# СОДЕРЖАНИЕ

**Том 61, Номер 6, 2021**

Ревизия рода *Scopelogadus* (Melamphaidae). 4. *S. multilamellatus* sp. n. и *S. unispinis*

*А. Н. Котляр* 623

Разрыв сплошного ареала *Amphiprion clarkii* (Pomacentridae) в районе Сиамского залива (Южно-Китайское море): возможные причины

*Д. А. Астахов* 634

Межгодовая изменчивость морфологических признаков сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из прибрежья Рыбинского водохранилища у посёлка Борок (Ярославская область)

*Ю. В. Чеботарева, Ю. Г. Изюмов* 635

Аннотированный список ихтиофауны внутренних и прибрежных вод острова Сахалин. 3. Семейства Priacanthidae–Sebastidae

*Ю. В. Дылдин, А. М. Орлов* 642

Распределение, размерно-половой состав и питание мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* (Psychrolutidae) в северо-западной части Японского моря

*В. В. Панченко, О. И. Пущина* 643

Экология питания чёрнобрюхого удильщика *Lophius budegassa* в центральной части Эгейского моря, Турция

*А. М. Щенбахар, О. Озайдин* 656

Динамика популяции скумбрии *Scomber colias* в условиях многовидового промысла

*Д. В. Артеменков, А. И. Михайлов, А. И. Никитенко, И. В. Соболев, В. А. Беляев* 657

Особенности оогенеза и ультраструктура сперматозоидов рыб родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis* (Scorpaenidae)

*Н. Г. Емельянова, Д. А. Павлов* 669

Развитие искусственного гибрида между двумя глубоководными симпатрическими формами мальмы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) из Кроноцкого озера (Восточная Камчатка)

*М. Ю. Пичугин* 680

Вкусовые предпочтения и оросенсорное тестирование пищи у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae)

*Е. С. Михайлова, А. О. Касумян* 697

Изменчивость состава микробиоты желудочно-кишечного тракта обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* и серебряного карася *Carassius gibelio* в течение вегетационного сезона

*Е. Н. Кашинская, Е. П. Симонов, Г. И. Извекова, О. А. Батурина, М. М. Соловьев* 713

Сибирский елец *Leuciscus baicalensis* в водотоках разного порядка бассейна средней Оби и его роль в циркуляции описторхоза

*И. Б. Бабкина, А. В. Симакова, А. М. Бабкин, Е. А. Интересова* 730

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новый вид *Centrodraco* (Draconettidae) из зоны стыка хребтов Наска и Сала-и-Гомес

*А. М. Прокофьев* 736

О двух малоизученных видах скорпеновидных рыб рода *Minous* (Synanceiidae)

*А. М. Прокофьев* 740

Первое сообщение о вмешательстве матери в агрессивное поведение потомства у *Lamprologus ornatipinnis* (Cichlidae), откладывающего икру в раковины моллюсков

*Ш. Сато* 744

*ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 623–633*

*УДК 597.5* Melamphaidae

# РЕВИЗИЯ РОДА *SCOPELOGADUS* (MELAMPHAIDAE). 4. *S. MULTILAMELLATUS* SP. N. И *S. UNISPINIS*

**© 2021 г. А. Н. Котляр***

*Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия*

**E-mail: kotlyar@ocean.ru*

Поступила в редакцию 21.09.2020 г.
После доработки 16.10.2020 г.
Принята к публикации 16.10.2020 г.

Из тропических вод Индийского океана описан новый вид *Scopelogadus multilamellatus* sp. n. У нового вида большое число лепестков ложножабры (9–11); наибольший из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, довольно длинный, окраска поверхности желудка равномерно тёмная, без заметного затемнения в задней части. Переописан *S. unispinis*. Вид обитает в тропических водах Индийского и западной части Тихого океана. Составлена таблица для определения всех видов рода *Scopelogadus*.

*Ключевые слова:* Melamphaidae, ревизия, систематика, *Scopelogadus multilamellatus*, *Scopelogadus unispinis*.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060096

Настоящая статья завершает серию работ, опубликованных в журнале "Вопросы ихтиологии" в 2019–2021 гг., которая посвящена ревизии меламфаевых рыб рода *Scopelogalus*. В ней из тропических вод Индийского океана описывается новый вид *S. multilamellatus* sp. n. и из тропических вод Индийского и западной части Тихого океана переописывается *S. unispinis* Ebeling et Weed, 1963.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования послужила коллекция Института океанологии РАН (ИО РАН). Типовые материалы переданы для хранения в Зоологический музей Московского государственного университета (ЗММУ). Сведения по отдельным изученным экземплярам приведены при описании соответствующего вида. Обозначения морфологических признаков и информация о методах обработки материалов приведены в первой части работы (Котляр, 2019).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Scopelogadus multilamellatus* Kotlyar, sp. nova – многолепестковый скопелогадус

Типовой материал. ЗММУ № 23879 – голотип *SL* 49.0 мм, "Витязь", рейс 33 (В-33), 12.02.1961 г., ст. 4953, 7°39′ с.ш. 90°34′ в.д., глубина места 2304–2799 м, глубина траления ~ 300 м; ИО РАН № 03961 – паратип *SL* 61.0 мм, В-33, 28.01.1961 г., ст. 4927, 14°11′ с.ш. 82°53′ в.д., глубина места 3280 м, глубина траления 3270–0 м; ЗММУ № 23880 – паратип *SL* 65.0 мм, В-33, 08.02.1961 г., ст. 4945, 0°00′02″ ю.ш. 88°18' в.д., глубина места 4500 м, глубина траления 4500–0 м; ЗММУ № 23881 – паратипы *SL* 27.0, 28.0 и 29.0 мм, В-33, 15.02.1961 г., ст. 4957, 13°32′ с.ш. 90°53′ в.д., глубина места 2910–2918 м, глубина траления 150 м; ЗММУ № 23882 – паратип *SL* 38.0 мм, В-33, 27.02.1961 г., ст. 4961, 19°41′ с.ш. 90°57′ в.д., глубина места 1400 м, глубина траления 1000–0 м; ЗММУ № 23883 – паратип *SL* 46.0 мм, В-33, 27.10.1960 г., ст. 4792, 13°42′ с.ш. 50°41′ в.д., глубина места 2520 м, глубина траления 2500–0 м; ЗММУ № 23884 – паратип *SL* 36.5 мм, "Витязь", рейс 35, 30.09.1962 г., ст. 5249, 05°05′ с.ш. 77°07′ в.д., глубина траления 1000–0 м; ЗММУ № 23885 – *SL* 49.5 мм, "Витязь" (II), рейс 17, 16.01.1989 г., ст. 2832, 12°44′ с.ш. 52°52′ в.д., донное траление – 2380–2300 м.

Диагноз. Вид с двумя колючими и 11–12 мягкими лучами в спинном плавнике. Позвонков 24–25. На 1-й жаберной дуге 21–24 тычинки; длина наибольшего из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, равна 32.5–69.4% *l sp.br.* Лепестков ложножабры 9–11. На pharyngobranchiale-3 18–76 зубов. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, 42°–55°. Поверхность желудка однотонно тёмная, без заметного затемнения в задней части.

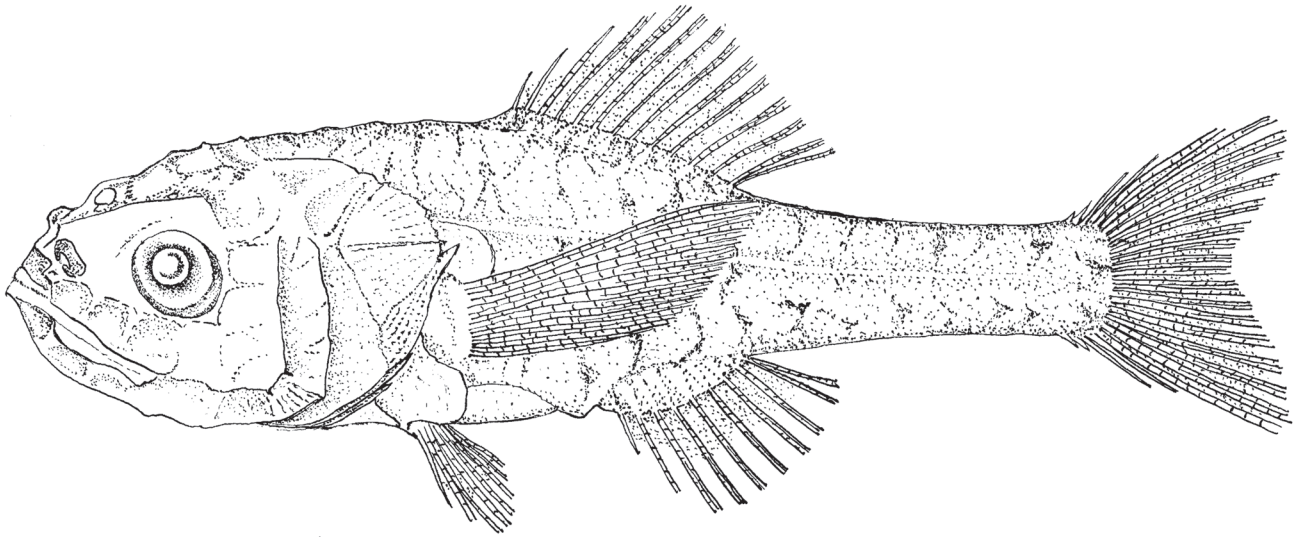


**Рис. 1.** *Scopelogadus multilamellatus*, голотип *SL* 49.0 мм.

О п и с а н и е (голотип, в скобках данные по паратипам): *D* II 11 (II 11–12), *A* I 8 (I 8–9), *P* 15 (14–15), *V* I 7 (I 7), *sp.br.* 7 + 1 + 15 = 23 ((6–7) + 1 + (14–16)= = 21–24), $sp.br._2$ 5 + 1 + 15 = 21 ((3–5) + 1 + (13–16) = = 17–21), $sp.br._3$ 2 + 1 + 13 = 16 (2 + 1 + (12–14) = = 15–17), $sp.br._4$ 5 + 10 = 15 ((5–6) + (10–11) = = 15–17), *fil.p.* 11 (9–11), $squ_1$ 15 (15–16), $squ_2$ 12 (12–13), *pc* - (5), *vert.* 10 + 15 = 25 (10 + + (14–15) = 24–25).

Высота тела укладывается 3.8 (3.7–5.2) раза в *SL*. Длина хвостового стебля 3.2 (3.2–3.6) раза в *SL*; высота хвостового стебля 9.4 (9.2–11.8) раза в *SL* и 3.0 (2.7–3.5) раза в длине хвостового стебля. Анальный плавник начинается под 6-м (4–5-м) лучом спинного плавника.

Длина головы 2.6 (2.5–2.8) раза в *SL*. Глаза 4.8 (4.6–6.0) раза в *c*; заглазничное расстояние 1.9 (1.6–1.9) раза в *c*. Верхняя челюсть не доходит до вертикали заднего края глаза, её длина укладывается 2.6 (2.4–2.8) раза в *c*, нижняя челюсть – 2.2 (1.9–2.3) раза в *c*. Угловая жаберная тычинка 1-й жаберной дуги укладывается 6.1 (5.7–8.2) раза в *c*. Длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, укладывается 1.9 (1.4–3.1) раза в *l sp.br.* или составляет 0.5 (0.3–0.7) *l sp.br.* На pharynobranchiale-3 71 (18–76) зуб, число которых по мере роста рыб увеличивается (табл. 1). Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, 53° (42°–55°). Чешуя в типовой серии отсутствует.

Наиболее крупный исследованный экземпляр – *SL* 65.0 мм (самец с гонадами III стадии зрелости). Самка с гонадами III стадии зрелости имела *SL* 61.0 мм.

И з м е р е н и я голотип (паратипы; средняя по всем экземплярам), в % *SL*: *c* 38.8 (35.2–39.7; 37.5), *ao* 10.2 (7.7–12.1; 9.9), *o* 8.2 (6.1–8.0; 7.5), *po* 20.4 (18.5–22.6; 20.7), *ch* 24.5 (22.5–26.1; 24.6), *io* 17.3 (10.7–17.4; 15.0), *hf* 4.9 (3.8–5.6; 4.6), *lmx* 15.1 (13.1–15.5; 14.2), *lmd* 17.3 (17.1–19.3; 17.8), *hl* 5.1 (4.2–5.9; 5.1), *l sp.br.* 6.3 (4.7–6.6; 6.0),

**Таблица 1.** Величина угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, и число зубов на pharyngobranchiale-3 у разных размерных групп *Scopelogadus multilamellatus*

| Длина (*SL*), мм | Угол, ° | $ph_3$ |
|---|---|---|
| 21–30 | 43–47 / 45.0(2) | 18–31 / 25.7(3) |
| 31–40 | 49–50 / 49.5(2) | 24–31 / 27.5(2) |
| 41–50 | 42–53 / 47.5(2) | 47–76 / 61.5(2) |
| 51–60 | 55 / 55.0(1) | 33 / 33.0(1) |
| 61–70 | 43–49 / 46.0(2) | 65–71 / 68.0(2) |

**Примечание**. $ph_3$ – число зубов на pharyngobranchiale-3; здесь и в табл. 3–4: над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой за скобками – среднее значение, в скобках – число исследованных экземпляров.

*lf* 3.3 (1.5–3.3; 2.7), *l fil.p.* 1.7 (0.7–2.3; 1.7), *H* 26.5 (19.2–27.2; 24.2), *h* 10.6 (8.5–10.9; 9.9), *lpc* 31.6 (27.6–31.1; 29.5), *aD* 48.0 (45.2–47.8; 46.5), *aP* 40.8 (36.4–40.8; 39.2), *aV* 38.8 (37.9–40.8; 39.0), *aA* 55.1 (54.5–59.2; 56.7), $PV_1$ 7.1 (4.2–7.6; 6.1), $PV_2$ 4.5 (2.0–4.1; 3.2), *VA* 18.0 (16.6–19.2; 17.6), *lD* 20.8 (17.2–21.8; 20.0), *lP* 28.6 (23.1–28.9; 25.6), *lV* 11.6 (11.5–12.0; 11.7), *DP* 17.3 (11.7–17.0; 15.3), *DV* 28.6 (20.2–28.6; 25.8), *lA* 11.2 (9.1–13.1; 11.1), $pD_1$ 56.1 (51.7–59.6; 55.8), $pD_2$ 32.7 (32.4–35.3; 34.3), $pA_1$ 44.9 (39.4–44.6; 41.9), $pA_2$ 30.4 (28.3–32.3; 30.5). В *% c*: *ao* 26.3 (20.8–30.4; 26.2), *o* 21.1 (16.7–21.1; 20.1), *po* 52.6 (52.2–61.1; 55.3), *ch* 63.2 (62.1–68.6; 65.4), *io* 44.7 (29.4–45.7; 39.8), *hf* 12.6 (10.4–15.8; 11.0), *lmx* 38.9 (35.1–41.1; 38.0), *lmd* 44.7 (43.9–52.6; 47.6), *hl* 13.2 (11.3–15.8; 13.7), *l sp.br.* 16.3 (12.2–17.5; 16.1), *lf* 8.4 (4.9–8.4; 6.9), *l fil.p.* 4.5 (1.9–6.6; 4.4). В *% l sp.br.*: *lf* 51.6 (32.5–69.4; 45.4).

Счётные признаки приведены в табл. 2.

О к р а с к а тела фиксированных в спирте рыб однотонно коричневая, голова более тёмная, границы чешуйных карманов тёмно-коричневые. Все плавники светло-коричневые, желтоватые. Жаберно-ротовая полость коричневая. Поверхность желудка тёмная, пигментация равномерная, без заметного затемнения в задней части.

З а м е ч а н и я. Виды рода *Scopelogadus* имеют довольно сходные, часто перекрывающиеся, обычно используемые для их идентификации счётные признаки. Это может приводить к ошибочным определениям видов. Предварительно, согласно экспедиционным журналам, исследованные здесь экземпляры рыб были определены как *S. mizolepis*.

Все виды рода *Scopelogadus*, за исключением *S. unispinis*, имеют в спинном плавнике два колючих луча. От трёх видов (*S. mizolepis*, *S. bispinosus*, *S. beanii*) новый вид *S. multilamellatus* отличается заметно бóльшим числом лепестков ложножабры (9–11). У *S. mizolepis* этих лепестков 3–8, обычно 4–7 (Котляр, 2020), у *S. bispinosus* – 3–8, обычно 4–5 (Котляр, 2021), у *S. beanii* – 2–7, обычно 3–4 (Котляр, 2019). *S. multilamellatus* также отличается от *S. mizolepis* и *S. bispinosus* равномерной тёмной окраской желудка (у этих двух видов задняя часть желудка более тёмная, чем передняя часть). Кроме того, у *S. mizolepis* длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков (*lf*), расположенных напротив угловой тычинки 1-й жаберной дуги короче, чем у нового вида (9.8–27.5 против 32.5–69.4% *l sp.br.*). С *S. beanii* они также различаются по этому признаку (6.0–39.2% *l sp.br.* у *S. beanii*), числу тычинок на 1-й жаберной дуге (25–31, обычно 26–29 у *S. beanii* против 21–24 у *S. multilamellatus*) и числом позвонков (25–27, обычно 26–27 у *S. beanii* против 24–25 у *S. multilamellatus*).

С тихоокеанским видом *S. perplexus* новый вид сближает большое число лепесктков ложножабры (10–11 у *S. perplexus*) и равномерно тёмная окраска желудка. Однако у *S. multilamellatus* заметно длиннее жаберный лепесток (*lf* 11.8–20.5% *l sp.br.* у *S. perplexus*). Также у *S. multilamellatus* несколько меньше, хотя признаки частично перекрываются, диаметр глаза и межглазничное расстояние (в *% c*).

Э т и м о л о г и я. Название вида (от латинского “multilamellatus” – многолепестковый) указывает на большое число лепестков ложножабры у него.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид обитает в экваториальных и тропических водах Индийского океана (рис. 2). Вся типовая серия *S. multilamellatus* поймана незамыкающимися орудиями лова, поэтому вертикальные границы встречаемости вида пока не ясны. Ловы были в диапазоне глубин 4500–0 м. Вероятно, верхняя граница ловов 150 м, нижняя – 2380 м (донное траление).

### *Scopelogadus unispinis* Ebeling et Weed, 1963 – одноколючковый скопелогадус

(рис. 3)

*Scopelogadus unispinis* Ebeling et Weed, 1963. P. 21. Fig. 11 (первоописание, “Dana”, станция D 3678, 4°05′ с.ш. 128°16′ в.д., ~ 1000 м, над глубиной 4700 м; голотип хранится в Зоологическом музее Копенгагенского университета (Дания) – ZMUC P4174).

*Scopelogadus unispinis*: Парин и др., 1977. С. 142 (ловы в западной тропической части Тихого океана и внутренних морях Индо-Австралийского архипелага). Котляр, 1996. С. 276 (тропические воды Индийского и западной части Тихого океана, глубже 150–200 м). Kotlyar, 2004. P. 7 (данные о типовом материале).

М а т е р и а л. Всего 24 экз. *SL* 17.0–98.0 мм.

Индийский океан. ИО РАН № 03945 – 1 экз. *SL* 34.5 мм, “Витязь”, рейс 31, 05.02.1960 г., ст. 4623, 4°49' с.ш. 74°12' в.д., глубина места 2600 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03946 – 1 экз. *SL* 98.0 мм, “Витязь”, рейс 33, 29–30.10.1960 г., ст. 4796, 10°19′ с.ш. 53°13′ в.д., глубина места 3880 м, глубина траления 1670–370 м; ИО РАН № 03947 – 2 экз. *SL* 17.0 и 17.5 мм, “Витязь”, рейс 33, 31.10–01.11.1960 г., ст. 4798, 7°34′ с.ш. 55°57′ в.д., глубина места 4000 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03948 – 1 экз. *SL* 45.0 мм, “Витязь”, рейс 54, 15.03.1973 г., ст. 6744–5, 10° ю.ш. 90° в.д., глубина траления 5160–0 м.

Тихий океан. ИО РАН № 03949 – 1 экз. *SL* 35.2 мм, “Витязь”, рейс 26, 25.11.1957 г., ст. 3791, 11°02′ с.ш. 173°45′ з.д., глубина траления 1000 м; ИО РАН № 03950 – 1 экз. *SL* 76.0 мм, “Витязь”, рейс 57 (В-57), 23.02.1975 г., ст. 7222, 7°24′ с.ш. 127°21′ в.д., глубина траления 500 м; ИО РАН № 03951 – 1 экз. *SL* 66.0 мм, В-57, 26.02.1975 г., ст. 7234, 5°29′ с.ш. 123°56′ в.д., глубина траления 1000 м; ИО РАН № 03952 – 2 экз. *SL* 83.0 и 84.0 мм, В-57, 01.03.1975 г., ст. 7240, 7°35′ с.ш. 121°20′ в.д., глубина траления 1000 м; ИО РАН

**Таблица 2.** Распределение исследованных экземпляров *Scopelogadus multilamellatus* по значениям счётных признаков

| Признак | Значение признака | *n* | *M* | Признак | Значение признака | *n* | *M* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *D* (мягкие лучи) | | | 11.1 | $sp.br.i._3$ | | | 12.9 |
| | 11 | 9 | | | 12 | 3 | |
| | 12 | 1 | | | 13 | 5 | |
| *A* (мягкие лучи) | | | 8.1 | | 14 | 2 | |
| | 8 | 9 | | $sp.br._3$ | | | 15.9 |
| | 9 | 1 | | | 15 | 3 | |
| *P* | | | 14.4 | | 16 | 5 | |
| | 14 | 5 | | | 17 | 2 | |
| | 15 | 4 | | $sp.br.s._4$ | | | 5.2 |
| *sp.br.s.* | | | 6.7 | | 5 | 8 | |
| | 6 | 3 | | | 6 | 2 | |
| | 7 | 7 | | $sp.br.i._4$ | | | 10.3 |
| *sp.br.i.* | | | 14.7 | | 10 | 7 | |
| | 14 | 5 | | | 11 | 3 | |
| | 15 | 3 | | $sp.br._4$ | | | 15.5 |
| | 16 | 2 | | | 15 | 6 | |
| *sp.br.* | | | 22.4 | | 16 | 3 | |
| | 21 | 3 | | | 17 | 1 | |
| | 22 | 2 | | $squ_1$ | | | 15.3 |
| | 23 | 3 | | | 15 | 2 | |
| | 24 | 2 | | | 16 | 1 | |
| $sp.br.s._2$ | | | 4.1 | $squ_2$ | | | 12.3 |
| | 3 | 2 | | | 12 | 2 | |
| | 4 | 5 | | | 13 | 1 | |
| | 5 | 3 | | *pc* | | | 5.0 |
| $sp.br.i._2$ | | | 14.4 | | 5 | 3 | |
| | 13 | 2 | | *fil.p.* | | | 10.3 |
| | 14 | 3 | | | 9 | 2 | |
| | 15 | 4 | | | 10 | 3 | |
| | 16 | 1 | | | 11 | 5 | |
| $sp.br._2$ | | | 19.5 | *vert.ab.* | | | 10.0 |
| | 17 | 1 | | | 10 | 9 | |
| | 18 | 1 | | *vert.c.* | | | 14.9 |
| | 19 | 3 | | | 14 | 1 | |
| | 20 | 2 | | | 15 | 8 | |
| | 21 | 3 | | *vert.* | | | 24.8 |
| $sp.br.s._3$ | | | 2.0 | | 24 | 1 | |
| | 2 | 10 | | | 25 | 8 | |

**Примечание**. Здесь и в табл. 5: *n* – число рыб, экз., *M* – среднее значение признака в исследованной выборке; угловая жаберная тычинка включена только в сумму жаберных тычинок на 1–3-й жаберных дугах ($sp.br.$, $sp.br._2$, $sp.br._3$). Обозначения признаков: *D*, *A*, *P* – число лучей в спинном, анальном и грудном; *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (число тычинок на верхней половине (*sp.br.s.*) + угловая тычинка + число тычинок на нижней половине (*sp.br.i.*)); $sp.br._2$, $sp.br._3$, $sp.br._4$ – то же на 2–4-й жаберных дугах (на 4-й жаберной дуге: $sp.br.s._4 + sp.br.i._4$), $squ_1$ – число поперечных рядов чешуй от затылка до начала хвостового плавника, $squ_2$ – то же от виска до начала хвостового плавника, *pc* – число пилорических придатков, *fil.p.* – число лепестков ложножабры, *vert.* – число позвонков с уростилем (число туловищных (*vert. ab.*) и хвостовых (*vert. c.*) позвонков).

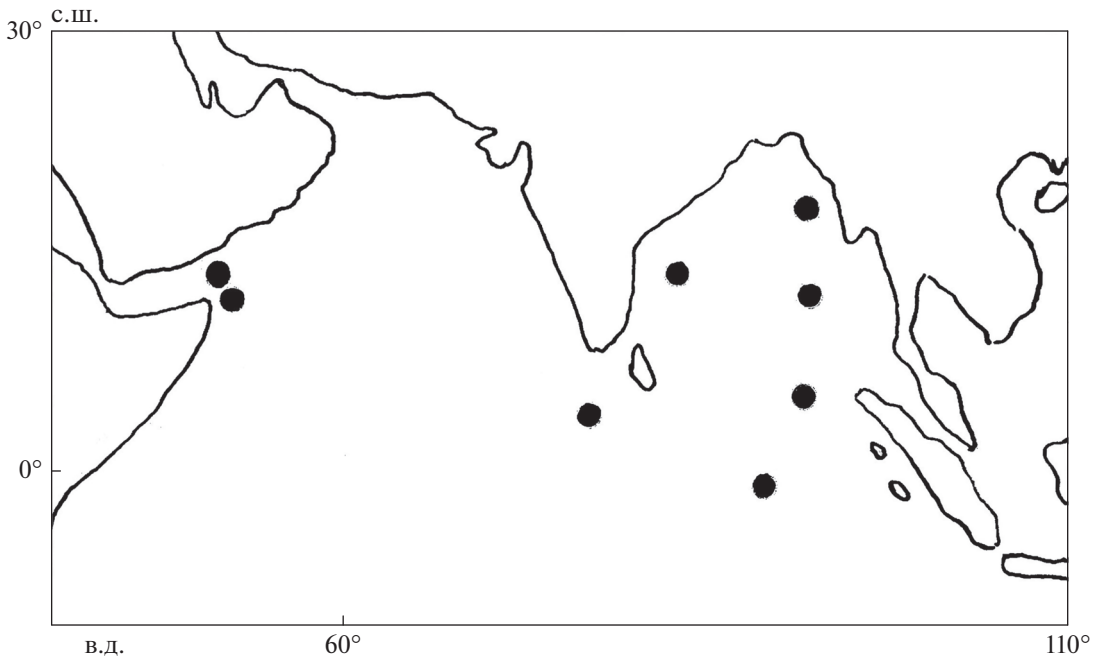



**Рис. 2.** Места поимок *Scopelogadus multilamellatus*.

**Рис. 3.** *Scopelogadus unispinis SL* 98.0 мм, ИО РАН № 03946, Индийский океан (10°19′ с.ш. 53°13′ в.д.).

№ 03953 – 3 экз. *SL* 48.5–83.0 мм, В-57, 16.03.1975 г., ст. 7255, 7°29′ ю.ш. 123°48′ в.д., глубина траления 1500 м; ИО РАН № 03954 – 2 экз. *SL* 73.0 и 86.0 мм, В-57, 17.03.1975 г., ст. 7259, 7°20′ ю.ш. 124°22′ в.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03955 – 1 экз. *SL* 22.0 мм, В-57, 19.03.1975 г., ст. 7261, 5°34′ ю.ш. 130°48′ в.д., глубина траления 1500 м; ИО РАН № 03956 – 3 экз. *SL* 39.5–86.0 мм, В-57, 20.03.1975 г., ст. 7264, 5°37′ ю.ш. 130°49′ в.д., глубина траления 500 м; ИО РАН № 03957 – 1 экз. *SL* 61.0 мм, В-57, 26.03.1975 г., ст. 7287, 3°35′ с.ш. 131°20′ в.д., глубина траления 500 м; ИО РАН № 03958 – 2 экз. *SL* 45.0 и 56.0 мм, В-57, 04.04.1975 г., ст. 7316, 6°25′ с.ш. 140°40′ в.д., глубина траления 500 м; ИО РАН № 03959 – 1 экз. *SL* 66.0 мм, “Дмитрий Менделеев”, рейс 18 (ДМ-18), 09.02.1977 г., ст. 1532, 1°44′ ю.ш. 143°48′ в.д., глубина траления 300 м; ИО РАН № 03960 – *SL* 94.0 мм, ДМ-18, 10.02.1977 г., ст. 1534, 1°50′ ю.ш. 143°39′ в.д., глубина траления ~ 800 м.

Д и а г н о з. Вид с одним колючим и 10–11 мягкими лучами в спинном плавнике. Позвонков 23. На 1-й жаберной дуге 25–29 тычинок; длина наибольшего из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, равна 11.1–37.3% *l sp.br.* Лепестков ложножабры 2–6. На pharyngobranchiale-3 18–76 зубов. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами,

**Таблица 3.** Величина угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, и число зубов на pharyngobranchiale-3 у разных размерных групп *Scopelogadus unispinis*

| Длина (*SL*), мм | Индийский океан | | Тихий океан | |
|---|---|---|---|---|
| | Угол, ° | $ph_3$ | Угол, ° | $ph_3$ |
| 31–40 | 54 / 54.0(1) | 33 / 33.0(1) | 54 / 54.0(1) | 18 / 18(1) |
| 41–50 | 57 / 57.0(1) | | 52 / 52.0(1) | 30–34 / 32.0(2) |
| 51–60 | | | 56.0 / 56.0(1) | 33 / 33.0(1) |
| 61–70 | | | 54–58 / 55.8(4) | 38–57 / 47.0(4) |
| 71–80 | | | 56–57 / 56.3(3) | 40–62 / 50.7(3) |
| 81–90 | | | 54–58 / 55.8(4) | 40–76 / 54.4(5) |
| 91–100 | 48–54 / 51.0(2) | 54–55 / 54.5(2) | | 65 / 65.0(1) |

проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, 48°–58°. Поверхность желудка однотонно тёмная, без заметного затемнения в задней части.

О п и с а н и е. *D* I 10–11, *A* I 7–8, *P* 14–15, *V* I 7, *sp.br.* (8–9) + 1 + (16–19) = 25–29, $sp.br._2$ (4–7) + + 1 + (14–19) = 19–25, $sp.br._3$ (2–3) + 1 + (12–15) = = 16–19, $sp.br._4$ (5–7) + (8–12) = 14–18, *fil.p.* 2–6, $squ_1$ 14–17, $squ_2$ 11–14, *pc* 4–5, *vert.* (10–11) + + (12–13) = 23.

Высота тела укладывается 2.8–3.4 раза в *SL*. Длина хвостового стебля 3.2–4.1 раза в *SL*; высота хвостового стебля 7.5–11.1 раза в *SL* и 2.0–3.4 раза в длине хвостового стебля. Анальный плавник начинается под 3–7-м лучом спинного плавника.

Длина головы 2.5–3.1 раза в *SL*. Глаза 4.5–7.0 раза в *c*; заглазничное расстояние 1.6–2.0 раза в *c*. Верхняя челюсть не доходит до вертикали заднего края глаза, её длина укладывается 1.9–2.9 раза в *c*, нижняя челюсть – 1.6–2.3 раза в *c*. Угловая жаберная тычинка 1-й жаберной дуги укладывается 4.0–6.8 раза в *c*. Длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, укладывается 2.7–9.0 раза в *l sp.br.* или составляет 0.1–0.4 *l sp.br.* На pharynobranchiale-3 18–76 зубов, их число увеличивается по мере роста рыб (табл. 3). Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основанием брюшного плавника, обычно более 50° (48°–58°).

Наиболее крупный известный экземпляр *S. unispinis* был в исследованной коллекции – *SL* 98.0 мм.

По нашим данным, в Тихом океане половозрелые самки (IV стадия зрелости гонад) имели *SL* 66.0 и 94.0 мм (2 экз., февраль), 80.0–86.0 мм (3 экз., март); самцы – *SL* 73.0 и 83.0 мм (2 экз., март). Самцы с гонадами III стадии зрелости – *SL* 76.0 мм (1 экз., февраль), 83.0 и 84.0 мм (2 экз., март).

Пластические и меристические признаки *S. unispinis* приведены в табл. 4, 5.

О к р а с к а фиксированных в спирте рыб коричневая, голова более тёмная, также заметно темнее границы чешуйных карманов (чешуя у большинства исследованных рыб отсутствует, иногда сохранились две–три чешуи), плавники светло-коричневые, желтоватые. Жаберно-ротовая полость коричневая. Пигментация желудка тёмная, равномерная (без более тёмной задней части).

З а м е ч а н и я. Для *S. unispinis* характерно присутствие всего одного колючего луча в спинном плавнике против двух у всех остальных видов рода *Scopelogadus*, а также наименьшее число позвонков (23). Счётные признаки *S. unispinis* из Индийского и западной части Тихого океана имеют близкие значения (табл. 5). По пластическим признакам виден ряд различий, но, вероятно, он связан с ограниченным числом исследованных рыб (табл. 4). Так, у рыб из Индийского океана (в % *SL*) несколько меньше, чем в Тихом океане, высота тела, длина обеих челюстей, больше антепекторальное расстояние; в % *c* меньше диаметр глаза, длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге. Также больше (в % *SL*, *c*, *l sp.br.*) длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки на 1-й жаберной дуге.

