol.* V. 29. № 6. P. 1391–1401.  
https://doi.org/10.1023/A:1024213403537
- Beklioglu M., Telli M., Gozen A.G. 2006. Fish and mucus-dwelling bacteria interact to produce a kairomone that induces diel vertical migration in *Daphnia* // *Freshwat. Biol.* V. 51. P. 2200–2206.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01642.x
- Berendonk T.U. 1999. Influence of fish kairomones on the ovipositing behavior of *Chaoborus* imagines // *Limnol. Oceanogr.* V. 44. № 2. P. 454–458.  
https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.2.0454
- Bernot R.J., Turner A.M. 2001. Predator identity and trait-mediated indirect effects in a littoral food web // *Oecologia*. V. 129. P. 139–146.  
https://doi.org/10.1007/s004420100705
- Bezirci G., Akkas S.B., Rinke K. et al. 2012. Impacts of salinity and fish-exuded kairomone on the survival and macromolecular profile of *Daphnia pulex* // *Ecotoxicology*. V. 21. P. 601–614.  
https://doi.org/10.1007/s10646-011-0820-0
- Binckley C.A., Resetarits W.J., Jr. 2003. Functional equivalence of non-lethal effects: generalized fish avoidance determines distribution of gray treefrog, *Hyla chrysoscelis*, larvae // *Oikos*. V. 102. P. 623–629.  
https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12483.x
- Bjærke O., Andersen T., Titelman J. 2014. Predator chemical cues increase growth and alter development in nauplii of a marine copepod // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 510. P. 15–24.  
https://doi.org/10.3354/meps10918
- Blake M.A., Hart P.J.B. 1993. The behavioural responses of juvenile signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* to stimuli from perch and eels // *Freshwat. Biol.* V. 29. № 1. P. 89–97.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1993.tb00747.x
- Boersma M., De Meester L., Spaak P. 1999. Environmental stress and local adaptation in *Daphnia magna* // *Limnol. Oceanogr.* V. 44. № 2. P. 393–402.  
https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.2.0393
- Boriss H., Boersma M., Wiltshire K.H. 1999. Trimethylamine induces migration of waterfleas // *Nature*. V. 398. P. 382–382.  
https://doi.org/10.1038/18796
- Bourdeau P.E., Butlin R.K., Brönmark C. et al. 2015. What can aquatic gastropods tell us about phenotypic plasticity: a review and meta-analysis // *Heredity*. V. 115. P. 312–321.  
https://doi.org/10.1038/hdy.2015.58
- Brewer M.C., Dawidiwicz P., Dodson S.I. 1999. Interactive effects of fish kairomone and light on *Daphnia* escape behavior // *J. Plankton Res.* V. 21. № 7. P. 1317–1335.  
https://doi.org/10.1093/plankt/21.7.1317
- Brodin T., Johansson F., Bergsten J. 2006. Predator related oviposition site selection of aquatic beetles (*Hydroporus* spp.) and effects on offspring life-history // *Freshwat. Biol.* V. 51. P. 1277–1285.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01563.x

- Brönmark C., Hansson L.-A. (eds.). 2012. Chemical ecology in aquatic systems. Oxford: Oxford Univ. Press, 291 p.
- Brönmark C., Lakowitz T., Hollander J. 2011. Predator-induced morphological plasticity across local populations of a freshwater snail // PLoS ONE. V. 6. № 7. Article e21773. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021773>
- Castro B.B., Consciência S., Gonçalves F. 2007. Life history responses of *Daphnia longispina* to mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) kairomones // Hydrobiologia. V. 594. P. 165–174. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9074-5>
- Chapman H.D. 1974. The behaviour of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* // Z. Parasitenkunde. V. 44. P. 211–226.
- Charpentier C.L., Cohen J.H. 2015. Chemical cues from fish heighten visual sensitivity in larval crabs through changes in photoreceptor structure and function // J. Exp. Biol. V. 218. P. 3381–3390. <https://doi.org/10.1242/jeb.125229>
- Charpentier C.L., Cohen J.H. 2018. Kairomones from an estuarine fish increase visual sensitivity in brine shrimp (*Artemia franciscana*) from Great Salt Lake, Utah, USA // J. Comp. Physiol. V. 204 A. P. 197–208. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1230-4>
- Charpentier C.L., Angell C.S., Duffy P.I., Cohen J.H. 2019. Natural variations in estuarine fish, fish odor, and zooplankton photobehavior // Mar. Freshwat. Behav. Physiol. V. 52. № 3. P. 265–282. <https://doi.org/10.1080/10236244.2020.1713701>
- Chivers D.P., Mirza R.S. 2001. Predator diet cues and the assessment of predation risk by aquatic vertebrates: a review and prospectus // Chemical signals in vertebrates / Eds. Marchlewska-Koj A. et al. N.Y.: Kluwer Acad. Plenum Publ. P. 277–284.
- Chivers D.P., Wisenden B.D., Smith R.J.F. 1996. Damselfly larvae learn to recognize predators from chemical cues in the predator's diet // Anim. Behav. V. 52. P. 315–320. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0177>
- Chivers D.P., Mathiron A., Sloychuk J.R., Ferrari M.C.O. 2015. Responses of tadpoles to hybrid predator odours: strong maternal signatures and the potential risk/response mismatch // Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. V. 282 B. Article 1809. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0365>
- Cieri M.D., Stearns D.E. 1999. Reduction of grazing activity of two estuarine copepods in response to the exudate of a visual predator // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 177. P. 157–163. <https://doi.org/10.3354/meps177157>
- Cohen J.H., Forward R.B., Jr. 2003. Ctenophore kairomones and modified aminosugar disaccharides alter the shadow response in a larval crab // J. Plankton Res. V. 25. № 2. P. 203–213. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.2.203>
- Cothran R.D., Monahan P.J., Relyea R.A. 2020. Antipredator behaviour affected by prey condition, food availability and pH-mediated info-disruption // Anim. Behav. V. 171. P. 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.11.007>
- Coulter D.P., Wang P., Coulter A.A. et al. 2019. Nonlinear relationship between silver carp density and their eDNA concentration in a large river // PLoS ONE. V. 14. № 6. Article e0218823. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218823>
- Dahl J., Nilsson P.A., Pettersson L.B. 1998. Against the flow: chemical detection of downstream predators in running waters // Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. V. 265. № 1403. P. 1339–1344. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0439>
- Dalesman S., Rundle S.D., Coleman R.A., Cotton P.A. 2006. Cue association and antipredator behavior in a pulmonate snail, *Lymnaea stagnalis* // Anim. Behav. V. 71. P. 789–797. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.028>
- Dawidowicz P., Loose C.J. 1992. Metabolic costs during predator-induced diel vertical migration of *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. V. 37. № 8. P. 1589–1595. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.8.1589>
- Dawidowicz P., Pijanowska J., Ciechomski K. 1990. Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish // Ibid. V. 35. № 7. P. 1631–1637. <https://doi.org/10.4319/10.1990.35.7.1631>
- Dawidowicz P., Prędko P., Pietrzak B. 2010. Shortened lifespan: another cost of fish-predator avoidance in cladocerans? // Hydrobiologia. V. 643. P. 27–32. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0132-z>
- De Meester L. 1993. Genotype, fish-mediated chemicals, and phototactic behavior in *Daphnia magna* // Ecology. V. 74. № 5. P. 1467–1474. <https://doi.org/10.2307/1940075>
- Derby C.D. 2020. Chemoreception in aquatic invertebrates // The senses: a comprehensive reference. V. 3 / Ed. Meyerhoff W. N.Y.: Acad. Press. P. 65–84. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.23775-9>
- DeSantis D.L., Davis D.R., Gabor C.R. 2013. Chemically mediated predator avoidance in the Barton Springs salamander (*Eurycea sosorum*) // Herpetologica. V. 69. № 3. P. 291–297. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00017>
- Devine G.J., Ingvarsdóttir A., Mordue W. et al. 2000. Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*, exhibit specific chemotactic responses to semiochemicals originating from the salmonid, *Salmo salar* // J. Chem. Ecol. V. 26. № 8. P. 1833–1847. <https://doi.org/10.1023/A:1005592606682>
- Dini M.L., Carpenter S.R. 1991. The effect of whole-lake fish community manipulations on *Daphnia* migratory behavior // Limnol. Oceanogr. V. 36. № 2. P. 370–377. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.2.0370>
- Dodson S.I. 1988. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behavior in *Daphnia* // Ibid. V. 33. № 6. P. 1431–1439. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.6part2.1431>
- Douglas P.L., Forrester G.T., Cooper S.D. 1994. Effects of trout on the diel periodicity of drifting in baetid mayflies // Oecologia. V. 98. P. 48–56. <https://doi.org/10.1007/BF00326089>
- Dzialowski A.R., Lennon J.T., O'Brien W.J., Smith V.H. 2003. Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* // Freshwat. Biol. V. 48. P. 1593–1602. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01111.x>
- Ejdung G. 1998. Behavioural responses to chemical cues of predation risk in a three-trophic-level Baltic Sea food chain // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 165. P. 137–144. <https://doi.org/10.3354/meps165137>
- Engel K., Tollrian R. 2009. Inducible defences as key adaptations for the successful invasion of *Daphnia lumholtzi* in North America? // Proc. R. Soc. B. V. 276. № 1663.