Р а с п р о с т р а н е н и е (рис. 4). Ареал вида охватывает тропические воды Индийского и западной части Тихого океана. Карта составлена по нашим и литературным данным (Ebeling, Weed, 1963; Парин и др., 1977). Эбелинг и Вид (Ebeling, Weed, 1963) указывают, что молодь *S. unispinis* встречается до глубины 150–200 м, верхний предел распределения взрослых рыб – ~300–500 м. Наша коллекция собрана незамыкающимися орудиями лова. Можно предположить, что основные ловы *S. unispinis* пришлись на диапазон глубин 370–1670 м.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До проведения нашей ревизии рода *Scopelogadus* к нему относили три вида: *S. mizolepis* (с двумя подвидами), *S. beanii* и *S. unispinis* (Ebeling, Weed,

**Таблица 4.** Пластические признаки *Scopelogadus unispinis* из разных частей ареала

| Признак | Индийский океан | Западная часть Тихого океана | Признак | Индийский океан | Западная часть Тихого океана |
|---|---|---|---|---|---|
| | $n = 3$ | $n = 13$ | | $n = 3$ | $n = 13$ |
| *SL*, мм | 34.5–99.0 | 39.5–86.0 | *aP* | 40.8–44.1 / 42.1 | 35.7–42.6 / 36.9 |
| | В % *SL* | | *aV* | 44.9–48.0 / 46.6 | 38.2–48.8 / 43.4 |
| *c* | 35.4–39.4 / 36.8 | 32.4–39.0 / 36.8 | *aA* | 60.9–65.8 / 64.1 | 51.5–68.1 / 60.7 |
| *ao* | 10.6–13.3 / 11.5 | 7.4–11.6 / 9.3 | $PV_1$ | 8.7–10.0 / 9.5 | 6.3–10.0 / 8.4 |
| *o* | 5.1–8.7 / 6.6 | 6.2–8.0 / 7.2 | $PV_2$ | 0–2.9 / 1.3 | 1.2–4.5 / 2.6 |
| *po* | 20.3–22.4 / 21.3 | 17.6–22.7 / 20.4 | *VA* | 18.0–22.2 / 20.5 | 11.8–23.5 / 18.9 |
| *ch* | 28.6–29.3 / 28.9 | 25.6–34.2 / 29.6 | *lD* | 18.0–20.9 / 19.9 | 17.5–22.9 / 19.9 |
| *io* | 15.2–18.4 / 17.0 | 13.9–22.1 / 16.7 | *lP* | 26.1–32.7 / 30.4 | 28.0–35.5 / 32.6(8) |
| *hf* | 5.1–5.6 / 5.3 | 3.8–8.3 / 5.9 | *lV* | 13.8–15.2 / 14.5(2) | |
| *lmx* | 12.1–19.7 / 14.7 | 13.1–19.6 / 17.2 | *DP* | 15.9–21.2 / 19.0 | 17.0–26.5 / 21.7 |
| *lmd* | 15.8–24.1 / 18.7 | 18.5–23.3 / 20.4 | *DV* | 30.4–31.6 / 31.1 | 29.6–38.6 / 31.4 |
| *hl* | 6.4–8.2 / 7.6 | 5.6–9.5 / 7.7 | *lA* | 10.1–13.3 / 12.0 | 9.3–15.6 / 12.4 |
| *l sp.br.* | 5.2–7.2 / 6.1 | 6.0–8.7 / 7.2(17) | $pD_1$ | 52.2–53.1 / 52.6 | 49.1–58.1 / 53.6 |
| *lf* | 1.8–2.3 / 2.0 | 0.9–2.4 / 1.4(17) | $pD_2$ | 31.9–32.7 / 32.3 | 28.4–36.8 / 33.1 |
| *l fil.p.* | 1.0–1.4 / 1.2 | 0.4–1.3 / 1.0(14) | $pA_1$ | 37.7–41.8 / 40.3 | 38.1–44.6 / 42.6 |
| *H* | 29.0–30.0 / 29.5 | 28.9–36.1 / 32.0 | $pA_2$ | 24.6–29.3 / 27.5 | 24.7–35.3 / 28.4 |
| *h* | 10.7–13.3 / 12.4 | 9.0–12.9 / 11.3 | | В % *c* | |
| *lpc* | 25.2–26.5 / 26.0 | 24.4–30.9 / 27.0 | *ao* | 27.2–37.1 / 31.4 | 21.4–31.0 / 25.1 |
| *aD* | 49.0–49.9 / 49.5 | 45.0–50.8 / 49.4 | *o* | 14.3–22.1 / 17.8 | 16.8–21.4 / 19.8 |

**Таблица 4.** Окончание

| Признак | Индийский океан | Западная часть Тихого океана | Признак | Индийский океан | Западная часть Тихого океана |
|---|---|---|---|---|---|
| | $n = 3$ | $n = 13$ | | $n = 3$ | $n = 13$ |
| *po* | 51.5–62.9 / 58.1 | 50.0–60.0 / 55.3 | *hl* | 16.2–22.9 / 20.7 | 16.2–25.0 / 20.9 |
| *ch* | 74.3–81.4 / 78.6 | 71.9–95.5 / 80.5 | *l sp.br.* | 14.6–18.4 / 16.5 | 16.9–25.0 / 19.6 |
| *io* | 42.9–51.4 / 46.1 | 37.9–56.9 / 45.7 | *lf* | 5.1–5.9 / 5.5 | 3.1–6.6 / 4.0 |
| *hf* | 13.2–15.7 / 14.4 | 10.5–21.3 / 15.8 | *l fil.p.* | 2.9–3.7 / 3.3 | 1.4–3.6 / 2.8 |
| *lmx* | 34.3–50.0 / 39.5 | 37.9–51.7 / 42.9 | | В % *l sp.br.* | |
| *lmd* | 44.3–61.0 / 50.3 | 50.0–63.4 / 55.1 | *lf* | 15.0–32.0 / 24.8(5) | 13.0–33.3 / 19.6(17) |

**Примечание**. *SL* – стандартная длина, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *ch* – высота головы, *io* – ширина межглазничного промежутка, *hf* – высота лба, *lmx* – длина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *hl* – ширина подглазничной кости, *l sp.br.* – длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге; *lf* – длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки на 1-й жаберной дуге; *l fil.p.* – длина наиболее длинного лепестка ложножабры, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *lpc* – длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aV*, *aA* – антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния; $PV_1$ – пектовентральное расстояние по прямой между нижним краем грудного плавника и началом брюшного, $PV_2$ – пектовентральное расстояние по горизонтали между вертикалями нижнего края основания грудного плавника и началом брюшного плавника, *VA* – вентроанальное расстояние; *lD*, *lA* – длина оснований спинного и анального плавников; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавников; *DP*, *DV* – дорсопекторальное и дорсовентральное расстояния; $pD_1$, $pA_1$ – постдорсальное и постанальное расстояния от начала соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника; $pD_2$, $pA_2$ – постдорсальное и постанальное расстояния от конца соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника.

1963). В результате проведённых исследований восстановлен видовой статус *S. bispinosus* и описаны два новых вида – *S. perplexus* и *S. multilamellatus*. Исходя из имеющихся материалов, ареалы скопелогадусов имеет следующие типы: *S. mizolepis* – тропическо-субтропический атлантическо-индо-тихоокеанский (в юго-восточной части Тихого океана вид известен по единичным наход-

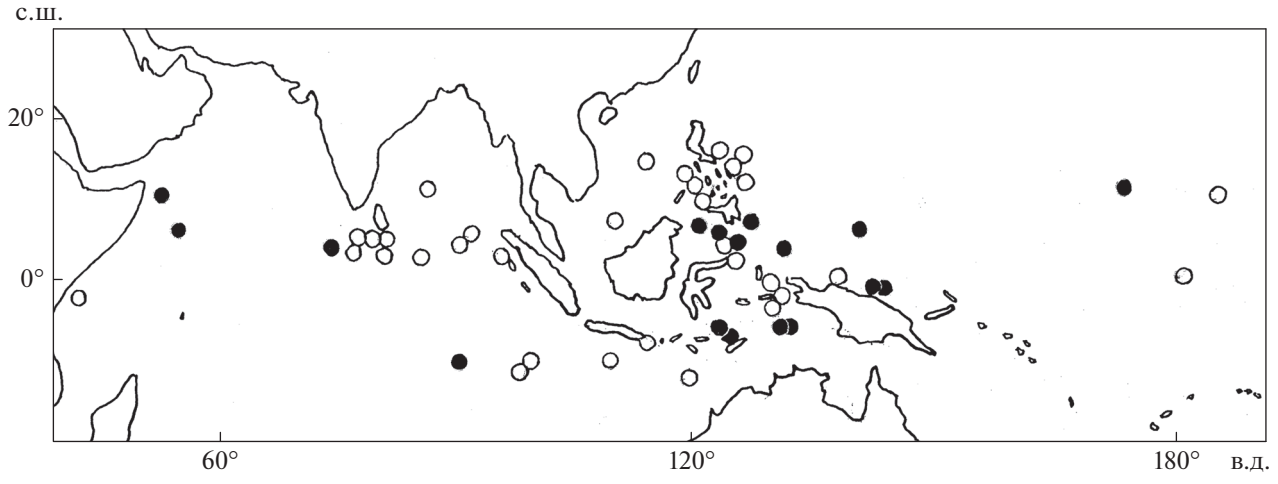



**Рис. 4.** Места поимок *Scopelogadus unispinis*: (●) – собственные данные, (○) – данные литературы.

**Таблица 5.** Распределение исследованных экземпляров *Scopelogadus unispinis* по значениям счётных признаков

| Признак | Значение признака | Индийский океан | | Западная часть Тихого океана | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | *n* | *M* | *n* | *M* |
| *D* (мягкие лучи) | | | 10.7 | | 10.9 |
| | 10 | 1 | | 2 | |
| | 11 | 2 | | 15 | |
| *A* (мягкие лучи) | | | 7.7 | | 7.8 |
| | 7 | 1 | | 3 | |
| | 8 | 2 | | 11 | |
| *P* | | | 14.7 | | 14.3 |
| | 14 | 1 | | 6 | |
| | 15 | 2 | | 2 | |
| *sp.br.s.* | | | 8.0 | | 8.3 |
| | 8 | 5 | | 12 | |
| | 9 | | | 5 | |
| *sp.br.i.* | | | 17.4 | | 17.1 |
| | 16 | | | 4 | |
| | 17 | 3 | | 9 | |
| | 18 | 2 | | 1 | |
| | 19 | | | 2 | |
| *sp.br.* | | | 26.4 | | 26.5 |
| | 25 | | | 4 | |
| | 26 | 3 | | 6 | |
| | 27 | 2 | | 4 | |
| | 28 | | | 1 | |
| | 29 | | | 2 | |
| $sp.br.s._2$ | | | 5.0 | | 5.8 |
| | 4 | 1 | | | |
| | 5 | 3 | | 6 | |
| | 6 | 1 | | 8 | |
| | 7 | | | 3 | |
| $sp.br.i._2$ | | | 16.0 | | 17.0 |
| | 14 | 1 | | | |
| | 15 | - | | 1 | |
| | 16 | 2 | | 5 | |
| | 17 | 2 | | 5 | |
| | 18 | | | 5 | |
| | 19 | | | 1 | |
| $sp.br._2$ | | | 22.0 | | 23.8 |
| | 19 | 1 | | | |
| | 20 | | | | |
| | 21 | | | | |
| | 22 | 2 | | 3 | |
| | 23 | 1 | | 3 | |
| | 24 | 1 | | 5 | |
| | 25 | | | 6 | |

**Таблица 5.** Продолжение

| Признак | Значение признака | Индийский океан | | Западная часть Тихого океана | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | *n* | *M* | *n* | *M* |
| *sp.br.s.*$_3$ | | | 2.5 | | 2.8 |
| | 2 | 2 | | 3 | |
| | 3 | 2 | | 14 | |
| *sp.br.i.*$_3$ | | | 13.5 | | 13.8 |
| | 12 | | | 1 | |
| | 13 | 2 | | 3 | |
| | 14 | 2 | | 12 | |
| | 15 | | | 1 | |
| *sp.br.*$_3$ | | | 17.0 | | 17.6 |
| | 16 | 1 | | 1 | |
| | 17 | 2 | | 6 | |
| | 18 | 1 | | 9 | |
| | 19 | | | 1 | |
| *sp.br.s.*$_4$ | | | 6.0 | | 5.9 |
| | 5 | 1 | | 3 | |
| | 6 | 2 | | 13 | |
| | 7 | 1 | | 1 | |
| *sp.br.i.*$_4$ | | | 10.0 | | 10.3 |
| | 8 | | | 1 | |
| | 9 | 1 | | 2 | |
| | 10 | 2 | | 8 | |
| | 11 | 1 | | 3 | |
| | 12 | | | 3 | |
| *sp.br.*$_4$ | | | 16.0 | | 16.2 |
| | 14 | | | 1 | |
| | 15 | 1 | | 5 | |
| | 16 | 2 | | 5 | |
| | 17 | 1 | | 2 | |
| | 18 | | | 4 | |
| *squ*$_1$ | | | 14.5 | | 15.6 |
| | 14 | 1 | | 1 | |
| | 15 | 1 | | 1 | |
| | 16 | | | 2 | |
| | 17 | | | 1 | |
| *squ*$_2$ | | | 11.5 | | 12.6 |
| | 11 | 1 | | 1 | |
| | 12 | 1 | | 1 | |
| | 13 | | | 2 | |
| | 14 | 1 | | 1 | |
| *pc* | | | 5.0 | | 4.9 |
| | 4 | | | 1 | |
| | 5 | 1 | | 8 | |
| *fil.p.* | | | 4.8 | | 4.5 |

**Таблица 5.** Окончание

| Признак | Значение признака | Индийский океан | | Западная часть Тихого океана | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | *n* | *M* | *n* | *M* |
| | 2 | | | 1 | |
| | 3 | | | 2 | |
| | 4 | 2 | | 3 | |
| | 5 | 2 | | 8 | |
| | 6 | 1 | | 2 | |
| *vert.ab.* | | | 10.5 | | 10.0 |
| | 10 | 1 | | 5 | |
| | 11 | 1 | | | |
| *vert.c.* | | | 12.5 | | 13.0 |
| | 12 | 1 | | | |
| | 13 | 1 | | 5 | |
| *vert.* | | | 23.0 | | 23.0 |
| | 23 | 2 | | 5 | |

кам); *S. beanii* – тропическо-субтропическо-умеренный в Атлантике и южно-субтропический в Южном полушарии; *S. bispinosus* – тропическо-субтропический в восточной и центральной частях Тихого океана; *S. perplexus* – тропический тихоокеанский; *S. multilamellatus* – тропический индоокеанский; *S. unispinis* – тропический индо-западнотихоокеанский. Виды можно определять по следующей таблице.

## ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SCOPELOGAGUS*

**1 (10)** В спинном плавнике два колючих луча, *vert.* 24–27.

**2 (7)** Число лепестков ложножабры 2–8.

**3 (6)** Тычинок на 1-й жаберной дуге 16–27, обычно < 25; окраска желудка тёмная с заметным затемнением задней части.

**4 (5)** Тычинок на 1-й жаберной дуге 16–24, обычно 19–21; длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки 1-й жаберной дуги, 9.8–27.5% *l sp.br.* ..... ***S. mizolepis*** **(Günther)**

**5 (4)** Тычинок на 1-й жаберной дуге 21–27, обычно 22–25; длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки 1-й жаберной дуги 29.0–87.5% *l sp.br.*..... ***S. bispinosus*** **(Gilbert)**

**6 (3)** Тычинок на 1-й жаберной дуге 25–31, обычно более 26; окраска желудка равномерно тёмная без заметного затемнения задней части ..... ***S. beanii*** **(Günther)**

**7 (2)** Число лепестков ложножабры 9–11.

**8 (9)** Длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки на 1-й жаберной дуге, 11.8–20.5% *l sp.br.* ..... ***S. perplexus*** **Kotlyar**

**9 (8)** Длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки на 1-й жаберной дуге, 32.5–69.4% *l sp.br.*.....***S. multimellatus*** **Kotlyar**

**10 (1)** В спинном плавнике один колючий луч, *vert.* 23 ..... ***S. unispinis*** **Ebeling et Weed**

## БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарен С.Г. Кобылянскому (ИО РАН) за рентгеносъёмку исследованных рыб.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы государственного задания № 0149-2019-0009.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Котляр А.Н.* 1996. Бериксообразные рыбы Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 368 с.

*Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д. и др.* 1977. Глубоководные пелагические рыбы западной тропической части Тихого океана и внутренних морей Индо-Малайского архипелага // Тр. ИО РАН. Т. 107. С. 68–188.

*Ebeling A.W., Weed W.H.* 1963. Melamphaidae III. Systematics and distribution of the species in the bathypelagic fish genus *Scopelogadus* Vaillant // Dana Rept. № 60. P. 1–58.

*Kotlyar A.N.* 2004. Family Melamphaidae Gill 1893. Bigscales // Annotated checklist of fishes. № 29. P. 1–11.

*ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 634*

*УДК 597.5.591.522.593.65*

# РАЗРЫВ СПЛОШНОГО АРЕАЛА *AMPHIPRION CLARKII* (POMACENTRIDAE) В РАЙОНЕ СИАМСКОГО ЗАЛИВА (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ): ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ[#]

**© 2021 г. Д. А. Астахов***

*Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия*

******E-mail: dmastakhov@rambler.ru*

Поступила в редакцию 06.01.2021 г.
После доработки 25.02.2021 г.
Принята к публикации 09.03.2021 г.

Из десяти видов симбиотических актиний анемоновых рыб, отмеченных для Вьетнама, выделены два основных вида – *Entacmaea quadricolor* и *Stichodactyla mertensii*, обеспечивающих *Amphiprion clarkii* существование нерестящихся пар и молоди. В прибрежных водах Вьетнама, включая близлежащие острова, *A. clarkii* имеет непрерывный ареал. От северной границы вод Вьетнама (21°30′ с.ш.) до о-вов Кон Сон (Кон Дао) (8°36′ с.ш.) этот вид обитает в симбиозе с актинией *E. quadricolor*, а от о-вов Ли Сон (15°26′ с.ш.) до о-вов Кон Сон (Кон Дао) (8°36′ с.ш.) – в симбиозе с *E. quadricolor* и *S. mertensii*. В районе о-вов Кон Сон (Кон Дао) проходит южная граница ареала *A. clarkii*, далее в Сиамский залив он не проникает. Это объясняется отсутствием его основных симбиотических актиний в заливе.

*Ключевые слова: Amphiprion clarkii*, симбиотические актинии, *Entacmaea quadricolor*, *Stichodactyla mertensii*, ареал, Вьетнам, Сиамский залив.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060023

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 635–641

УДК 597.554.3: 575.822

# МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕГОЛЕТОК ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE) ИЗ ПРИБРЕЖЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА У ПОСЁЛКА БОРОК (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

**© 2021 г. Ю. В. Чеботарева[1], *, Ю. Г. Изюмов[1]**

[1]*Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия*

**E-mail: pisces68@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.11.2020 г.
После доработки 17.12.2020 г.
Принята к публикации 21.12.2020 г.

У сеголеток плотвы *Rutils rutilus*, отловленных в разные годы в одной точке прибрежья Рыбинского водохранилища, обнаружена межгодовая изменчивость по числу позвонков и мягких лучей в плавниках, а также по частоте позвонковых фенотипов и формул глоточных зубов. В пределах одного года группировки сеголеток разного размера не различаются по счётным и качественным признакам. Количество аномалий позвоночника у сеголеток плотвы невысокое; отмечена отрицательная корреляция между средним числом позвонков и долей рыб с аномалиями в выборках разных лет.

*Ключевые слова:* плотва *Rutils rutilus*, межгодовая изменчивость, счётные признаки, позвонковые фенотипы, аномалии позвоночника, Рыбинское водохранилище.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060059

Плотва *Rutilus rutilus* отличается сложной внутривидовой структурой, представленной разнообразными группировками, которые различаются по морфологии, темпу роста, питанию, поведению и т.д. (Касьянов, 1990; Рыбы Рыбинского водохранилища ..., 2015). Морфологическая дивергенция плотвы начинается на первом году жизни (Pavlov et al., 2001; Столбунов, Герасимов, 2008). При формировании фенотипического облика взрослой части популяции в дальнейшем может происходить отбор определённых вариантов (Мироновский и др., 1991; Касьянов и др., 2005).

Значимые для систематики счётные признаки в популяции рыб могут варьировать год от года (Касьянов и др., 2005; Бочкарев, Романов, 2009). Общий спектр морфологической изменчивости складывается из спектров отдельных годовых классов, которые могут иметь свои особенности, связанные в первую очередь с различными в разные годы условиями для раннего эмбрионального и постэмбрионального развития. Элементарным звеном изменчивости в такой системе является молодь одного годового класса, выросшая на одном нерестилище. Сведения о хронографической изменчивости молоди рыб одной локальной популяции в литературе отсутствуют.

Цель данной работы – оценить возможные межгодовые различия по ряду морфологических признаков сеголеток плотвы из канала, впадающего в Рыбинское водохранилище, в августе–начале сентября в течение нескольких сезонов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в прибрежной зоне искусственного канала длиной 1 км и шириной ~ 50 м, впадающего в Рыбинское водохранилище у пос. Борок. Место лова расположено в 600 м от выхода из канала. На этом участке в прибрежье ежегодно плотва нерестится, сеголетки держатся здесь до осени. Сеголеток отлавливали 24.08.2005, 02.09.2009, 13.08.2010, 24.08.2011, 19.08.2013, 19.08.2015, 26.08.2016 мальковой волокушей длиной 5 м высотой 1 м с размером ячеи 5 мм. В 2016 г. материал собирали ещё дважды – 16 августа и 7 сентября, ловили сеткой Киналёва. Выборки 2016 г. предварительно рассматривали раздельно в связи с возможной селективностью орудий лова.

У сеголеток определяли длину до конца чешуйного покрова (*SL*), число мягких лучей в спинном (*D*), анальном (*A*), а также в левых грудных (*P*) и брюшных (*V*) плавниках. Осевой скелет препарировали по методике Яковлева с соавторами (1981). Подсчитывали число позвонков в туловищном (*vert.a.*), переходном (*vert.i.*) и хвостовом (*vert.c.*) отделах, а также их сумму (*vert.*), включая

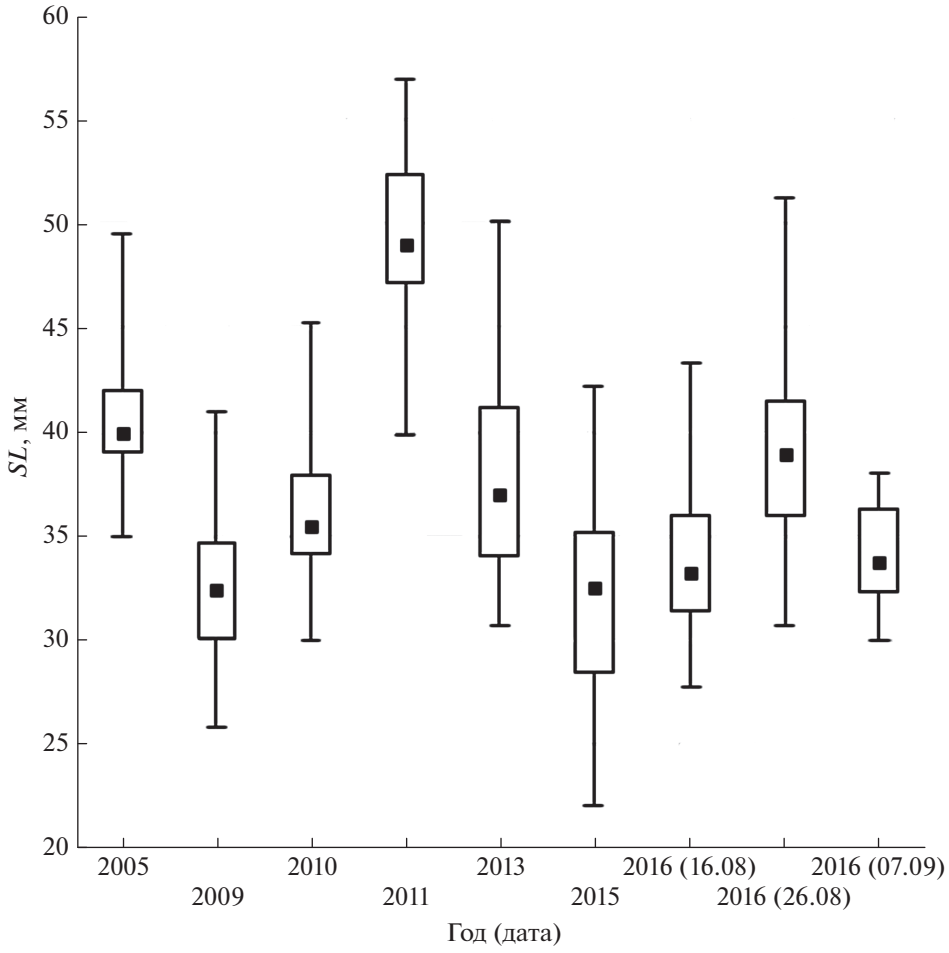



**Рис. 1.** Длина (*SL*) сеголеток плотвы *Rutils rutilus*: (■) – среднее значение, (I) – пределы варьирования показателя (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник).

Веберовы и преуральные. К позвонкам переходного отдела относили последние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, срастающихся с их телами, а от хвостовых – отсутствием нижнего остистого отростка. Позвонковые фенотипы представлены в виде формулы: *vert.a.*–*vert.i.*–*vert.c.* (Касьянов, 1990). Подсчитывали число особей, относящихся к определённому фенотипу, и их долю (%).

Позвоночник каждой рыбы оценивали на наличие нарушений в развитии позвонков (Чеботарева, 2009). Определяли долю рыб с аномалиями позвоночника и отдельно со сращениями позвонков, а также средние значения числа позвонков с аномалиями относительно всех рыб в выборках и рыб с аномалиями.

У сеголеток также определяли формулу глоточных зубов.

Статистическую обработку материала проводили в программе Statistica 6.0. Для сравнения частот вариантов глоточных зубов и позвонковых фенотипов использовали критерий Животовского (1991).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Размеры* сеголеток варьировали год от года (рис. 1). Средняя длина тела была наименьшей в выборке 2015 г. (32.1 ± 0.51 мм), наибольшей в 2011 г. (49.7 ± 0.50 мм). Плотва в выборке 2016 г., собранной мальковой волокушей, была достоверно крупнее рыб, отловленных сеткой Киналёва (последние две группы не различались по размерам). Скорее всего, это различие обусловлено селективностью использованных орудий лова. Сеткой Киналёва на выбранном участке прибрежья ловить можно только в зарослях погружённой водной растительности недалеко от берега (на глубинах до 0.8 м). Мальковой волокушей ловили взаброд и ненамного глубже (до 1.2 м), но захватывали также и участки открытой воды.

Ранее в Рыбинском водохранилище были описаны две экологические расы плотвы – прибреж-

ная (мелкая, со смешанным типом питания) и ходовая (крупная, моллюскоядная), которые различаются по темпу роста, особенностям питания и поведения (Поддубный, 1966; Изюмов и др., 1982). В дальнейшем было установлено, что молодь плотвы начинает образовывать размерные и поведенческие группировки уже на первом году жизни (Pavlov et al., 2001; Столбунов, Герасимов, 2008). Вероятно, улов сеткой Киналёва состоял преимущественно из рыб, относящихся к прибрежной морфе, а волокуша захватывала более разнообразную молодь. Размерные распределения плотвы, пойманной сеткой Киналёва (16 августа) и мальковой волокушей (26 августа), подтверждают это предположение (рис. 2). Сравнительный морфологический анализ трёх выборок 2016 г. не выявил статистически значимых различий ни по одному признаку, поэтому в дальнейшем анализе мы объединили эти выборки в одну.

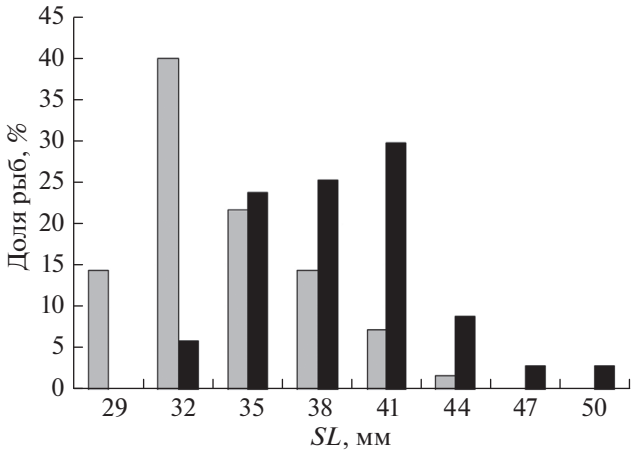



**Рис. 2.** Размерный состав (*SL*) сеголеток плотвы *Rutils rutilus*, пойманных в 2016 г. сеткой Киналёва 16 августа (□) и мальковой волокушей 26 августа (■).

*Число мягких лучей* в плавниках варьировало от года к году (табл. 1). В одном случае различия между выборками разных лет (2011 и 2013) отмечались даже по такому стабильному признаку, как число лучей в левом брюшном плавнике (табл. 2). Наиболее изменчивым из исследованных показателей оказалось число мягких лучей в грудном плавнике. По числу лучей в плавниках выделяется выборка 2009 г. – средние значения *D*, *A* и *P* статистически значимо меньше, чем в некоторые другие годы (табл. 1, 2).

*Формула глоточных зубов* у преобладающего числа рыб 6–5 (табл. 1). Второй по частоте вариант 5–5, в единичных случаях отмечены формулы 6–6, 7–5 и 6–4. Частота встречаемости варианта 5–5 различалась в выборках разных лет (табл. 2).

**Таблица 1.** Счётные признаки ($M \pm m$) и частота встречаемости (%) вариантов формулы глоточных зубов у сеголеток плотвы *Rutils rutilus* Рыбинского водохранилища в разные годы

| Признак | Год (объём выборки, экз.) | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2005 (75) | 2009 (128) | 2010 (132) | 2011 (53) | 2013 (77) | 2015 (70) | 2016 (142) |
| | Счётные признаки | | | | | | |
| *D* | | 9.88 ± 0.04 | 9.98 ± 0.03 | 9.94 ± 0.03 | 9.97 ± 0.05 | 9.91 ± 0.04 | 10.02 ± 0.02 |
| *A* | | 10.19 ± 0,05 | 10,32 ± 0.04 | 10.28 ± 0,06 | 10.34 ± 0.06 | 10.34 ± 0.06 | 10.26 ± 0.04 |
| *P* | | 15.82 ± 0.06 | 15.89 ± 0.06 | 16.23 ± 0.11 | 15.69 ± 0.09 | 15.89 ± 0.08 | 16.15 ± 0.06 |
| *V* | | 8.07 ± 0.03 | 8.13 ± 0.04 | 8.13 ± 0.06 | 8.01 ± 0.04 | 8.04 ± 0.05 | 8.06 ± 0.02 |
| *vert.a.* | 16.32 ± 0.07 | 16.27 ± 0.05 | 16.14 ± 0.06 | 16.15 ± 0.07 | 16.20 ± 0.07 | 16.09 ± 0.06 | 16.25 ± 0.05 |
| *vert.i.* | 2.87 ± 0.07 | 2.80 ± 0.05 | 2.83 ± 0.06 | 2.87 ± 0.07 | 2.93 ± 0.07 | 2.97 ± 0.06 | 2.93 ± 0.05 |
| *vert.c.* | 14.96 ± 0.06 | 15.20 ± 0.05 | 15.07 ± 0.06 | 15.08 ± 0.08 | 14.92 ± 0.06 | 15.13 ± 0.07 | 15.08 ± 0.06 |
| *vert.* | 41.15 ± 0.07 | 41.27 ± 0.05 | 41.03 ± 0.06 | 41.09 ± 0.08 | 41.05 ± 0.06 | 41.17 ± 0.07 | 41.26 ± 0.06 |
| | Варианты формул глоточных зубов | | | | | | |
| 6–5 | 93.24 | 85.48 | 83.85 | 98.08 | 92.11 | 73.85 | 86.52 |
| 5–5 | 6.76 | 13.72 | 16.15 | 1.92 | 6.58 | 26.15 | 12.77 |
| 6–6 | | | | | | | 0.71 |
| 6–4 | | 0.80 | | | | | |
| 7–5 | | | | | 1.31 | | |

**Примечание.** Здесь и в табл. 2: *D*, *A* – число мягких лучей в спинном и анальном плавниках; *P*, *V* – то же в левых грудном и брюшном плавниках; *vert.a.*, *vert.i.*, *vert.c.*, *vert.* – число позвонков в туловищном, переходном, хвостовом отделах и их общее число; $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка.

**Таблица 2.** Признаки, по которым отмечены статистически значимые ($p < 0.05$) различия между выборками сеголеток плотвы *Rutils rutilus* Рыбинского водохранилища, собранными в разные годы

| Год | Год | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2009 | 2010 | 2011 | 2013 | 2015 | 2016 |
| 2005 | *vert.c.* | *vert.a.*, 5–5 | 16–3–15 | | *vert.a.*, 5–5 | |
| 2009 | | *D*, *A*, *vert.* | *P*, 5–5 | *D*, *A*, *vert.c.*, *vert.* | *A*, *vert.a.*, *vert.i.*, 5–5 | *D*, *P* |
| 2010 | | | *P*, 5–5, 16–3–15 | 5–5 | 16–3–15 | *P*, *vert.* |
| 2011 | | | | *P*, *V* | *P*, 5–5 | 5–5, 16–3–15 |
| 2013 | | | | | *vert.c.*, 5–5 | *P*, *vert.* |
| 2015 | | | | | | *D*, *P*, *vert.a.*, 5–5 |

**Таблица 3.** Позвонковые фенотипы сеголеток плотвы *Rutils rutilus* Рыбинского водохранилища

| Показатель | 2005 | 2009 | 2010 | 2011 | 2013 | 2015 | 2016 | Все годы |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Число рыб, экз. | 75 | 119 | 120 | 53 | 75 | 69 | 139 | 650 |
| Число фенотипов | 13 | 16 | 18 | 14 | 14 | 15 | 20 | 28 |
| Частота встречаемости, %: | | | | | | | | |
| – типичные | 98.67 | 97.48 | 99.17 | 98.11 | 98.67 | 98.55 | 95.68 | 97.85 |
| – самые распространённые: | 81.33 | 84.87 | 75.00 | 84.91 | 73.33 | 81.17 | 82.73 | 80.46 |
| 16–3–15 | 33.33 | 42.02 | 31.67 | 54.72 | 45.33 | 47.83 | 36.69 | 40.00 |
| 17–2–15 | 12.00 | 10.92 | 12.50 | 9.43 | 16.00 | 4.35 | 8.63 | 10.62 |
| 16–3–16 | 4.00 | 13.44 | 10.83 | 5.66 | 1.33 | 13.04 | 12.95 | 9.69 |
| 17–3–15 | 10.67 | 5.04 | 3.33 | 1.89 | 4.00 | 5.80 | 10.79 | 6.31 |
| 17–2–16 | 5.33 | 8.40 | 4.17 | 5.66 | | 5.80 | 6.47 | 5.38 |
| 16–3–14 | 6.67 | 2.52 | 10.00 | 5.66 | | 2.90 | 5.04 | 4.92 |
| 17–3–14 | 9.33 | 2.52 | 2.50 | 1.89 | 6.67 | 1.45 | 2.16 | 3.54 |

*Число позвонков* (общее и по отделам) у сеголеток разных лет также варьировало (табл. 1); попарное сравнение выборок выявило в ряде случаев статистически значимые различия (табл. 2). По общему числу позвонков можно выделить "малопозвонковые" (2010, 2011 и 2013 гг.) и "многопозвонковые" (2009 и 2016 гг.) выборки.

Из общего числа *позвонковых фенотипов*, отмеченных у сеголеток как во всех выборках в целом, так и в выборках разных лет, наиболее часто встречался вариант 16–3–15 (табл. 3). Доля рыб с таким фенотипом в разные годы варьировала в пределах 32–55% (статистически значимые различия по частоте фенотипа 16–3–15 отражены в табл. 2). Второе место по частоте занимают фенотипы 17–2–15 и 16–3–16, их доли в разных выборках составляют соответственно 4–16 и 1–13% (табл. 3). По соотношению частот встречаемости разных фенотипов выделяется выборка 2013 г. – в ней больше редких вариантов, чем в другие годы исследования, и отсутствуют два фенотипа из числа наиболее распространённых. Типичными для плотвы мы считаем позвонковые фенотипы, представленные 15–17 туловищными, 2–4 переходными и 14–16 хвостовыми позвонками при общем числе позвонков 40–42. Нетипичные фенотипы встречаются в природе очень редко; в выборках 2005, 2010, 2011, 2013 и 2015 гг. мы обнаружили по одной такой рыбе. Только среди сеголеток 2016 г. были особи с 13 позвонками в хвостовом отделе позвоночника; при этом по одной такой рыбе было в каждой из трёх выборок этого года.

*Аномалиями позвоночника* считали: деформации тел и дуг позвонков; сращения позвонков; сращения невральных и гемальных дуг соседних позвонков; незамкнутые невральные или гемальные дуги; несращение дуги с телом позвонка; перемещение основания невральной или гемальной дуги на соседний позвонок; отсутствие ветвей невральных или гемальных дуг; наличие дополнительных ветвей невральной или гемальной дуги (Чеботарева, 2009). За 7 лет наблюдений мы обнаружили все виды нарушений в строении позвонков, большинство – в единичных случаях или

**Таблица 4.** Аномалии позвоночника у сеголеток плотвы *Rutils rutilus* Рыбинского водохранилища

| Показатель | Год | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2005 | 2009 | 2010 | 2011 | 2013 | 2015 | 2016 |
| Рыбы с аномалиями: | | | | | | | |
| – число рыб, экз. | 8 | 3 | 20 | 15 | 16 | 13 | 15 |
| – доля, % | 10.67 | 2.52 | 16.67 | 28.30 | 21.33 | 18.84 | 10.79 |
| Рыбы со сращениями: | | | | | | | |
| – число рыб, экз. | | | 4 | 1 | 2 | 3 | |
| – доля, % | | | 3.33 | 1.89 | 2.67 | 4.35 | |
| Доля рыб с одной аномалией, % аномальных | 100 | 100 | 65.00 | 60.00 | 56.25 | 61.54 | 86.67 |
| Число позвонков с аномалиями: | | | | | | | |
| – на 1 экз. ($M \pm m$) | 0.11 ± 0.04 | 0.03 ± 0.01 | 0.48 ± 0.15 | 0.83 ± 0.30 | 0.56 ± 0.18 | 0.77 ± 0.33 | 0.12 ± 0.03 |
| – на 1 экз. с аномалиями ($M \pm m$) | 1 | 1 | 2.90 ± 0.70 | 2.93 ± 0.87 | 2.63 ± 0.62 | 4.08 ± 1.45 | 1.13 ± 0.09 |
| – min–max | 1 | 1 | 1–12 | 1–11 | 1–10 | 1–15 | 1–2 |

очень редко. Только два типа аномалий – незамкнутые дуги и деформации тел позвонков – встречались во всех выборках. В 2010, 2011, 2013 и 2015 гг. доля рыб с аномалиями была относительно высокой – 17–28% (табл. 4). В эти же годы у рыб отмечались сращения позвонков, но доля рыб со сращениями не превышала 4.35%. Большинство рыб с нарушениями в осевом скелете имели по одной аномалии (70% общего числа рыб с аномалиями за все годы). В связи с этим среднее число позвонков с нарушениями на одну рыбу в выборке не превышает 1. Если рассматривать только рыб с аномалиями, то среднее число аномальных позвонков не более 3; исключение составляет выборка 2015 г., в которой обнаружено по одной рыбе с 11, 13 и 15 аномальными позвонками.

## ОБСУЖДЕНИЕ

При попарном сравнении выборок разных лет статистически значимые различия не выявлены только при сопоставлении 2013 и 2016 гг. с 2005 г., но сравнение в этом случае было неполным (у нас нет данных о числе мягких лучей в плавниках в 2005 г.). Между всеми остальными парами выборок обнаружены достоверные различия хотя бы по одному из исследованных признаков (табл. 2). Наименьшее сходство обнаружено в парах 2009–2013, 2009–2015 и 2015–2016 гг. Можно было бы предположить, что отмеченные морфологические различия обусловлены разными размерами сеголеток в разные годы. Однако корреляционный анализ не выявил связи с длиной тела ни одного их исследованных признаков. Кроме того, число рассматриваемых нами счётных элементов у рыб определяется в раннем онтогенезе (Lindsey, 1988; Павлов, 2007) и у сеголеток плотвы в возрасте 3–4 мес. уже является окончательным.

Статистически значимые корреляции между не связанными друг с другом счётными признаками также отсутствуют. Какой-либо системы в расхождении исследованных показателей между группами сеголеток разных лет обнаружить не удалось. В наибольшей степени выделяются выборки 2009 и 2016 гг. Интересно, что это “многопозвонковые” рыбы, но при этом сеголетки 2009 г. отличаются низким числом мягких лучей в плавниках, а 2016 г. – высоким (табл. 1). Ранее было установлено, что в онтогенезе рыб становление каждого признака происходит в свои фенокритические интервалы, кроме того, характер изменения разных меристических признаков в зависимости от условий развития может различаться (Lindsey, 1988; Павлов, 2007). Изменчивость морфологических показателей у молоди разных лет может быть также связана с генетическими особенностями производителей каждого года.

Между средним числом позвонков и долей рыб с аномалиями в разные годы обнаружена отрицательная зависимость с коэффициентом корреляции –0.73 (рис. 3). Эта тенденция противоположна наблюдаемой в экспериментах по воздействиям на ранний онтогенез – повышению числа позвонков у рыб с аномалиями (Чеботарева, 2009; Чеботарева и др., 2016). Однако у так называемых “индустриальных” рас плотвы число позвонков чаще бывает понижено по сравнению с рыбами

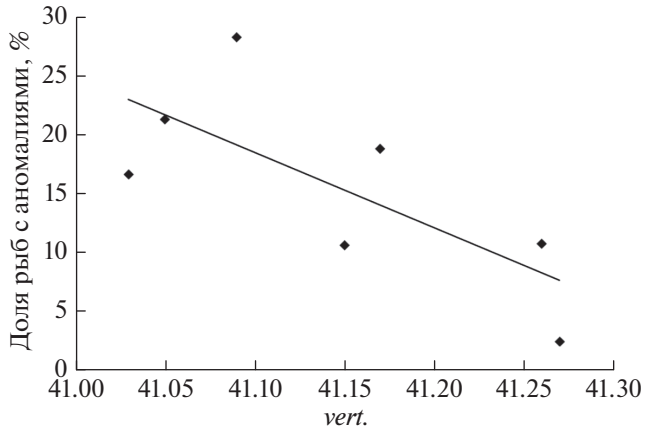



**Рис. 3.** Связь между средним числом позвонков (*vert.*) и долей особей плотвы *Rutils rutilus* с аномалиями.

из чистых водоёмов (Мироновский, 1994; Изюмов и др., 1998; Котегов, 2018). Разница между природными и прудовыми популяциями может быть следствием разного направления отбора, который в прудовых условиях может благоприятствовать выживанию рыб с нетипичными фенотипами (Чеботарева, 2018).

Исследование выборок сеголеток разного размера 2016 г., возможно, относящихся к разным экологическим формам, показало, что по счётным признакам и позвонковым фенотипам это единая группа. Ранее описанные различия между ходовой и прибрежной плотвой (Изюмов, 1981; Касьянов, 1990; Столбунов, Герасимов, 2008) касались пластических признаков (длины головы, наибольшей высоты тела, размера ротового отверстия) и характеристик глоточных зубов, а также числа чешуй в боковой линии (мы этот признак в настоящей работе не рассматривали). Не исключено, что расхождение экологических форм по меристическим признакам происходит позже. Ранее было показано, что среднее число позвонков у плотвы Рыбинского водохранилища с возрастом увеличивается за счёт селективной гибели малопозвонковой молоди (Касьянов и др., 2005).

Наши результаты выявили значительную межгодовую изменчивость у сеголеток плотвы даже в пределах одной локальной популяции. Они подчёркивают важность использования больших выборок, включающих, возможно, большее число годовых классов, для морфологической характеристики популяций. Такие обобщённые данные точнее описывают особенности популяций, так как учитывают больший диапазон изменчивости и нивелируют возможные различия между группами рыб разного возраста.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания, тема № АААА-А18-118012690222-4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бочкарев Н.А., Романов В.И.* 2009. Межгодовая изменчивость морфологических признаков у некоторых видов рыб из различных экосистем // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 49–56.

*Животовский Л.А.* 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.

*Изюмов Ю.Г.* 1981. Экологические морфы плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Информ. бюл. Биология внутр. вод. № 50. С. 65–68.

*Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н.* 1982. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 222–233.

*Изюмов Ю.Г., Таликина М.Г., Касьянов А.Н. и др.* 1998. Антропогенная микроэволюция плотвы *Rutilus rutilus* Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 704–708.

*Касьянов А.Н.* 1990. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофилогенеза плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Тр. ИБВВ РАН. № 58 (61). С. 64–86.

*Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Бакмастер В.К. и др.* 2005. Изменение количества позвонков с возрастом у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 1. С. 88–92.

*Котегов Б.Г.* 2018. Направленная изменчивость счётных признаков осевого скелета плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях урбанизации: формирование “городского” морфотипа // Вестн. ПермГУ. Сер. Биология. № 1. С. 31–42.
https://doi.org/10.17072/1994-9952-2018-1-31-42.

*Мироновский А.Н.* 1994. Морфологическая дивергенция популяций плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из малых водоёмов Москвы: к вопросу о формировании “индустриальных рас” // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 486–493.

*Мироновский А.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Герасименко* (*Ванюшина*) *О.Г.* 1991. О возможном значении постоянного интенсивного дизруптивного отбора как фактора, определяющего структуру вида *Rutilus rutilus* (L.) в Волго-Каспийском районе // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 5. С. 656–672.

*Павлов Д.А.* 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 246 с.

*Поддубный А.Г.* 1966. Об адаптивном ответе популяций плотвы на изменение условий обитания // Тр. ИБВВ РАН. № 10 (13). С. 131–138.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 с.

*Столбунов И.А., Герасимов Ю.В.* 2008. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 2. С. 255–265.
https://doi.org/10.1134/S0032945208020045

*Чеботарева Ю.В.* 2009. Аномалии в строении позвоночника у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) после воздействия токсикантов на ранние стадии развития // Там же. Т. 49. № 1. С. 102–110.
https://doi.org/10.1134/S0032945209010123

*Чеботарева Ю.В.* 2018. Аномалии позвоночника и позвонковые фенотипы у сеголеток и двухлеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes), развившихся из одной выборки эмбрионов // Тр. ИБВВ РАН. № 84 (87). С. 58–67.
https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10019

*Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В.* 2016. Особенности строения позвоночника сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) после раздельного и совместного воздействия магнитного поля и повышенной температуры на эмбрионы и их связь с размерными показателями рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 345–355.
https://doi.org/10.7868/S0042875216030036

*Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н.* 1981. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.

*Lindsey C.C.* 1988. Factors controlling meristic variation // Fish physiology. V. XI B. Physiology of developing fish: viviparity and posthatching juveniles / Eds. Haar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 197–274.

*Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V. et al.* 2001. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // J. Ichthyol. V. 41. Suppl. 2. P. 133–179.

*ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 642*

*УДК 597.5.591.9*

# АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИХТИОФАУНЫ ВНУТРЕННИХ И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ОСТРОВА САХАЛИН. 3. СЕМЕЙСТВА PRIACANTHIDAE–SEBASTIDAE[#]

**© 2021 г. Ю. В. Дылдин[1, *], А. М. Орлов[1, 2, 3, 4, 5, 6]**

*[1]Томский государственный университет, Томск, Россия*

*[2]Истиутут океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия*

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

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

*[5]Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия*

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

*****E-mail: yurydyldin@gmail.com*

Поступила в редакцию 20.07.2020 г.
После доработки 27.07.2020 г.
Принята к публикации 27.07.2020 г.

В третьей части работы приводится продолжение аннотированного списка видов рыб, встречающихся в морских (в пределах 200-мильной зоны), солоноватых и пресных водах Сахалина – 145 видов из двух отрядов, 22 семейств и 61 рода.

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

**DOI:** 10.31857/S0042875221060060

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 643–655

УДК 597.585.591.5

# РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРНО-ПОЛОВОЙ СОСТАВ И ПИТАНИЕ МЯГКОГО БОРОДАВЧАТОГО БЫЧКА *MALACOCOTTUS GIBBER* (PSYCHROLUTIDAE) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

**© 2021 г. В. В. Панченко[1, *], О. И. Пущина[2]**

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

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

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

Поступила в редакцию 27.10.2020 г.
После доработки 02.11.2020 г.
Принята к публикации 02.11.2020 г.

В северо-западной части Японского моря мягкий бородавчатый бычок *Malacocottus gibber*, за исключением нетипичной поимки на глубине 79 м, встречается в диапазоне от 160 до 940 м (максимальная глубина тралений) при температуре воды 0.1–2.6°С. В южном районе (ниже 47°10′ с.ш.) в тёплый период года предпочитает диапазон 300–500 м, в холодный – более 400 м. В северном районе (выше 47°10′ с.ш.) в течение всего года тяготеет к 500–700 м, причём в холодный период плотность здесь повышается за счёт подхода рыб с меньших глубин. В южном районе по сравнению с северным образует более плотные концентрации, начинает встречаться на меньшей глубине, отмечен до более высоких значений температуры. Достигает длины 31 см. Созревает при достижении длины 15–18 см; в этой размерной группе доля самцов больше, чем среди молоди и в особенности взрослых рыб. В целом в популяции преобладают самки в соотношении полов 1.5 : 1.0. *M. gibber* является эврифагом, потребляющим в основном северную креветку, кальмаров рода *Gonatopsis*, полихет, гаммарид и эвфаузиид. В весенне-летний период средний суточный рацион особей длиной 11–25 см составляет 2.5% массы тела; значительной размерно-возрастной и сезонной динамики интенсивности питания не наблюдается.

*Ключевые слова:* мягкий бородавчатый бычок *Malacocottus gibber*, распределение, глубина, плотность концентраций, размеры, состав пищи, суточный рацион, Японское море, Татарский пролив, зал. Петра Великого.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060138

Мягкий бородавчатый бычок *Malacocottus gibber* – эндемик Японского моря (Shinohara et al., 1992; Stevenson, 2015) и один из массовых мезобентальных видов рыб этого водоёма (Amaoka et al., 1995; Борец, 2000; Choi et al., 2003; Nakabo, 2002; Парин и др., 2014).

Во многих публикациях указывается на присутствие в Японском море двух видов рода *Malacocottus*: мягкого чернопёрого бычка *M. zonurus* и мягкого бородавчатого бычка *M. gibber*. Согласно проведённой японскими авторами ревизии (Shinohara et al., 1992), у западного побережья Японии обитает *M. gibber*. Стивенсон (Stevenson, 2015), исследовавший образцы *Malacocottus* из разных районов ареала рода, также пришёл к выводу о наличии в Японском море только этого вида. Имеются сведения о подтверждённых поимках у материкового побережья Японского моря подвида *M. zonurus microphthalmus* Popov, 1933 – 2 экз. в зал. Чосонман, КНДР и 1 экз. в зал. Владимир, Приморье (Линдберг, Красюкова, 1987); однако по современной классификации этот подвид признан младшим синонимом *M. gibber* (Fricke et al., 2020). Указанные особи хранятся в коллекции Зоологического института (ЗИН РАН); по нашей просьбе сотрудник ЗИН РАН Б.А. Шейко просмотрел два сохранившихся экземпляра и подтвердил, что они являются *M. gibber*. При подготовке настоящей работы мы совместно с А.А. Балановым (ННЦМБ ДВО РАН) определили видовую принадлежность собранных им в северной части Японского моря (у о-ва Сахалин и у материкового побережья) 17 особей рода *Malacocottus*, которые также оказались *M. gibber*. Сборы рыб выполнены случайным образом из траловых уловов во время рейса СахНИРО на НИС “Дмитрий Песков” в 2007 г. Таким образом, *M. gibber* является единственным представителем рода *Malacocottus* в Японском море.

Биология *M. gibber* изучена слабо. В немногочисленных иностранных публикациях приведены ограниченные данные по его батиметрическому распределению, размерам, репродуктивным характеристикам и питанию в южных районах Японского моря, а также размножению в искусственных условиях (Minami, 2000; Okiyama, 2004; Kono et al., 2008; Choi et al., 2009; Sohn et al., 2010; Tsuruwaka, Shimada, 2011). В литературе по российским водам Японского моря содержатся лишь отрывочные сведения о встречаемости, распределении и питании этого вида, фигурирующего как *M. zonurus* (Ким Сен Ток, 2001; Новиков и др., 2002; Пущина, 2005, 2014; Соколовский и др., 2007, 2009; Соломатов, 2008; Шунтов и др., 2014; Панченко и др., 2016).

Цель настоящей работы – охарактеризовать сезонное батиметрическое и пространственное распределение, размерно-половую структуру и питание *M. gibber* в северо-западной части Японского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы донных траловых съёмок и контрольных тралений у российского материкового побережья Японского моря (рис. 1) на судах ТИНРО и СахНИРО. Проанализированы данные, в сборе которых авторы принимали участие, и архивные материалы за 1981–2016 гг. Территориально акватория побережья, расположенного выше м. Золотой (47°19′3″ с.ш.), относится к Хабаровскому краю, ниже – к Приморскому. В последнем выделяются зал. Петра Великого и воды Северного Приморья. Так как уловы мягкого бородавчатого бычка в заливе и на большей части акватории Северного Приморья были близки, при анализе распределения они были объединены в южный район. Прилегающие к м. Золотой воды Приморского и Хабаровского краёв, в которых его распределение оказалось ближе к расположенной выше материковой акватории Татарского пролива, объединены с ней в северный район. Граница между районами проведена по 47°10′ с.ш.

Проанализированы данные 10874 тралений на глубинах от 2 до 940 м, из них в диапазоне глубин обнаружения мягкого бородавчатого бычка – 5005 тралений. Проведено 5820 измерений придонной температуры воды. Ловы выполняли донными тралами с длиной верхней подборы от 20 до 69 м (горизонтальное раскрытие от 13 до 38 м) и ячеёй в кутце от 10 до 30 мм. Скорость тралений составляла 1.5–4.5 (2.7) узлов. Для получения сравнимых результатов при использовании тралов разных конструкций уловы рыб пересчитывали на плотность по формуле: $P = B/S$, где $P$ – плотность, экз/км$^2$; $B$ – улов, экз.; $S$ – площадь траления, км$^2$. Так как вопрос о коэффициентах уловистости рыб остаётся дискуссионным, данный показатель при пересчёте на плотность не вводили. Анализ пространственного распределения выполнен с помощью программного пакета CHARTMASTER методом сплайн-аппроксимации.

Деление на гидрологические сезоны базируется на классификации Зуенко (1994): зима – январь–февраль, весна – март–апрель, лето – июнь–сентябрь, осень – ноябрь–декабрь. Поскольку батиметрическое распределение мягкого бородавчатого бычка в зимний, весенний и осенний сезоны оказалось сходным, эти сезоны были объединены в холодный период года. В тёплый же период года, помимо летнего сезона, вошли вторая половина мая (переходного месяца между весенним и летним сезонами) и первая половина октября (переходного месяца между летним и весенним сезонами). Первая половина мая и вторая половина октября отнесены к холодному периоду.

Измеряли длину по Смитту (*FL*), которая у мягкого бородавчатого бычка соответствует общей длине (*TL*), у 16 166 особей, из них 810 с определением пола. Биоанализ проведён у 100 особей. Материал по питанию (310 желудков) собран на материковом склоне Приморья (300–750 м) в марте–июле. Пробы обрабатывали в соответствии с Методическим пособием (1974). Величину суточного рациона рыб оценивали методом Новиковой (1949) в модификации Чучукало и Напазакова (1999) путём определения продолжительности переваривания исходной (восстановленной) массы пищевых объектов в зависимости от температуры придонного слоя воды. Среднее значение рациона и соотношение в нём компонентов вычислены с учётом биомасс исследованных размерных групп и их вклада в общее потребление.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В северо-западной части Японского моря мягкий бородавчатый бычок относится к мезобентальной группировке рыб, представители которой в течение года предпочитают материковый склон и лишь эпизодически заходят на глубины < 200 м (Соломатов, 2008). Ким Сен Ток (2001) при описании миграций рыб у юго-западной части Сахалина относит его к видам, достаточно равномерно распределяющимся на акватории в течение года. Поскольку мы также не выявили существенных смещений его в другие районы, при анализе пространственного распределения сезонные данные были объединены.

Скопления мягкого бородавчатого бычка формировались практически на всех обследованных участках материкового склона, хотя южнее м. Золотой их плотность была, как правило, выше. При кажущейся по представленным данным не-

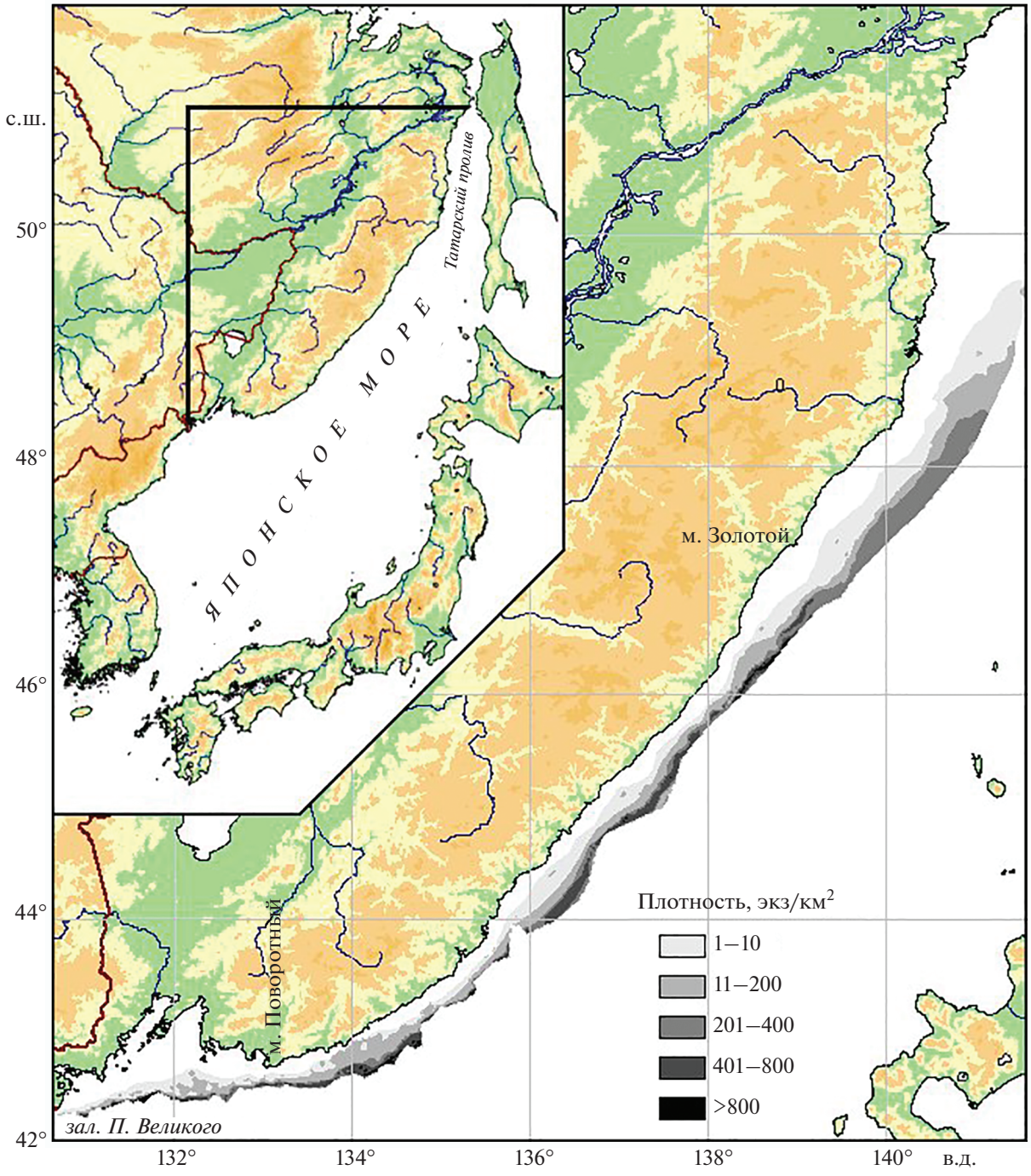



**Рис. 1.** Пространственное распределение мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* в северо-западной части Японского моря, по данным тралений в диапазоне глубин 2–940 м.

равномерности распределения (рис. 1) в большинстве случаев это связано с разнокачественностью материала. Свал глубин, где зачастую отмечаются значительные уловы мягкого бородавчатого бычка, не удалось равномерно охватить исследованиями в связи с отсутствием на многих участках мест, пригодных для тралений. Этим можно объяснить его низкую плотность у юго-западной границы района работ, а также у 132° и 136° в.д., где с мористой стороны наиболее явственно вклиниваются уступами необследованные места.

На обследованных глубоководных участках концентрации мягкого бородавчатого бычка наиболее часто формировались в центральной части зал. Петра Великого западнее 132° в.д. (у примы-

кающего к нему необследованного участка крутого свала глубин), а также у побережья Северного Приморья между 133° и 135° в.д. (рис. 1), что может быть связано с особенностями гидрологического режима. В центральной области залива проходит зона раздела циркуляции вод (Зуенко, 2008). Зимой здесь продуцируется большой объём опускающейся на дно воды, которая обеспечивает вентиляцию водных масс, что, видимо, благоприятствует подходам мягкого бородавчатого бычка. На повышение же его уловов между 133° и 135° в.д., вероятно, влияет зона дивергенции, которая находится в центральной части моря и вытянута на северо-восток, но в указанном районе имеет почти широтное направление и вплотную примыкает к материковому шельфу (Яричин, Покудов, 1982).

При продвижении в северном направлении заметное понижение плотности поселений мягкого бородавчатого бычка началось у траверза м. Золотой, в районе 47°10′ с.ш. (рис. 1). Самая северная его поимка была зарегистрирована у 49°30′ с.ш. на глубине 217 м. Очевидно, что отсутствие уловов выше указанной координаты обусловлено мелководность северной части Татарского пролива. Однако в расположенной ниже глубоководной части пролива уменьшение уклона дна, напротив, расширяет площадь пригодного для жизни этого вида биотопа. Уменьшение плотности поселений мягкого бородавчатого бычка в северной области связано с тем, что в расположенных выше м. Золотой водах Татарского пролива гидрологический режим значительно отличается от такового в расположенных ниже водах северо-западной части Японского моря. В проливе, особенно с материковой стороны, формируется подповерхностный слой вод с пониженной температурой и солёностью, опускающийся за счёт зимней конвекции в придонные слои и нередко сохраняющийся даже летом (Зуенко, 2008). Влияние этого фактора проявляется и в относительно глубоководной зоне. Такие воды проникают на юг до 46° с.ш., однако южнее м. Золотой их влияние ослабевает. В связи с особенностями гидрологии материковая акватория Татарского пролива является неблагоприятной для обитания многих видов рыб, в том числе представителей близкого в систематическом отношении семейства Cottidae, в частности, для дальневосточного шлемоносца Gymnocanthus herzensteini (Калчугин и др., 2016).

Минимальная глубина обнаружения мягкого бородавчатого бычка в северо-западной части Японского моря, сведения о которой можно считать достоверными, составила 79 м и была зарегистрирована в начале апреля в периферийной области южного района – в зал. Петра Великого (Панченко и др., 2016). Глубже, согласно архивным данным, отмечалось по одной его особи в трёх тралениях на глубинах 128–140 м. Однако эти поимки нельзя считать достоверными, так как каждому из этих ловов предшествовали работы на больших глубинах, в которых присутствовали особи мягкого бородавчатого бычка. Полностью же в период съёмки очистить трал от гидробионтов до следующей его постановки удаётся далеко не всегда, поэтому остаётся вероятность нахождения особей из предыдущего улова. Достоверных поимок не наблюдалось вплоть до 160-метровой изобаты, где в конце марта, также в границах залива, была отмечена одна его особь. Единичная поимка на сходной глубине (161 м) была в июне и в центральной области южного района. Учитывая большой объём проанализированных данных, можно констатировать, что меньшие глубины не являются для вида типичными. Объективным объяснением появления особи мягкого бородавчатого бычка у 80-метровой изобаты может быть вынос с глубинными водами в результате апвеллинга, отмечаемого в этом районе наряду с упоминавшимся выше процессом опускания в зимнее время водных масс в придонные слои воды (Зуенко, 2008). В северном районе, у материкового побережья Татарского пролива, минимальная глубина обнаружения мягкого бородавчатого бычка, отмеченная в феврале, была больше – 188 м. В летний же период этот показатель здесь составил 217 м.

В тёплый период года в южном районе мягкий бородавчатый бычок до 200-метровой изобаты встречался в уловах лишь эпизодически (табл. 1). Далее, в диапазоне глубин 201–250 м, частота его встречаемости приближалась к 25%, а на 251–300 м – к 50%. Постепенно увеличивалась здесь и плотность рыб, однако основные концентрации формировались на глубинах >300 м. С ростом глубины плотность поселений бычка, как и частота встречаемости, достигла высоких значений в диапазоне 401–500 м; далее следовало снижение (в большей степени удельной численности, чем частоты встречаемости), а на глубинах >700 м – новый рост этих показателей до максимальных из отмеченных. Однако данные по последнему диапазону в этот сезон вряд ли отражают реальные тенденции, так как в нём было проведено лишь два траления, причём на близких к 700-метровой изобате глубинах (733 и 735 м) на участке зал. Петра Великого, где традиционно наблюдались высокие уловы мягкого бородавчатого бычка (рис. 1). В северном районе, на акватории материковой части Татарского пролива, летом на максимальных из исследованных глубин (>700 м) было проведено больше ловов и плотность рыб, напротив, оказалась меньшей, чем в смежном диапазоне 501–700 м (табл. 1). Здесь этот показатель был наивысшим, хотя частота встречаемости оказалась сходной с таковой на глубинах > 700 м. В северном районе, как и в южном, до 300-метровой изобаты уловы были незначительны.

**Таблица 1.** Батиметрическое распределение мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* в северо-западной части Японского моря, 1981–2016 гг.

| Глубины, м | Южный район | | | | Северный район | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Средняя плотность, экз/км$^2$ | ЧВ, % | Средняя температура, °С | *N* | Средняя плотность, экз/км$^2$ | ЧВ, % | Средняя температура, °С | *N* |
| 79–100 | 0<br>+ | 0<br>+ | 2.12<br>0.79 | 441<br>299 | 0<br>0 | 0<br>0 | 1.43<br>1.00 | 77<br>37 |
| 101–150 | 0<br>0 | 0<br>0 | 1.79<br>1.20 | 397<br>378 | 0<br>0 | 0<br>0 | 1.47<br>1.32 | 91<br>47 |
| 151–200 | 9.3<br>1.7 | 5<br>4 | 1.54<br>1.20 | 139<br>250 | 0<br>1.2 | 0<br>3 | 1.38<br>1.09 | 64<br>33 |
| 201–250 | 39.9<br>48.1 | 25<br>26 | 1.34<br>1.16 | 175<br>303 | 1.5<br>0 | 3<br>0 | 1.18<br>1.03 | 59<br>36 |
| 251–300 | 114.3<br>165.2 | 49<br>40 | 1.18<br>0.94 | 94<br>245 | 27.8<br>1.0 | 7<br>4 | 1.05<br>0.85 | 41<br>25 |
| 301–400 | 860.3<br>405.5 | 86<br>67 | 0.95<br>0.82 | 162<br>452 | 87.0<br>26.9 | 34<br>27 | 0.80<br>0.76 | 61<br>49 |
| 401–500 | 919.9<br>597.4 | 96<br>77 | 0.75<br>0.63 | 106<br>366 | 70.7<br>224.0 | 47<br>73 | 0.70<br>0.55 | 30<br>44 |
| 501–700 | 557.4<br>614.7 | 83<br>85 | 0.56<br>0.52 | 95<br>244 | 275.2<br>395.7 | 84<br>93 | 0.48<br>0.38 | 50<br>30 |
| 701–940 | 1581.3<br>526.8 | 100<br>87 | 0.51<br>0.39 | 2<br>62 | 170.3<br>153.7 | 85<br>88 | 0.41<br>0.27 | 13<br>8 |

**Примечание.** Здесь и в табл. 2: над чертой – тёплый период года, под чертой – холодный; ЧВ – частота встречаемости, *N* – число тралений; "+" – нетипичная поимка на глубине 79 м.

Сравнивая два района обитания мягкого бородавчатого бычка в тёплый период, можно констатировать, что в южном минимальные глубины его обитания оказались меньшими, а в каждом из диапазонов глубин плотность поселений большей, чем в северном (табл. 1). Обитающие в северном районе особи тяготели к бóльшим глубинам, чем в южном. Обусловлены различия, видимо, тем, что северный район характеризуется более суровыми гидрологическими условиями. В связи с этим не случайно, что средние значения температуры в северном районе оказались ниже. Помимо температуры, негативное влияние на обитание бычка у материкового побережья Татарского пролива, по-видимому, оказывает распреснение, усиливающееся в направлении его кутовой части (Зуенко, 2008).

В холодный период года в южном районе представители вида по-прежнему концентрировались в основном на глубинах >300 м. В отличие от лета их плотность и частота встречаемости в диапазоне 501–700 м оказались выше, чем на 401–500 м (табл. 1). В северном районе в это время часть рыб, по сравнению с тёплым периодом, также была смещена несколько глубже: основные концентрации, как и летом, продолжали тяготеть к глубинам 501–700 м, однако плотность их, как и на глубинах 401–500 м, возросла. Произошло это, вероятно, за счёт подхода рыб с меньших глубин.

При сравнении распределения мягкого бородавчатого бычка в двух районах в холодный период года заметно, что, как и летом, основная масса рыб у материкового побережья Татарского пролива была относительно южного района сдвинута по склону ниже, а уловы рыб на глубинах образования концентраций меньше при близкой частоте встречаемости. Происходило это на фоне более низкой на севере придонной температуры воды (табл. 1) и, вероятно, солёности. Вместе с тем глубины образования наибольших скоплений в двух районах в холодный период оказались сходными – 501–700 м. Таким образом, различия в батиметрическом распределении мягкого бородавчатого бычка в сезонном аспекте выражены слабо. Хотя и проявляется его тяготение в холодный период к несколько большим глубинам, предпочитаемые батиметрические диапазоны в течение года значительно не меняются.

Судя по проявляющейся ниже 700-метровой изобаты тенденции уменьшения заселённости

**Таблица 2.** Распределение мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* в северо-западной части Японского моря в зависимости от придонной температуры, 1981–2016 гг.

| Придонная температура, °С | Южный район | | | Северный район | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Средняя плотность, экз/км$^2$ | ЧВ, % | *N* | Средняя плотность, экз/км$^2$ | ЧВ, % | *N* |
| −1.90...+0.09 | 0<br>0 | 0<br>0 | 1<br>256 | 0<br>0 | 0<br>0 | 16<br>27 |
| 0.10–0.20 | –<br>58.5 | –<br>18 | 0<br>57 | 0<br>58.5 | 0<br>36 | 4<br>11 |
| 0.21–0.40 | 109.9<br>207.1 | 45<br>51 | 11<br>210 | 127.1<br>157.7 | 57<br>53 | 21<br>36 |
| 0.41–0.60 | 606.4<br>428.6 | 83<br>57 | 87<br>380 | 126.1<br>184.1 | 49<br>42 | 49<br>59 |
| 0.61–0.80 | 625.1<br>374.3 | 75<br>56 | 126<br>425 | 71.3<br>63.7 | 20<br>23 | 60<br>47 |
| 0.81–1.00 | 665.0<br>191.1 | 69<br>43 | 104<br>337 | 15.3<br>10.0 | 7<br>6 | 67<br>32 |
| 1.01–1.20 | 348.5<br>95.6 | 47<br>30 | 100<br>258 | 1.7<br>2.1 | 3<br>3 | 38<br>34 |
| 1.21–1.50 | 70.9<br>96.5 | 17<br>12 | 181<br>294 | 0<br>0 | 0<br>0 | 101<br>40 |
| 1.51–2.00 | 11.9<br>8.9 | 5<br>7 | 423<br>228 | 0.4<br>0 | 1<br>0 | 95<br>31 |
| 2.01–2.60 | 0.1<br>30.5 | 1<br>3 | 274<br>156 | 0<br>0 | 0<br>0 | 32<br>16 |
| 2.61–22.60 | 0<br>0 | 0<br>0 | 799<br>171 | 0<br>0 | 0<br>0 | 101<br>25 |

**Примечание**. "–" – нет данных.

мягким бородавчатым бычком акватории, нам удалось охватить основные глубины его обитания, хотя полностью батиметрический диапазон этого вида в глубоководной части охвачен не был. Имеются сведения, что он обитает до глубин > 1000 м (Amaoka et al., 1995; Okiyama, 2004; Adachi et al., 2009; Парин и др., 2014). Между тем основные скопления приурочены к меньшим глубинам. По данным шести траловых съёмок в осенний и весенний периоды 2007–2009 гг. в япономорских водах Республики Корея на глубинах 300–900 м (Sohn et al., 2010), основные скопления *M. gibber* постоянно формировались ниже 300-метровой изобаты; при некоторых различиях предпочитаемых диапазонов глубин в разных съёмках в большинстве из них при приближении к 900-метровой изобате его плотность уменьшалась. У японских островов этот вид также предпочитает глубины 400–700 м (Okiyama, 2004; Tsuruwaka, Shimada, 2011).

Хотя не все траления сопровождались измерениями придонной температуры воды (в том числе и при выбивающейся поимке особи мягкого бородавчатого бычка на глубине 79 м), имеющийся массив данных (табл. 2) позволяет выявить его температурные предпочтения. Поимки мягкого бородавчатого бычка были нами отмечены при слабоположительном температурном фоне 0.1–2.6°С, тогда как в целом в проанализированном массиве данных температура в течение года варьировала от −1.9 до +22.6°С, а на глубинах охваченного нами типичного для вида диапазона обитания (от 160 м) – от 0 до 2.9°С.

В течение года температура обитания мягкого бородавчатого бычка варьировала незначительно, что не удивительно, принимая во внимание слабую сезонную изменчивость в распределении рыб по глубинам и довольно стабильные температурные условия в предпочитаемых диапазонах (табл. 1). Сезонное отличие в обоих районах заключалось лишь в незначительном смещении бычка в холодный период года в сторону меньших значений температуры (табл. 2). Региональная изменчивость в распределении относительно температурного фактора более выражена. В южном районе температурный диапазон его обитания

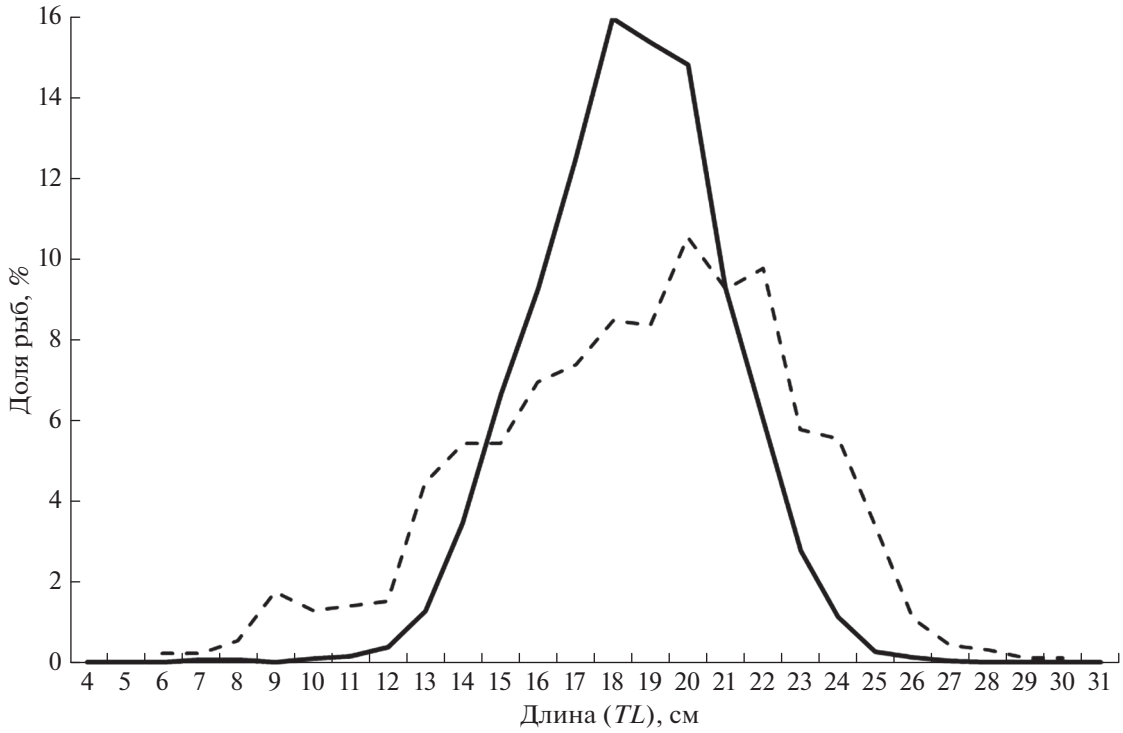



**Рис. 2.** Размерный состав мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* в уловах донного трала в южном (——) и северном (– –) районах северо-западной части Японского моря.