- P. 1865–1873.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1861>.
- Engel K., Schreder T., Tollrian R. 2014. Morphological defences of invasive *Daphnia lumholtzi* protect against vertebrate and invertebrate predators // J. Plankton Res. V. 36. № 4. P. 1140–1145.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbu023>
- Epp K.J., Gabor C.R. 2008. Innate and learned predator recognition mediated by chemical signals in *Eurycea nana* // Ethology. V. 114. P. 607–615.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01494.x>
- Eveland L.L., Bohenek J.R., Silberbush A., Resetarits W.J., Jr. 2016. Detection of fish and newt kairomones by ovipositing mosquitoes // Chemical signals in vertebrates. V. 13 / Eds. Schulte B.A. et al. N.Y.: Springer. P. 247–259.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-22026-0\\_18](https://doi.org/10.1007/978-3-319-22026-0_18).
- Ferrari M.C.O., Brown M.R., Pollock M.S., Chivers D.P. 2007. The paradox of risk assessment: comparing responses of fathead minnows to captured and released and diet-released alarm cues from two different predators // Chemoecology. V. 17. P. 157–161.  
<https://doi.org/10.1007/s00049-007-0373-0>
- Ferrari M.C.O., Chivers D.P., Wisenden B.D. 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus // Can. J. Zool. V. 88. P. 698–724.  
<https://doi.org/10.1139/Z10-029>
- Fink P. 2007. Ecological functions of volatile organic compounds in aquatic systems // Mar. Freshwat. Behav. Physiol. V. 40. P. 155–168.  
<https://doi.org/10.1080/10236240701602218>
- Forward R.B., Rittschof D. 1993. Activation of photoreponses of brine shrimp nauplii involved in diel vertical migration by chemical cues from fish // J. Plankton Res. V. 15. P. 693–701.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/15.6.693>
- Forward R.B., Rittschof D. 1999. Brine shrimp larval photoreponses involved in diel vertical migration: activation by fish mucus and modified amino sugars // Limnol. Oceanogr. V. 44. № 8. P. 1904–1916.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.8.1904>
- Friberg N., Andersen T.H., Hansen H.O. et al. 1994. The effect of brown trout (*Salmo trutta* L.) on stream invertebrate drift, with special reference to *Gammarus pulex* L. // Hydrobiologia. V. 294. P. 105–110.  
<https://doi.org/10.1007/BF00016850>
- Gonzalo A., López P., Martín J. 2009. Learning, memorizing and apparent forgetting of chemical cues from new predators by Iberian green frog tadpoles // Anim. Cogn. V. 12. P. 745–750.  
<https://doi.org/10.1007/s10071-009-0232-1>
- Göz H. 1941. Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen // Z. Vergl. Physiol. V. 29. P. 1–45.
- Gu L., Lyu K., Dai Z. et al. 2017. Predator-specific responses of *Moina macrocopa* to kairomones from different fishes // Int. Rev. Hydrobiol. V. 102. P. 83–89.  
<https://doi.org/10.1002/iroh.201601872>
- Gyssels F., Stoks R. 2006. Behavioral responses to fish kairomones and autotomy in a damselfly // J. Ethol. V. 24. P. 79–83.  
<https://doi.org/10.1007/s10164-005-0165-3>
- Haas W. 1994. Physiological analyses of host-finding behavior in trematode cercariae: adaptations for transmission success // Parasitology. V. 109. P. S15–S29.  
<https://doi.org/10.1017/S003118200008505X>
- Haas W., Ostrowski de Nuñez M. 1988. Chemical signals of fish skin for the attachment response of *Acanthostomum brauni* cercariae // Parasitol. Res. V. 74. P. 552–557.  
<https://doi.org/10.1007/BF00531633>
- Haas W., Haberb B., Hofmann M. et al. 1999. *Ichthyophthirius multifiliis* invasive stages find their fish hosts with complex behavior patterns and in response to different chemical signals // Europ. J. Protistol. V. 35. P. 129–135.  
[https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(99\)80030-3](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(99)80030-3)
- Hagen N.T., Andersen Å., Stabell O.B. 2002. Alarm responses of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, induced by chemically labelled durophagous predators and simulated acts of predation // Mar. Biol. V. 140. P. 365–374.  
<https://doi.org/10.1007/s002270100694>
- Hamrén U., Hansson S. 1999. A mysid shrimp (*Mysis mixta*) is able to detect the odour of its predator (*Clupea harengus*) // Ophelia. V. 51. № 3. P. 187–191.
- Hazlett B.A., Schoolmaster D.R. 1998. Responses of cambarid crayfish to predator odor // J. Chem. Ecol. V. 24. P. 1757–1770.  
<https://doi.org/10.1023/A:1022347214559>
- Hirvonen H., Holopainen S., Lempiäinen N. et al. 2007. Sniffing the trade-off: Effects of eel odours on nocturnal foraging activity of native and introduced crayfish juveniles // Mar. Freshwat. Behav. Physiol. V. 40. № 3. P. 213–218.  
<https://doi.org/10.1080/10236240701556919>
- Hölker F., Stief P. 2005. Adaptive behaviour of chironomid larvae (*Chironomus riparius*) in response to chemical stimuli from predators and resource density // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 58. № 3. P. 256–263.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-005-0932-8>
- Holmuzki J.R., Hatchett L.A. 1994. Predator avoidance costs and habituation to fish chemicals by a stream isopod // Freshwat. Biol. V. 32. № 3. P. 585–592.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01149.x>
- Holmuzki J.R., Hoyle J.D. 1990. Effect of predatory fish presence on habitat use and diel movement of the stream amphipod, *Gammarus minus* // Ibid. V. 24. № 3. P. 509–517.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00728.x>
- Holmuzki J.R., Short T.M. 1988. Habitat use and fish avoidance behaviors by the stream-dwelling isopod *Lirceus fontinalis* // Oikos. V. 52. № 1. P. 79–86.
- Hülsmann S., Vijverberg J., Boersma M., Mooij W.M. 2004. Effects of infochemicals released by gape-limited fish on life history traits of *Daphnia*: a maladaptive response? // J. Plankton Res. V. 26. P. 535–543.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbh054>
- Huryn A.D., Chivers D.P. 1999. Contrasting behavioural responses by detritivorous and predatory mayflies to chemicals released by injured conspecifics and their predators // J. Chem. Ecol. V. 25. P. 2729–2740.  
<https://doi.org/10.1023/A:1020851524335>
- Jakobsen P.J., Wedekind C. 1998. Copepod reaction to odor stimuli influenced by cestode infection // Behav. Ecol. V. 9. № 4. P. 414–418.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/9.4.414>
- Jensen K.H., Jakobsen P.J., Kleiven O.T. 1998. Fish kairomone regulation of internal swarm structure in *Daphnia pu-*



- lex* (Cladocera: Crustacea) // *Hydrobiologia*. V. 368. P. 123–127.  
<https://doi.org/10.1023/A:1003233728870>
- Kallert D.M., El-Matbouli M., Haas W.* 2005. Polar filament discharge of *Myxobolus cerebralis* actinospores is triggered by combined non-specific mechanical and chemical cues // *Parasitology*. V. 131. P. 609–616.  
<https://doi.org/10.1017/S0031182005008383>
- Kallert D.M., Bauer W., Haas W., El-Matbouli M.* 2011. No shot in the dark: myxozoans chemically detect fresh fish // *Int. J. Parasitol.* V. 41. P. 271–276.  
<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.09.012>
- Kamio M., Derby C.D.* 2017. Finding food: how marine invertebrates use chemical cues to track and select food // *Nat. Prod. Rept.* V. 34. P. 514–528.  
<https://doi.org/10.1039/C6NP00121A>
- Kasumyan A.O.* 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // *J. Ichthyol.* V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kats L.B.* 1988. The detection of certain predators via olfaction by small-mouthed salamander larvae (*Ambystoma texanum*) // *Behav. Neural. Biol.* V. 50. P. 126–131.
- Kats L.B., Dill L.M.* 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals // *Écoscience*. V. 5. № 3. P. 361–394.
- Kats L.B., Petrankska J.W., Sih A.* 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes // *Ecology*. V. 69. № 6. P. 1865–1870.  
<https://doi.org/10.2307/1941163>
- Keller T.A., Moore P.A.* 1999. Effects of ontogeny and odors on behavior: the influence of crayfish size and fish odors on crayfish movement // *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.* V. 33. P. 35–50.  
<https://doi.org/10.1080/10236249909387080>
- Kenison E.K., Weldy P.Y., Williams R.N.* 2018. There must be something in the water: assessing the behavioral responses of rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) to fish and amphibian predator kairomones // *J. Ethol.* V. 36. P. 77–84.  
<https://doi.org/10.1007/s10164-017-0529-5>
- Kiesecker J.M., Chivers D.P., Blaustein A.R.* 1996. The use of chemical cues in predator recognition by western toad tadpoles // *Anim. Behav.* V. 52. P. 1237–1245.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0271>
- Laforsch C., Beccara L., Tollrian R.* 2006. Inducible defenses: the relevance of chemical alarm cues in *Daphnia* // *Limnol. Oceanogr.* V. 51. № 3. P. 1466–1472.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.3.1466>
- Lagrue C., Poulin R.* 2007. Life cycle abbreviation in the trematode *Coitocaecum parvum*: can parasites adjust to variable conditions? // *J. Evol. Biol.* V. 20. P. 1189–1195.  
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01277.x>
- Lakowitz T., Bronmark C., Nystrom P.* 2008. Tuning in to multiple predators: conflicting demands for shell morphology in a freshwater snail // *Freshwat. Biol.* V. 53. P. 2184–2191.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02045.x>
- Landeira-Dabarca A., Álvarez M., Peckarsky B.* 2019. Mayflies avoid sweets: fish skin mucus amino sugars stimulate predator avoidance behaviour of *Baetis* larvae // *Anim. Behav.* V. 158. P. 35–45.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.10.003>
- Lass S., Spaak P.* 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review // *Hydrobiologia*. V. 491. P. 221–239.  
<https://doi.org/10.1023/A:1024487804497>
- Lauridsen T.L., Lodge D.M.* 1996. Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat // *Limnol. Oceanol.* V. 41. P. 794–798.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.4.0794>
- Laurila A.* 2000. Behavioural responses to predator chemical cues and local variation in antipredator performance in *Rana temporaria* tadpoles // *Oikos*. V. 88. P. 159–168.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880118.x>
- Lima S.L., Dill L.M.* 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus // *Can. J. Zool.* V. 68. P. 619–640.  
<https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Loose C.J., von Elert E., Dawidowicz P.* 1993. Chemically induced diel vertical migration in *Daphnia*: a new bioassay for kairomones exuded by fish // *Arch. Hydrobiol.* V. 126. P. 329–337.
- Lüring M., Scheffer M.* 2007. Info-disruption: pollution and the transfer of chemical information between organisms // *Trends Ecol. Evol.* V. 22. P. 374–379.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.002>
- Macchiusi F., Baker R.L.* 1992. Effects of predators and food availability on activity and growth of *Chironomus tentans* (Chironomidae: Diptera) // *Freshwat. Biol.* V. 28. P. 207–216.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00577.x>
- Macháček J.* 1995. Inducibility of life history changes by fish kairomone in various developmental stages of *Daphnia* // *J. Plankton Res.* V. 17. P. 1513–1520.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/17.7.1513>
- Mathis A., Hoback W.W.* 1997. The influence of chemical stimuli from predators on precopulatory pairing by the amphipod, *Gammarus pseudolimnaeus* // *Ethology*. V. 103. P. 33–40.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00004.x>
- McIntosh A.R., Peckarsky B.L.* 1996. Differential behavioural responses of mayflies from streams with and without fish to trout odour // *Freshwat. Biol.* V. 35. P. 141–148.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1996.00489.x>
- McIntosh A.R., Peckarsky B.L.* 2004. Are mayfly anti-predator responses to fish odour proportional to risk? // *Arch. Hydrobiol.* V. 160. № 2. P. 145–151.  
<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0160-0145>
- McIntosh A.R., Peckarsky B.L., Taylor B.W.* 1999. Rapid size-specific changes in the drift of *Baetis bicaudatus* (Ephemeroptera) caused by alterations in fish odour concentration // *Oecologia*. V. 118. P. 256–264.  
<https://doi.org/10.1007/s004420050726>
- McKelvey L.M., Forward R.B., Jr.* 1995. Activation of brine shrimp nauplii photoresponses involved in diel vertical migration by chemical cues from visual and non-visual predators // *J. Plankton Res.* V. 17. № 12. P. 2191–2206.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/17.12.2191>
- Mitchell M.D., Bairos-Novak K.R., Ferrari M.C.O.* 2017. Mechanisms underlying the control of responses to predator odours in aquatic prey // *J. Exp. Biol.* V. 220. P. 1937–1946.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.135137>
- Mobley A.S., Michel W.C., Lucero M.T.* 2008. Odorant responsiveness of squid olfactory receptor neurons // *Anat. Rec.* V. 291. P. 763–774.  
<https://doi.org/10.1002/ar.20704>