составил 0.1–2.6°C, тогда как в северном был 0.1–2.2°C. Относительно высокая плотность и частота встречаемости бычка в северном районе по сравнению с южным были приурочены к меньшим значениям температуры как в течение тёплого (0.2–0.6 против 0.4–1.0°C), так и холодного периода (0.2–0.6 против 0.4–0.8°C).

В уловах были отмечены особи мягкого бородавчатого бычка *TL* 4–31 см. Как минимальные, так и максимальные размеры рыб в северном районе были несколько меньше, чем на юге (рис. 2), что может быть следствием меньшего объёма выборки в первом районе (918 против 15248 экз.). Хотя относительно максимальной длины следует заметить, что, возможно, её уменьшение в северном направлении объективно. С продвижением далее на юг, в юго-восточную часть Японского моря, его наибольшая отмеченная длина оказалась ещё большей – *SL* 28 см (Okiyama, 2004), что близко *TL* 32 см.

В северном районе по сравнению с южным доли молоди мягкого бородавчатого бычка *TL* < 15 см, как и взрослых особей *TL* > 20 см в уловах были больше, а доля особей среднего размера (16–20 см) – меньше (рис. 2). Несмотря на различия в размерном составе, средняя длина в обоих районах оказалась сходной – 18.0 и 18.1 см соответственно в южном и северном. По данным биоанализа, достигшие *TL* 18 см особи в подавляющем большинстве являются половозрелыми, а созревание в массе начинается при *TL* ~ 15 см. В юго-восточной части Японского моря данный вид достигает половой зрелости при сходных размерах (Okiyama, 2004).

Сезонные различия размерного состава мягкого бородавчатого бычка по глубинам не прослеживаются, что позволило объединить данные по холодному и тёплому периодам (рис. 3). На глубинах ≤200 м в течение года отмечались лишь эпизодические поимки особей *TL* 12–20 см. В диапазоне 201–250 м в южном районе размерный ряд был довольно широк – *TL* 10–26 см (рис. 3а), а в северном были пойманы лишь две особи – молодь *TL* 8 и 10 см (рис. 3б). Ниже в обоих районах размерный состав бычка был существенно шире, в уловах присутствовали как молодь, так и взрослые особи. При этом наблюдалась тенденция уменьшения минимального размера рыб с глубиной, которая в диапазоне 251–300 м составляла 12 см, 301–400 м – 8 см, 401–500 м – 7 см, а самая мелкая особь *TL* 4 см была встречена ниже 600-метровой изобаты. Помимо уменьшения минимальных размеров в глубоководной зоне постепенно увеличивалась и доля мелких особей. Наиболее ярко это проявилось в северном районе, за счёт чего средний размер здесь на глубинах >700 м заметно снизился (рис. 3б). Следует отметить, что в тихоокеанских прикурильских и при-

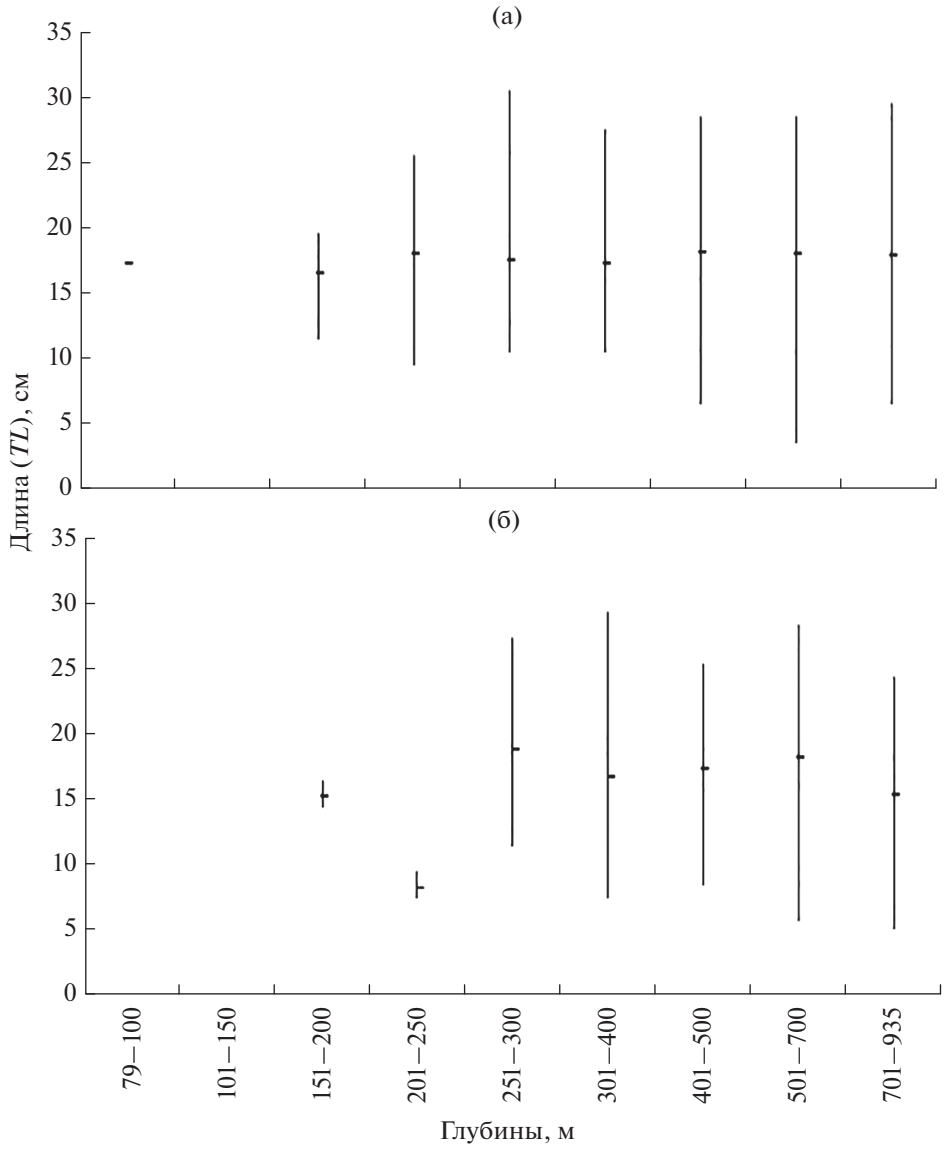



**Рис. 3.** Размерный состав мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* в уловах донного трала в разных диапазонах глубин в южном (а) и северном (б) районах северо-западной части Японского моря: (-) – среднее значение, (|) – пределы варьирования показателя.

камчатских водах тенденция уменьшения размеров с возрастанием глубины характерна и для близкородственного вида *M. zonurus* (Токранов, Орлов, 2001), вероятно, занимающего за пределами Японского моря сходную экологическую нишу.

Среди промеренных с определением пола особей мягкого бородавчатого бычка *TL* 7–27 см численно преобладали самки – 60%; их доля практически во всех размерных группах превышала долю самцов (рис. 4). Среди созревающих рыб *TL* 15–18 см преобладание самок минимальное, с увеличением длины их доля постепенно повышается – до 85% у рыб *TL* 24 см. Близкое к равному соотношения полов среди особей *TL* > 24 см, по всей видимости, обусловлено случайностью выборки малого объёма (две самки и два самца *TL* 25–27 см).

Преобладание самок и возрастание их доли среди взрослых рыб при достижении обоими полами сходных размеров, вероятно, характерно для рода *Malacocottus* в целом. В выборке *M. zonurus* из северо-западной части Берингова моря преобладают самки (55%) (Глубоков и др., 2019). В популяции *M. zonurus* из тихоокеанских вод северных Курильских о-вов и юго-восточной части Камчатки доля самок в среднем составляет 54%, а среди наиболее крупных особей (*TL* 33–35 см) – 80% (Токранов, Орлов, 2001). При этом авторы указывают, что длина одновозрастных самцов и самок близка, предельная дли-

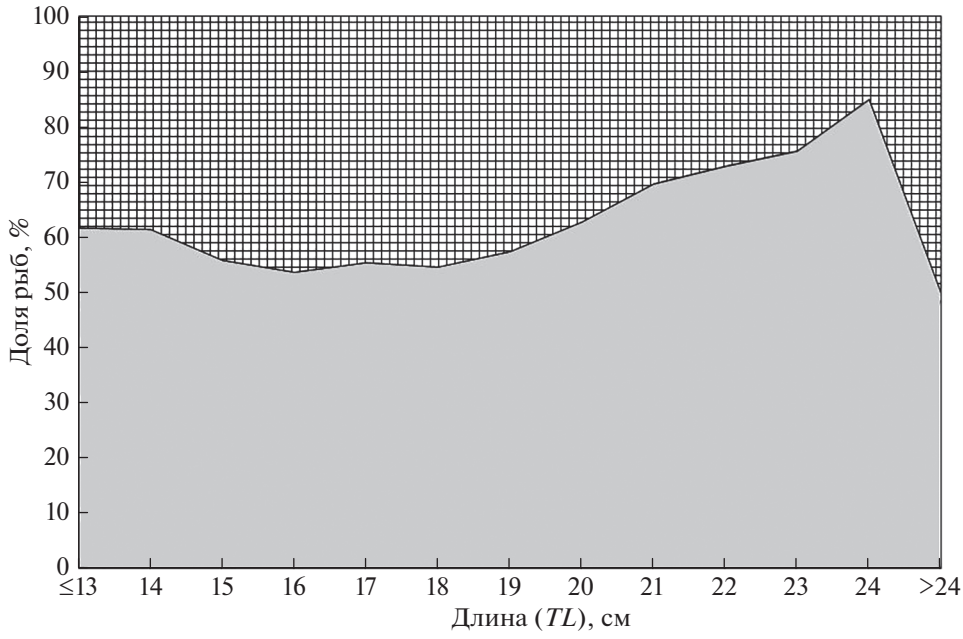



**Рис. 4.** Соотношение самцов (⊞) и самок (□) в разных размерных группах мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* в северо-западной части Японского моря.

на особей обоих полов составляет 35 см. Поэтому поступательное увеличение с ростом доли самок не может быть связано с половыми различиями темпа роста двух полов, а объяснить это можно, на наш взгляд, лишь большей смертностью самцов.

По данным литературы, в южных районах Японского моря ведущую роль в питании мягкого бородавчатого бычка играют нектобентосные, нектонные и планктонные организмы. На подводных возвышенностях Ямато и свале глубин Юго-Западного Хонсю в его желудках наиболее часто встречаются головоногие моллюски (Cephalopoda) – кальмар-светлячок *Watasenia scintillans* и командорский кальмар *Berryteuthis magister*, десятиногие раки (Decapoda), в том числе розовая креветка *Pandalus eous* и японский краб-стригун *Chionoecetes japonicus*, а также планктонные ракообразные – гипериидиы (Hyperiidea), эвфаузииды (Euphausiacea), мизиды (Mysidacea) (Minami, 2000; Okiyama, 2004; Kono et al., 2008). В южнокорейских водах основу рациона *M. gibber* по массе составляют декаподы, преимущественно крабы (Brachyura) – 38.5% и рыбы – 18.9% (Choi et al., 2009), однако к основной пище бычка авторы относят неидентифицированных амфипод (Amphipoda), головоногих моллюсков и крабов, имеющих наибольшие индексы относительной значимости, и при этом характеризуют его как мезопелагофага.

Результаты наших исследований показали, что на материковом склоне северо-западной части Японского моря в число ведущих компонентов корма мягкого бородавчатого бычка наряду с массовыми видами нектобентоса (северная креветка *Pandalus borealis*), нектона (кальмары рода *Gonatopsis*) и планктона (эвфаузиида *Thysanoessa longipes*) входят бентосные беспозвоночные – многощетинковые черви (Polychaeta) и амфиподы-гаммариды (Gammaridea) (табл. 3). Для молоди бычка *TL* 11–15 см эти мелкие донные гидробионты служат главной пищей, а северная креветка, гипериида *Themisto japonica*, эвфаузииды и брюхоногие моллюски (Gastropoda) – второстепенной. С увеличением размеров рыб доля бентоса (особенно гаммарид) в их рационе заметно сокращается, но возрастает доля креветок, кальмаров и эвфаузиид. Взрослые особи *TL* 21–25 см переходят на потребление в основном креветок и кальмаров, используя в качестве дополнительной пищи червей, гаммарид и рыб. Приведённые данные свидетельствуют, что мягкий бородавчатый бычок является эврифагом, формирующим свой рацион за счёт представителей разных экологических групп животных и в трофологическом отношении очень близок к *M. zonurus* (Чучукало, 2006).

Региональная изменчивость питания *M. gibber* прослеживается не только при сравнении данных из южной и северо-западной части Японского моря, но и в пределах рассматриваемой нами акватории. Так, в зал. Петра Великого в его пище доминируют полихеты (28.2%) и гаммариды (20.9%), составляющие в сумме с другими донными беспозвоночными >60%, а северная креветка (10.4%) и кальмары (6.7%) имеют второстепенное значение (рис. 5а). Иная картина наблюдается в

**Таблица 3.** Состав пищи мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* на материковом склоне северо-западной части Японского моря (март–июль), % массы

| Компонент пищи и другие показатели | Размерная группа, см | | | В среднем |
|---|---|---|---|---|
| | 11–15 | 16–20 | 21–25 | |
| Actiniaria | 0.5 | 3.6 | 0.2 | 2.1 |
| Polychaeta: | 24.2 | 20.0 | 7.8 | 15.6 |
| *Eulalia sigeformis* | 3.2 | 1.9 | 1.9 | 2.0 |
| *Phyllodoce groenlandica* | 7.8 | 3.4 | 1.1 | 2.7 |
| *Aphrodita talpa* | – | 0.6 | 2.0 | 1.2 |
| *Glycera capitata* | 2.7 | 0.4 | – | 0.3 |
| *Flabelligera affinis* | 2.9 | 6.5 | 0.1 | 3.9 |
| Maldanidae gen. sp. | – | 4.1 | – | 2.3 |
| Polychaeta varia | 7.6 | 3.1 | 2.7 | 3.2 |
| Amphipoda: | 41.7 | 12.5 | 5.1 | 11.3 |
| *Lilljeborgia serratoides* | 5.2 | – | – | 0.3 |
| *Anonyx nugax* | – | 1.7 | – | 1.0 |
| *Anonyx* sp. | 4.3 | 3.9 | 4.6 | 4.2 |
| *Opisa eschrichti* | – | 1.1 | – | 0.6 |
| *Nicippe tumida* | 13.6 | 1.3 | + | 1.5 |
| *Syrrhoe crenulata* | 2.4 | 1.2 | – | 0.8 |
| Gammaridea varia | 4.8 | 2.4 | 0.2 | 1.7 |
| *Themisto japonica* | 11.4 | 0.9 | 0.3 | 1.2 |
| Euphausiacea: | 7.3 | 17.3 | 1.1 | 10.6 |
| *Thysanoessa longipes* | 3.9 | 17.2 | 0.4 | 10.1 |
| Euphausiacea varia | 3.4 | 0.1 | 0.7 | 0.5 |
| Decapoda: | 11.7 | 22.6 | 49.0 | 32.1 |
| *Pandalus borealis* | 11.7 | 15.3 | 43.6 | 25.9 |
| *Eualus townsendi* | – | 0.3 | 1.7 | 0.8 |
| *Spirontocaris brevidigitata* | – | 2.6 | – | 1.5 |
| *Argis toyamaensis* | – | – | 1.7 | 0.6 |
| *Crangon communis* | – | 3.0 | - | 1.7 |
| *Chionoecetes opilio* | – | 0.4 | 1.5 | 0.8 |
| Decapoda varia | – | 1.0 | 0.5 | 0.8 |
| Gastropoda: | 7.5 | 5.4 | + | 3.4 |
| *Cryptonatica* sp. | 7.3 | 0.7 | – | 0.7 |
| Gastropoda varia | 0.2 | 4.7 | + | 2.7 |
| Bivalvia: | 0.8 | 5.4 | 1.6 | 3.6 |
| *Yoldia* sp. | 0.8 | 4.0 | 1.1 | 2.7 |
| Bivalvia varia | - | 1.4 | 0.5 | 0.9 |
| Cephalopoda: | 0.9 | 9.3 | 25.4 | 15.0 |
| *Gonatopsis* sp. | 0.9 | 9.3 | 25.4 | 15.0 |
| Ophiuroidea | 1.8 | 2.0 | 1.9 | 2.0 |
| Pisces: | – | – | 6.5 | 2.5 |
| *Bothrocara hollandi* | – | – | 2.5 | 1.0 |
| Pisces varia | – | – | 4.0 | 1.5 |
| Прочие | 3.6 | 1.9 | 1.4 | 1.8 |
| Средний суточный рацион, % массы тела | 2.3 | 2.2 | 3.0 | 2.5 |
| Число желудков, шт. | 64 | 155 | 91 | 310 |
| Доля пустых желудков, % | 20.3 | 7.7 | 8.8 | 10.6 |

**Примечание**. “+” – доля компонента < 0.1%, “–” – компонент отсутствует.

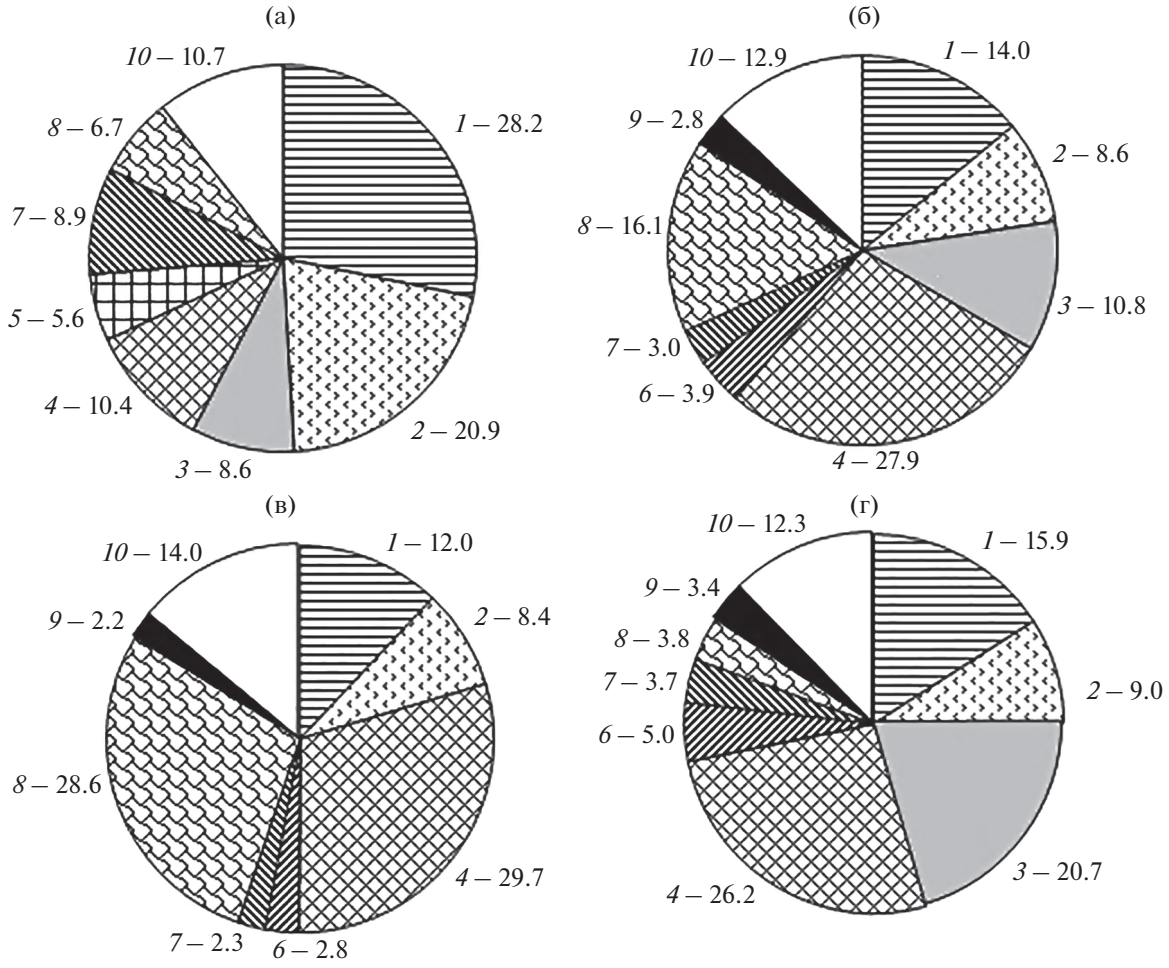



**Рис. 5.** Состав пищи (% массы) мягкого бородавчатого бычка *Malacocottus gibber* в весенне-летний период в зал. Петра Великого (а) и в водах Северного Приморья (б–г): а, б – весенне-летний период, в – март–май, г – июль; компоненты пищи: *1* – Polychaeta, *2* – Gammaridea, *3* – Euphausiacea, *4* – *Pandalus borealis*, *5* – *Chionoecetes opilio*, *6* – Gastropoda, *7* – Bivalvia, *8* – Cephalopoda, *9* – Pisces, *10* – прочие.

водах Северного Приморья (рис. 5б), где в рационе бычка лидируют креветка (27.9%) и кальмары (16.1%), а доля полихет (14.0%), гаммарид (8.6%), как и всего бентоса (34.4%), значительно уступает таковой в заливе. Следует также отметить различия в потреблении обыкновенного краба-стригуна *Chionoecetes opilio*. Этот массовый вид, обитающий в основном на глубинах <400 м, в целом не играет существенной роли в питании мягкого бородавчатого бычка, однако на материковом склоне залива его молодь составляет заметную часть содержимого желудков рыб (5.6%), тогда как в водах Северного Приморья его доля ничтожно мала (0.2%). Перечисленные различия обусловлены, по-видимому, региональными особенностями кормовой базы бычка и в первую очередь – разным уровнем обилия потребляемых им видов декапод и головоногих моллюсков. Известно, что на материковом склоне Северного Приморья удельная биомасса кальмаров рода *Gonatopsis* в придонном слое воды превышает таковую в зал. Петра Великого в 1.6 раза (Шунтов и др., 2014). Гораздо выше в этом районе и удельная биомасса северной креветки – в 4.4 раза, в то время как у краба-стригуна она в 3.4 раза ниже, чем в заливе (Колпаков и др., 2018).

Сезонная динамика пищевого спектра *M. gibber* менее выражена, чем размерно-возрастная и региональная. В частности, в водах Северного Приморья значительные сезонные различия обнаружены только в потреблении кальмаров и эвфаузиид (рис. 5в, 5г). Соотношение этих компонентов в рационе бычка от весны к лету меняется в противофазе, при этом резкое падение доли кальмаров в пище (с 28.6% в марте–мае до 3.8% в июле) почти полностью компенсируется ростом доли эвфаузиид (соответственно с 0.7 до 20.7%) и отчасти бентосных беспозвоночных. Выявленные изменения являются, очевидно, следствием батиметрических различий в структуре кормовой

базы бычка. Хотя рассматриваемый вид не совершает протяжённых сезонных миграций, в тёплый период года в 1.5–2.0 раза увеличивается плотность его концентрации на глубинах 300–500 м (табл. 1), где удельная биомасса кальмаров рода *Gonatopsis* в 5.7 раза ниже, чем в диапазоне 500–700 м (Шунтов и др., 2014). Вместе с тем в верхнем отделе материкового склона в весенне-летний период происходит массовое развитие эвфаузиид (Долганова, 2001), образующих в светлое время суток придонные скопления, доступные для демерсальных рыб.

По нашим оценкам, величина суточного рациона исследованных размерных групп мягкого бородавчатого бычка составляет 2.2–3.0% (в среднем – 2.5%) массы тела (табл. 3). Сезонные различия этого показателя не велики (2.8 и 2.2% весной и летом), что, вероятно, связано с обитанием бычка в относительно стабильных абиотических условиях материкового склона.

## ВЫВОДЫ

1. В северо-западной части Японского моря мягкий бородавчатый бычок обитает в основном на глубине от 160 до 940 м. В южном районе, ниже траверза м. Золотой, начинает встречаться с меньших глубин, чем в северном, у материкового побережья Татарского пролива. Концентрации рыб в южном районе также несколько мельче, а их плотность выше.

2. В течение года повсеместно основная масса мягкого бородавчатого бычка предпочитает глубины >300 м. Сезонные различия в распределении проявляются в основном в смещении в холодный период концентраций на несколько большие глубины материкового склона. В южном районе наиболее заселёнными в тёплый период является диапазон 301–500 м, в холодный – > 400 м. В северном районе постоянно наибольшие концентрации тяготеют к глубинам 501–700 м, причём в холодный период их плотность повышается за счёт подхода рыб с меньших глубин.

3. В южном районе мягкий бородавчатый бычок встречается при температуре воды 0.1–2.6°C, в северном – при 0.1–2.2°C. В обоих районах в холодный период года он тяготеет к меньшим значениям температурного фона.

4. Мягкий бородавчатый бычок достигает *TL* 31 см; максимального для вида размера, вероятно, могут достигать особи обоих полов; созревает при *TL* 15–18 см. Средние размеры рыб в уловах в южном и северном районе северо-западной части Японского моря близки – соответственно 18.0 и 18.1 см; при этом в северном районе доля молоди, как и взрослых особей, несколько выше. В целом в популяции соотношение самки : самцы составляет 1.5 : 1.0. В период созревания доля самцов повышается, хотя и не достигает равного с самками. Среди взрослых рыб прослеживается тенденция возрастания доли самок с увеличением длины.

5. Мягкий бородавчатый бычок является эврифагом. Основу рациона молоди *TL* 11–15 см составляют полихеты и гаммариды, взрослых особей *TL* 16–20 см – полихеты, эвфаузииды и северная креветка, *TL* 21–25 см – креветка и кальмары рода *Gonatopsis*. Региональная и сезонная изменчивость состава пищи бычка обусловлена, по-видимому, особенностями кормовой базы. В весенне-летний период величина суточного рациона бычка составляет в среднем 2.5% массы тела, при этом значительной размерно-возрастной и сезонной динамики интенсивности питания не наблюдается.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность сотрудникам А.Н. Вдовину, П.В. Калчугину, С.Ф. Соломатову, М.И. Бойко, Д.В. Антоненко и П.Г. Милованкину (ТИНРО), а также Ким Сен Току (СахНИРО) за помощь в сборе материала. Особая благодарность – А.А. Баланову (ННЦМБ ДВО РАН), также принимавшему участие в сборе материала и собравшему при этом коллекцию фиксированных рыб, просмотренных вместе с ним при подготовке настоящей работы. Не менее благодарны Б.А. Шейко (ЗИН РАН), по нашей просьбе любезно проверившему видовую принадлежность хранящихся в коллекции ЗИН РАН особей рода *Malacocottus* из вод Японского моря.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

*Глубоков А.И., Глубоковский М.К., Ковачева Н.П.* 2019. Новые данные о мягком бычке *Malacocottus zonurus* (Psychrolutidae) из северо-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 360–363. https://doi.org/10.1134/S0042875219030068

*Долганова Н.Т.* 2001. Состав, сезонная и межгодовая динамика планктона северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 128. Ч. III. С. 810–889.

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

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

*Калчугин П.В., Бойко М.И., Соломатов С.Ф., Черниенко Э.П.* 2016. Современное состояние ресурсов донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 54–69.

*Ким Сен Ток.* 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.

*Колпаков Н.В., Корнейчук И.А., Надточий В.А.* 2018. Современные данные по составу и распределению трало-

вого макрозообентоса в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 193. С. 33–49. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-33-49

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

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.

*Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.* 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.

*Новикова Н.С.* 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вестн. МГУ. № 9. С. 107–111.

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

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

*Пущина О.И.* 2005. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 142. С. 246–269.

*Пущина О.И.* 2014. О питании некоторых глубоководных рыб в зал. Петра Великого (Японское море) // Тр. II Междунар. науч.-практ. конф. “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 128–131.

*Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф.* 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.

*Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.* 2009. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 376 с.

*Соломатов С.Ф.* 2008. Состав и многолетняя динамика донных ихтиоценов северного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.

*Токранов А.М., Орлов А.М.* 2001. Некоторые биологические особенности психролютовых рыб (Psychrolutidae) тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов. 2. Размерно-возрастной, половой состав и питание // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 605–614.

*Чучукало В.И.* 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 483 с.

*Чучукало В.И., Напазаков В.В.* 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.

*Шунтов В.П., Волвенко И.В., Кулик В.В., Бочаров Л.Н.* 2014. Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 748 с. https://doi.org/10.13140/2.1.3893.7287.

*Яричин В.Г., Покудов В.В.* 1982. Формирование структурных особенностей гидрофизических полей и течений в северной глубоководной части Японского моря // Тр. ДВНИИ. Вып. 96. С. 86–95.

*Adachi T., Hagihara S., Itoh M. et al.* 2009. Genetic population structure and morphological characters of Japanese psychrolutids of genus *Malacocottus* (Scorpaeniformes: Psychrolutidae) // Ichthyol. Res. V. 56. P. 323–329. https://doi.org/10.1007/s10228-009-0101-6

*Amaoka K., Nakaya K., Yabe M.* 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd, 391 p.

*Choi J.H., Hong B.K., Jun Y.Y. et al.* 2009. Feeding comparison of three deep-sea fish, *Lumpenella longirostris, Malacocottus gibber* and *Bothrocara hollandi*, in the East Sea // J. Kor. Fish. Soc. V. 42. № 2. P. 151–156.

*Choi Y., Kim J.-H., Park J.-Y.* 2003. Marine fishes of Korea. Seoul: Kyo–Hak Publ. Co. Ltd., 648 p.

*Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* (eds.). 2020. Eschmeyer’s catalog of fishes: genera, species, references. (http:// http://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 10/2020)

*Kono K., Minami T., Yamada H. et al.* 2008. Bioaccumulation of tributyltin and triphenyltin compounds through the food web in deep offshore water // Coastal Mar. Sci. V. 32. № 1. P. 102–107.

*Minami T.* 2000. Predator-prey relationship and trophic levels of the pink shrimp, *Pandalus eous*, in the Yamato Bank, the Sea of Japan // J. Shellfish Res. V. 19. № 1. P. 553–554.

*Nakabo T.* (ed.). 2002. Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1749 p.

*Okiyama M.* 2004. Deepest demersal fish community in the Sea of Japan: A review // Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ. V. 29. P. 409–429.

*Shinohara G., Yabe M., Amaoka K., Meguro T.* 1992. A psychrolutid, *Malacocottus gibber*, collected from the mesopelagic zone of the Sea of Japan, with comments on its intraspecific variation // Jpn. J. Ichthyol. V. 38. № 4. P. 419–424.

*Sohn M.H., Lee H., Hong B.K., Chun Y.Y.* 2010. Seasonal variation of species composition by depths in deep sea ecosystem of the East Sea of Korea // J. Kor. Soc. Fish. Tech. V. 46. № 4. P. 376–391. https://doi.org/10.3796/KSFT.2010.46.4.376

*Stevenson D.E.* 2015. The validity of nominal species of *Malacocottus* (Teleostei: Cottiformes: Psychrolutidae) known from the Eastern North Pacific with a key to the species // Copeia. V. 103. № 1. P. 22–33. https://doi.org/10.1643/CI-14-074

*Tsuruwaka Y., Shimada E.* 2011. Rearing and spawning of the deep-sea fish *Malacocottus gibber* in the laboratory // Ichthyol. Res. V. 58. P. 188–190. https://doi.org/10.1007/s10228-010-0200-4

УДК 597.08

# ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ ЧЁРНОБРЮХОГО УДИЛЬЩИКА *LOPHIUS BUDEGASSA* В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЭГЕЙСКОГО МОРЯ, ТУРЦИЯ[#]

**© 2021 г. А. М. Щенбахар[1], *, О. Озайдин[1]**

[1]*Университет Эгэ, Измир, Турция*

**E-mail: a.mertsenbahar@gmail.com*

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.
После доработки 21.06.2021 г.
Принята к публикации 22.06.2021 г.

Удильщики, или морские черти, рода *Lophius* в настоящее время приобретают все бóльшую экономическую ценность и становятся востребованными во всем мире. Чернобрюхий удильщик *Lophius budegassa* (Spinola, 1807) имеет важное экономическое значение для рыбопромысловых флотов и рыбных рынков всех европейских стран. Однако, несмотря на экономическую ценность, его биология, экология и особенно питание изучены плохо. В нашем исследовании для изучения экологии питания *L. budegassa* из траловых уловов рыбопромысловых судов в центральной части Эгейского моря в период с сентября 2017 по август 2018 гг. всего было собрано 558 желудков. Из них 284 оказались пустыми, а желудки с пищей были исследованы с определением количества (N%), массы (W%), частоты встречаемости (O%) и относительной важности (IRI%) пищевых объектов. В результате было выявлено, что в природе эта хищная рыба питается многими видами жертв и в целом состав её пищи включает рыб, головоногих моллюсков и ракообразных. Рыбы были наиболее важной группой (IRI 59.4%). Европейский хек *Merluccius merluccius* и глубоководная розовая креветка *Parapenaeus longirostris* являлись основными пищевыми объектами *L. budegassa* в обследованном районе. Состав пищи рассматриваемого вида в центральной части Эгейского моря у различных размерных групп различался: у молоди общей длиной (*TL*) ≤ 150 мм доминирующим пищевым объектом был обыкновенный капеллан *Trisopterus minutus*, у особей (*TL* 150–300 мм) – *M. merluccius*, у рыб *TL* 300–450 мм и *TL* 450–650 мм – *P. longirostris* и более крупные особи донных рыб, такие как *M. merluccius* и обыкновенная султанка *Mullus barbatus*.

*Ключевые слова:* удильщик, *Lophius budegassa*, состав пищи, особенности питания, центральная часть Эгейского моря.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060187

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 657–668

УДК 597.556.334.1.639.2.053.7

# ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ СКУМБРИИ *SCOMBER COLIAS* В УСЛОВИЯХ МНОГОВИДОВОГО ПРОМЫСЛА

**© 2021 г. Д. В. Артеменков[1], А. И. Михайлов[1], А. И. Никитенко[2, *], И. В. Соболев[3], В. А. Беляев[1]**

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

[2]*Филиал по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ВНИИПРХ, пос. Рыбное, Московская область, Россия*

[3]*Государственный университет Дубна – Университет Дубна, Дубна, Московская область, Россия*

**E-mail: alexey_nikitenko90@mail.ru*

Поступила в редакцию 05.11.2020 г.
После доработки 23.12.2020 г.
Принята к публикации 29.12.2020 г.

Динамика численности популяции скумбрии *Scomber colias* Центрально-Восточной Атлантики описана продукционной моделью Шефера с использованием в качестве входной информации индекса обилия рыб. Рассматривается пример построения репрезентативного индекса численности вида в случае преобладающего в районе многовидового промысла. Предлагается процедура обработки базы данных судовых суточных донесений, включающая в себя алгоритм формирования репрезентативной выборки, проверку гипотезы о статистической однородности наблюдения и стандартизацию индекса численности методом обобщённых линейных моделей. Показано, что промысел пелагических рыб в Центрально-Восточной Атлантике не является селективным, а наиболее существенными факторами производительности выступают сезонное пространственное распределение вида и мощность промысловых судов. Текущий объём вылова (420 тыс. т в 2018 г.) является историческим максимумом и согласно продукционной модели приближается к оценке верхней границы устойчивого улова (499 тыс. т). Превышение этого ориентира промыслового воздействия неизбежно приведёт к подрыву и резкому сокращению популяции скумбрии.