- Moore P.A., Bergman D.A. 2005. The smell of success and failure: the role of intrinsic and extrinsic chemical signals on the social behavior of crayfish // *Integr. Comp. Biol.* V. 45. P. 650–657.  
<https://doi.org/10.1093/icb/45.4.650>
- Moore R.D., Newton B., Sih A. 1996. Delayed hatching as a response of streamside salamander eggs to chemical cues from predatory sunfish // *Oikos*. V. 77. P. 331–335.
- Motti C.A., Bose U., Roberts R.E. et al. 2018. Chemical ecology of chemosensation in Asteroidea: insights towards management strategies of pest species // *J. Chem. Ecol.* V. 44. P. 147–177.  
<https://doi.org/10.1007/s10886-018-0926-4>
- Naddafi R., Rudstam L.G. 2013. Predator-induced behavioural defences in two competitive invasive species: the zebra mussel and the quagga mussel // *Anim. Behav.* V. 86. P. 1275–1284.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.032>
- Naddafi R., Eklöv P., Pettersson K. 2007. Non-lethal predator effects on the feeding rate and prey selection of the exotic zebra mussel *Dreissena polymorpha* // *Oikos*. V. 116. P. 1289–1298.  
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15695.x>
- Nevitt G.A. 2008. Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds // *J. Exp. Biol.* V. 211. P. 1706–1713.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.015412>
- Nevitt G.A., Veit R.R., Kareiva P. 1995. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds // *Nature*. V. 376. P. 681–682.  
<https://doi.org/10.1038/376680ao>
- Nyström P., Åbjörnsson K. 2000. Effects of fish chemical cues on the interactions between tadpoles and crayfish // *Oikos*. V. 88. № 1. P. 181–190.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880120.x>
- O'Bryan L.M., Forrester G.E. 1997. Effects of fish presence and simulated moonlight gradients on nighttime horizontal movements of a predatory zooplankter, *Chaoborus punctipennis* // *J. Plankton Res.* V. 19. № 10. P. 1441–1453.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/19.10.1441>
- Ostrowski de Nuñez M., Haas W. 1991. Penetration stimuli of fish skin for *Acanthostomum brauni* cercariae // *Parasitology*. V. 102. P. 101–104.  
<https://doi.org/10.1017/S003118200006039X>
- Pateron R.A., Pritchard D.W., Dick J.T.A. et al. 2013. Predator cue studies reveal strong trait-mediated effects in communities despite variation in experimental designs // *Anim. Behav.* V. 86. P. 1301–1313.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.036>
- Paul V.J., Arthur K.E., Ritson-Williams R. et al. 2007. Chemical defenses: from compounds to communities // *Biol. Bull.* V. 213. P. 226–251.  
<https://doi.org/10.2307/25066642>
- Peckarsky B.L., McIntosh A.R. 1998. Fitness and community consequences of avoiding multiple predators // *Oecologia*. V. 113. P. 565–576.  
<https://doi.org/10.1007/s004420050410>
- Petranka J.W., Fakhoury K. 1991. Evidence of a chemically mediated avoidance response of ovipositing insects to bluegills and green frog tadpoles // *Copeia*. № 1. P. 234–239.  
<https://doi.org/10.2307/1446271>
- Petranka J.W., Kats L.B., Sih A. 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish // *Anim. Behav.* V. 35. P. 420–425.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80266-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80266-X)
- Pijanowska J., Kowalczewski A. 1997. Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia* // *Freshwat. Biol.* V. 37. P. 649–656.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00192.x>
- Pijanowska J., Stolpe G. 1996. Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish // *J. Plankton Res.* V. 18. № 8. P. 1407–1412.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/18.8.1407>
- Pijanowska J., Dawidowicz P., Howe A., Weider L.J. 2006a. Predator-induced shifts in *Daphnia* life-histories under different food regimes // *Arch. Hydrobiol.* V. 167. № 1–4. P. 37–54.  
<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0167-0037>
- Pijanowska J., Dawidowicz P., Weider L.J. 2006b. Predator-induced escape response in *Daphnia* // *Ibid.* V. 167. № 1–4. P. 77–87.  
<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0167-0077>
- Pijanowska J., Markowska M., Ruszczyńska A. et al. 2020. Kairomone-like activity of bile and bile components: a step towards revealing the chemical nature of fish kairomone // *Sci. Rept.* V. 10. Article 7037.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-63456-z>
- Pohnert G., von Elert E. 2000. No ecological relevance of trimethylamine in fish – *Daphnia interactions* // *Limnol. Oceanogr.* V. 45. P. 1153–1156.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.5.1153>
- Purcell J.E., Anderson P.A.V. 1995. Electrical responses to water soluble components of fish mucus recorded from the cnidocytes of a fish predator, *Physalia physalis* // *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.* V. 26. P. 149–162.  
<https://doi.org/10.1080/10236249509378936>
- Rahman Y.J., Forward R.B., Jr., Rittschof D. 2000. Responses of mud snails and periwinkles to environmental odors and disaccharide mimics of fish odor // *J. Chem. Ecol.* V. 26. № 3. P. 679–696.  
<https://doi.org/10.1023/A:1005428221952>
- Ramberg-Pihl N.C., Yurewicz K.L. 2020. Behavioral responses of northern crayfish (*Faxonius virilis*) to conspecific alarm cues and predator cues from smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) // *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.* V. 53. № 1. P. 1–16.  
<https://doi.org/10.1080/10236244.2020.1717338>
- Reede T. 1995. Life history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia* // *J. Plankton Res.* V. 17. № 8. P. 1661–1633.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/17.8.1661>
- Relyea R.A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators // *Ecology*. V. 82. № 2. P. 523–540.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0523:MAB-POL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0523:MAB-POL]2.0.CO;2)
- Relyea R.A. 2003. Predators come and predators go: the reversibility of predator-induced traits // *Ibid.* V. 84. № 7. P. 1840–1848.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1840:PCAP-GT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1840:PCAP-GT]2.0.CO;2)
- Resetarits W.J., Jr., Binckley C.A. 2013. Is the pirate really a ghost? Evidence for generalized chemical camouflage in an aquatic predator, pirate perch *Aphredoderus sayanus* // *Am-*