*Ключевые слова:* скумбрия *Scomber colias*, динамика численности, продукционные модели, оценка запаса, многовидовой и целевой промысел, Центрально-Восточная Атлантика.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060011

Центрально-Восточная Атлантика (ЦВА) является одной из самых биопродуктивных областей Мирового океана, особенно в районе Канарского апвеллинга. В последние годы ведущими промысловыми и наиболее продуктивными районами являются исключительные экономические зоны (ИЭЗ) Марокко и Мавритании, основу уловов в которых составляют пелагические рыбы: скумбрия *Scomber colias*, европейская ставрида *Trachurus trachurus*, западноафриканская ставрида *T. trecae*, европейская сардина *Sardina pilchardus*, круглая сардинелла *Sardinella aurita* и плоская сардинелла *S. maderensi*. В 2004–2017 гг. средний общий вылов скумбрии составлял 263 тыс. т при доле России 21% (55.2 тыс. т). На протяжении этого периода объём вылова скумбрии возрастал, достигнув к 2016 г. максимума в 401 тыс. т, что связано как с вовлечением в промысел новых стран, так и с увеличением спроса на продукцию скумбрии на мировом рынке. На начало 2018 г. вылов скумбрии между разными странами распределялся следующим образом: Марокко – 32.4%, Россия – 22.6%, ЕС – 14.4% и прочие страны – 30.6%.

Рациональное использование водных биологических ресурсов предполагает научно обоснованное регулирование промысла на основе количественной оценки состояния популяции (Бабаян, 2000; Walters, Martell, 2004). Неотъемлемой частью современных стандартов процедуры оценивания состояния популяций является широкое использование методов математического моделирования (Бабаян и др., 2018). Подавляющее большинство моделей динамики популяции предусматривают наличие в составе входной информации индексов численности. Источниками такой информации являются как данные учётных траловых съёмок, так и данные промысловой статистики. К сожалению, объём и качество информации, полученной с помощью учётных траловых съёмок, не обеспечивает достаточно надёжных рядов индексов численности в силу ряда причин. Так, в 2004–2015 гг. учётные траловые съёмки в ЦВА Норвегия и Россия проводили не каждый

год, при этом акватория, сезон и методика организации и обработки наблюдений не были согласованы исследователями. Поэтому в качестве источника получения независимых индексов численности следует использовать данные промысловой статистики (Ricker, 1975; Hilborn, Walters, 1992; Бабаян, 2000; Maunder, Punt, 2004; Булгакова, 2009; Бабаян и др., 2018; Михайлов, 2019).

Промысловый флот работает в ЦВА на протяжении всего года. Однако активность работы судов не стабильна, их пространственное распределение неравномерно и меняется в течение года (Мельников и др., 2016; Кровнин и др., 2017). Промысловая активность зависит от таких факторов, как обилие разных видов рыб на акватории, особенности правил рыболовства, действующих в территориальных водах той или иной страны, потребность рынка в данном промысловом объекте и другие (Артеменков и др., 2017). Комплекс этих факторов определяет тактику лова каждого судна. Большинство судов, работающих в ЦВА, придерживается тактики многовидового промысла. Одно рыболовное судно может несколько раз на протяжении года изменить целевой объект промысла, при этом прилов других видов составляет существенную долю улова за траление. Моделирование многовидового промысла является одной из открытых проблем теории рыболовства (Hilborn, Walters, 1992; Pelletier, Ferraris, 2000; Булгакова, 2009, 2015).

Состояние запаса характеризуется индексом численности – величиной стандартизированного значения промысловых уловов на усилие (Catch per unit effort – CPUE). В случае специализированного промысла стандартизация CPUE осуществляется с помощью обобщённых линейных или обобщённых аддитивных моделей (Maunder, Punt; 2004; Quirijns et al., 2008; Palmer et al., 2009; Winker et al., 2013). Обобщённая линейная модель (Generalized linear model – GLM) задаёт описание зависимой переменной улова на усилие каждой промысловой операции с помощью экспоненциального семейства распределений, параметризованного линейной комбинацией независимых факторов (Михайлов, 2015), тем самым позволяя учесть влияние на наблюдения обусловленной этими факторами систематической погрешности. Существенно, что зависимая величина (CPUE) является скаляром. Однако в случае многовидового промысла улов и улов на усилие – векторные величины, что создаёт трудности в применении стандартных математических инструментов и программных пакетов. Последовательное решение задачи стандартизации уловов на усилие многовидового промысла с построением вектора индексов численности всех облавливаемых популяций требует доработки математического аппарата обобщённых линейных моделей и потому достаточно сложно (Winker et al., 2014). С другой стороны, если не требовать полноты информации обо всех промысловых объектах и ограничиться приближённым вычислением репрезентативного индекса численности только одной из промысловых популяций, методика расчётов может быть существенно упрощена. В ЦВА промысел всех стран, включая Россию, сосредоточен на двух основных объектах – скумбрии и ставриде, доля которых в суммарном вылове пелагических рыб в 2004–2017 гг. варьировала в пределах 64–87%. Информация по российскому промыслу в этот период представляет огромный массив данных, что позволяет вычислить необходимые для математического моделирования параметры.

Цель исследования – построение репрезентативных индексов численности на основе данных судовых суточных донесений (ССД) по многовидовому промыслу пелагических рыб в ЦВА и оценка состояния популяции скумбрии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основе проведённых расчётов лежит предположение о линейной связи между величиной уловов на усилие многовидового промысла и индексом численности скумбрии ЦВА. В рамках этого допущения CPUE неселективного промысла можно описать скалярной, а не векторной величиной, а значит становится возможным применение хорошо разработанной методики стандартизации улова на усилие на основе обобщённых линейных моделей. Для этого необходимо сформулировать ряд гипотез о факторах, порождающих систематическое смещение наблюдаемых CPUE относительного истинного индекса численности, и выявить среди них статистически наиболее достоверную. Эта процедура ничем не отличается от таковой для селективного промысла. Однако в случае неселективного промысла необходимо проверить саму гипотезу о статистической независимости распределения усилий и видового состава уловов. Альтернативная гипотеза заключается в том, что наблюдаемые значения CPUE представляют собой смесь распределений с различными статистическими характеристиками, отражающими специализацию промысла. Для того чтобы установить, является промысел скумбрии селективными или нет, в настоящей работе проводится сопоставление выборок CPUE с разной долей скумбрии в уловах. В результате в статистике CPUE выделяется неслучайная компонента, соответствующая индексу численности скумбрии, очищенная от нерепрезентативных наблюдений и систематического влияния внешних факторов. Таким образом, для популяции скумбрии ЦВА строится индекс численности с наименьшим уровнем шума, что позволяет использовать его для настройки байесовской продукционной модели (Bayesian surplus model – BSM), а значит вы-

численния ориентиров управления и оценки состояния популяции.

В настоящем исследовании использованы данные промысловой статистики по ЦВА (сводки ССД) за 2004–2017 гг. из Центра системы мониторинга рыболовства и связи Федерального агентства по рыболовству. В ССД указан видовой состав улова и его величина по видам рыб. Набор данных описывает российский промысел во всех промысловых районах ИЭЗ Марокко, Мавритании, Сенегала, Гамбии, Гвинеи-Бисау и Гвинеи. Пространственное распределение тралений российскими судами представлено на рис. 1.

При обработке промыслово-статистической информации были поставлены следующие задачи: 1) сформировать набор гипотез о статистической связи наблюдаемого CPUE с динамикой биомассы популяции скумбрии, 2) для каждой гипотезы построить индексы численности, осуществив стандартизацию CPUE; 3) выбрать наиболее репрезентативный индекс численности посредством сопоставления статистических свойств рассматриваемых гипотез, 4) оценить состояние популяции скумбрии ЦВА, используя полученный индекс численности в качестве входной информации модели популяционной динамики.

Прежде чем последовательно решать эти задачи, необходимо сформировать из исходного массива ССД несколько выборочных совокупностей, различающихся долей скумбрии в уловах. Каждая из рассматриваемых выборок включает в себя только те ССД, в которых доля целевого объекта промысла (скумбрии) превышает заданный уровень – так называемый уровень квалификации (Kimura, 1981; Stocker, Foumier, 1984; Biseau, 1998). Предполагается, что таким образом можно будет отделить ССД целевого промысла (He et al., 1997; Pelletier, Ferraris, 2000; Carvalho et al., 2010) от прочих ССД. Учитывая неопределенность, в какой мере изменение доли скумбрии в уловах обусловлено промысловыми факторами, а в какой – популяционной динамикой, необходимо провести сопоставление разных вариантов формирования выборки. Так, переключение промысла между разными целевыми объектами при многовидовом промысле даёт вклад в дисперсию генеральной совокупности, что может привести к переоценке волатильности индекса численности. Выборка с заданным уровнем квалификации не является вполне случайной, что может искажать статистические характеристики наблюдений, в частности, привести к завышенной оценке численности популяции. В нашем случае репрезентативной будет информация об относительном изменении индекса численности, рассчитанного по выборке с заданным уровнем квалификации, а не его абсолютные значения. Сопоставление результатов анализа выборок с разным уровнем

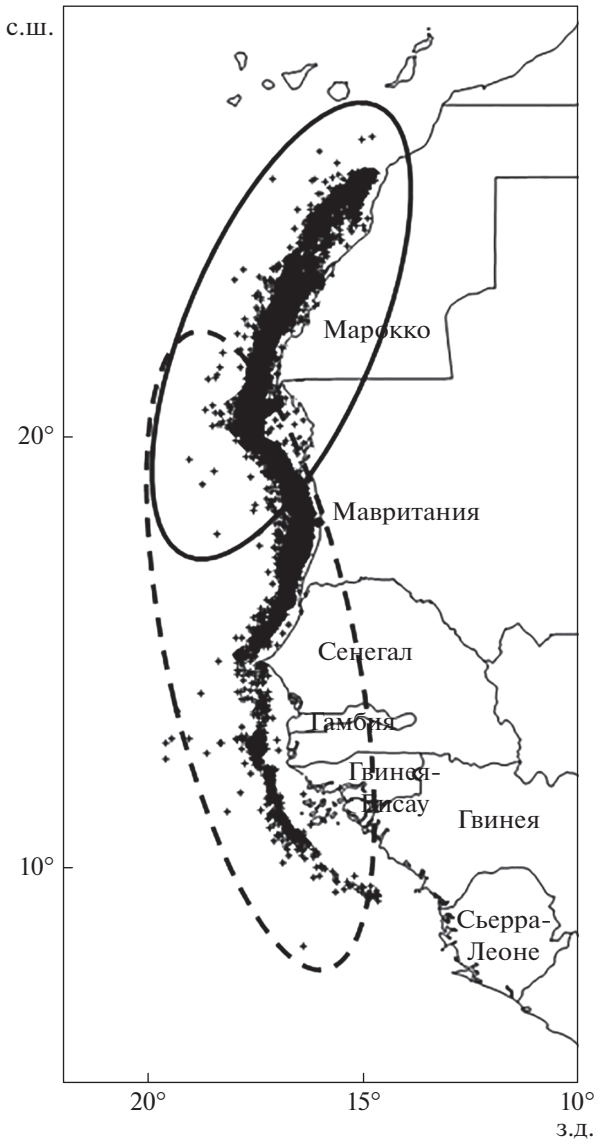



**Рис. 1.** Распределение скумбрии *Scomber colias* в осенне-зимний (——) и весенне-летний (- -) периоды и тралений (+) российских судов в Центрально-Восточной Атлантике.

квалификации, включая нулевой, т.е. генеральную совокупность, позволит построить наиболее репрезентативный индекс численности. Всего были сформированы четыре выборочные совокупности, в которые входят ССД с уровнем квалификации 0, 18, 33 и 44%. Уровню 0% соответствует генеральная совокупность без исключений, 18, 33 и 44% – соответственно минимальная, средняя и максимальная доля скумбрии в общем улове за год в течение рассматриваемого периода (рис. 2).

Для формирования выборочных совокупностей обработано 349004 строк ССД, которые включают информацию о вылове всех видов рыб

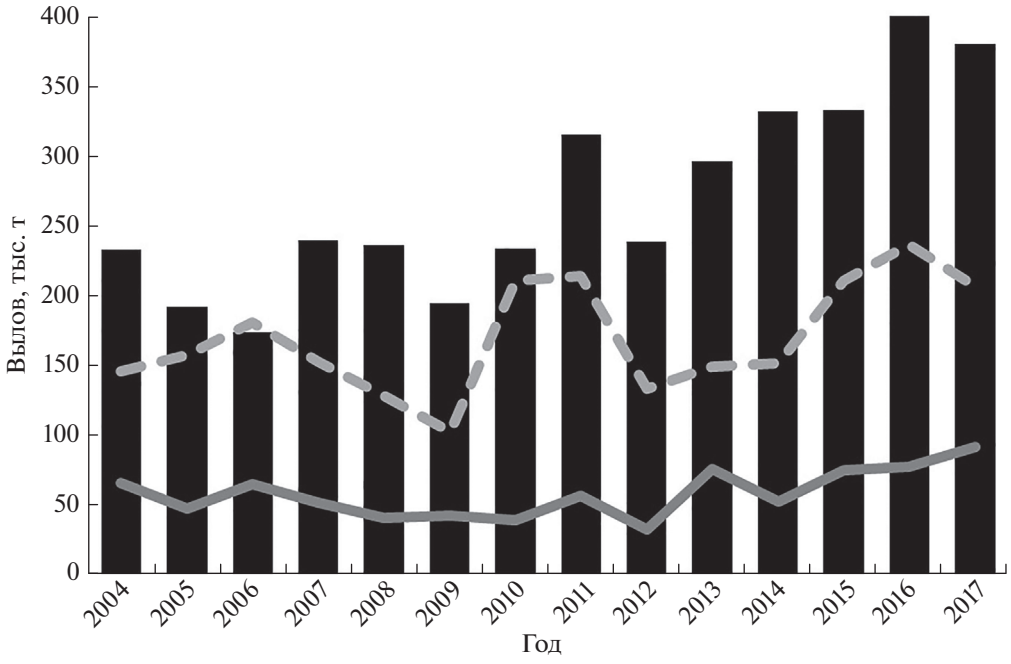



**Рис. 2.** Динамика вылова скумбрии *Scomber colias* и других пелагических видов рыб в Центрально-Восточной Атлантике в 2004–2017 гг.: (■) – вылов скумбрии всеми странами, (——) – вылов скумбрии Россией, (– –) – вылов всех пелагических рыб Россией.

в ЦВА за рассматриваемый период промысла. Авторский алгоритм обработки данных и его реализация на языке SQL представлены в интернете (GitHub, 2020). Далее каждая выборка была стандартизирована методом GLM (McCullagh, Nelder, 1989), входящим в стандартный набор инструментов статистического программного обеспечения R (R Core Team, 2013). В обобщённую линейную модель были включены следующие факторы: фактор года, фактор месяца, широта и долгота вылова с точностью до 1°, мощность судна. Поскольку изначально значимость факторов неизвестна, были рассмотрены модели, включающее в себя все возможные комбинации факторов.

Выбор наилучшей модели осуществлялся с помощью информационного критерия Шварца (BIC), который корректирует функцию правдоподобия, вводя “штраф” за избыточное число параметров (Carrutherset et al., 2010). Также с целью сопоставления были рассчитаны значения логарифмического правдоподобия (logLik) и информационный критерий Акаике (AIC).

Для оценки состояния популяции и биомассы скумбрии использована продукционная модель Шефера (Schaefer, 1954) с байесовским алгоритмом оценки параметров, реализованная в пространстве состояний BSM (Meyer, Millar 1999; Millar, Meyer, 1999). Программная реализация модели является составной частью пакета CMSY (Froese et al., 2017) в среде программирования R. Входными данными для модели BSM, как и для всякой продукционной модели, служат временны́е ряды уловов и индексов численности. В данном случае индекс численности рассчитывается в процедуре стандартизации, описанной выше. Пакет CMSY позволяет оценить биомассу популяции, интенсивность промысла, максимальный устойчивый улов (MSY) и соответствующие ориентиры управления. Динамика биомассы определяется уравнением (1):

$$B_{t+1} = B_t + r\min\left(4B_t/k,\ 1\right)B_t\left(1 - B_t/k\right) - C_t, \quad (1)$$

где $t$ – календарный год, $B_t$ – биомасса в год $t$, $C_t$ – улов в году $t$, $k$ – ёмкость среды (максимальная возможная биомасса при отсутствии промысла), $r$ – коэффициент внутрипопуляционного роста.

Модифицированная продукционная функция (1) при малых значениях биомассы ($B < k/4$) является не линейной, как в классической продукционной модели Шефера, а квадратичной за счёт дополнительного мультипликативного члена $\min(4B_t/k, 1)$, что отражает неустойчивость сильно истощённых популяций (Schnute, Richards, 2002); причём в данной модели $B_{\lim} = B_{MSY}/2$, где $B_{\lim}$ – нижняя граница доверительного интервала биомассы в точке максимально возможного вылова, $B_{MSY}$ – биомасса популяции в точке максимально возможного вылова (Haddon et al., 2012; Carruthers et al., 2014; Froese et al., 2015).

Реализация модели в пространстве состояний позволяет оценить как ошибку процесса в дина-

мике биомассы, так и ошибку наблюдения. В свою очередь байесовский метод оценки параметров позволяет построить распределение их эмпирических значений и тем самым оценить точность полученных результатов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Модель описания наблюдаемых уловов на усилие промысловой статистики задаётся уравнением (2):

$$\begin{aligned}\mathrm{CPUE}\,(\mathrm{Year}, \mathrm{Month}, \mathrm{Region}, \mathrm{Power}) \\ = U\,(\mathrm{Year}) + f\,(\mathrm{Month}) + f\,(\mathrm{Region}) \\ + f\,(\mathrm{Power}) + \eta,\end{aligned} \qquad (2)$$

где CPUE – значение улова на усилие в конкретном ССД; Year, Month и Region – год, месяц и регион, в которые осуществлялись промысловые операции, вошедшие в ССД; Power – мощность судна; *U*(Year) – стандартизированный улов на усилие, индекс численности в соответствующий год; *f*(Month), *f*(Region) и *f*(Power) – фактор соответственно месяца, региона и мощности судна; η – невязка модели (отклонение наблюдаемых значений от расчётных), описываемая нормальным распределением с нулевым средним. Из комбинаторных соображений существуют 32 разные модели: по восемь комбинаций факторов обобщённой линейной модели для каждой из четырёх выборок.

Все переменные в правой части уравнения (2) являются дискретными величинами, подлежащими определению в модели. Количество переменных *U*(Year) совпадает с числом лет наблюдения (2004–2017 гг.) и равно 14; количество переменных *f*(Month) – с числом месяцев в году и равно 12.

В промысле принимали участие несколько типов судов: морозильно-консервные рыболовные траулеры (РТМКС) – суперсуда мощностью >5296 кВт; большие морозильные рыболовные траулеры (БМРТ) разных проектов мощностью от 2853 до 5160 кВт и незначительное число среднетоннажных судов. При формировании статистики из рассмотрения были исключены суда, эпизодически появляющиеся на промысле, в том числе предоставившие <100 ССД или присутствовавшие на промысле <3 лет. Включение ССД по таким судам в статистику не позволяет получить дополнительную информацию, но требует оценки большего числа параметров и привносит случайную ошибку в данные. При этом ССД каждого из включённых в статистику судов содержит информацию о динамике индекса численности; объём базы данных повышает точность оценок, но не влияет на саму возможность восстановления индекса численности, если данные хотя бы по одному судну достаточно представительны. Так, например, учётные съёмки могут выполняться единственным судном, и если они выполняются ежегодно в один и тот же период и охватывают достаточно большую акваторию, то данные съёмок формируют независимый индекс численности. Включённые в статистику суда были сгруппированы в три класса: РТМКС мощностью 5296–5760 кВт, БМРТ мощностью 5146–5160 кВт, БМРТ мощностью 3000–4252 кВт. Таким образом, количество переменных *f* (Power) равно 3.

География промысла представлена 62 квадратами размером 1° широты × 1° долготы. При этом промысел сосредоточен на существенно меньшей площади, в ряде квадратов представлен эпизодически, что не позволяет построить надёжный и непрерывный индекс плотности для таких квадратов. Каждому квадрату соответствует один неизвестный параметр (фактор региона), отвечающий за пространственное распределение плотности популяции, поэтому квадраты, для которых оценка этого параметра не обеспечена данными, следует исключить из общей статистики. Это позволяет значительно сократить число оцениваемых переменных при минимальном уменьшении выборки. С этой целью все квадраты в генеральной совокупности упорядочиваются по убыванию числа ССД на квадрат, и задаётся некоторый порог отсечения. Поскольку помимо генеральной совокупности исследуются ещё несколько выборок, сформированных по критерию доли скумбрии в уловах, порог отсечения надо выбирать таким образом, чтобы в наименьшей выборке все квадраты также были обеспечены данными.

В общем случае генеральная совокупность может быть разбита на несколько непересекающихся подмножеств с заданными порогами отсечения для разных выборок, каждое из которых требовало бы независимого статистического анализа с последующим сопоставлением. Однако в рассматриваемом примере можно задать порог отсечения так, чтобы множество квадратов во всех выборках совпадало. Для этого вначале построена диаграмма распределения числа ССД из наименьшей совокупности в порядке убывания ССД генеральной совокупности (рис. 3).

Затем на диаграмме распределения ССД по квадратам находятся локальные минимумы значений ССД наименьшей совокупности. Один из этих минимумов принимается за порог отсечения для наименьшей совокупности, а порог отсечения наибольшей совокупности вычисляется как наименьшее число ССД генеральной совокупности по множеству квадратов, выбранных в наименьшей совокупности. Квадрату 18° с.ш. 17° з.д. соответствует локальный минимум в 137 ССД, при этом следующий по убыванию минимум содержит всего 24 ССД, что слишком мало в сравнении с общим числом оцениваемых неизвестных,

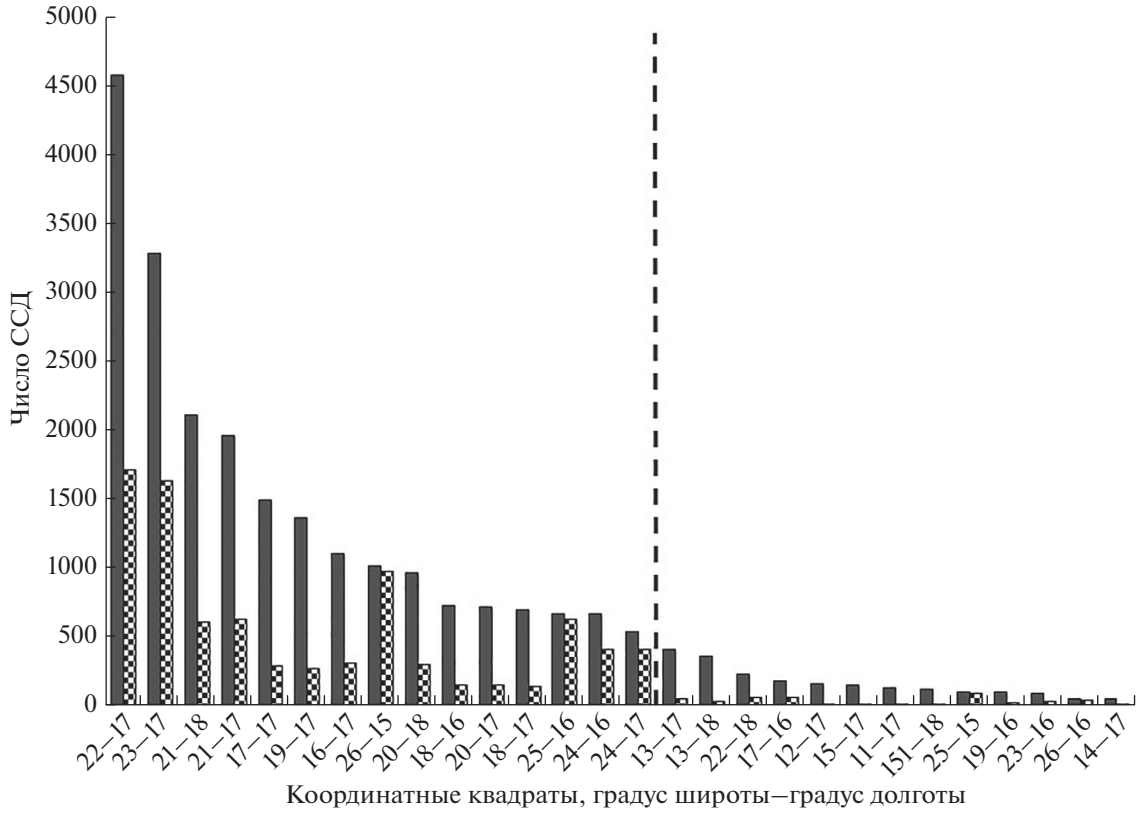



**Рис. 3.** Распределение числа судовых суточных донесений (ССД) по координатным квадратам для генеральной совокупности (■) и выборки ССД с долей скумбрии *Scomber colias* в уловах > 44% (▣): слева от порога отсечения (⋮) значения совокупностей, используемые в дальнейших расчётах, справа – исключённые из них.

превышающих 29 значений. В наименьшей совокупности содержится всего 15 квадратов с числом ССД не менее 137. Из этих 15 квадратов наименьшее число ССД в генеральной совокупности составляет 531 в квадрате 24° с.ш. 17° з.д. Таким образом, выбор порога отсечения на уровне 500 ССД для генеральной совокупности или 100 ССД для совокупности с высокими уловами скумбрии порождает один и тот же набор из 15 квадратов (рис. 4), а значит, количество переменных $f$(Region) равно 15.

В общей сложности в результате редактирования первичной базы ССД число записей сократилось с 26039 до 21820 в репрезентативной выборке, т.е. на 16.2%, а число неизвестных переменных – с 91 до 44, т.е. чуть более чем вдвое. В табл. 1 приведены значения информационных критериев для каждой модели, а также значения критериев, нормированные на объём выборки, что позволяет сравнивать между собой выборки разного объёма. Математический смысл нормировки на объём выборки заключается в оценке отклонения единичного измерения от модельного значения. Наименьшее значение нормированного критерия Шварца (9.871) показала модель выборочной совокупности с долей скумбрии в уловах >18%, учитывающая пространственное распределение популяции и мощность промысловых судов.

В целом точность разных моделей описания данных различается не слишком сильно. Тем не менее можно выявить некоторые закономерности. Так, во всех выборках наибольший вклад в дисперсию даёт пространственное распределение популяции, описываемое фактором региона. Более того, для выборки с долей скумбрии в уловах >33% вклад пространственного распределения в дисперсию превышает совокупный вклад прочих факторов. С другой стороны, сезонность промысла, особенно при целевом лове скумбрии мощными судами, оказалась выражена довольно слабо. Вклад фактора мощности в дисперсию занял промежуточное положение между фактором региона и фактором месяца. Здесь следует принять во внимание, что промысел в основном вели мощные суда-супертраулеры, поэтому дисперсия фактора мощности невелика.

По критерию Шварца сочетание фактора региона и фактора мощности во всех выборках, кроме генеральной совокупности, оказалось даже эффективнее полного набора факторов, а для генеральной совокупности отличие от полного на-

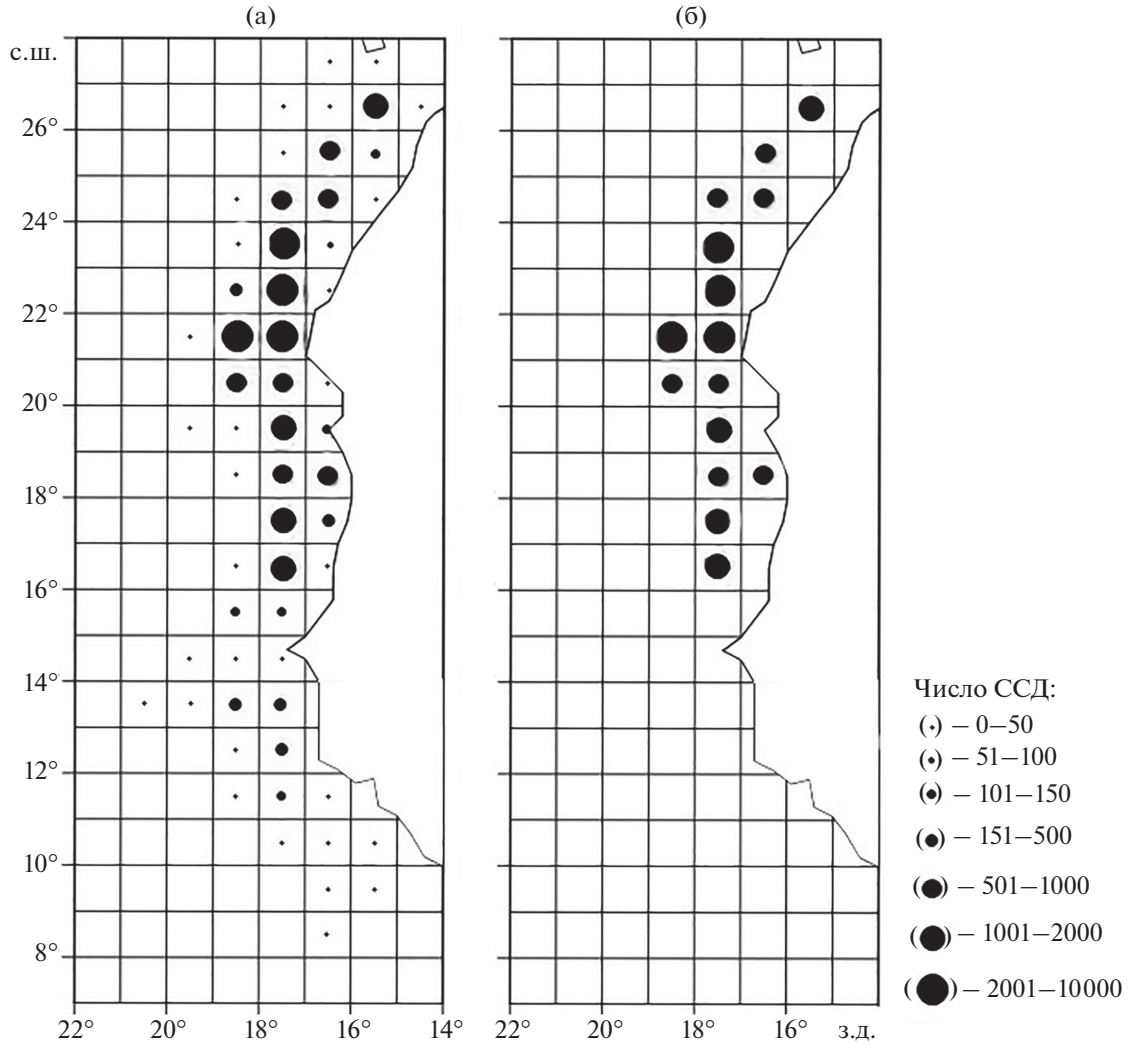



**Рис. 4.** Карта распределения судовых суточных донесений (ССД) по акватории промысла скумбрии *Scomber colias* до (а) и после (б) обработки генеральной совокупности.

бора факторов совсем незначительное. При наличии в модели 12 дополнительных единиц – факторов месяца – точность оценки параметров снижается чуть больше, чем возрастает точность описания данных. Поэтому в обобщённую линейной модель, использованную для построения индекса численности, были включены только факторы года, региона и мощности. Значения стандартизированного индекса численности приводили к уловам на усилие судов мощностью 5296–5760 кВт в квадрате 22° с.ш. 17° з.д. – соответствующие факторы мощности и региона были приняты в модели по умолчанию как наиболее частотные. Графики индексов численности, рассчитанных для каждой из выборочных совокупностей, приведены на рис. 5.

Нетрудно увидеть, что стандартизированные индексы численности для разных выборочных совокупностей достаточно близки друг к другу. Индекс численности скумбрии, построенный в предположении неселективного промысла, отличается от индексов численности целенаправленного лова незначительно. Это позволяет принять гипотезу о статистической независимости распределения усилий и видового состава уловов, т.е. пелагический промысел в ЦВА является неселективным.

Для каждого из четырёх индексов численности была проведена независимая оценка параметров продукционной модели (табл. 2). В силу близости индексов численности друг к другу рассчитанные оценки также весьма близки, а их доверительные интервалы перекрываются.

На рис. 6 приведена фазовая диаграмма системы популяция–промысел, а также значения ориентиров управления, которые близки для всех моделей и округлённо составляют $B_{MSY}$ = 1289 тыс. т

**Таблица 1.** Значения статистических критериев для разных моделей описания данных промыслового усилия вылова скумбрии *Scomber colias* Центрально-Восточной Атлантики

| Модель | Информационные критерии | | | Число ССД | Нормированные на объём выборки критерии | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | logLik | AIC | BIC | | logLik | AIC | BIC |
| | Генеральная совокупность (все ССД) | | | | | | |
| CPUE ~ Year + Month + Region + Power | −107870 | 215824 | 216159 | 21820 | −4.9436 | 9.8911 | 9.9065 |
| **CPUE ~ Year + Region + Power** | **−107932** | **215956** | **216174** | **21820** | **−4.9465** | **9.8972** | **9.9071** |
| CPUE ~ Year + Month + Power | −109250 | 218557 | 218781 | 21820 | 5.0069 | 10.0164 | 10.0266 |
| CPUE ~ Year + Month + Region | −109591 | 219263 | 219583 | 21820 | −5.0225 | 10.0487 | 10.0634 |
| CPUE ~ Year + Region | −109701 | 219460 | 219692 | 21820 | −5.0275 | 10.0577 | 10.0684 |
| CPUE ~ Year + Power | −110086 | 220205 | 220341 | 21820 | −5.0452 | 10.0919 | 10.0981 |
| CPUE ~ Year + Month | −110381 | 220815 | 221023 | 21820 | −5.0587 | 10.1198 | 10.1294 |
| CPUE ~ Year | −111150 | 222331 | 222451 | 21820 | −5.0940 | 10.1893 | 10.1948 |
| | Выборочная совокупность ССД с долей скумбрии в уловах >18% | | | | | | |
| CPUE ~ Year + Month + Region + Power | −65878 | 131841 | 132156 | 13385 | −4.9218 | 9.8499 | 9.8734 |
| **CPUE ~ Year + Region + Power** | **−65914** | **131890** | **132123** | **13385** | **−4.9245** | **9.8536** | **9.8710** |
| CPUE ~ Year + Month + Power | −67007 | 134070 | 134280 | 13385 | −5.0061 | 10.0164 | 10.0321 |
| CPUE ~ Year + Month + Region | −66986 | 134053 | 134353 | 13385 | −5.0046 | 10.0152 | 10.0376 |
| CPUE ~ Year + Region | −67050 | 134159 | 134377 | 13385 | −5.0093 | 10.0231 | 10.0394 |
| CPUE ~ Year + Power | −67454 | 134943 | 135070 | 13385 | −5.0395 | 10.0817 | 10.0911 |
| CPUE ~ Year + Month | −67656 | 135365 | 135560 | 13385 | −5.0546 | 10.1132 | 10.1278 |
| CPUE ~ Year | −68090 | 136210 | 136323 | 13385 | −5.0870 | 10.1763 | 10.1848 |
| | Выборочная совокупность ССД с долей скумбрии в уловах >33% | | | | | | |
| CPUE ~ Year + Month + Region + Power | −50088 | 100260 | 100564 | 10173 | −4.9236 | 9.8555 | 9.8854 |
| **CPUE ~ Year + Region + Power** | **−50112** | **100287** | **100511** | **10173** | **−4.9260** | **9.8582** | **9.8802** |
| CPUE ~ Year + Region | −50936 | 101931 | 102140 | 10173 | −5.0070 | 10.0198 | 10.0403 |
| CPUE ~ Year + Month + Region | −50888 | 101857 | 102146 | 10173 | −5.0023 | 10.0125 | 10.0409 |
| CPUE ~ Year + Month + Power | −51011 | 102079 | 102282 | 10173 | −5.0144 | 10.0343 | 10.0543 |
| CPUE ~ Year + Power | −51317 | 102669 | 102792 | 10173 | −5.0444 | 10.0923 | 10.1044 |
| CPUE ~ Year + Month | −51469 | 102991 | 103179 | 10173 | −5.0594 | 10.1240 | 10.1424 |
| CPUE ~ Year | −51781 | 103592 | 103700 | 10173 | −5.0900 | 10.1830 | 10.1936 |
| | Выборочная совокупность ССД с долей скумбрии в уловах >44% | | | | | | |
| CPUE ~ Year + Month + Region + Power | −42085 | 84254 | 84550 | 8525 | −4.9367 | 9.8832 | 9.9179 |
| **CPUE ~ Year + Region + Power** | **−42109** | **84280** | **84499** | **8525** | **−4.9395** | **9.8862** | **9.9119** |
| CPUE ~ Year + Region | −42785 | 85628 | 85833 | 8525 | −5.0188 | 10.0443 | 10.0684 |
| CPUE ~ Year + Month + Region | −42740 | 85561 | 85843 | 8525 | −5.0135 | 10.0365 | 10.0696 |
| CPUE ~ Year + Month + Power | −42828 | 85712 | 85909 | 8525 | −5.0238 | 10.0542 | 10.0773 |
| CPUE ~ Year + Power | −43056 | 86147 | 86266 | 8525 | −5.0506 | 10.1052 | 10.1192 |
| CPUE ~ Year + Month | −43230 | 86512 | 86695 | 8525 | −5.0710 | 10.1480 | 10.1695 |
| CPUE ~ Year | −43470 | 86970 | 87076 | 8525 | −5.0991 | 10.2018 | 10.2142 |

**Примечание.** logLik – значения логарифмического правдоподобия, AIC – информационный критерий Акаике, BIC – информационный критерий Шварца; полужирным шрифтом выделены модели, которые взяты для дальнейших расчётов биомассы и параметров состояния популяции.