- er. Naturalist. V. 181. № 5. P. 690–699.  
<https://doi.org/10.1086/670016>
- Resetarits W.J., Jr., Wilbur H.M. 1989. Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis*: role of predators and competitors // Ecology. V. 70. № 1. P. 220–228.  
<https://doi.org/10.2307/1938428>
- Ringelberg J. 1995. Changes in light intensity and diel vertical migration: a comparison of marine and freshwater environments // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 75. № 1. P. 15–25.  
<https://doi.org/10.1017/S0025315400015162>
- Ringelberg J., van Gool E. 1998. Do bacteria, not fish, produce “fish kairomone”? // J. Plankton Res. V. 20. № 9. P. 1847–1852.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/20.9.1847>
- Ringelberg J., Flik B.J.G., Ljndenaar D., Royackers K. 1991. Diel vertical migration of *Daphnia hyalina* (sensu latiori) in Lake Maarsseveen: Part I. Aspects of seasonal and daily timing // Arch. Hydrobiol. V. 121. P. 129–145.
- Ritchie S.A., Laidlaw-Bell C. 1994. Do fish repel oviposition by *Aedes taeniorhynchus*? // J. Amer. Mosquito Control Assoc. V. 10. № 3. P. 380–384.
- Rittschof D., Cohen J.H. 2004. Crustacean peptide and peptide-like pheromones and odor // Peptides. V. 25. P. 1503–1516.  
<https://doi.org/10.1016/j.peptides.2003.10.024>
- Roca J.R., Baltanas A., Uiblein F. 1993. Adaptive responses in *Cypridopsis vidua* (Crustacea: Ostracoda) to food and shelter offered by a macrophyte (*Chara fragilis*) // Hydrobiologia. V. 262. P. 127–131.  
<https://doi.org/10.1007/BF00007513>
- Rundle S.D., Brönmark C. 2001. Inter- and intraspecific trait compensation of defense mechanisms in freshwater snails // Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. V. 268. P. 1463–1468.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1682>
- Scheibling R.E., Hamm J. 1991. Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments // Mar. Biol. V. 110. P. 105–116.  
<https://doi.org/10.1007/BF01313097>
- Schwarzenberger A., Courts C., von Elert E. 2009. Target gene approaches: gene expression in *Daphnia magna* exposed to predator-borne kairomones or to microcystin-producing and microcystin-free *Microcystis aeruginosa* // BMC Genomics. V. 10. Article 527.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-527>
- Scrimgeour G.J., Culp J.M., Kevin J. 1994. Anti-predator responses of mayfly larvae to conspecific and predator stimuli // J. N. Amer. Benthol. Soc. V. 13. № 2. P. 299–309.
- Short T.M., Holomuzki J.R. 1992. Indirect effects of fish on foraging behaviour and leaf processing by the isopod *Lirceus fontinalis* // Freshwat. Biol. V. 27. P. 91–97.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00526.x>
- Sih A., Kats L.B. 1991. Effects of refuge availability on the responses of salamander larvae to chemical cues from predatory green sunfish // Anim. Behav. V. 42. P. 330–332.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80569-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80569-X)
- Smith G.R., Burgett A.A., Temple K.G. et al. 2008. The ability of three species of tadpoles to differentiate among potential fish predators // Ethology. V. 114. P. 701–710.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01505.x>
- Sorensen P.W., Wisenden B.D. (eds.). 2015. Fish pheromones and related cues. Iowa: Wiley Blackwell, 296 p.
- Spaak P., Boersma M. 1997. Tail spine length in the *Daphnia galeata* complex: costs and benefits of induction by fish // Aquat. Ecol. V. 31. P. 89–98.  
<https://doi.org/10.1023/A:1009935100804>
- Stabell O.B. 2005. Latent alarm signals: are they present in vertebrates // Chemical signals in vertebrates. V. 10 / Eds. Mason R.T. et al. N.Y.: Springer. P. 381–388.
- Stabell O.B., Ogbebo F., Primicerio R. 2003. Inducible defences in *Daphnia* depend on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators // Chem. Senses. V. 28. P. 141–153.  
<https://doi.org/10.1093/chemse/28.2.141>
- Staufer H.-P., Semlitsch R.D. 1993. Effects of visual, chemical and tactile cues of fish on the behavioural response of tadpoles // Anim. Behav. V. 46. P. 355–364.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1197>
- Stibor H. 1992. Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran // Oecologia. V. 92. P. 162–165.  
<https://doi.org/10.1007/BF00317358>
- Stibor H., Lampert W. 2000. Components of additive variance in life-history traits of *Daphnia hayalina*: seasonal differences in the response to predator signals // Oikos. V. 88. № 1. P. 129–138.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880115.x>
- Stoks E., De Block M., Slos S. et al. 2006. Time constrains mediate predator-induced plasticity in immune function, condition, and life history // Ecology. V. 87. P. 809–815.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[809:TCMP-PI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[809:TCMP-PI]2.0.CO;2)
- Takahara T., Kohmatsu Y., Maruyama A., Yamaoka R. 2003. Effects of fish chemical cues on tadpole survival // Ecol. Res. V. 18. P. 793–796.  
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1703.2003.00598.x>
- Tams V., Lüneburg J., Seddar L. et al. 2018. Intraspecific phenotypic variation in life history traits of *Daphnia galeata* populations in response to fish kairomones // PeerJ. V. 6. Article e5746.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.5746>
- Teplitsky C., Plenet S., Lena J.-P. et al. 2005. Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole // J. Evol. Biol. V. 18. P. 180–190.  
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00790.x>
- Tollrian R. 1994. Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars) // Arch. Hydrobiol. V. 130. P. 69–75.
- Tollrian R., Heibl C. 2004. Phenotypic plasticity in pigmentation in *Daphnia* induced by UV radiation and fish kairomones // Function. Ecol. V. 18. P. 497–502.  
<https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00870.x>
- Tollrian R., von Elert E. 1994. Enrichment and purification of *Chaoborus* kairomone from water: further steps toward its chemical characterization // Limnol. Oceanogr. V. 39. № 4. P. 788–796.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.4.0788>
- Turner A.M., Montgomery S.L. 2003. Spatial and temporal scales of predator avoidance: experiments with fish and snails // Ecology. V. 84. № 3. P. 616–622.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0616:SAT-SOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0616:SAT-SOP]2.0.CO;2)
- Turner A.M., Fetterolf S.A., Bernot R.J. 1999. Predator identity and consumer behavior: differential effects of fish and crayfish on the habitat use of a freshwater snail // Oecolo-

- gia. V. 118. P. 242–247.  
<https://doi.org/10.1007/s004420050724>
- Valentinčič T. 1991. Behavioral responses of the brittle star *Ophiura ophiura* to chemical stimuli during adaptation of amino acid chemoreceptors // Chem. Senses. V. 16. P. 267–275.  
<https://doi.org/10.1093/chemse/16.3.267>
- Van Dam A.R., Walton W.E. 2008. The effect of predatory fish exudates on the ovipositional behaviour of three mosquito species: *Culex quinquefasciatus*, *Aedes aegypti* and *Culex tarsalis* // Med. Vet. Entomol. V. 22. P. 399–404.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2008.00764.x>
- Van Gool E., Ringelberg J. 1995. Swimming of *Daphnia galeata* × *hyalina* in response to changing light intensity: influence of food availability and predator kairomone // Mar. Freshwat. Behav. Physiol. V. 26. P. 259–265.  
<https://doi.org/10.1080/10236249509378944>
- Van Gool E., Ringelberg J. 1998. Light-induced migration behavior of *Daphnia* modified by food and predator kairomone // Anim. Behav. V. 56. P. 741–747.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0821>
- Von Elert E., Loose C.J. 1996. Predator-induced diel vertical migration in *Daphnia*: enrichment and preliminary chemical characterization of a kairomone exuded by fish // J. Chem. Ecol. V. 22. № 5. P. 885–895.  
<https://doi.org/10.1007/BF02029942>
- Von Elert E., Pohnert G. 2000. Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach // Oikos. V. 88. № 1. P. 119–128.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880114.x>
- Von Elert E., Stibor H. 2006. Predator-mediated life history shifts in *Daphnia*: enrichment and preliminary chemical characterisation of a kairomone exuded by fish // Arch. Hydrobiol. V. 167. P. 21–35.  
<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0167-0021>
- Vonesh J.R., Blaustein L. 2010. Predator-induced shifts in mosquito oviposition site selection: a meta-analysis and implications for vector control // Isr. J. Ecol. Evol. V. 56. P. 123–139.  
<https://doi.org/10.1560/IJEE.56.2-3.123>
- Wahle R.A. 1992. Body-size dependent anti-predator mechanisms of the American lobster // Oikos. V. 65. № 1. P. 52–60.
- Weber A., Declerck S. 1997. Phenotypic plasticity of *Daphnia* life history traits in response to predator kairomones: genetic variability and evolutionary potential // Hydrobiologia. V. 360. P. 89–99.  
<https://doi.org/10.1023/A:1003188331933>
- Williams D.D., Moore K.A. 1982. The effect of environmental factors on the activity of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) // Ibid. V. 96. P. 137–147.  
<https://doi.org/10.1007/BF02185429>
- Williams D.D., Moore K.A. 1985. The role of semiochemicals in benthic community relationships of the lotic amphipod *Gammarus pseudolimnaeus*: a laboratory analysis // Oikos. V. 44. № 2. P. 280–286.
- Wisenden B.D. 2015. The cue–signal continuum: a hypothesized evolutionary trajectory for chemical communication in fishes // Fish pheromones and related cues / Eds. Sorensen P.W., Wisenden B.D. Iowa: Wiley Blackwell, 296 p.
- Wisenden B.D., Chivers D.P., Smith R.J.F. 1997. Learned recognition of predation risk by *Enallagma damselfly* larvae (Odonata, Zygoptera) on the basis of chemical cues // J. Chem. Ecol. V. 23. № 1. P. 137–121.  
<https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006350.66424.3d>
- Wooster D., Sih A. 1995. A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence // Oikos. V. 73. P. 3–8.
- Wootton R.J. 1998. Ecology of teleost fishes. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 386 p.
- Wrede W.L. 1932. Versuche über den Artduft der Elritzen // Z. Vergl. Physiol. V. 17. № 3. P. 510–519.
- Wudkevich K.N., Wisenden B.D., Chivers D.P., Smith R.J.F. 1997. Reactions of *Gammarus lacustris* to chemical stimuli from natural predators and injured conspecifics // J. Chem. Ecol. V. 23. № 4. P. 1163–1173.  
<https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006393.92013.36>

***EUSTOMIAS SECURICULA* SP. NOV. – ВТОРОЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ПОДРОДА *BIRADIOSTOMIAS* (MELANOSTOMIIDAE) В ТИХОМ ОКЕАНЕ**

© 2022 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>, А. М. Орлов<sup>1, 2, 3, 4, 5, 6</sup>

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

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

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

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

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

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

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 04.10.2021 г.

После доработки 19.10.2021 г.

Принята к публикации 28.10.2021 г.

Из района Северо-Западного (Императорского) подводного хребта описан *Eustomias securicula* sp. nov. – второй вид подрода *Biradiostomias*, известный за пределами Атлантического океана. Он хорошо отличается от единственного ранее известного тихоокеанского вида *E. ioani* строением концевой части подбородочного усика, меньшим числом бранхиостегальных фотофоров и отсутствием дорсальных подкожных пятен. Новый вид не обнаруживает близкого родства с каким-либо из атлантических представителей подрода. Специфический ареал подрода *Biradiostomias* (Атлантика, Северная Пацифика) может быть обусловлен прохорезом предковых форм тихоокеанских видов через Панамский пролив.