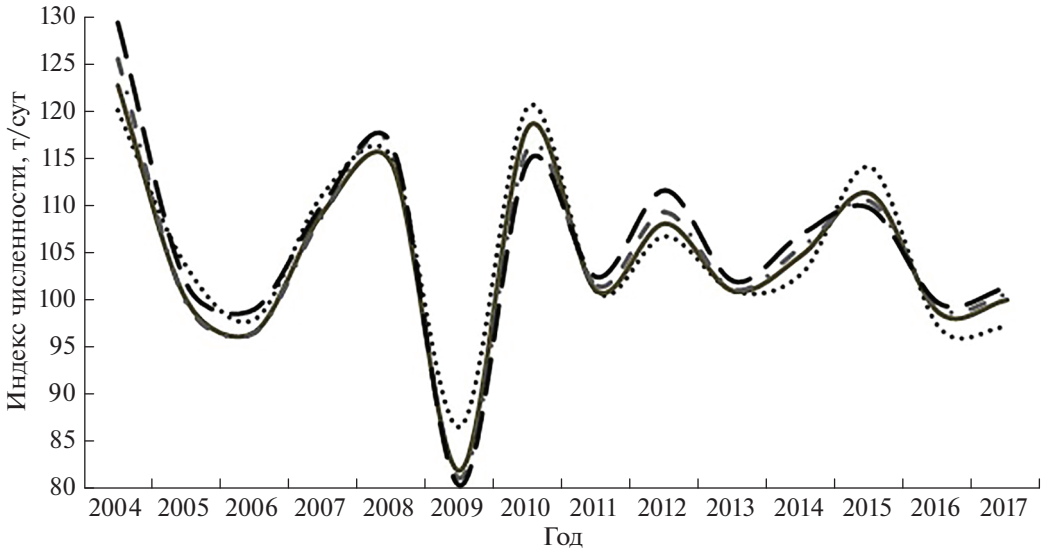



**Рис. 5.** Индексы численности в выборочных совокупностях с разной долей скумбрии *Scomber colias*: (• • •) – генеральная совокупность, (——) – 18%, (- • -) – 33%, (– –) – 44%.

и $F_{MSY}$ = 0.22 год$^{-1}$, а также их доверительные интервалы.

В соответствии с принципами предосторожного подхода (Бабаян, 2000) в качестве целевого ориентира по биомассе ($B_{tg}$) следует принять верхнюю границу доверительного интервала оценки $B_{MSY}$, а в качестве такового по промысловой смертности ($F_{tg}$) – нижнюю границу доверительного интервала оценки $F_{MSY}$. При этих показателях промысел скумбрии наиболее предосторожный и никак не оказывает негативное влияние на процессы воспроизводства и пополнения. В данном случае $B_{tg}$ = 1709 тыс. т, $F_{tg}$ = 0.166 год$^{-1}$, что обеспечивает поддержание равновесного улова на уровне 283.7 тыс. т. Таким образом, величина равновесного улова при принятии предосторожного правила регулирования промысла лишь немногим меньше оценки MSY = 285 тыс. т. В качестве граничного ориентира по биомассе следует выбрать нижнюю границу доверительного интервала оценки $B_{MSY}$ ($B_{lim}$ = 983 тыс. т). Граничный ориентир по промысловой смертности, т.е. уровень промыслового воздействия, превышение

**Таблица 2.** Значения параметров и доверительных интервалов состояния популяции скумбрии *Scomber colias* Центрально-Восточной Атлантики

| Параметр | Выборочные совокупности судовых суточных донесений (ССД) | | | |
|---|---|---|---|---|
| | генеральная (все ССД) | ССД с долей скумбрии в уловах | | |
| | | >18% | >33% | >44% |
| $B_{MSY}$, тыс. т: | 1286 | **1289** | 1288 | 1296 |
| 95% CL low | 987 | 987 | 990 | 983 |
| 95% CL high | 1676 | 1683 | 1677 | **1709** |
| MSY, тыс. т/год: | 282 | **285** | 285 | 284 |
| 95% CL low | 227 | 229 | 229 | 227 |
| 95% CL high | 349 | 356 | 354 | 356 |
| $F_{MSY}$, год$^{-1}$: | 0.219 | **0.222** | 0.221 | 0.219 |
| 95% CL low | 0.167 | 0.168 | 0.168 | **0.166** |
| 95% CL high | 0.288 | 0.292 | 0.290 | 0.291 |

**Примечание**. $B_{MSY}$ – биомасса популяции в точке максимального возможного вылова, MSY – максимальный возможный вылов, $F_{MSY}$ – промысловая смертность популяции; 95% CL low, 95% CL high – нижняя и верхняя границы доверительного интервала (confidence level – CL); полужирным шрифтом выделены предельные значения состояния популяции.

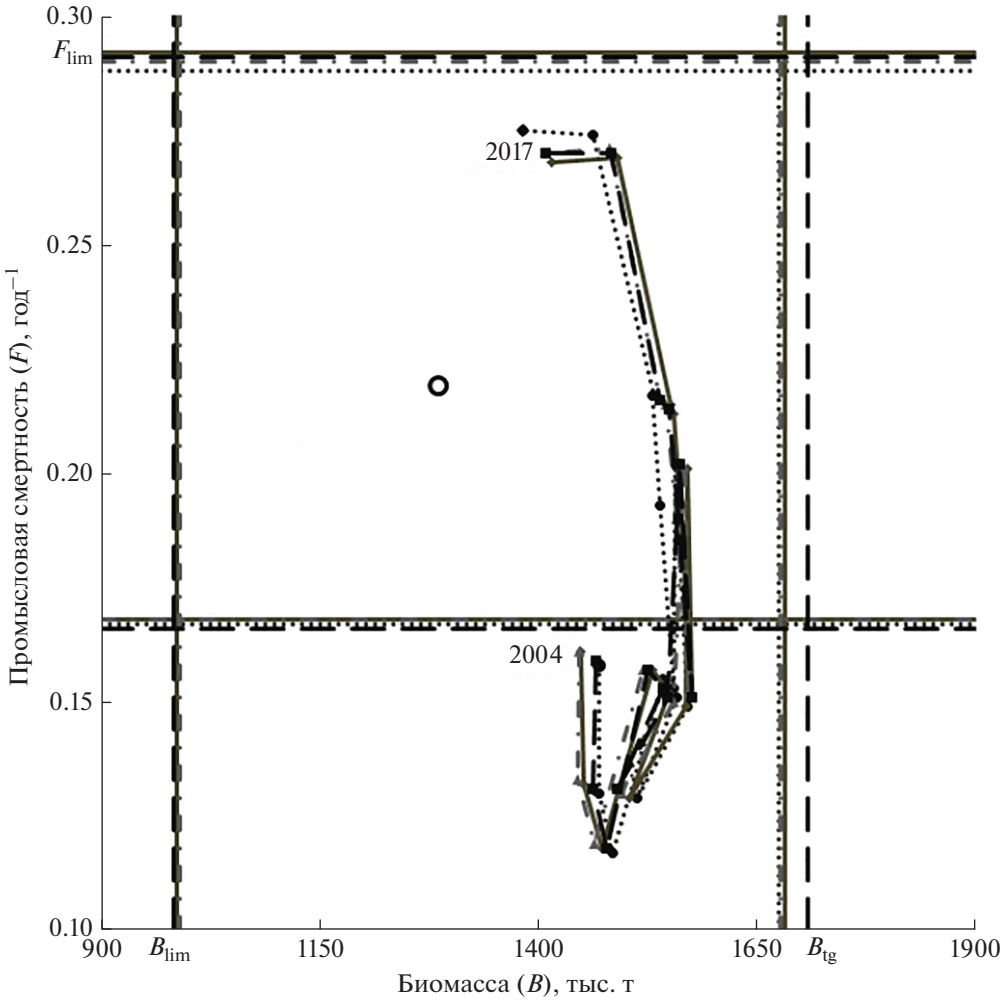



**Рис. 6.** Фазовая диаграмма системы популяция–промысел: (○) – координаты точек MSY, $B_{lim}$ – нижняя граница доверительного интервала оценки $B_{MSY}$, $B_{tg}$ – целевая биомасса популяции, $F_{tg}$ – целевая промысловая смертность, $F_{lim}$ – верхняя граница доверительного интервала оценки $F_{MSY}$; 2004 и 2017 – начало и конец периода обработанного массива судовых суточных донесений с рассчитанными параметрами состояния популяции; обозначения выборочных совокупностей см. на рис. 5.

которого неизбежно приводит к подрыву популяции, оценивается по верхней границе доверительного интервала $F_{MSY}$ ($F_{lim}$ = 0.292 год$^{-1}$). Таким образом, общий допустимый улов (ОДУ) ни при каких обстоятельствах не должен превышать $F_{lim} \times B_{tg}$ = 499 тыс. т.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Объём вылова скумбрии в ЦВА всеми странами в 2018 г. составил 420 тыс. т (Никитенко и др., 2020). Эта величина приближается к нашей оценке верхней границы ОДУ (499 тыс. т) и превышает оценку MSY по наиболее достоверной модели (285 тыс. т). В отсутствие договоренности по мерам регулирования между участниками промысла существует риск перелова, что может привести к резкому снижению продуктивности популяции и в конечном счёте к экономическим потерям. При этом регулирование популяции, основанное на принципах предосторожного подхода и максимизации устойчивого улова, предполагает поддержание биомассы на уровне > 1709 тыс. т, что позволило бы гарантировать продуктивность в пределах 283–499 тыс. т. Полученные нами целевые и граничные ориентиры управления по биомассе и промысловой смертности ($B_{lim}$ = 983 тыс. т, $B_{tg}$ = 1709 тыс. т, $F_{tg}$ = 0.166 год$^{-1}$, $F_{lim}$ = 0.292 год$^{-1}$), будучи функциями продолжительных временных рядов, достаточно устойчивы, что имеет особое значение при условии обновления промысловой статистики раз в два года. При этом дополнительные трудности оценки популяции обусловлены многовидовым характером промысла, осуществляемого разными типами судов. Тем не менее, как показано в настоящей статье, разнородная

промысловая информация может быть сведена в представительные индексы численности, на основе которых могут быть построены модели динамики популяции и оценены ориентиры управления. Процедура обработки данных включает три этапа.

Первый этап – фильтрация нерепрезентативных наблюдений. Исходная база данных ССД содержит редко встречающиеся сочетания факторов, что затрудняет моделирование такого рода наблюдений. Более того, модель, описывающая с большой точностью и статистической достоверностью >80% наблюдений, предпочтительнее модели, описывающей 100% с низкой точностью и недостаточно достоверно. Именно поэтому обработка данных начинается с формирования совокупности репрезентативных наблюдений.

Второй этап – проверка гипотезы о статистической однородности генеральной совокупности наблюдений. В общем случае наблюдения генеральной совокупности можно описывать разными моделями, что требует разбиения генеральной совокупности на отдельные выборки. Это может быть достигнуто включением в обобщённую линейную модель дополнительного дискретного фактора. Если же гипотеза об однородности может быть принята, как в рассматриваемом случае промысла пелагических рыб в ЦВА, метод стандартизации индексов численности на основе обобщённых линейных моделей применяется без дополнительных модификаций.

Третий этап – стандартизация однородной совокупности наблюдаемых уловов на усилие с помощью обобщённых линейных моделей. Основной задачей этого этапа является определение факторов, влияющих на производительность промысла, помимо численности популяции, что позволяет исключить систематическую ошибку при построении индекса численности. Оценка параметров продукционной модели и соответствующих им ориентиров управления на основе полученного таким образом индекса численности завершает анализ состояния популяции.

Как показал наш анализ, оценки параметров продукционной модели близки для различных выборочных совокупностей, а значит, промысел скумбрии не является селективным. Этот вывод с учётом пересечения трофических ниш скумбрии и ставрид делает актуальным разработку мер регулирования многовидового запаса в качестве направления дальнейших исследований.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность безвременно ушедшему от нас В.К. Бабаяну (ВНИРО) за ценные обсуждения в ходе работы над статьей, а также В.Р. Соколовскому (ВНИРО) за ряд полезных замечаний.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Артеменков Д.В., Киввa К.К., Никитенко А.И.* 2017. Влияние изменений климата на распределение и оценку биомассы запасов промысловых рыб в бассейне Атлантического океана // Матер. II Всерос. науч. конф. молодых ученых “Комплексные исследования Мирового океана”. М.: Изд-во ИО АН РАН. С. 318–320.

*Бабаян В.К.* 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению: М.: Изд-во ВНИРО, 192 с.

*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.

*Булгакова Т.И.* 2009. Регулирование многовидового рыболовства на основе математического моделирования. М.: Изд-во ВНИРО, 252 с.

*Булгакова Т.И.* 2015. Модели регулирования смешанного промысла // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 4. С. 440–449.

*Кровнин А.С., Мельников С.П., Артеменков Д.В. и др.* 2017. Влияние изменчивости океанологических условий на окуня-клювача в пелагиали Северной Атлантики // Тр. ВНИРО. Т. 169. С. 51–63.

*Мельников С.П., Кровнин А.С., Артеменков Д.В. и др.* 2016. Влияние изменения климата на оценку запаса окуня-клювача *Sebastes mentella* в пелагиали Северной Атлантики // Матер. IV Междунар. Балт. мор. форума “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 43–46.

*Михайлов А.И.* 2015. Математические аспекты стандартизации уловов на усилие // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 4. С. 489–496.

*Михайлов А.И.* 2019. Вопросы диагностики моделей динамики численности промысловых гидробионтов // Там же. Т. 20. № 2. С. 183–191.

*Никитенко А.И., Артеменков Д.В., Беляев В.А. и др.* 2020. Особенности миграций, распределения и промысла скумбрии (*Scomber colias*) в районе ЦВА // Там же. Т. 21. № 3. С. 1–11.
https://doi.org/10.36038/0234-2774-2020-21-302-312

*Biseau A.* 1998. Definition of a directed fishing effort in a mixed-species trawl fishery, and its impact on stock assessments // Aquat. Liv. Resour. V. 11. P. 119–136.
https://doi.org/10.1016/S0990-7440(98)80109-5

*Carruthers T.R., McAllister M.K., Ahrens R.N.M.* 2010. Simulating spatial dynamics to evaluate methods of deriving abundance indices for tropical tunas // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 67. P. 1409–1427.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-20677-1_9

*Carruthers T.R., Punt A.E., Walters C.J. et al.* 2014. Evaluating methods for setting catch limits in data-limited fisheries // Fish. Res. V. 153. P. 48–68.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.12.014

*Carvalho F.C., Murie D.J., Hazin F.H.V. et al.* 2010. Catch rates and size composition of blue sharks (*Prionace glauca*) caught by the Brazilian pelagic longline fleet in the south-

western Atlantic Ocean // Aquat. Liv. Resour. V. 23. P. 373–385.
https://doi.org/10.1051/alr/2011005

*Froese R., Demirel N., Sampang A.* 2015. An overall indicator for the good environmental status of marine waters based on commercially exploited species // Mar. Policy. V. 51. P. 230–237.
https://doi.org/10.1016/j.marpol.2014.07.012

*Froese R., Demirel N., Coro G. et al.* 2017. Estimating fisheries reference points from catch and resilience // Fish Fisheries. V. 18. № 3. P. 506–526.
https://doi.org/10.1111/faf.12190

*Haddon M., Klaer N., Smith D.C. et al.* 2012. Technical reviews for the commonwealth harvest strategy policy // FRDC 2012/225. Hobart: CSIRO, 69 p.

*He X., Bigelow K., Boggs C.* 1997. Cluster analysis of longline sets and fishing strategies within the Hawaii-based fishery // Fish. Res. V. 31. P. 147–158.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(96)00564-4

*Hilborn R., Walters C.J.* 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics, and uncertainty. N.Y.: Chapman and Hall, 570 p. .
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3598-0

*Kimura D.K.* 1981. Standardized measures of relative abundance based on modelling log (c.p.u.e.), and their application to Pacific ocean perch (*Sebastes alutus*) // ICES J. Mar. Sci. V. 39. P. 211–218.
https://doi.org/10.1093/icesjms/39.3.211

*Maunder M.N., Punt A.E.* 2004. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches // Fish. Res. V. 70. № 2–3. P. 141–159.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.08.002

*McCullagh P., Nelder J.A.* 1989. Generalized linear models. N.Y.: Chapman & Hall, 511 p.

*Meyer R., Millar R.B.* 1999. BUGS in Bayesian stock assessment // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 1078–1086.
https://doi.org/10.1139/f99-043

*Millar R.B., Meyer R.* 1999. Nonlinear state-space modeling of fisheries biomass dynamics using Metropolis-Hastings within Gibbs sampling // Tech. Rept. STAT9901. Auckland: Dept. Statistics Univ. Auckland, 33 p.

*Palmer M., Quetglas A., Guijarro B. et al.* 2009. Performance of artificial neural networks and discriminant analysis in predicting fishing tactics from multispecific fisheries // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. P. 224–237.
https://doi.org/10.1139/F08-208

*Pelletier D., Ferraris J.* 2000. A multivariate approach for defining fishing tactics from commercial catch and effort data // Ibid. V. 57. P. 51–65.
https://doi.org/10.1139/f99-176

*Quirijns F.J., Poos J.J., Rijnsdorp A.D.* 2008. Standardizing commercial CPUE data in monitoring stock dynamics: accounting for targeting behaviour in mixed fisheries // Fish. Res. V. 89. P. 1–8.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.08.016

R Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R foundation for statistical computing. (http://www.R-project.org/)

*Ricker W.E.* 1975. Computation and Interpretation of biological statistics of fish populations // Bull. Fish. Res. Board Can. V. 191, 382 p.

*Schaefer M.* 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries // Bull. Inter-American-Tropical Tuna Comm. V. 1. P. 27–56.
https://doi.org/10.1016/S0092-8240(05)80049-7

*Schnute J.T., Richards L.J.* 2002. Surplus production models // Handbook of fish biology and fisheries. V. 2. Oxford: Blackwell Publ. P. 105–126.

GitHub. 2020. Sobolion/TargetFISH. (https://github.com / sobolion/TargetFISH)

*Stocker M., Foumier D.* 1984. Estimation of relative fishing power and allocation of effective effort, with catch forecasts, in a multispecies fishery // Int. N. Pac. Fish. Comm. Bull. V. 42. P. 3–9.

*Walters C.J., Martell S.J.D.* 2004. Fisheries ecology and management. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 400 p.
https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2005.05.001

*Winker H., Kerwath S.E., Attwood C.G.* 2013. Comparison of two approaches to standardize catch-per-unit-effort for targeting behaviour in a multispecies hand-line fishery // Fish Res. V. 139. P. 118–131.
https://doi.org/10.1016/J.FISHRES.2012.10.014

*Winker H., Kerwath S.E., Attwood C.G.* 2014. Proof of concept for a novel procedure to standardize multispecies catch and effort data // Ibid. V. 155. P. 149–159.
https://doi.org/10.1016/J.FISHRES.2014.02.016

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 669–679

УДК 597.585.2.591.39

# ОСОБЕННОСТИ ООГЕНЕЗА И УЛЬТРАСТРУКТУРА СПЕРМАТОЗОИДОВ РЫБ РОДОВ *PARASCORPAENA* И *SCORPAENOPSIS* (SCORPAENIDAE)

© 2021 г. Н. Г. Емельянова[1], Д. А. Павлов[1, *]

[1]*Московский государственный университет, Москва, Россия*

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

Поступила в редакцию 04.09.2020 г.
После доработки 29.09.2020 г.
Принята к публикации 02.10.2020 г.

Исследовали морфологию ооцитов и ультраструктуру сперматозоидов у представителей родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*. Ооциты *P. aurita* и *S. cirrosa* расположены на стебельках, отходящих от стромального стержня, локализующегося в центральной части яичника. Ооциты завершающих фаз вителлогенеза имеют диаметр соответственно ~450 и 500 мкм. Оогенез асинхронный и непрерывный. Сперматозоиды четырёх видов (*P. aurita*, *P. mossambica*, S. *cirrosa*, *S. diabolus*) построены по единому плану: ширина головки несколько превышает её длину. Роды *Parascorpaena* (три вида) и *Scorpaenopsis* (четыре вида) различаются по трём из четырёх индексов, характеризующих форму головки и средней части сперматозоида, по величине углубления в основании ядра (20–25 против 0–12% длины головки) и по взаимному расположению проксимальной и дистальной центриолей (соответственно коаксиальное и ортогональное). Изрезанную форму углубления в основании ядра сперматозоида *P. aurita* можно рассматривать как апоморфию.

*Ключевые слова: Parascorpaena aurita*, *P. mossambica*, S*corpaenopsis cirrosa*, *S. diabolus*, ооциты, сперматозоиды, ультраструктура.

**DOI:** 10.31857/S0042875221050052

Скорпеновидные рыбы (Scorpaenoidei) – одна из наименее изученных групп костистых рыб. Большинство видов являются ядовитыми. Представители подотряда – важные компоненты трофических цепей, а фармакологические свойства яда интенсивно исследуют (Smith, Wheeler, 2006; Santhanam, 2019). Эти рыбы являются объектами промышленного рыболовства (преимущественно виды рода *Sebastes*), локального потребления для пищевых целей и аквариумного бизнеса.

Таксономический состав подотряда неоднократно пересматривался (Ishida, 1994; Imamura, 2004; Smith, Wheeler, 2004; Smith et al., 2018). На основе проведённого недавно анализа большого числа морфологических и молекулярных признаков Synanceiidae и Scorpaenidae представляют собой монофилетические группы. Вторая группа (~370 видов), которую предложено интерпретировать как семейство (Smith et al., 2018), включает таксоны Caracanthidae, Scorpaenidae, Sebastidae и Setarchidae, обычно рассматриваемые в ранге семейств. Объединённое семейство Scorpaenidae включает рыб с контрастными морфологическими признаками и разными способами размножения: внешнее осеменение ооцитов (ovuliparity), внутреннее осеменение и выведение во внешнюю среду зигот (zygoparity), внутреннее осеменение и выведение во внешнюю среду яиц на начальных стадиях развития (embryoparity), и живорождение (viviparity) (по: Wourms et al., 1988; Wourms, 1991). При этом эволюция отдельных групп остаётся неясной. В частности, исследования строения яичников и морфологии отолитов показали, что вариабельность этих структур у разных видов сложно сопоставить с существующими филогенетическими схемами (Емельянова, Павлов, 2020; Павлов, 2021).

Для исследования адаптивной радиации видов и уточнения их таксономического положения может быть полезен анализ признаков, обычно не используемых в систематике. К таким признакам, характеризующим биологию размножения вида, относятся особенности развития половых клеток и ультраструктура гамет. До настоящего времени некоторые особенности размножения представителей подотряда Scorpaenoidei, включая строение мочеполовой системы и морфологию ооцитов, описаны у живородящих видов родов *Sebastes* и *Sebastodes* (Moser, 1967; Takahashi et al., 1991; Wourms, 1991; Shaw et al., 2012), у *Helicolenus dactylopterus* – вида с внутренним осеменением и вымётыванием яиц на ранних стадиях (Koya, Muñoz, 2007; Vila et al., 2007, 2010); у ряда видов с внешним осеменением: *Scorpaena notata* (Muñoz et al., 2002a, 2002b), *Scorpaenopsis possi*, *Sebastapistes*

*cyanostigma* (Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2018), *Dendrochirus zebra* (Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2019), *Paracentropogon longispinis*, *Trachicephalus uranoscopus*, *Synanceia horrida* (Kwik, 2011), *Inimicus sinensis* (Емельянова, Павлов, 2020), *Scorpaenopsis papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021). Ультраструктура сперматозоидов скорпеновидных рыб описана у живородящего вида *Sebastiscus marmoratus* (Mattei, 1991), упомянутого выше *H. dactylopterus* (Vila et al., 2007, 2010), а также у некоторых видов с внешним осеменением: *Sc. notata* (Muñoz et al., 2002a), *Sc. porcus*, *Sc. scrofa* (Sàbat et al., 2009), *S. cyanostigma*, *Parascorpaena picta*, *D. zebra*, *S. horrida* (Павлов, Емельянова, 2018), *I. sinensis* (Емельянова, Павлов, 2020) и *S. papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021).

Объекты настоящего исследования – сравнительно редко встречающиеся виды родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*. Представители этих родов обитают в Индо-Пацифике, включают соответственно 8 и 28 валидных видов (Froese, Pauly, 2020) и согласно современной систематике входят в подсемейство Scorpaeninae семейства Scorpaenidae (Smith et al., 2018; Fricke et al., 2020). В нашей работе рассматриваются по два вида из каждого рода: *P. aurita*, *P. mossambica*, *S. cirrosa* и *S. diabolus*. Эти виды ассоциированы с рифами. Особи *P. aurita* и *P. mossambica* достигают полной длины (*TL*) соответственно 15.0 и 12.0 см, распространены на глубине до 18 м (Lieske, Myers, 1994; Allen, Erdmann, 2012). Обитают в мелководных прибрежных лагунах, а также на заиленных рифах и среди крупной коралловой крошки (Kuiter, Tonozuka, 2001; Froese, Pauly, 2020)[1]. Предельные размеры *S. cirrosa* и *S. diabolus* составляют соответственно *SL* 23.1 см (Randall, Eschmeyer, 2001) и *TL* 30.0 см (Lieske, Myers, 1994); первый вид встречается на глубине 3–91 м (Froese, Pauly, 2020), второй – 1–70 м (Masuda et al., 1984). Все четыре вида являются хищниками-засадчиками и ведут преимущественно одиночный образ жизни.

Цель работы – исследовать морфологию гонад, гистологию ооцитов и ультраструктуру сперматозоидов видов родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала выполнен на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Вьетнам) в апреле 2017 г. Особей *P. aurita, P. mossambica, S. cirrosa* и *S. diabolus* дайверы отлавливали в прибрежной зоне зал. Нячанг Южно-Китайского моря и живыми доставляли в лабораторию. Рыб фотографировали в аквариуме, наркотизировали (MS-222) и идентифицировали по определителям (Carpenter, Niem, 1999; Randall, Eschmeyer, 2001). Биологический анализ проведён на свежих экземплярах. У некоторых самцов измеряли длину ($K$) и ширину ($k$) наполненного мочевого пузыря с помощью электронного штангенциркуля. Объём мочевого пузыря ($V$) рассчитывали по формуле для сплюснутого сфероида: $V = \pi/6 \times K^2 \times k$.

Для анализа размерного состава ооцитов использовали фрагменты свежих гонад, помещённых в физиологический раствор. Изображения клеток получали с помощью микроскопа Nikon Eclipse E-200 и видеокамеры. Диаметр ооцитов измеряли с использованием программы ImageJ, ооциты диаметром <50 мкм не учитывали. Для световой микроскопии фрагменты яичников фиксировали в жидкости Буэна; дальнейшую гистологическую обработку проводили общепринятыми методами (Роскин, Левинсон, 1957).

Для электронной микроскопии зафиксированы фрагменты семенников самцов всех четырёх видов и фрагмент яичника самки *P. aurita*. Фиксатор – смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере при pH 7.4 с добавлением хлористого натрия (2.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокиси осмия. Дальнейшую обработку для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) проводили по общепринятым методам (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в сканирующем электронном микроскопе CamScan S-4 ("Cambridge Instruments", Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 ("Jeol", Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для получения изображений использовали цифровую камеру ES-500W ("Gatan", США) и программу Digital Micrograph.

Измерения сперматозоидов проведены по их изображениям, полученным с помощью СЭМ, за исключением углубления в основании ядра (ТЭМ), с использованием программы ImageJ в соответствии со схемой, приведённой ранее (Павлов, Емельянова, 2018). За длину головки (*HL*) и длину средней части (*MPL*) принимали расстояния вдоль продольной оси сперматозоида параллельной жгутику. Ширину головки (*HW*) и ширину средней части (*MPW*) измеряли вдоль перпендикулярных

[1] Недавно 10 особей *P. mossambica TL* 11.2–14.0 см описаны из прибрежной зоны (Visakhapatnam) Индии на каменистом участке глубиной 12 м, покрытом водной растительностью (Naranji et al., 2017). В работе упоминается наличие окулярных кожных придатков красноватого или жёлтого цвета, но эти характерные для вида щупальцеобразные структуры не рассматриваются в качестве диагностического признака и отсутствуют на рисунке, что позволяет усомниться в правильности определения вида.

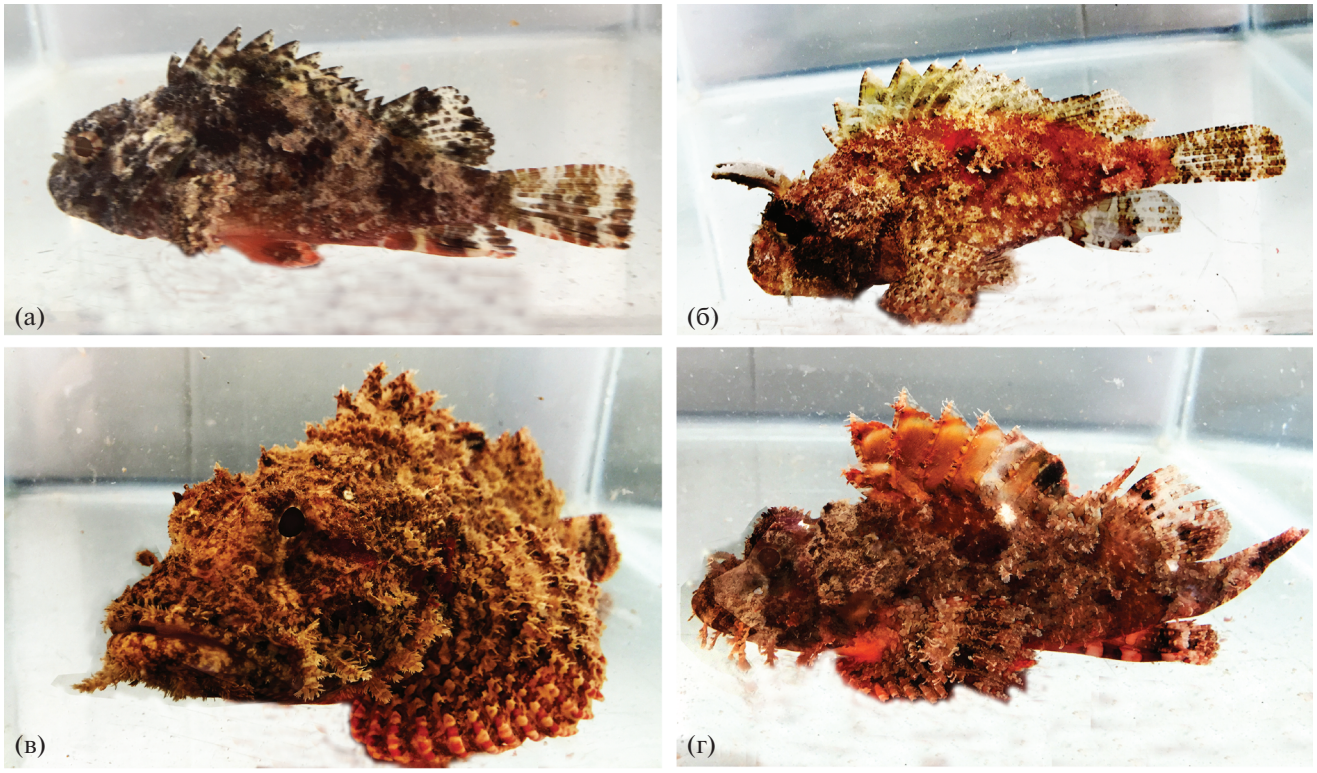



**Рис. 1.** Виды родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis* в аквариуме: а – *P. aurita* самец *TL* 131 мм, б – *P. mossambica* самец *TL* 123 мм, в – *S. cirrosa* самка *TL* 178 мм, г – *S. diabolus* самец *TL* 146 мм.

осей. Для описания формы головки и средней части использовали четыре индекса: *HL*/*HW*, *MPW*/*MPL*, *HL*/*MPL*, *HW*/*MPW*. Для оценки отличия распределения значений индексов сперматозоидов представителей родов *Parascorpaena* и *Scorpenopsis* от нормального использовали критерий Д'Агостино–Пирсона. При сравнении параметров сперматозоидов в обоих родах в зависимости от характера распределения значений использовали параметрический (*t*-критерий Стьюдента) или непараметрический (критерий Манна–Уитни) тесты в программе GraphPad Prism 5.03.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Биологические показатели*. Рыбы обладают защитной окраской и имеют кожные выросты на теле, имитирующие обрастания (рис. 1). Эти выросты в виде колеблющейся при перемещении тела бахромы в наибольшей степени выражены у видов рода *Scorpaenopsis*; у *S. cirrosa* они распределены по всему телу (рис. 1в), а у *S. diabolus* находятся главным образом на голове и грудных плавниках (рис. 1г). Особи *P. mossambica* имеют два подвижных щупальцеобразных супраокулярных кожных придатка, очевидно используемых для тактильной рецепции (рис. 1б).

Особи обоих полов отловлены лишь у *P. aurita* и *S. cirrosa*, два других вида представлены только самцами. Длина и масса самцов *P. aurita* и *S. cirrosa* превышали таковые самок, что особенно отчётливо выражено у второго вида (табл. 1). Гонады самок и самцов четырёх видов находились на IV стадии зрелости. Левые и правые яичники и семенники полностью разделены, а яйцеводы, как и семяпроводы, сливаются непосредственно перед генитальным отверстием. У самцов семяпроводы лежат на поверхности гипертрофированного мочевого пузыря. Объём мочевого пузыря самцов имел следующие значения: *P. mossambica TL* 115 мм – 0.52 мл, *S. cirrosa TL* 189 и 224 мм – 0.54 и 3.97 мл, *S. diabolus TL* 163 мм – 2.46 мл.

*Морфология ооцитов*. Размерный состав ооцитов самок *P. aurita* и *S. cirrosa* свидетельствует о численном преобладании клеток наименьшего диаметра и наличии ооцитов промежуточного размера между превителлогенными и завершающими вителлогенез (рис. 2). Наиболее крупные ооциты достигали диаметра ~ 450 (*P. aurita*) или 500 (*S. cirrosa*) мкм и находились на завершающих фазах вителлогенеза. В яичнике яйценосные пластинки отсутствуют. Ооциты находятся на стебельках, отходящих от стромального стержня, расположенного в центральной части яичника (рис. 3). Наиболее длинные стебельки имеют удалённые от

**Таблица 1.** Биологические показатели видов родов *Parascorpaena* и S*corpaenopsis*

| Вид | Пол | *n*, экз. | Длина, мм | | Масса, г | | | ГСИ, % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *TL* | *SL* | *W* | *w* | *g* | |
| *P. aurita* | Самки | 4 | 127–139 / 134 (5) | 107–115 / 111 (3) | 42–63 / 53 (9) | 36–55 / 48 (8) | 0.77–1.53 / 1.00 (0.36) | 1.47–2.81 / 2.12 (0.65) |
| | Самцы | 8 | 131–155 / 144 (7) | 110–126 / 119 (5) | 53–89 / 70 (11) | 50–83 / 65 (10) | 0.02–0.10 / 0.06 (0.03) | 0.03–0.15 / 0.09 (0.04) |
| *P. mossambica* | Самцы | 2 | 115–123 / 119 (6) | 90–101 / 96 (8) | 36–42 / 39 (4) | 33–38 / 36 (3) | 0.02–0.04 / 0.03 (0.01) | 0.06–0.11 / 0.08 (0.03) |
| *S. cirrosa* | Самки | 2 | 112–178 / 145 (47) | 91–150 / 121 (42) | 29–103 / 66 (53) | 26–95 / 61 (49) | 0.41–1.11 / 0.76 (0.49) | 1.17–1.55 / 1.36 (0.27) |
| | Самцы | 2 | 189–224 / 207 (25) | 154–185 / 170 (22) | 110–227 / 169 (82) | 106–219 / 163 (80) | 0.07–0.15 / 0.11 (0.06) | 0.07 |
| *S. diabolus* | Самцы | 2 | 146–163 / 155 (12) | 121–134 / 128 (9) | 55–65 / 60 (7) | 52–61 / 56 (7) | 0.02 | 0.03–0.04 / 0.04 (0.01) |

**Примечание**. *n* – число рыб, *TL* – полная длина, *SL* – стандартная длина, *W* – масса тела, *w* – масса тела без внутренностей, *g* – масса гонад, ГСИ – гонадосоматический индекс (ГСИ = g/*w* × 100); над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение, в скобках – среднее квадратическое отклонение.