**Ключевые слова:** меланостомовые, *Eustomias securicula* sp. n., *Eustomias ioani*, Северо-Западная Пацифика.

**DOI:** 10.31857/S0042875222020205

Подрод *Biradiostomias* Gomon et Gibbs, 1985 до сих пор был представлен за пределами Атлантического океана единственным видом – *Eustomias ioani* Parin et Pokhilskaia, 1974, описанным по двум экземплярам из центральной водной массы северо-западной части Тихого океана (Парин, Похильская, 1974). Позже отмечено ещё несколько его находок в том же районе и в северо-восточной части Тихого океана между 142° и 154° з.д. (Парин, Соколовский, 1976; Gomon, Gibbs, 1985). Тихоокеанский вид отличается от атлантических деталями строения концевой части подбородочного усика и бóльшим числом позвонков (Gomon, Gibbs, 1985). Поэтому поимка в рейсе научно-исследовательского судна (НИС) “Профессор Кагановский” над Императорским подводным хребтом (Курносова и др., 2022) ещё одного представителя данного подрода представляет несомненный интерес. Единственный добытый экземпляр несколько повреждён (сорвана большая часть кожи, утрачена часть брюшной стенки и сломано рыло), однако ключевые диагностические признаки у него сохранены и указывают на принадлежность к новому виду, описание которого составляет предмет настоящей статьи. Новый вид не демонстрирует близкого родства ни с *E. ioani*, ни с каким-либо из атлантических видов.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Голотип нового вида хранится в Институте океанологии РАН, Москва (ИО РАН). Методика изучения, терминология и номенклатура фотофоров соответствуют общепринятым для группы (Morrow, Gibbs, 1964; Gibbs et al., 1983); русскоязычная терминология структур усика уточнена Прокофьевым (2018). В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V* – соответственно спинной, анальный, грудные и брюшные плавники; *vert.* – число позвонков; *SL* – стандартная длина; *BR*, *IP* – соответственно фотофоры бранхиостегальной перепонки и вентрального ряда от истмуса до основания *P*.

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

***Eustomias (Biradiostomias) securicula* Prokofiev et Orlov, sp. nov.**

(рисунок)

Материал. Голотип ИО РАН № 3636 *SL* 130 мм, Императорский хребет, подводная гора Одзин, 37°56'06"–37°57'04" с.ш., 170°24'07"–170°24'09" в.д., глубина места 1030 м, НИС “Про-

фессор Кагановский”, донный трал № 109 (Сомов и др., 2019), 12.04.2019 г.

**Д и а г н о з.** Вид подрода *Biradiostomias* с листовидным терминальным расширением подбородочного усика, несущим в дистальной трети единственную овальную луковицу с маленьким сосочковидным терминальным придатком, имеющим в основании участок пигментации; вентральный край луковицы сжат с боков, острый; внутренний стержень усика в рыхлой меланофорной пигментации, пропадающей на границе с терминальным расширением; с 68 позвонками; без оформленных дорсальных подкожных пятен.

**О п и с а н и е.** *D* 25, *A* 35, *P* 2, *V* 7; *vert.* 68. Фотофоров в сериях: BR 9, IP 7, в остальных утрачены или сохранились не полностью. При сохранившихся фотофорах пятен светящейся ткани нет, светящаяся железа на хвостовом стебле отсутствует. На сохранившихся участках кожи вторичные фотофоры многочисленны. Посторбитальный орган овальный, его высота вдвое меньше собственной длины, длина впятеро меньше горизонтального диаметра глаза. Суборбитальный орган маленький, округлый, его диаметр в полтора раза меньше высоты посторбитального органа.

На праemaxillare с левой стороны 10, с правой — 11 зубов, второй зуб наибольший; подвижные зубы: слева — четвёртый и с седьмого по десятый, справа — четвёртый, пятый и с седьмого по 11-й. Зубы в задней части maxillare очень мелкие, сильно наклонены назад. На dentale 11 зубов, второй — наибольший, третий, пятый и с седьмого по 11-й — подвижные (рисунок, а). Три пары крупных базибранхиальных зубов.

Подбородочный усик (рисунок, б, в) длинный, без придаточных ветвей, его покровы не пигментированы, без кольцевидных структур, напоминающих фотофоры; внутренний стержень ствола с рыхлой меланофорной пигментацией, не продолжающейся в терминальное расширение (рисунок, б, г). Терминальный конец усика (5.8% его полной длины) листовидно расширен, не пигментирован, в дистальной трети содержит одну вытянутую в длину светящуюся луковицу несколько неправильных очертаний, длина которой составляет 35.7% длины терминального расширения (2.8 раза), высота в 1.4 раза меньше длины. В нижней трети луковица сильно сжата с боков, так что её вентральный край очень узкий, лезвиевидный. У дистальной вершины луковицы усик несёт маленький сосочковидный придаток, длина которого в девять раз меньше длины луковицы; в основании этого придатка присутствует маленький участок меланофорной пигментации.

Лучи *P* свободные, длинные, равновеликие, равномерно пигментированные. Брюшной бороздки нет (рисунок, г). Нотохорд устроен по типу В (Regan, Trewavas, 1930), первое по счёту тело по-

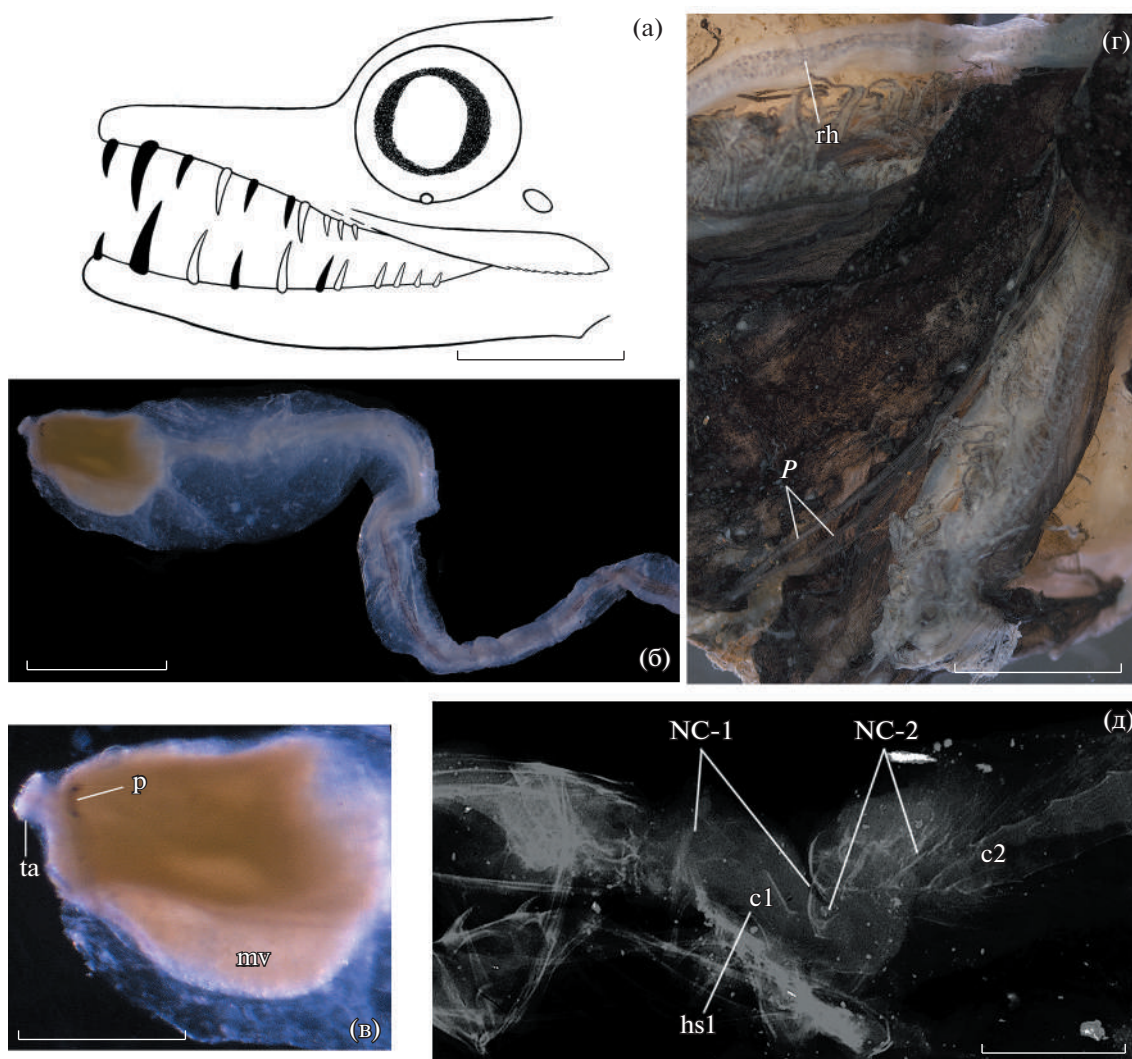
звонка несёт массивную гемальную дугу, расположено на нисходящей части первого изгиба нотохорда; второй изгиб нотохорда заметно меньше первого, все его позвонки не имеют тел (рисунок, д). В вентро-анальном промежутке 12 позвонков, начало *D* расположено над 51-м, начало *A* — под 43-м позвонками. Тела нормально развитых позвонков с отчётливой перетяжкой и короткими зигапофизами, высота тел в 1.3—1.4 раза меньше их длины. В хвостовом скелете пять коротких аутогенных *hypuralia* и *parhypurale*; *epuralia*, по-видимому, отсутствуют.

Сохранившаяся кожа у свежеразмороженного экземпляра чёрная, через два месяца после фиксации 4%-ным формалином местами несколько выцвела (приобрела тёмно-коричневый оттенок). Ротожаберная полость с разлитой меланофорной пигментацией на светлом фоне; жаберные дуги тёмные, жаберные лепестки в сплошной меланофорной пигментации (рисунок, г). Подкожная пигментация развита вдоль срединной дорсальной миосепты и по границам миомеров, в передней части тела распространена также и по поверхности миомеров. Дорсальные подкожные пятна отсутствуют.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 14.6, длина рыла ~5.8, горизонтальный диаметр глаза 3.9, длина верхней челюсти 10.4, длина усика 46.2, длина терминального расширения усика 2.7, длина светящейся луковицы 1.0, преддорсальное и преанальное расстояние соответственно 83.9 и 74.6.

**Э т и м о л о г и я.** Название вида дано по характерной форме светящейся луковицы, суженной вентрально, с острым нижним краем (от латинского “*securicula*” — маленький топорик); несклоняемое существительное.

**С р а в н е н и е.** Новый вид отнесён к подроду *Biradiostomias* на основании наличия у него двух длинных свободных лучей *P*; длинного ствола усика, лишённого ветвей, наружной пигментации и кольцевых фотофороподобных структур; отсутствия брюшной бороздки; нотохорда, устроенного по типу В, и малого числа зубов в челюстях. Данный подрод включает 19 валидных видов, один синоним и два названия неясного статуса (*nomina dubia*), из которых только один вид (*E. ioani*) известен из Тихого океана, а остальные ограничены в своём распространении Атлантикой. Виды *Biradiostomias* разделены на три группы на основании строения луковиц терминального конца усика (Gomon, Gibbs, 1985). Новый вид, как и *E. ioani*, принадлежит к группе III, характеризующейся единственной терминальной луковицей, не раздвоенной на дистальном конце. Помимо *E. ioani* к этой группе отнесено семь атлантических видов (Gomon, Gibbs, 1985). Новый вид хорошо отличается от *E. ioani* листовидно расширенным терминальным



*Eustomias securicula* sp. nov., голотип: а – озубление челюстей (фиксированные зубы покрашены), б – подбородочный усик, в – область истмуса и прилежащие структуры, г – луковича усика, д – нотохорд. с1, с2 – соответственно первое и второе позвонковое тело; hs1 – первая гемальная дуга, mv – суженный вентральный отдел луковичи; NC-1, NC-2 – соответственно первый и второй изгибы нотохорда; P – лучи грудного плавника, p – участок пигментации, rh – пигментация внутреннего стержня ствола усика, ta – терминальный придаток луковичи. Масштаб, мм: а, д – 5; б – 1.5, в – 2.5, г – 0.6.

отделом усика, в котором светящаяся луковича занимает лишь около трети длины (удлинённая луковича занимает весь терминальный отдел усика у *E. ioani*), отсутствием множественных придатков луковичи, несущих на вершине светящиеся тельца, и отсутствием участка интенсивной пигментации на стволе усика перед луковичей. Кроме того, у нового вида меньше бранхиостегальных фотофоров, чем у *E. ioani* (9 против 10–11). Новый вид обладает несколькими уникальными чертами, такими как сильно сжатый с боков, острый вентральный край луковичи усика и отсутствие оформленных дорсальных пигментных пятен в преддорсальной области (у других видов подрода их насчитывается от семи до 11,

обычно восемь или девять; не установлено для *E. quadrifilis* Gomon et Gibbs, 1985). Новый вид характеризуется высоким для *Biradiostomias* значением числа позвонков (68), как и *E. ioani* (67–68), тогда как у атлантических видов их число варьирует от 63 до 67, причём в группе III 67 позвонков отмечено только для *E. leptobolus* Regan et Trewavas, 1930. Однако с учётом того, что разница между крайними значениями числа позвонков у некоторых видов *Biradiostomias* может достигать четырёх, а число позвонков далеко не всегда коррелирует с числом лучей в вертикальных плавниках и общим числом фотофоров в латеральном и вентральном рядах (Gomon, Gibbs, 1985. Tabls. 3, 4), данное сходство нам представляется малозначи-

мым. Кроме того, оно может быть обусловлено экологическими причинами. Из атлантических видов ни один не может быть сближен с описываемым по строению концевой части усика (Gomon, Gibbs, 1985. Figs. 13, 14). Среди них листовидное терминальное расширение отмечено только у *E. xenobolus* Regan et Trewavas, 1930 и *E. quadrifilis*. Однако у *E. xenobolus* стержень ствола интенсивно пигментирован вплоть до границы с луковицей, луковица имеет иные пропорции (подразделена на маленький (иногда едва намеченный) проксимальный и крупный дистальный отделы, высота последнего равна или превышает собственную длину) и несёт от одного до трёх нитевидных терминальных придатков, иногда со вторичными ответвлениями (Regan, Trewavas, 1930; Gomon, Gibbs, 1985). У *E. quadrifilis* стержень ствола также интенсивно пигментирован почти до проксимального конца луковицы, сильно удлинённая луковица занимает около половины длины терминального расширения и несёт две пары сложно ветвящихся придатков, уникальных для данного вида (Gomon, Gibbs, 1985). Существенные различия между новым видом, *E. xenobolus* и *E. quadrifilis* по строению луковицы и её придатков делают сходство между этими видами в наличии листовидного терминального расширения формальным. На наш взгляд, новый вид не проявляет очевидного родства ни с одним из известных представителей *Biradiostomias*.

**З а м е ч а н и я.** Обнаружение второго вида *Biradiostomias* в северной части Тихого океана свидетельствует об определённой дивергенции группы в данной акватории. Необычный для мезопелагических рыб ареал подрода (Атлантика, Северная Пацифика), тем не менее, не уникален и связывается с прохорезом атлантических видов через Панамский пролив в раннем неогене (Прокофьев, Кукуев, 2008). Учитывая существенные различия между *E. ioani* и *E. securicula* sp. nov. в строении концевой части усика, а также специфическую для нового вида разлитую пигментацию предорсальной области без оформленных пятен, можно предполагать, что оба вида имеют независимое друг от друга происхождение. Тихоокеанские виды заметно обособлены не только друг от друга, но и от всех известных атлантических видов, что может свидетельствовать об их достаточно давнем происхождении.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны своим коллегам из ВНИРО и его Тихоокеанского филиала (ТИНРО, Владивосток), принимавших участие в обработке уловов в рейсе НИС “Профессор Кагановский” в 2019 г., хранении проб в ТИНРО и их транспортировке в Москву.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (грант № 13.1902.21.0012, соглашение № 075-15-2020-796).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Курносова А.С., Сомов А.А., Канзепарова А.Н. и др. 2022. Мезопелагический микронектон и макропланктон и условия его обитания на трех океанических станциях северо-восточной Пацифики // Океанология. Т. 62. № 1. С. 85–97.  
<https://doi.org/10.31857/S0030157422010075>
- Парин Н.В., Похильская Г.Н. 1974. Обзор индо-тихоокеанских видов рода *Eustomias* Vaillant (Melanostomiidae, Osteichthyes) // Тр. ИО АН СССР. Т. 96. С. 316–368.
- Парин Н.В., Соколовский А.С. 1976. Видовой состав семейства Melanostomiidae (Osteichthyes) в зоне течения Куроши // Там же. Т. 104. С. 237–249.
- Прокофьев А.М. 2018. Три новых вида *Eustomias* (Melanostomiidae) из южносубтропических вод с описанием нового подрода // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 2–9.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875220030169>
- Прокофьев А.М., Кукуев Е.И. 2008. Сравнительная характеристика северо-тихоокеанского и североатлантических экземпляров редкого батипелагического ошибнообразного *Thalassobathia pelagica* (Teleostei: Bythitidae) с обсуждением его распространения // Там же. Т. 48. № 5. С. 593–600.
- Сомов А.А., Канзепарова А.Н., Важова А.С. и др. 2019. Некоторые предварительные результаты исследований на Императорском хребте в апреле 2019 г. // Тр. ВНИРО. Т. 175. С. 208–219.
- Gibbs R.H., Clarke T.A., Gomon J.R. 1983. Taxonomy and distribution of the stomioid fish genus *Eustomias* (Melanostomiidae), I: subgenus *Nominostomias* // Smiths. Contr. Zool. № 380. 139 p.
- Gomon J.R., Gibbs R.H. 1985. Taxonomy and distribution of the stomioid fish genus *Eustomias* (Melanostomiidae), II: *Biradiostomias*, new subgenus // Ibid. № 409. 58 p.
- Morrow J.E., Gibbs R.H. 1964. Melanostomiidae // Fishes of the Western North Atlantic. V. 1. Pt. 4. New Haven: Sears Found. P. 351–522.
- Regan C.T., Trewavas E. 1930. The fishes of the families Stomiidae and Malacosteidae // Dana Rept. V. 6. P. 1–143.



**НЕОБЫЧНЫЙ СУБСТРАТ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ:  
КОГДА МАКРОВОДОРОСЛИ РАСТУТ НА ВЕРХНЕЙ  
ЧЕЛЮСТИ СОБАКИ-РЫБЫ<sup>#</sup>**

© 2022 г. С. Берте<sup>1, 2, \*</sup>, Д. Леккини<sup>1, 2, \*</sup>, Ж. Совински<sup>3</sup>, Л. Совински<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Исследовательский университет Парижских наук и литературы, Практическая школа высших учебных заведений – Университет Перпиньон Виа Домисия – Национальный центр научных исследований, исследовательское подразделение USR 3278 Центра островных исследований и экологических наблюдений, Папетуа, Муреа, Французская Полинезия

<sup>2</sup>Лаборатория изящных искусств “Корайль”, Перпиньян, Франция

<sup>3</sup>Программа “Espace Bleu”, Вайтапе, Бора-Бора, Французская Полинезия

\*E-mail: david.lecchini@ephe.psl.eu

Поступила в редакцию 23.07.2021 г.

После доработки 30.08.2021 г.

Принята к публикации 30.08.2021 г.

После травмы, полученной в результате хищничества, у одной особи белопятнистого колючего аротрона *Arothron hispidus* верхняя челюсть была колонизирована макроводорослями – *Padina boryana*, *Dictyota bartayresiana* и неидентифицированными красными водорослями. С тех пор рыба прожила, по крайней мере, один год с этим скоплением водорослей. Размножение водорослей вызвало аномалию челюсти рыбы, что ставит вопрос о выживании её с таким физическим дефектом среди коралловых рифов, которые являются не только очагом биологического разнообразия, но и хищничества.

*Ключевые слова:* коралловые рифы, *Arothron hispidus*, *Padina*, *Dictyota*, размножение водорослей.

DOI: 10.31857/S0042875222020023

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

## СОСТАВ ЛЕЙКОЦИТОВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* И КЕТЫ *O. KETA* (SALMONIDAE) В МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

© 2022 г. И. И. Гордеев<sup>1, 2, \*</sup>, Л. В. Балабанова<sup>3</sup>, Т. А. Суворова<sup>3</sup>, Д. В. Микряков<sup>3</sup>

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

<sup>2</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>3</sup>Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

\*E-mail: gordeev\_ilya@bk.ru

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.

После доработки 08.04.2021 г.

Принята к публикации 09.04.2021 г.

У горбуши *Onchorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* в морской период жизни среди лейкоцитов преобладают лимфоциты и отсутствуют эозинофилы, а у горбуши отсутствуют также и базофилы. У кеты по сравнению с горбушей меньше доля сегментоядерных нейтрофилов и размеры лимфоцитов, моноцитов и палочкоядерных нейтрофилов.