**Таблица 2.** Морфологические параметры сперматозоидов у видов родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*

| Параметр | Вид | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *P. aurita* (*n* = 7) | | *P. mossambica* (*n* = 12) | | *S. cirrosa* (*n* = 13) | | *S. diabolus* (*n* = 8) | |
| | *M* | σ | *M* | σ | *M* | σ | *M* | σ |
| Размер, мкм: | | | | | | | | |
| – *HL* | 1.73 | 0.14 | 1.86 | 0.13 | 1.73 | 0.08 | 1.67 | 0.06 |
| – *HW* | 2.01 | 0.11 | 2.05 | 0.04 | 1.90 | 0.07 | 1.84 | 0.07 |
| – *MPL* | 0.79 | 0.12 | 0.94 | 0.19 | 0.61 | 0.06 | 0.58 | 0.12 |
| – *MPW* | 1.43 | 0.13 | 1.85 | 0.16 | 1.42 | 0.14 | 1.30 | 0.08 |
| – *FlL* | 34.00 | 5.00 | | | 33.0 | 3.00 | 36.00 | 4.00 |
| Индекс: | | | | | | | | |
| – *HL*/*HW* | 0.83 | 0.025 | 0.91 | 0.063 | 0.91 | 0.04 | 0.91 | 0.04 |
| – *MPW*/*MPL* | 1.83 | 0.24 | 2.08 | 0.62 | 2.66 | 0.51 | 2.32 | 0.49 |
| – *HL*/*MPL* | 2.22 | 0.30 | 2.04 | 0.34 | 2.87 | 0.34 | 2.79 | 0.43 |
| – *HW*/*MPW* | 1.47 | 0.07 | 1.12 | 0.097 | 1.36 | 0.16 | 1.43 | 0.12 |

**Примечание**. Здесь и в табл. 3: *n* – число измеренных сперматозоидов, *M* – среднее значение, σ – среднее квадратическое отклонение, *HL* – длина головки, *HW* – ширина головки, *MPL* – длина средней части, *MPW* – ширина средней части, *FlL* – длина жгутика.

стромального стержня ооциты конца периода вителлогенеза.

*Ультраструктура сперматозоидов*. Абсолютные размеры сперматозоидов и четыре индекса, характеризующие их форму, приведены в табл. 2.

*P. aurita*. Сперматозоид имеет головку округлой формы, хорошо развитую полукруглую среднюю часть и жгутик. Ширина головки, как и у трёх других видов, несколько превышает её длину (табл. 2). Хроматиновый материал головки плотно упакован, но иногда встречаются небольшие полости со светлым матриксом. Углубление в основании ядра, в цитоплазме которого находится проксимальная центриоль и, реже, часть дисталь-

ной, составляет ~ 20% *HL*. Оно имеет неровную, несколько изрезанную форму и расположено в цитоплазме в центре основания ядра или несколько эксцентрично (рис. 4а). Центриоли локализованы коаксиально (рис. 4б) или, значительно реже, могут находиться под углом друг к другу. Цитоплазматический канал, в котором лежит начальная часть жгутика, отходящего от дистальной центриоли (базального тельца), имеет расширение каплевидной формы. На плазмалемме этого расширения находятся электроноплотные частицы (рис. 4а, 4б). Эти частицы отсутствуют на плазмалемме остальной более узкой части канала. На продольных срезах средней части 7–12 (в среднем 9) ($n$ = 13) сечений митохондрий. Митохондрии имеют округлую или овальную форму и матрикс средней плотности (рис. 4в). Аксонема жгутика построена по классической схеме и состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных: (9 × 2) + 2. Все микротрубочки электронопрозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика (рис. 4г). Аналогичное строение имеют жгутики трёх остальных видов.

*P. mossambica*. Отличия от предыдущего вида состоят в следующем. Углубление в основании ядра имеет ровную овальную форму, глубина его составляет ~25% *HL* (рис. 4д). В цитоплазме углубления коаксиально расположены проксимальная центриоль, а также бóльшая часть дистальной. Так же, как и у *P. aurita*, цитоплазматический канал в месте отхождения жгутика имеет расширение каплевидной формы с электроноплотными частицами на плазмалемме (рис. 4д, 4е). В цитоплазме средней части 7–16 (11) ($n$ = 17) сечений митохондрий. В просветах семенных канальцев наряду со сперматозоидами присутствуют сперматиды (рис. 4е). Сперматиды обнаружены и у других трёх видов.

*S. cirrosa*. В плотно упакованном хроматине головки сперматозоида иногда встречаются небольшие полости со светлым матриксом. Углубление в основании ядра выражено очень слабо (~9% *HL*), и таким образом центриолярный комплекс лежит в цитоплазме средней части (рис. 4ж). Проксимальная и дистальная центриоли расположены ортогонально по отношению друг к другу: проксимальная центриоль торцом обращена к боковой части дистальной (рис. 4з) Цитоплазматический канал, в котором расположена начальная часть жгутика, имеет каплевидную форму, но значительно у́же, чем у описанных выше видов рода *Parascorpaena* (рис. 4ж). Электроноплотные частицы на плазмалемме отсутствуют. В цитоплазме средней части 5–11 (7) ($n$ = 11) сечений митохондрий.

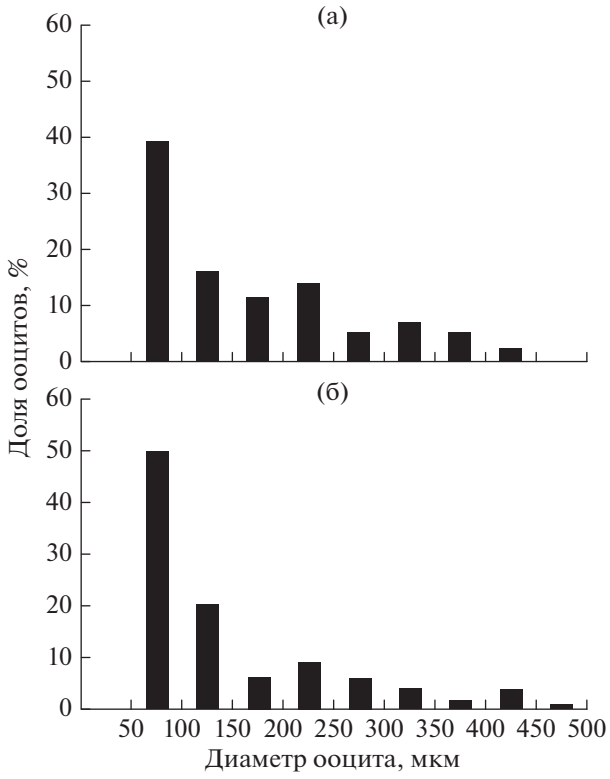



**Рис. 2.** Распределение ооцитов по диаметру в гонадах IV стадии зрелости: а – *Parascorpaena aurita TL* 136 мм, гонадосоматический индекс (ГСИ) 1.47%, число ооцитов ($n$) = 174; б – *Scorpaenopsis cirrosa TL* 178 мм, ГСИ 1.17%, $n$ = 135.

*S. diabolus*. Углубление в основании ядра выражено слабо (~12% *HL*). Центриоли в центриолярном комплексе расположены ортогонально (рис. 4и, 4к). Цитоплазматический канал в месте отхождения жгутика, как и у представителей рода *Parascorpaena*, имеет приблизительно такой же величины расширение с электроноплотными частицами на плазмалемме (рис. 4к, 4л). В цитоплазме средней части 5–13 (9) ($n$ = 13) сечений митохондрий.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальная длина самцов *P. aurita* и *P. mossambica* в наших сборах несколько превышает известные предельные размеры (Froese, Pauly, 2020): *TL* 15.5 против 15.0 см и 12.3 против 12.0 см. У самцов исследованных видов обнаружен гипертрофированный мочевой пузырь. Увеличенный объём мочевого пузыря, обычно содержащего сперматозоиды, отмечен у самцов ряда видов скорпеновидных рыб с внешним осеменением. Предполагается, что содержимое мочевого пузыря может использоваться в процессе осеменения (Pavlov, Emel'yanova, 2010; Павлов, Емельянова, 2019; Емельянова, Павлов, 2020, 2021).

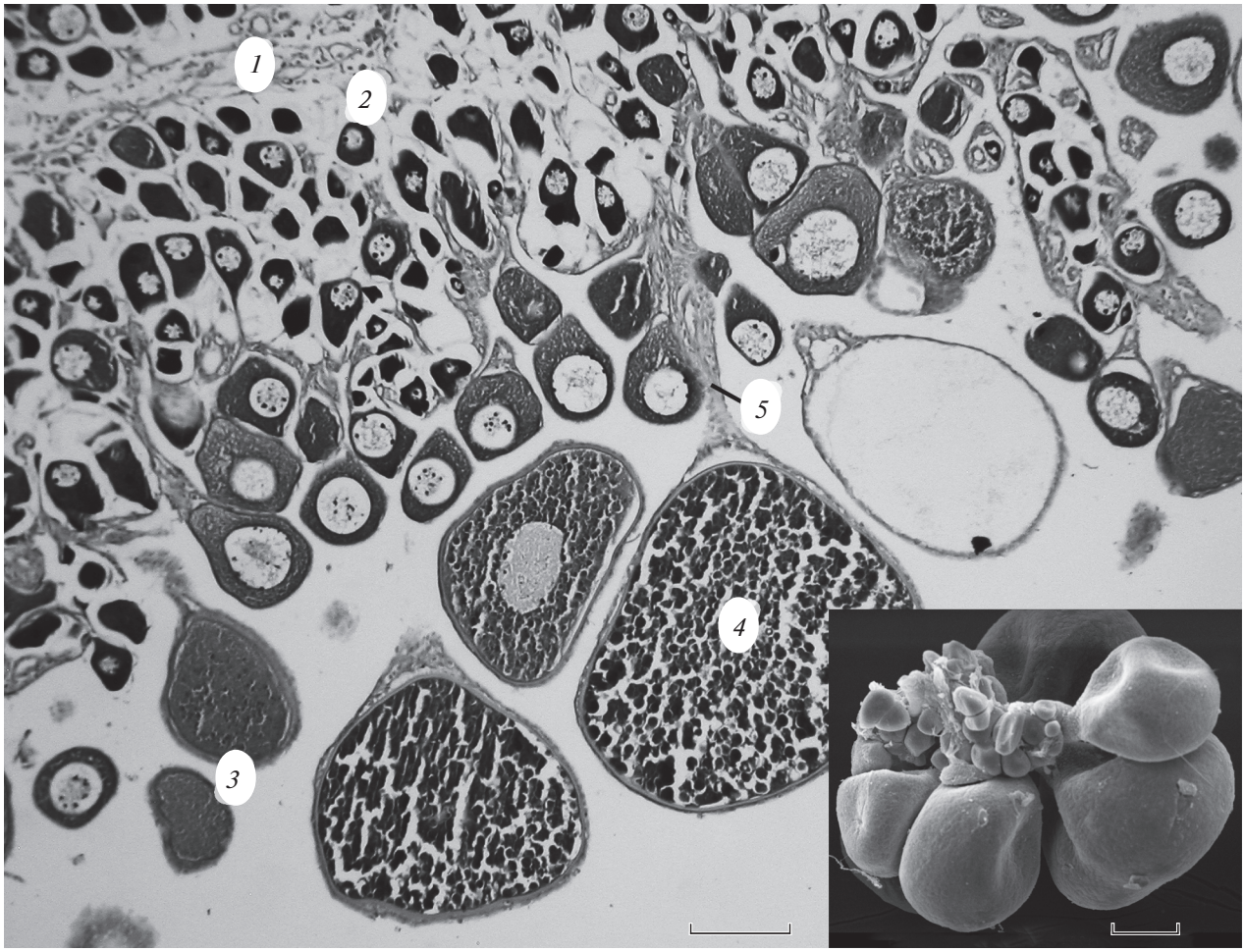



**Рис. 3.** Фрагменты яичника самки *Scorpaenopsis cirrosa* (*TL* 178 мм, стадия зрелости IV, ГСИ 1.17%) и стромального стержня с ооцитами *Parascorpaena aurita* (на врезке, сканирующая электронная микроскопия): *1* – строма, *2* – превителлогенный ооцит, *3* – вителлогенные ооциты в процессе накопления желточных включений, *4* – заполненный желтком ооцит, *5* – стебелёк. Масштаб: 100 мкм.

Яичники самок *P. aurita* и *S. cirrosa* имеют структуру типа II-3 (Takano, 1989 – цит. по: Koya, Muñoz, 2007): яйценосная строма находится в центре гонады, а ооциты развиваются на стебельках. В яичниках такого типа после овуляции ооциты заключаются в желеобразную массу и вымётываются в виде полых (обычно пелагических) мешковидных структур с яйцами, расположенными на периферии. Такое необычное для костистых рыб строение яичников описано у ряда видов Scorpaenidae, Sebastidae и Synanceiidae (в традиционной интерпретации этих семейств) (Koya, Muñoz, 2007; Емельянова, Павлов, 2020, 2021). На основании распределения ооцитов в яичниках половозрелых самок *P. aurita* и *S. cirrosa* (преобладание клеток меньшего диаметра и присутствие ооцитов всех промежуточных размерных классов между превителлогенными и максимальными вителлогенными) можно полагать, что для этих видов характерен непрерывный тип оогенеза и многопорционное икрометание (Götting, 1961; Овен, 2004). Тем не менее у исследованных нами самок отсутствуют как ооциты с начавшим мигрировать ядром, так и в начале процесса оводнения, что не позволяет сделать вывод о числе ооцитов в порции и диаметре овулировавших клеток. Скорее всего, эти показатели у *P. aurita* и *S. cirrosa* близки к описанным у *S. possi*: ≥ 1000 ооцитов диаметром 0.7–0.8 мм (Pavlov, Emel'yanova, 2010).

У четырёх анализируемых видов в просветах семенных канальцев вместе со сперматозоидами присутствовали сперматиды, что свидетельствует о полуцистном сперматогенезе, при котором разрывы стенок цист происходят до завершения спермиогенеза. Такой тип обнаружен в семействе Scorpaenidae у *Sc. notata* (Muñoz et al., 2002a; Sàbat et al., 2009), а также в семействах Characidae у *Hemigrammus marginatus* (Magalhaes et al., 2011), Opheliidae (Mattei, 1993), Malapteruridae у *Malapterurus electricus* (Shahin, 2006), Soleidae у *Solea senegalensis* (Garcıa-

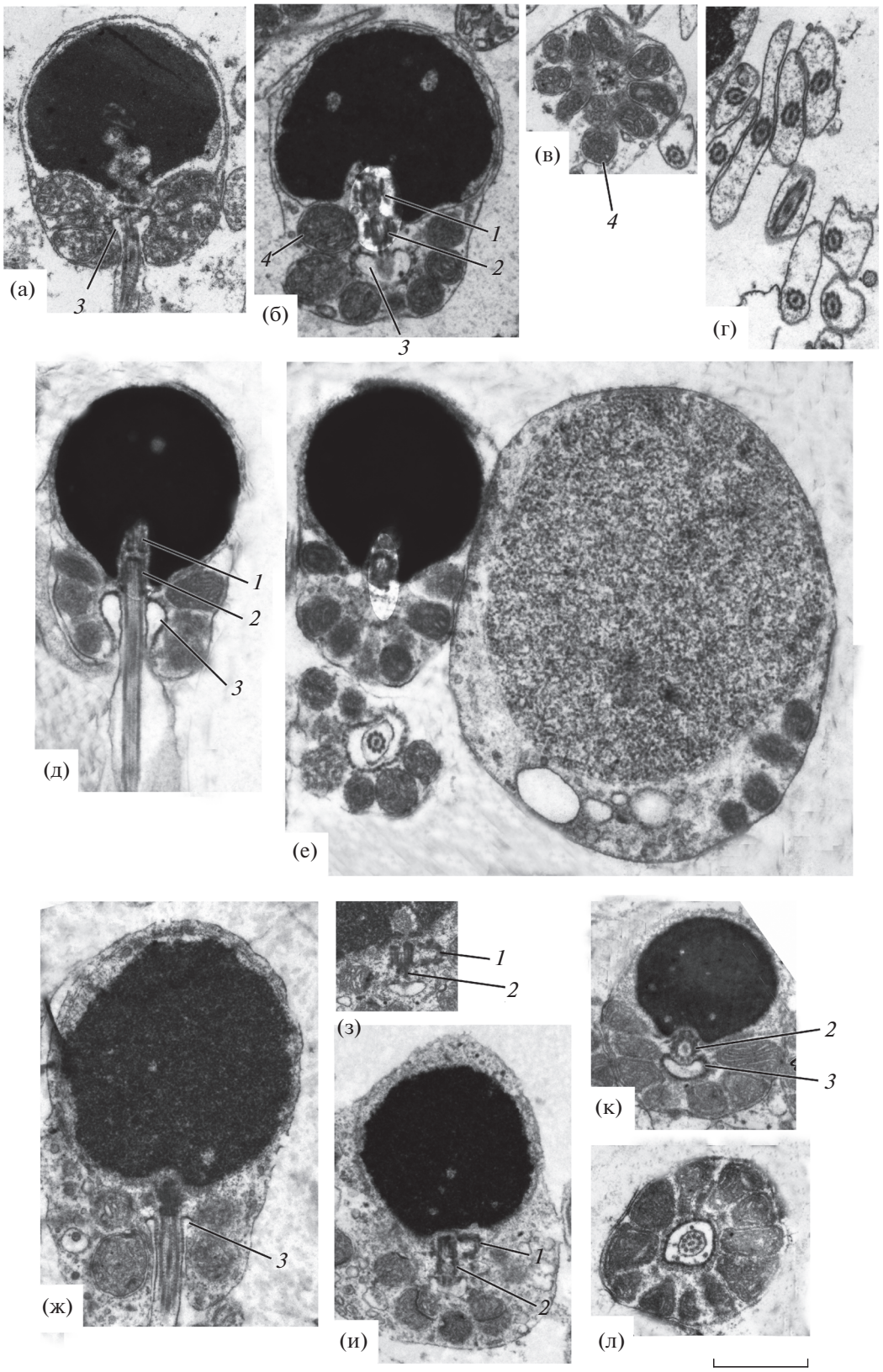



**Рис. 4.** Ультраструктура сперматозоидов рыб родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis*: а–г – *P. aurita*, д–е – *P. mossambica*, ж–з – *S. cirrosa*, и–л – *S. diabolus*; в, л – поперечные срезы средней части, г – поперечные срезы жгутиков, е – продольный срез сперматозоида, ранняя сперматида и фрагмент поперечного среза средней части, ж – поздняя сперматида, з – центриоли; *1* – проксимальная центриоль, *2* – дистальная центриоль, *3* – расширение цитоплазматического канала, *4* – митохондрия. Масштаб: 1 мкм.

**Таблица 3.** Сравнение индексов ($M \pm \sigma$), характеризующих форму сперматозоидов рыб родов *Parascorpaena* (*P. picta*, *P. aurita*, *P. mossambica*) и *Scorpaenopsis* (*S. possi*, *S. papuensis*, *S. cirrosa*, *S. diabolus*)

| Род (*n*) | *HL*/*HW* | *MPW*/*MPL* | *HL*/*MPL* | *HW*/*MPW* |
|---|---|---|---|---|
| *Parascorpaena* (49) | $0.86 \pm 0.08^{a}$ | $1.71 \pm 0.44^{c}$ | $1.92 \pm 0.4^{a}$ | $1.33 \pm 0.18^{c}$ |
| *Scorpaenopsis* (41) | $0.91 \pm 0.06^{b}$ | $2.22 \pm 0.55^{d}$ | $2.56 \pm 0.59^{b}$ | $1.35 \pm 0.19^{c}$ |

**Примечание**. Статистически значимые различия между родами по данному параметру: [a, b] *t*-критерий Стьюдента, $p < 0.001$; [c, d] критерий Манна–Уитни, $p < 0.0001$. По данным настоящего исследования и опубликованным ранее материалам (Павлов, Емельянова, 2018; Емельянова, Павлов, 2021).

Lopez et al., 2005), Callichthyidae у *Corydoras flaveolus, C. aeneus, Scleromystax lacerdai* и *Aspidoras poecilus* (Spadella et al., 2007) и Bleniidae (Lahnsteiner, Patzner, 1990). В результате дозревания сперматид, вышедших из цист и уже присутствующих в семенных канальцах, может удлиняться период участия самцов в размножении.

Сперматозоиды скорпеновидных рыб с внешним осеменением, как правило, имеют округлую головку в отличие от сперматозоидов рыб с внутренним осеменением, характеризующихся удлинённой головкой (Павлов, Емельянова, 2018). У исследованных ранее видов семейств Scorpaenidae (шесть видов) и Synanceiidae (два вида) ширина головки сперматозоида превосходит её длину, а ширина средней части больше её длины (только у *Sc. notata* индекс *MPW*/*MPL* < 1) (Павлов, Емельянова, 2018; Емельянова, Павлов, 2020). Такая же форма сперматозоидов отмечена и у четырёх анализируемых видов. При сравнении индексов, характеризующих форму сперматозоидов рыб родов *Parascorpaena* (три вида) и *Scorpaenopsis* (четыре вида), наблюдаются статистически значимые различия между родами по трём индексам из четырёх (табл. 3).

Среди четырёх исследованных нами видов максимальное число сечений митохондрий (в среднем 11) отмечено у *P. mossambica*. Число сечений у трёх остальных видов составляет в среднем 7–9, причём оно выше, чем у *S. papuensis* (2–5) (Емельянова, Павлов, 2021), а также у видов родов *Scorpaena* (4–6), *Sebastapistes* (4), *Synanceia* (5) (Павлов, Емельянова, 2018) и *Inimicus* (4–7) (Емельянова, Павлов, 2020). У представителей перечисленных выше родов митохондрии лежат в два–три ряда, но лишь у *D. zebra* (подсемейство Pteroinae) они лежат в одной плоскости, а число сечений в среднем составляет два (Павлов, Емельянова, 2018). Размер средней части и площадь сечения митохондрий обычно коррелируют с продолжительностью поступательных движений сперматозоидов после активации (Baccetti, Afzelius, 1976; Емельянова, Макеева, 1998). У видов семейства Scorpaenidae с внешним осеменением она составляет ~ 15 мин (Pavlov, Emel'yanova, 2010).

У двух анализируемых видов рода *Parascorpaena*, а также у *P. picta* (Павлов, Емельянова, 2018) углубление в основании ядра сперматозоида составляет 20–25% *HL*, в то время как у *S. cirrosa* и *S. diabolus* оно незначительно (9–12%), а у *S. papuensis* отсутствует; в сперматозоидах последнего вида весь центриолярный комплекс расположен в цитоплазме средней части под основанием головки (Емельянова, Павлов, 2021). Из исследованных видов скорпеновидных рыб наибольшее углубление в основании ядра (~47% *HL*) отмечено у *Sc. porcus* и *Sc. scrof*a (Sàbat et al., 2009). *P. aurita* отличается от *P. mossambica* и от других исследованных видов скорпеновидных рыб формой углубления в основании ядра: оно неровное с инвагинациями. Вариабельность в форме углубления описана в семействе Hypopomidae (Gymnotiformes): у *Brachyhypopomus gauderio* углубление с разветвлениями, в то время как у двух других видов того же рода оно имеет ровные края (Giora, Burns, 2011).

В центриолярном комплексе центриоли расположены коаксиально у *P. aurita* и *P. mossambica* и ортогонально у *S. cirrosa* и *S. diabolus*. Почти коаксиальное (под тупым углом) расположение центриолей отмечено у *P. picta* (Павлов, Емельянова, 2018) и ортогональное у *S. papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021). Несмотря на то что представители родов *Parascorpaena* и *Scorpaenopsis* чётко различаются по взаимной локализации центриолей, аналогичная вариабельность наблюдается и в других родах скорпеновидных рыб: коаксиальное расположение у *S. cyanostigma*, ортогональное у *D. zebra* и *I. sinensis* и ортогональное или под острым углом друг к другу у *S. horrida* (Павлов, Емельянова, 2018, Емельянова, Павлов, 2020). Изменчивость во взаимной локализации центриолей у последнего вида может быть связана с тем, что в процессе формирования сперматозоида расположение центриолей становится более ортогональным, что отмечено у *H. dactylopterus* (Vila et al., 2010).

У исследованных до настоящего времени представителей рода *Parascorpaena* (*P. aurita*, *P. mossambica*, *P. picta*) цитоплазматический канал в месте отхождения жгутика имеет каплевидное расширение с электроноплотными частицами на плазмалемме. Следует отметить, что у *S. diabolus* имеется такой же канал, в то время как у *S. cirrosa* и *S. papuensis* (Емельянова, Павлов, 2021) он крайне узкий, а электроноплотные частицы на плаз-

малемме отсутствуют. Расширение цитоплазматического канала полностью отсутствует у исследованных видов родов *Scorpaena*, *Sebastapistes*, *Dendrochirus*, *Synanceia* и *Inimicus* (Павлов, Емельянова 2018; Емельянова, Павлов, 2020).

По длине жгутика (в среднем 33–36 мкм) исследованные нами виды существенно не различаются. У скорпеновидных рыб средняя длина жгутика варьирует от 27 мкм у *S. possi* до 40 мкм у *P. picta* (Павлов, Емельянова, 2018). Жгутики всех изученных видов Scorpaenoidei имеют цитоплазматические расширения, которые свойственны многим видам морских рыб и значительно реже встречаются у пресноводных (Pecio, 2003; França et al., 2009). У *Eigenmannia trilineata* (Gymnotiformes: Sternopygidae), представителя пресноводных слабоэлектрических рыб, такие расширения имеются, но отсутствуют у остальных пяти изученных видов семейства (Giora, Burns, 2011). Отсутствие расширений между аксонемой и плазмалеммой у Ostariophysi интерпретируется как вторичная редукция и аутапоморфный признак для этой группы (Jamieson, 1991).

Таким образом, сперматозоиды скорпеновидных рыб с внешним осеменением построены по единому плану, а различия между видами, относящимися к разным родам, по форме головки и средней части невелики. Представители родов *Parascorpaena* и *Scorpenopsis* чётко дифференцируются по величине углубления в основании ядра (соответственно 25–26 и 0–12%) и взаимному расположению центриолей (соответственно коаксиальное и ортогональное). Вместе с тем вариабельность в величине углубления в основании ядра сперматозоида и взаимном расположении центриолей отмечена в разных родах Scorpaenoidei и эти признаки не следует рассматривать как синапоморфии. Другие морфологические признаки (число митохондрий, величина и форма цитоплазматического канала в основании жгутика и длина жгутика) варьируют у разных видов и вряд ли могут быть использованы для идентификации родов. Видоспецифичность структуры сперматозоида проявляется лишь в сочетании морфологических признаков, а единственная выявленная нами апоморфия – изрезанная форма углубления в основании ядра у *P. aurita*. Эволюция морфологии сперматозоидов, очевидно, связана с их физиологией и спецификой соединения гамет, которые пока сложно оценить.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем признательность Во Тхи Ха и Динь Тхи Хай Йен (Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра) за участие в сборе материала. Благодарим А.М. Прокофьева (ИПЭЭ РАН) за помощь в определении рыб.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования профинансированы Российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (Нячанг, Вьетнам).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Емельянова Н.Г., Макеева А.П.* 1998. Морфофизиологические особенности сперматозоидов некоторых карпообразных и сомообразных рыб // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. М.: Изд-во МГУ. С. 260–269.

*Емельянова Н.Г., Павлов Д.А.* 2020. Некоторые данные о репродуктивной биологии *Inimicus sinensis* (Synanceiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 318–327. https://doi.org/10.31857/S0042875220030108

*Емельянова Н.Г., Павлов Д.А.* 2021. Особенности репродуктивной биологии *Scorpaenopsis papuensis* (Scorpaenidae) // Там же. Т. 61. № 1. С. 100–108. https://doi.org/10.31857/S0042875221010082

*Овен Л.С.* 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.

*Павлов Д.А.* 2021. Морфология отолитов и родственные отношения некоторых видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 20–34. https://doi.org/10.31857/S0042875221010124

*Павлов Д.А., Емельянова Н.Г.* 2018. Сравнительный анализ морфологии сперматозоидов у трёх видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Там же. Т. 58. № 2. С. 201–214. https://doi.org/10.7868/S0042875218020091

*Павлов Д.А., Емельянова Н.Г.* 2019. Биологическая характеристика *Dendrochirus zebra* (Cuvier, 1829) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) из залива Нячанг Южно-Китайского моря // Биология моря. Т. 45. № 2. С. 75–85. https://doi.org/10.1134/S0134347519020104

*Роскин Г.И., Левинсон Л.Б.* 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.

*Уикли Б.* 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.

*Allen G.R., Erdmann M.V.* 2012. Reef fishes of the East Indies. V. I–III. Tropical Reef Research. Perth: Univ. Hawaii Press, 1260 p.

*Baccetti B., Afzelius B.A.* 1976. The biology of the sperm cell // Monograph in developmental biology. V. 10. Basel: Karger, 254 p.

*Carpenter K.E., Niem V.H.* (eds.). 1999. FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2. Mugilidae to Carangidae. Rome: FAO. P. 2069–2790.

*França G.F., Oliveira C., Quagio-Grassiotto I.* 2009. Spermatic cell characteristics in Gymnotiformes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic meaning // J. Fish Biol. V. 75. P. 2226–2243. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02439.x

*Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references.

(http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/ fishcatmain.asp. Version 01/2020)

*Froese R., Pauly D.* (eds.). 2020. FishBase. (www.fishbase.org. Version 12/2020).

*Garcıa-Lopez A., Martınez-Rodrıguez G., Sarasquete C.* 2005. Male reproductive system in Senegalese sole *Solea senegalensis* (Kaup) // Histol. Histopathol. V. 20. № 4. P. 1179–1189. https://doi.org/10.14670/HH-20.1179

*Giora J., Burns J.R.* 2011. Sperm ultrastructure in three different families of weakly electric fishes (Teleostei: Gymnotiformes) // Neotrop. Ichthyol. V. 9. № 4. P. 881–888.

*Götting K.J.* 1961. Beitrage zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitbestimmung bei marinen Teleosteern // Helgoländ. Wiss. Meersuntersuch. Bd. 8. № 1. S. 1–41.

*Imamura H.* 2004. Phylogenetic relationships and new classifcation of the superfamily Scorpaenoidea (Actinopterygii: Perciformes) // Spec. Div. V. 9. P. 1–36.

*Ishida M.* 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaenoidei (Pisces: Scorpaeniformes) // Bull. Nansei Nat. Fish. Res. Inst. V. 27. P. 1–112.

*Jamieson B.G.M.* 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 319 p.

*Koya Y., Muñoz M.* 2007. Comparative study on ovarian structures in scorpaenids: possible evolutional process of reproductive mode // Ichthyol. Res. V. 54. P. 221–230. https://doi.org/10.1007/s10228-006-0394-7

*Kuiter R.H., Tonozuka T.* 2001. Pictorial guide to Indonesian reef fishes. Pt. 1. Eels–Snappers, Muraenidae–Lutjanidae. Zoonetics Australia, 302 p.

*Kwik J.T.B.* 2011. The biology and ecology of small tropical scorpaenoids inhabiting shallow coastal habitats in Singapore: Ph.D. Thesis. Nat. Univ. Singapore, 219 p. (http://scholarbank.nus.sg/handle/10635/31654)

*Lahnsteiner F., Patzner R.A.* 1990. Spermiogenesis and structure of mature spermatozoa in bleniid fishes (Pisces, Bleniidae) // J. Submicrosc. Cytol. Pathol. V. 22. P. 565–576.

*Lieske E., Myers R.* 1994. Collins pocket guide. Coral reef fishes. Indo-Pacific and Caribbean including the Red Sea. London: Haper Collins Publ., 400 p.

*Magalhaes A.L.B., Andrade R.F., Gomes B.V.C. et al.* 2011. Ultrastructure of the semicystic spermatogenesis in the South American freshwater characid *Hemigrammus marginatus* (Teleostei, Characiformes) // J. Appl. Ichthyol. V. 27. № 4. P. 1041–1046. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01747.x

*Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al.* 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press, 437 p.

*Mattei X.* 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implication in fishes // Can. J. Zool. V. 69. P. 3038–3055. https://doi.org/10.1139/z91-428

*Mattei X.* 1993. Peculiarities in the organization of testis of *Ophidion* sp. (Pisces: Teleostei). Evidence for two types of spermatogenesis in teleost fish // J. Fish Biol. V. 43. № 6. P. 931–937. https://doi.org/10.1006/jfbi.1993.1196

*Moser H.G.* 1967. Reproduction and development of *Sebastodes paucispinis* and comparison with other rock fishes of Southern California // Copeia. № 4. P. 773–797.

*Muñoz M., Casadevall M., Bonet S.* 2002a. Testicular structure and semicystic spermatogenesis in a specialized oviuliparous species: *Scorpaena notata* (Pisces, Scorpaenidae) // Acta Zool. (Stockholm). V. 83. № 3. P. 213–219. https://doi.org/10.1046/j.1463-6395.2002.00114.x

*Muñoz M., Casadevall M., Bonet S.* 2002b. The ovarian morphology of *Scorpaena notata* shows a specialized mode of oviparity // J. Fish. Biol. V. 61. № 4. P. 877–887. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01849.x

*Naranji M.K., Velamala G.R., Sujatha K.* 2017. New record of Mozambique scorpionfish, *Parascorpaena mossambica* (Peters, 1855), (Actinopterygii: order, Scorpaeniformes; family, Scorpaenidae) from Indian waters // Ilmu Kelautan. Indonesian J. Mar. Sci. V. 22. № 3. P. 105–110. https://doi.org/10.14710/ik.ijms.22.3.105-110

*Pavlov D.A., Emel'yanova N.G.* 2010. Reproductive biology of species from the family Scorpaenidae and transition from oviparity to viviparity in the southern and northern Percomorpha // Viviparous Fishes II / Eds. Uribe M.C., Grier H.J. Homestead: New Life Publ. P. 89–105.

*Pecio A.* 2003. Spermiogenesis and fine structure of the spermatozoon in a headstander, *Chilodus punctatus* (Teleostei, Characiformes, Anostomidae) // Folia Biol. V. 51. P. 55–62.

*Randall J.E., Eschmeyer W.N.* 2001. Revision of the Indo-Pacific scorpionfish genus *Scopaenopsis*, with descriptions of eight new species // Indo-Pac. Fish. № 34. 79 p.

*Sàbat M., Lo Nostro F., Casadevall M., Muñoz M.* 2009. A light and electron microscopic study on the organization of the testis and the semicystic spermatogenesis of the genus *Scorpaena* (Teleostei, Scorpaenidae) // J. Morphol. V. 270. № 6. P. 662–672. https://doi.org/10.1002/jmor.10707

*Santhanam R.* 2019. Biology and ecology of venomous marine scorpionfishes. London: Acad. Press, 312 p.

*Shahin A.A.B.* 2006. Semicystic spermatogenesis and biflagellate spermatozoon ultrastructure in the Nile electric catfish *Malapterurus electricus* (Teleostei: Siluriformes: Malapteruridae) // Acta Zool. V. 87. № 3. P. 215–227. https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2006.00235.x

*Shaw F.R., Morado J.F., Lowe V.C., McDermott S.F.* 2012. An atlas of reproductive development in rockfishes, genus *Sebastes* // NOAA Prof. Pap. NMFS № 14. 77 p.