**Ключевые слова:** горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, кровь, лейкограмма, размеры лейкоцитов, Тихий океан.

**DOI:** 10.31857/S0042875222020084

Жизненный цикл горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta*, как и других анадромных рыб, сопряжён со сменой среды обитания. После нереста в ручьях, реках и озёрах они скатываются в море и нагуливаются в океанических водах северной части Пацифики. При этом горбуша и кета существенно отличаются друг от друга по продолжительности жизненного цикла и времени, проведённого в океане. Горбуша относится к короткоцикловым видам и совершает преднерестовую миграцию к устьям рек на следующий год после ската молоди, а кета проводит в море от двух до пяти лет (Промысловые рыбы ..., 2006; Гордеев, Кловач, 2019).

Исследование лейкоцитов рыб позволяет судить о физиологическом и иммунологическом состоянии организма и влиянии на него среды обитания (Серпунин, 2002; Кузина, 2011; Королева, 2016). Лейкоцитарная формула является важным информативным показателем оценки физиологического состояния организма при комплексных исследованиях популяций рыб в естественных условиях и в аквакультуре (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Яхненко, Клименков, 2009; Изергина и др., 2014; Басова, 2017; Gordeev et al., 2017; Головина, 2018; Суворова, Герман, 2021). Изменения в соотношении лейкоцитов обнаруживаются задолго до появления клинических признаков заболевания и патологий. Сдвиги в

лейкоцитарной формуле рыб при нормальном физиологическом состоянии незначительны (Житенева и др., 2004), что позволяет использовать их в качестве маркеров разных физиологических и патологических процессов, происходящих в организме. У лососей (Salmonidae) гематологические показатели в основном исследуют на рыболовных заводах у производителей и молоди в ранние периоды онтогенеза, до ската в море (Ciereszko et al., 2007; Изергина и др., 2014; Lulijwa et al., 2019). Имеются данные о гематологических показателях лососей, выращиваемых в сетчатых загонах в морских условиях (Sandnes et al., 1988; Dessen et al., 2020), но нет сведений о соотношении лейкоцитов во время морского нагульного периода жизни. Проведение таких исследований необходимо для понимания адаптивных возможностей лососей, мониторинга их физиологического состояния и оценки выживаемости, что важно для расчёта прогноза возврата лососёвых рыб.

Цель работы – изучить лейкоцитарный состав крови горбуши и кеты в морской период жизни.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых особей горбуши и кеты (по 12 экз.) средней массой соответственно  $844.91 \pm 27.60$  и  $1592.00 \pm 105.50$  г и полной длиной (*TL*)  $441.25 \pm$

Состав и размеры лейкоцитов периферической крови горбуши *Onchorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta*

Тип клеток	Доля клеток, %		Диаметр, мкм	
	Горбуша	Кета	Горбуша	Кета
Лимфоциты	88.40 ± 0.97	89.71 ± 1.01	$\frac{8.02 \pm 0.19}{7.03 \pm 0.23}$	$\frac{7.08 \pm 0.12^*}{6.09 \pm 0.10^*}$
Моноциты	0.90 ± 0.23	0.42 ± 0.20	$\frac{17.70 \pm 0.95}{12.76 \pm 0.63}$	$\frac{14.72 \pm 0.47^*}{14.02 \pm 0.38}$
Нейтрофилы:				
– палочкоядерные	1.80 ± 0.24	1.45 ± 0.22	$\frac{12.18 \pm 0.24}{11.27 \pm 0.38}$	$\frac{11.61 \pm 0.32}{10.36 \pm 0.22^*}$
– сегментоядерные	5.00 ± 0.86	2.57 ± 0.29*	$\frac{13.92 \pm 0.17}{12.37 \pm 0.36}$	$\frac{13.47 \pm 0.21}{12.02 \pm 0.34}$
Базофилы	0	1.00 ± 0.30	0	$\frac{15.00 \pm 0.40}{11.90 \pm 0.40}$
Бластные формы	3.90 ± 0.27	4.85 ± 0.40	$\frac{14.80 \pm 0.63}{12.30 \pm 0.43}$	$\frac{13.72 \pm 0.21}{12.68 \pm 0.37}$

**Примечание.** Над чертой – большой диаметр, под чертой – малый; \* отличия кеты от горбуши достоверны при  $p \leq 0.05$ .

± 5.44 и 547.66 ± 9.46 мм отловили 06.06–01.07.2018 г. эпипелагическим тралом в открытых водах северо-западной части Тихого океана (к востоку от Курильской гряды) с борта НИС “Профессор Кагановский” в ходе траловой съёмки тихоокеанских лососей в морской период жизни.

Кровь отбирали из хвостовой вены спустя 90 мин после отлова и передержки рыб в проточной воде. Мазки крови делали на обезжиренное предметное стекло, фиксировали в 96%-ном этаноле в течение 30 мин, окрашивали по Романовскому–Гимза и исследовали под световым микроскопом Биомед-6ПР1-ФК (увел. ×360). В каждом препарате анализировали 200 лейкоцитов, которые идентифицировали по Ивановой (1983). Фотографии клеток и их измерения выполняли на Digital Microscope EVENCE VHX-1000. Для определения индекса обилия лейкоцитов, или частоты встречаемости клеток белой крови, в мазке периферической крови просматривали 100 полей зрения на разных участках препарата при увеличении ×400. В каждом поле зрения подсчитывали число лейкоцитов, полученные данные суммировали и делили на 100, получая среднее число в одном поле зрения (Микряков, Лапинова, 1997).

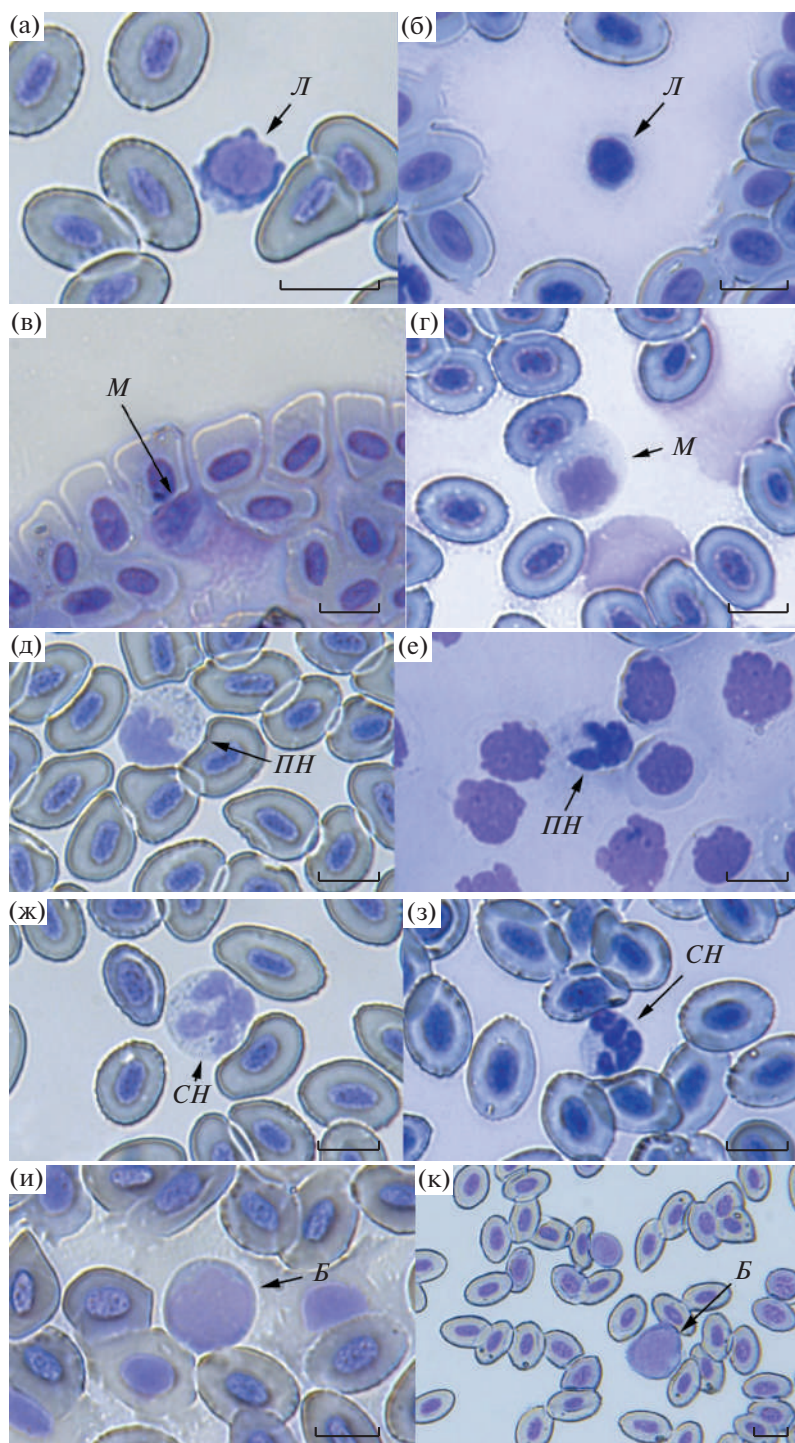
Статистическую обработку результатов исследования проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v. 6.0, с использованием  $t$ -теста. Различия считали значимыми при  $p \leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В мазках периферической крови исследуемых особей обнаружены характерные для большинства

видов рыб типы лейкоцитов (таблица). В лейкограмме горбуши и кеты преобладают лимфоциты (соответственно 88.40 и 89.71%) при незначительном содержании других типов клеток: моноцитов (0.90 и 0.42), палочко- (1.80 и 1.45) и сегментоядерных нейтрофилов (5.00 и 2.57), базофилов (0 и 1.00), бластных форм (3.90 и 4.85); эозинофилы отсутствуют. Лейкограммы горбуши и кеты достоверно различаются содержанием сегментоядерных нейтрофилов и отсутствием базофилов у горбуши. Многие исследователи также отмечают весьма редкую встречаемость базофилов и эозинофилов в крови дальневосточных лососей (Хованский, Хованская, 1994; Калинина, 1997; Пустовит, Пустовит, 2005; Изергина и др., 2014).

При сравнении соотношения разных форм лейкоцитов горбуши и кеты с данными литературы (Сергеенко, 2007; Изергина и др., 2014) обнаружены сходства и различия. От переходящей на экзогенное питание молоди лейкограммы половозрелых особей в период морского нагула отличаются низкой долей агранулоцитов и высоким содержанием гранулоцитов, тогда как уровень лимфоцитов, моноцитов и нейтрофилов имеет сходство с показателями молодых особей, закончивших процесс смолтификации в морской воде. При этом у молоди горбуши преобладают юные формы нейтрофилов. Наблюдаемое увеличение доли нейтрофилов и снижение числа лимфоцитов у молоди лососёвых во время смолтификации (Калинина, 1997; Izergina et al., 2006) связывают с изменением направления процесса лейкопоэза (Кондратьева, Киташова, 2002).



**Рис. 1.** Клетки крови горбуши *Onchorhynchus gorbuscha* (а, в, д, ж, и) и кеты *O. keta* (б, г, е, з, к): а, б – лимфоциты (Л); в, г – моноциты (М); д, е – палочкоядерные нейтрофилы (ПН); ж, з – сегментоядерные нейтрофилы (СН); и, к – бластные клетки (Б). Масштаб: 10 мкм.

У горбуши по сравнению с кетой одноимённые клетки лейкоцитов, как правило, крупнее (таблица). Средний размер лимфоцитов горбуши достоверно больше, чем у кеты (рис. 1). Эти клетки небольшого размера и обычно с псевдо-

подиями имеют типичное округлое строение – большую часть занимает ядро, окружённое тонким кольцом цитоплазмы (рис. 1а, 1б). Лимфоциты – центральные клетки иммунной системы, которые подразделяются на две основные субпопуля-

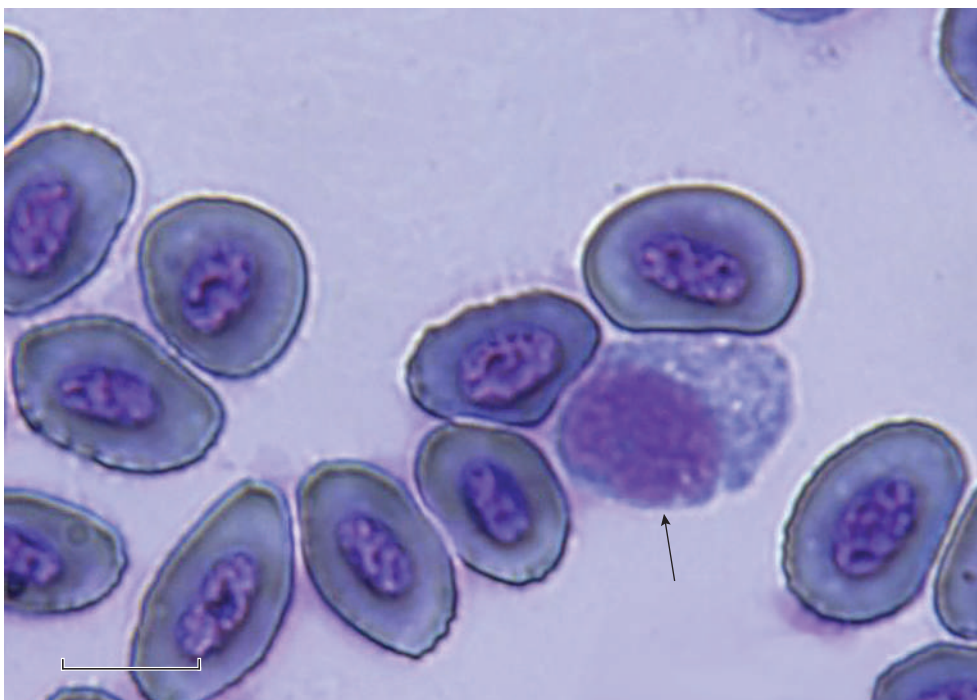


Рис. 2. Базофил (→) кеты *Onchorhynchus keta*. Масштаб: 10 мкм.

ции: Т- и В-лимфоциты. Т-лимфоциты выполняют функции распознавания чужеродных тел, разрушения антигена, формирования специфического иммунитета и адаптации рыб к паразитам и токсическим факторам, а В-лимфоциты – функции синтеза антител, образования предшественников антителообразующих клеток и формирования клеток памяти (Микряков, 1991). В отличие от лимфоцитов моноциты – крупные клетки с эксцентрично расположенным ядром бобовидной или овальной формы; в их цитоплазме часто содержатся вакуоли и части других клеток. Исследуемые виды достоверно различаются размерами, а также формой этих агранулоцитов: у горбуши они овальные, а у кеты – круглые (рис. 1в, 1г). Гранулоциты – клетки с эксцентрично расположенным ядром; содержащиеся в цитоплазме гранулы у нейтрофилов мелкие (рис. 1д–1з), а у базофилов – крупные (рис. 2). У горбуши сегментоядерные нейтрофилы достоверно крупнее, чем у кеты. Обнаруженные в крови кеты базофилы по форме и размерам отличаются от нейтрофилов. У бластных клеток большую часть занимает ядро, окружённое узким слоем цитоплазмы (рис. 1и, 1к). Размеры лимфоцитов, моноцитов и нейтрофилов в основном соответствуют опубликованным данным (Изергина и др., 2014).

Индекс обилия лейкоцитов характеризует интенсивность лейкопоза и уровень содержания лейкоцитов в единице объёма крови (Микряков, Лапинова, 1997; Яхненко, Клименков, 2009). Значимые

различия этого индекса у горбуши ( $8.96 \pm 1.61$ ) и кеты ( $10.0 \pm 1.28$ ) не выявлены.

Таким образом, в морской период жизни в периферической крови горбуши и кеты преобладают лимфоциты и отсутствуют эозинофилы, а у горбуши также отсутствуют и базофилы. У кеты по сравнению с горбушей меньше доля сегментоядерных нейтрофилов и размеры лимфоцитов, моноцитов и палочкоядерных нейтрофилов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-121050500046-8.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Басова М.М. 2017. Лейкоцитарная формула морского ерша *Scorpaena porcus* как биомаркер антропогенного загрязнения прибрежных вод Чёрного моря // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 347–352. <https://doi.org/10.7868/S004287521703002X>
- Головина Н.А. 2018. Гематологические исследования и их использование для оценки здоровья рыб // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 5(148). С. 72–74.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 156 с.
- Гордеев И.И., Кловач Н.В. 2019. Вольный лосось: трудности прогнозирования уловов тихоокеанских лососей // Природа. Т. 3. С. 22–27. <https://doi.org/10.7868/S0032874X19030049>

- Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А. 2004. Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). Ростов н/Д.: Эверест, 311 с.
- Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 184 с.
- Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Изергин Л.И. 2014. Атлас клеток крови лососевых рыб материкового побережья северной части Охотского моря. Магадан: Кордис, 127 с.
- Калинина М.В. 1997. Гемограммы молоди тихоокеанских лососей в онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ВГМУ, 20 с.
- Кондратьева И.А., Киташова А.А. 2002. Функционирование и регуляция иммунной системы рыб // Иммунология. № 2. С. 97–101.
- Королева И.М. 2016. Гематологические показатели сига обыкновенного *Coregonus lavaretus* L. в водоемах Кольского севера // Тр. ВНИРО. Т. 162. С. 36–45.
- Кузина Т.В. 2011. Цитофизиологические особенности крови промысловых рыб Волго-Каспийского канала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГУ, 25 с.
- Микряков В.Р. 1991. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 153 с.
- Микряков В.Р., Лапирова Т.Б. 1997. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на состав белой крови молоди ленского осетра *Acipenser baeri* // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 4. С. 538–542.
- Промысловые рыбы России. В 2 томах. 2006 / Под ред. Гриценко О.Ф. и др. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО, 656 с.
- Пустовит Н.С., Пустовит О.П. 2005. Некоторые гематологические показатели камчатской микижи *Parasalmo tuckissi* // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 680–687.
- Сергеенко Т.М. 2007. Морфофизиологическая характеристика молоди кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) при ее воспроизводстве на лососевых рыбоводных заводах Сахалина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рыбное: ВНИИПРХ, 25 с.
- Серпунин Г.Г. 2002. Гематологические показатели адаптаций рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Калининград: КГТУ, 42 с.
- Суворова Т.А., Герман А.В. 2021. Состав лейкоцитов леща Саратовского водохранилища // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 2. С. 44–51.  
<https://doi.org/10.33920/sel-09-2102-04>
- Хованский И.Е., Хованская Л.Л. 1994. Роль гематологических показателей в определении физиологической полноценности заводской молоди лососевых // Сб. науч. тр. ГосНИИОРХ. Вып. 308. С. 171–184.
- Яхненко В.М., Клименков И.В. 2009. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и прибрежья озера Байкал // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 46–54.
- Ciereszko A., Liu L., Dabrowski K. 2007. Optimal conditions for determination of aspartate aminotransferase activity in rainbow trout and whitefish // J. Appl. Ichthyol. V. 14. № 1–2. P. 57–63.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1998.tb00614.x>
- Dessen J.-E., Østbye T.K., Ruyter B. et al. 2020. Sudden increased mortality in large seemingly healthy farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) was associated with environmental and dietary changes // J. Appl. Aquacult. <https://doi.org/10.1080/10454438.2020.1726237>
- Gordeev I.I., Mikryakov D.V., Balabanova L.V., Mikryakov V.R. 2017. Composition of leucocytes in peripheral blood of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898) (Nototheniidae) // Polar Res. V. 36. № 1. Article 1374126. <https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1374126>
- Izergina E., Izergin I., Volobyev V. 2006. Influence of water salinity on the physiological status and distribution of juvenile chum salmon in the estuary of the Ola River of the northeast coast of the Okhotsk Sea // 2-nd NPAFC Int. Workshop “Factors affecting production of juvenile salmon”. Sapporo, Japan, 9 p.
- Lulijwa R., Andrea C., Fabrice M. et al. 2019. Characterisation of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) blood and validation of flow cytometry cell count and viability assay kit // Fish Shellfish Immunol. V. 88. P. 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.02.059>
- Sandnes K., Lie Ø., Waagbø R. 1988. Normal ranges of some blood chemistry parameters in adult farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish Biol. V. 32. № 1. P. 129–136. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05341.x>