*Smith W.L., Wheeler W.C.* 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data // Mol. Phylogen. Evol. V. 32. № 2. P. 627–646. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.006

*Smith W.L., Wheeler W.C.* 2006. Venom evolution widespread in fishes: a phylogenetic road map for the bioprospecting of piscine venoms // J. Hered. V. 97. № 3. P. 206–217. https://doi.org/10.1093/jhered/esj034

*Smith W.L., Everman E., Richardson C.* 2018. Phylogeny and taxonomy of flatheads, scorpionfishes, sea robins, and stonefishes (Percomorpha: Scorpaeniformes) and the evolution of the lachrymal saber // Copeia. V. 106. № 1. P. 94–119. https://doi.org/10.1643/CG-17-669

*Spadella M.A., Oliveira C., Quagio-Grassiotto I.* 2007. Comparative analysis of spermiogenesis and sperm ultrastructure in Callichthyidae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) // Neotrop. Ichthyol. V. 5. № 3. P. 337–350. https://doi.org/10.1590/S1679-62252007000300014

*Takahashi H., Takano K., Takemura A.* 1991. Reproductive cycles of *Sebastes taczanowskii*, compared with those of other rockfishes of the genus *Sebastes* // Environ. Biol. Fish. V. 30. P. 23–30. https://doi.org/10.1007/BF02296873

*Vila S., Munoz M., Sabat M., Casadevall M.* 2007. Annual cycle of stored spermatozoa within the ovaries of *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (Teleostei, Scorpaenidae) // J. Fish Biol. V. 71. P. 596–609. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01525.x

*Vila S., Sàbat M., Muñoz M., Casadevall M.* 2010. Spermiogenesis particularities of a sperm storage species: *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae) // Sci. Mar. V. 74. № 4. P. 687–704. https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n4697

*Wourms J.P.* 1991. Reproduction and development of *Sebastes* in the context of the evolution of piscine viviparity // Environ. Biol. Fish. V. 30. P. 111–126. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3792-8_12

*Wourms J.P., Grove B.D., Lombardi J.* 1988. The maternal embryonic relationships in viviparous fishes // Fish Physiology. V. 11B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. San Diego: Acad. Press. P. 1–134.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 680–696

УДК 597.553.2.591.39

# РАЗВИТИЕ ИСКУССТВЕННОГО ГИБРИДА МЕЖДУ ДВУМЯ ГЛУБОКОВОДНЫМИ СИМПАТРИЧЕСКИМИ ФОРМАМИ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* COMPLEX (SALMONIDAE) ИЗ КРОНОЦКОГО ОЗЕРА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

**© 2021 г. М. Ю. Пичугин***

*Московский государственный университет, Москва, Россия*

**E-mail: mp_icth@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.08.2020 г.
После доработки 01.09.2020 г.
Принята к публикации 02.09.2020 г.

Исследовано развитие эмбрионов и личинок гибрида между уникальными эндемичными глубоководными формами северной мальмы *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (самки малоротого × самцы большеротого гольцов), выращенных в лаборатории при 6°С. Гибридные эмбрионы отставали в развитии от эмбрионов малоротого гольца и имели многочисленные аномалии развития. Смертность в позднем органогенезе и при абортивном вылуплении составила 93%, вскоре после вылупления – 3.5%. У личинок имелись аномалии и частные гетерохронии в развитии элементов скелета. Их массовая гибель приходится на период закладки осевого скелета. Семь гибридных особей (0.9%) прожили более одного года, достигли малькового периода, не имели аномалий скелета и достоверно отличались от мальков малоротого гольца меньшим числом лучей и птеригиофоров в спинном плавнике. Необычную для гольцов форму vomer и glossohyale у гибридов можно рассматривать как гибридное новообразование. Обсуждаются причины замедления эмбриогенеза и его аномалий, а также аномалий скелета и высокой смертности гибридов.

Ключевые слова: гибрид симпатрических глубоководных форм *Salvelinus malma* complex, развитие, остеогенез, гетерохронии, личинка, малёк, Кроноцкое озеро, Камчатка.

**DOI:** 10.31857/S0042875221040159

В крупнейшем пресноводном водоёме Восточной Камчатки – Кроноцком озере, отрезанном системой порогов от проникновения проходных лососёвых рыб (Salmonidae), обитают нерка-кокани *Oncorhynchus nerka* и семь морфологически различающихся эндемичных форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (Ostberg et al., 2009; Сенчукова и др., 2012). Из них пять форм гольцов (белый (WW), длинноголовый (LL) и три формы носатых (N1, N2 и N3)) размножаются в притоках озера с разным температурным режимом, а две (малоротый (SS) и большеротый (BB) гольцы) – на глубоководных озёрных нерестилищах (Есин, Маркевич, 2017; Есин и др., 2018). Уникальные озёрные формы были впервые обнаружены в 2012–2014 гг. при обловах глубоководной зоны Кроноцкого озера (Маркевич и др., 2014, 2017а). Взрослые особи обеих форм встречались на всей акватории озера начиная с глубины 20–30[1] м и до 100 м. В летний сезон молодь и взрослые BB отлавливались в придонном горизонте на глубинах 30–60 м на участках с илистым грунтом, а взрослые SS – в толще воды на глубинах 20–50 м.

Морфологически глубоководные формы (SS и BB) отличаются от эпилимнических (N1-3, LL и WW) гольцов коротким рылом (в среднем 16–17 против 18–25% длины головы (*c*)) и большим диаметром глаза (27–32 против 20–24% *c*). Между собой SS и BB достоверно и значительно отличаются длиной рыла, нижней и верхней челюстей, грудных и брюшных плавников (у SS короче), а также диаметром глаза (у SS больше) и пропорциями некоторых костей черепа (Салтыкова и др., 2015; Маркевич и др., 2017а). У особей BB длинная изогнутая нижняя челюсть, которая выступает вперёд верхней челюсти, достигая в среднем 70% *c*. Различия в морфологии головы BB и SS формируются в раннем онтогенезе, поскольку молодь BB длиной по Смитту (*FL*) 61–124 мм уже имеет выраженную удлинённую нижнюю челюсть и достоверно отличается по этому признаку и длине рыла от молоди SS (Esin et al., 2018).

[1] Эту зону озера считали глубоководной, поскольку она находилась ниже термоклина (Маркевич и др., 2017а).

Поймать более мелких диких особей BB и SS пока не удавалось.

В летнем питании BB отмечен только бентос (олигохеты, двустворчатые моллюски и личинки хирономид), который, как предполагается, рыбы выкапывают из ила с помощью специализированной нижней челюсти, а у SS помимо бентоса единично встречаются планктонные рачки и гаммарусы, что позволило Маркевичу с соавторами (2017а) отнести эту форму к эврифагам. Однако отмечено, что сравнительно высокая инвазия особей SS гельминтами, связанными в своём жизненном цикле с планктоном (в частности, трематодой *Diplostomum gasterostei*), происходит на литорали озера ещё в мальковый период и сохраняется у них в течение жизни. Взрослые особи SS являются придонными бентофагами, собирающими пищу с донной поверхности.

Сроки нереста озёрных форм на месяц и более смещены относительно нереста эпилимнических форм и частично перекрываются между собой, а нерестилища, по имеющимся в настоящее время данным, разобщены по вертикали и горизонтали. Нерестилища SS обнаружены в юго-восточной части озера на глубинах 30–40 м. Нерест предположительно проходит в момент наступления осенней гомотермии с конца октября до середины декабря при температуре 4.5–4.8°C. Созревающие особи BB отмечены в юго-западной части Кроноцкого озера, на глубинах ~50–60 м. Нерест этой формы проходит предположительно в период ледостава в январе–феврале при температуре 3.3–3.4°C (Маркевич и др., 2017а; Есин, Маркевич, 2017). Необходимо отметить, что глубоководные нерест и эмбрионально-личиночное развитие молоди – это довольно редкая особенность биологического цикла среди экотипов гольцов в пределах вида *S. malma* complex, обычно характеризуемых ручьевым или речным нерестом (Armstrong, Morrow, 1980; Пичугин, 2015; Есин, Маркевич, 2017).

Ранний онтогенез WW, N1 и SS был исследован при одинаковых условиях инкубации и выращивания (Пичугин, Маркевич, 2018; Пичугин, 2019а; Пичугин, 2020). Использованная минимальная технически возможная в условиях лаборатории кафедры ихтиологии МГУ температура 5–7°C (в среднем 6°C) находится в пределах толерантности предковой формы – северной мальмы, которой в камчатских реках свойствен растянутый до 4 мес. нерест, а эмбрионально-личиночное развитие её потомства на нативных нерестилищах протекает в широком диапазоне температуры и характеризуется эвритермностью (Пичугин, 2015). Напротив, выявление стенотермности любой из кроноцких форм в течение эмбриогенеза и личиночного периода свидетельствовало бы об утрате части изменчивости по этому показателю от предкового вида. Другим отличием лабораторной инкубации и выращивания молоди глубоководных форм, таких как SS, от нативных условий является отсутствие гидростатического давления в ~304–405 кПа, имеющегося на соответствующей глубине. Эту особенность технически сложно воссоздать в лаборатории. Однако имеется опыт успешной инкубации икры и подращивания молоди до наступления малькового периода форм арктических гольцов *S. alpinus* complex с глубоководным (30–50 м) нерестом (Павлов, Осинов, 2008; Пичугин, 2009а, 2009б; Алексеев и др., 2019; Пичугин, Алексеев, 2019). Отсутствие в уловах дикой молоди глубоководных форм $FL < 60–70$ мм не позволило провести её сравнительный анализ с полученной в лаборатории молодью и оценить влияние условий инкубации и выращивания на рост и особенности морфогенеза (возраст появления воздуха в плавательном пузыре, переход на этап смешанного питания и т.д.). Однако при сравнении лабораторных серий молоди были выявлены значительные популяционные различия в темпе роста, формировании окраски и особенностях закладки и дифференцировки элементов скелета в течение эмбрионально-личиночного периода. В ноябре 2014 г. при сборе живой икры SS (Пичугин, 2019а) была получена и гибридная (SS × BB, далее SB) (Pichugin, Markevich, 2015), проведена её инкубация и подращивание молоди.

Цель настоящей работы – описать некоторые особенности эмбриогенеза и остеогенеза личинок и мальков SB и провести сравнительный анализ с таковыми SS (Пичугин, 2019а), выращенными одновременно в одинаковых условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оплодотворённую икру SB (>800 яиц) получили на озёрном нерестилище 08.11.2014 г. в результате осеменения “сухим” способом икры нескольких текучих самок SS спермой текучих самцов BB. Транспортировку в Москву осуществили в течение 2 сут в изотермическом контейнере с талым льдом. Инкубацию икры и подращивание молоди проводили при средней температуре соответственно 5.5 и 6.0°C. Икру, размещённую однослойно, и свободных эмбрионов после вылупления содержали в плавучих сетчатых садках в аквариумах объёмом 20 л с аэрацией, расположенных в холодильной установке. Партии икры SS содержали в таких же аквариумах. Частичную (~1/4–1/3 объёма) смену дистиллированной воды проводили еженедельно.

Через 1 мес. после вылупления предличинок SB и SS одного возраста (число суток от вылупления) пересадили в аквариумы объёмом 10 и 20 л с плотностью 2.5–3.0 экз/л. К мальковому периоду объём воды на одну особь увеличили до 0.1–0.2 экз/л.

Икру инкубировали в темноте, а молодь развивалась при естественном фотопериоде. Кормили живыми личинками хирономид, начиная с самых мелких и постепенно увеличивая их размер.

Из-за малого числа выживших гибридных личинок фиксировали и изучали только погибающих (прекративших питаться) и погибших особей. Изготовление ализариновых препаратов и оценку степени дифференцировки костей черепа, осевого скелета и скелета плавников молоди проводили по ранее описанным методикам (Пичугин, 2009б, 2015). Двух мальков SB после описания уровня морфологического развития растворили в щёлочи для выделения отдельных костей черепа. Остальные ализариновые пробы сохраняются в глицерине в коллекциях автора. Изучены рост и развитие скелета 28 экз. личинок и мальков. Для сравнительного анализа использовали ализариновые препараты 35 экз. одновозрастной молоди SS (Пичугин, 2019а).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Особенности развития

Диаметр набухшей икры SB составил 4.1–5.3 (4.80) мм. Окраска яиц бледно-жёлтая (Пичугин, Маркевич, 2015). К 42-м сут после оплодотворения (п.о.) у эмбрионов появились эритроциты, пульсация сердечной трубки и глазные бокалы, а пигментацию глаз наблюдали после 53-х сут. У эмбрионов SS красная кровь и пигмент в глазах появились к 38–40-м сут. Массовая гибель эмбрионов SB и абортивный выклев начались на поздней стадии органогенеза – с 102-х сут п.о. Погибшие эмбрионы имели меньшие размеры по сравнению с одновозрастными развивающимися эмбрионами SS и были менее развиты. Часть особей имели изогнутый вверх или спирально закрученный хвостовой стебель. Особенно часто у погибающих эмбрионов выявлялись аномалии развития кровеносной системы, высокая изменчивость сосудов желточного мешка, кровяные сгустки из-за разрывов больших кровеносных сосудов и множественных повреждений мелких сосудов капиллярной сети. Значительное число эмбрионов погибли сразу после локального растворения оболочки и высвобождения головы физиологически не развитого эмбриона. Выживаемость эмбрионов SB в оболочке составила ~7% (против 95% SS).

Вылупление жизнеспособных эмбрионов SS абсолютной длиной (*TL*) 11.8–16.5 (14.7) мм было растянуто с 74 до 126 сут п.о. (Пичугин, 2019а). Вышедшие из оболочек на 115–126-е сут п.о. свободные эмбрионы SB *TL* 10–12 мм лежали на боку и прожили от нескольких суток до двух недель. Многие из них имели искривлённое тело, обводнённый желточный мешок, кровяные сгустки в голове, области сердца, хвостовом стебле или желточном мешке. Наблюдался значительный полиморфизм желточной кровеносной сети: 1 – полное её отсутствие; 2 – наличие капиллярной сети с очень слабой или отсутствующей циркуляцией эритроцитов при отсутствии крупной печёночно-желточной вены; 3 – активная циркуляция эритроцитов и разное расположение печёночно-желточной вены, впадающей в предсердие либо справа, либо слева.

Около 30 свободных эмбрионов SB *TL* 12.8–13.9 (13.46) мм, вылупившихся на 131–139-е сут п.о. (~3.5% общего числа оплодотворённых яиц) выжили. Предличинки имели очень мелкие меланофоры вдоль спины, на боках тела и наибольшую их концентрацию на дорсальной стороне головы, над головным мозгом и вдоль верхней челюсти; зёрна жёлтого пигмента концентрировались в передней и затылочной частях головы, на боках тела и заходили на прозрачную плавниковую кайму. Эластотрихии спинного и хвостового плавников также густо окрашены жёлтым пигментом (рис. 1а).

Наблюдали быстрый соматический рост предличинок. К возрасту 50 сут после вылупления (п.в.) увеличилось число меланофоров на жаберных крышках, а на боках тела меланофоры увеличились в размерах и стали группироваться в мальковые пятна (рис. 1б). Особи перешли на этап смешанного питания в возрасте 62–72 сут п.в. при *FL* 18–21.5 мм: предпочитали самых мелких подвижных личинок хирономид при их отрыве от дна, мёртвых хирономид игнорировали. Воздух в плавательном пузыре появился у большей части личинок в возрасте 90–100 сут п.в. У особей SS переход на этап смешанного питания и появление воздуха в пузыре были растянуты: соответственно на 62–90-е и 90–155-е сут п.в. при *FL* 20.2–22.8 и 19.0–26.0 мм (Пичугин, 2019а).

Погибших особей SB из числа перешедших на этап смешанного питания в течение 2 мес. не было. Отставание в росте и прекращение питания части личинок SB началось в возрасте ~110 сут п.в. Особи, погибшие в возрасте 119 сут, имели *FL* ~ ~ 20 мм (таблица). У них сохранилось небольшое количество желтка. В черепе из исследуемых костей заложились dentale, anguloarticulare, maxillare, praemaxillare, operculum, parasphenoideum, шесть–семь пар жаберных лучей, имелись парный зачаток или единое рыхлое образование vomer, не несущее зачатков зубов, glossohyale с двумя–тремя парами зубов, слабый зачаток praeoperculum. Не заложились supraethmoideum, frontalia, жаберные тычинки и элементы жаберных дуг. У одной из особей в осевом скелете имелся единственный костный элемент – зачаток последнего хвостового (уростилярного) позвонка; в плавниках заложилась бóльшая часть лучей, в

**Рис. 1.** Окраска предличинок гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × × большеротый голец) Кроноцкого озера в возрасте: а – 10 сут, *TL* 13.9 мм; б – 50 сут, *TL* 16.4 мм.

грудных сохранился непарный элемент[2]; не окостенели птеригиофоры спинного и анального плавников. У двух особей *FL* 21 и 22 мм, погибших в возрасте 131 сут, желток отсутствовал. Они имели в черепе, кроме вышеописанных зачатков костей, vomer в виде парной закладки без зачатков зубов, две и четыре жаберных тычинки и окостеневшее ceratobranchiale в нисходящей ветви жаберной дужки; полное число лучей во всех плавниках, кроме брюшных, 2-й членик в лучах спинного и анального плавников, окостеневшие птеригиофоры спинного (9 и 10) и анального (7 и 9) плавников. В осевом скелете особи *FL* 21 мм имелся только зачаток последнего уростилярного позвонка, а особь *FL* 22 мм имела зачатки тел 31 туловищного и последнего уростилярного позвонков.

Особи SB, погибшие в возрасте 160 (3), 170 (5), 179 (2), 200 (2), 215 (2), 225 (1), 240 (1) и 253 (2) сут п.в. (рис. 2), имели тёмную окраску с зёрнами меланина на нижней части головы, боках тела и в основании хвостового плавника, семь–девять овальных мальковых пятен (parr marks) (рис. 2а) и сходную степень развития скелета (таблица). У большей части личинок заложились frontalia. У одной из особей возраста 160 сут (*FL* 22.5 мм) сохранился желток, имелась головка supraethmoideum; у frontalia, закрывающих бóльшую часть крыши черепа, развиты боковые выступы защиты сейсмосенсорного канала, частично сомкнутые в трубку. У этой же особи обнаружена аномалия – недоразвитие одного из двух лепидотрихиев, составляющих один из лучей анального плавника. У двух других особей возраста 160 сут (*FL* 22 и 23 мм) в грудных плавниках сохранился непарный элемент, зачаток supraethmoideum отсутствовал, frontale представлено слаборазвитой пластинкой над орбитой глаза.

Из пяти особей, погибших в возрасте 170 сут, одна (*FL* 22 мм) не имела зачатков vomer, supraethmoideum, frontalia, жаберных тычинок и ceratobranchiale, окостеневших птеригиофоров спинного и анального плавников, но у неё заложились все лучи и 2-й членик в лучах спинного и анального плавников, а в осевом скелете зачатки 30 туловищных и последнего хвостового уростилярного позвонков. Эта особь имела, по-видимому, летальную аномалию – расширенной формы parasphenoideum без отверстий[3]. У второй особи этого воз-

[2] При закладке лучей в грудных плавниках перед первым лучом, состоящим из пары гемитрихиев, впервые описан короткий непарный костный элемент, который располагается в дорсальном ряду гемитрихиев и обычно после закладки большей части или всех лучей прирастает к соседнему с ним дорсальному гемитрихию, после чего начинается сегментация лучей плавника (Пичугин, 2002а). Таким образом, длительное сохранение непарного элемента свидетельствует о задержке сегментации лучей плавника.

[3] В норме в каудальной части кости за боковыми отростками (processus lateralis) имеется пара отверстий, через которые проходят головные нервы VII, а затем в средней части образуется пара отверстий для отростков V нерва (Пичугин, 2002б).

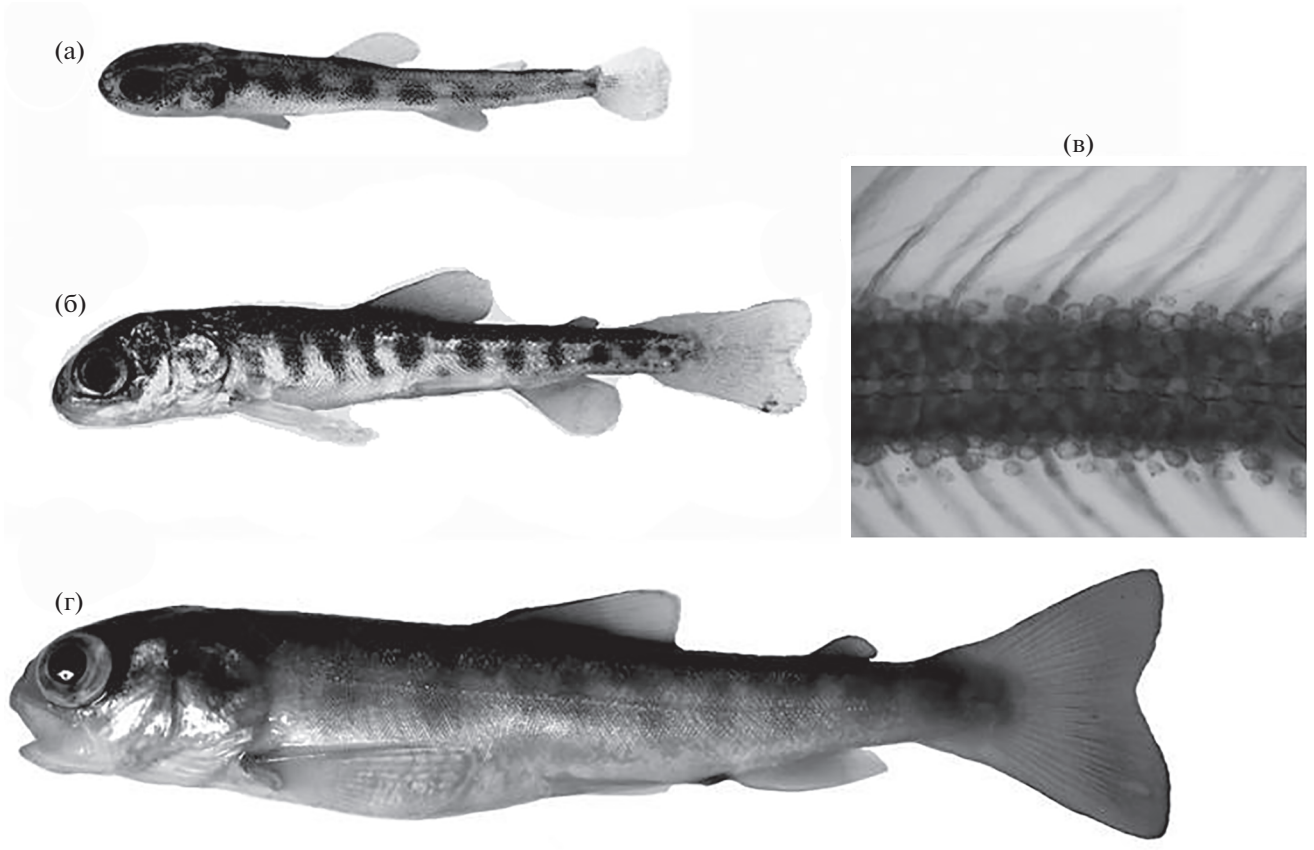



**Рис. 2.** Окраска (а, б, г) и степень развития чешуйного покрова (в) молоди гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера: а – личинка *FL* 24 мм; б, в – ранний малёк *FL* 47 мм, г – малёк *FL* 97 мм.

раста (*FL* 23.8 мм) в черепе имелись цельный зачаток vomer, головка supraethmoideum, frontalia, шесть жаберных тычинок и ceratobranchiale в жаберной дужке, более дифференцированное parasphenoideum, в осевом скелете – тела всех 32 туловищных и 18 хвостовых, в том числе последнего уростилярного, позвонков. Здесь также выявлена аномалия скелета – раздвоенные дорсально рёбра. Особь *FL* 21.5 мм (рис. 3) имела летальную аномалию осевого скелета (окрашивающиеся ализарином образования изогнутой червеобразной формы с двух сторон хорды вентрально от неё, над грудными плавниками), аномальную закладку уростилярного позвонка и только три нормальных зачатка тел туловищных позвонков, один из которых расположен под хордой примерно в середине вышеописанных аномальных червеобразных окостенений, а два других – вблизи вертикали первых и средних лучей спинного плавника. У этой же особи сохранился парный зачаток vomer и непарный элемент в грудных плавниках. Восходящие отростки предчелюстных костей на дорсовентральной проекции направлены вперёд, что демонстрирует загибание зубной пластинки этой кости в пасть, как у личинок SS (Пичугин, 2019а. Рис. 4).

У одной из личинок SB (*FL* 24.1 мм), погибших в возрасте 179 сут, полностью отсутствовал правый грудной плавник, а в осевом скелете имелись зачатки не одного, а двух тел хвостовых уростилярных позвонков. У второй особи этого возраста (*FL* 24.0 мм) лучи в анальном, брюшных, хвостовом плавниках и птеригиофоры анального и спинного плавников не окрашивались ализарином (т.е. в костную ткань не попали соли кальция), а в грудных плавниках сохранился непарный элемент.

У личинок, погибших в возрасте 225 и 253 сут (*FL* 24.0 и 22.0 мм), заложились все тела позвонков (по 65), имелось шесть и четыре жаберных тычинок и цельный vomer с тремя и двумя зубами, но отсутствовало supraethmoideum.

Следующие четыре особи, самые быстрорастущие, погибли на 2-м году жизни в возрасте 530 (*FL* 46.0 мм) и 540 (*FL* 38.5, 47.0 и 48.0) сут (рис. 2б). Они имели большую голову, пёструю спину в мелких округлых и неправильной формы чёрных пятнах, серо-жёлтые бока тела с 11–12 parr

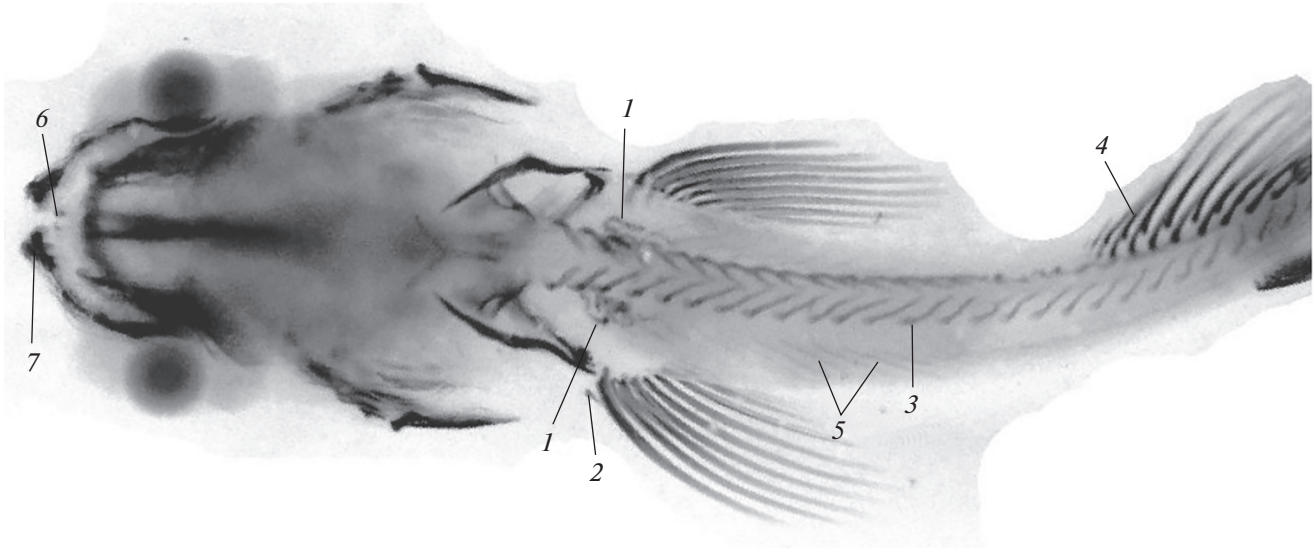



**Рис. 3.** Особенности развития скелета у личинки *FL* 21.5 мм гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера (ализариновый препарат, дорсовентральная проекция): *1* – аномальные окостенения клеток-предшественников тел позвонков, *2* – непарный элемент грудных плавников, *3* – верхние остистые отростки, *4* – лучи спинного плавника, *5* – зачатки рёбер, *6* – парная закладка vomer, *7* – орбитальный зачаток frontale.

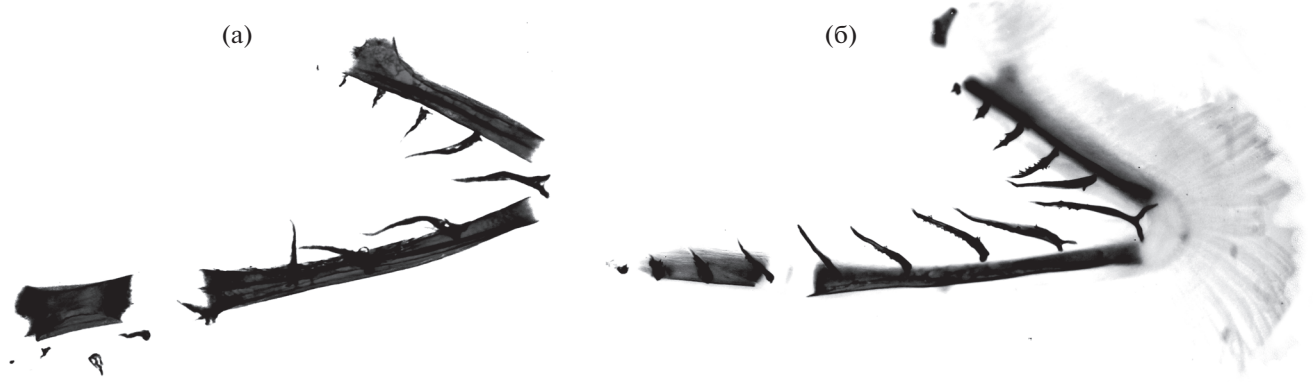



**Рис. 4.** Жаберные дуги мальков гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × × большеротый голец) Кроноцкого озера: а – *FL* 74 мм, б – *FL* 97 мм.

marks, молочно-белое брюшко, прозрачные грудные, брюшные и анальный плавники и мелкие зёрна меланина в основании спинного и хвостового плавников, хорошо развитые кости черепа, 13–16 жаберных тычинок и все три кости жаберной дуги (кроме рано окостеневшей ceratobranchiale, развиты epibranchiale и hypobranchiale (рис. 4, табл. 1)). У этих особей имелись 16–17 predorsalia, полный ряд (65–66) тел позвонков, замкнутых в кольцо, и по три–четыре плотно расположенных ряда чешуй выше и ниже боковой линии (рис. 1), т.е. эти особи вступили в мальковый период развития.

В возрасте 3 года и 2 мес. (1031 и 1034 сут) погибли два малька SB *FL* 74 и 88 мм. Интересную особенность представляют их сошники, имеющие восходящий костный гребень или отросток (рис. 5а, 5б), глубоко входящий снизу в этмоидный отдел хрящевого черепа. Необычна форма пластинки glossohyale, суженная в передней части и расширенная каудально, с расходящимися рядами крупных зубов (рис. 5в). Некоторые кости их черепа представлены на рис. 6.

Последняя гибридная особь SB, самец II, прожила 4 года и 3 мес., достигнув *FL* 97 мм (рис. 2г). Её характеристики: *P* 14, *D* II 12, *A* II 11, *V* 9; птеригиофоров *D* и *A* 13 и 11; predorsalia 16; *r.br.* 10/10;

Оценки роста и транзитивных фенетических состояний элементов скелета у особей разного возраста гибрида малоротого и большеротого гольцов (SB) и малоротого (SS) гольца *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера (Восточная Камчатка) в экспериментальных условиях (6°C)

| Признак | Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 118–131 | | 160–200 | | 225–254 | | 530–584 | |
| | SB (4) | SS (9) | SB (15) | SS (8) | SB (3) | SS (1) | SB (4) | SS (3) |
| *FL*, мм | 20.0–22.0 / 20.8 | 17.8–26.0 / 21.6 | 21.5–24.1 / 22.8 | 17.6–29.0 / 22.8 | 22.0–24.0 / 23.3 | 23.2 | 38.5–48.0 / 44.9 | 37.0–56.0 / 45.7 |
| *P* | 8–13 / 10.8 | 6–13 / 10.4 | 8–13 / 12.1 | 7–14 / 12.6 | 13 | 13 | 13 | 13–14 / 13.3 |
| *D* | 10–14 / 12.3 | 9–16 / 14.7 | 10–15 / **13.8** | 12–17 / **15.1** | 14–15 / 14.3 | 15 | 14–15 / **14.5** | 16–18 / **16.7** |
| *A* | 8–12 / 10.5 | 9–14 / 11.3 | 11–14 / 12.6 | 7 –15 / 12.3 | 9–13 / 11.7 | 13 | 13–14 / 13.5 | 13 |
| *V* | 5–8 / 7.0 | 6 –9 / 8.0 | 6–9 / 8.1 | 6–9 / 8.4 | 9 | 9 | 9 | 9 |
| *Dn* | 1–2 / 1.5 | 1–4 / 1.9 | 1–2 / **1.7** | 1–5 / **2.7** | 2 | 3 | 7–8 / 7.8 | 5–8 / 7.0 |
| *Pn* | 1 | 1–2 / 1.1 | 1–2 / 1.2 | 1–4 / 1.5 | 1 | 1 | 6–7 / 6.5 | 4–7 / 5.7 |
| *An* | 1–2 / 1.5 | 1–4 / 1.8 | 1–2 / **1.7** | 1–5 / **2.7** | 1–2 / 1.7 | 3 | 6–8 / 7.3 | 4–9 / 6.7 |
| *Vn* | 1 | 1–2 / 1.2 | 1–2 / **1.3** | 1–4 / **1.8** | 1 | 2 | 6–7 / 6.8 | 4–9 / 6.7 |
| *Cn* | 4 | 2–5 / 3.3 | 4–5 / 4.2 | 2–6 / 4.3 | 3–5 / 4.0 | 4 | 9–12 / 10.5 | 7–12 / 10.0 |
| *sp.br.* | 0–4 / 1.5 | 0–5 / 1.3 | 0–6 / 3.4 | 0–9 / 3.3 | 4–6 / **5.0** | **3** | 13–16 / 14.3 | 15–17 / 15.7 |
| *os.br.* | 0–1 / 0.5 | 0–1 / 0.8 | 0–1 / 0.9 | 0–3 / 1.2 | 1–2 / 1.3 | 1 | 3 | 3 |
| *r.br.* | 6–8 / 7.0 | 5–11 / 8.3 | 8–10 / 9.3 | 7–12 / 9.6 | 10 | 9 | 11 | 10–11 / 10.7 |
| *mx* | 7–9 / 8.0 | 7–12 / 8.9 | 7–14 / **10.5** | 6–16 / **11.8** | 10–13 / 10.3 | 6 | 13–15 / 13.8 | 10–15 / 13.0 |
| *pmx* | 3–7 / 4.8 | 2–10 / 7.0 | 4–11 / 6.7 | 4–12 / 7.7 | 7–10 / 8.3 | 6 | 6–8 / 7.0 | 7–13 / 9.0 |
| *dent* | 4 | 3–4 / 3.6 | **4** | 3–5 / **4.3** | 4 | 4 | 6 | 6 |
| $th_{dent}$ | 8–11 / 10.0 | 8–13 / 10.7 | 6–14 / 10.3 | 7–17 / 10.8 | 10–12 / 11.0 | 10 | 9–12 / 11.0 | 11–13 / 11.7 |
| *ang* | 2 | 1–3 / 1.4 | 2–3 / 2.5 | 1–4 / 2.2 | 2–3 / 2.3 | 2 | 4 | 4 |
| *pop* | 1 | 1–2 / 1.2 | 1–2 / 1.3 | 1–2 / 1.5 | 1–2 / 1.7 | 2 | 3 | 3 |

Окончание таблицы

| Признак | Возраст, сут после вылупления (число особей, экз.) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 118–131 | | 160–200 | | 225–254 | | 530–584 | |
| | SB (4) | SS (9) | SB (15) | SS (8) | SB (3) | SS (1) | SB (4) | SS (3) |
| *psph* | 2–3 / 2.3 | 1–3 / 2.2 | 2–4 / 3.0 | 2–5 / 3.0 | 3–5 / 3.7 | 3 | 5 | 5 |
| *v* | 1–2 / 1.3 | 0–2 / 1.2 | 0–2 / 1.9 | 0–3 / 1.4 | 1–2 / 1.7 | 2 | 3 | 3 |
| $th_v$ | 0 | 0 | 0–3 / **1.0** | 0–2 / **0.3** | 1–3 / 2.0 | 0 | 0–3 / 1.8 | 1–5 / 3.3 |
| *seth* | 0 | 0–2 / 0.4 | 0–1 / **0.3** | 0–1 / **0.1** | 0 | 1 | 2 | 2 |
| *fr* | 0 | 1–3 / 1.3 | 0–3 / 1.8 | 1–3 / 1.9 | 1–2 / 1.7 | 2 | 4 | 4 |
| *gl* | 5–6 / 5.5 | 4–8 / 6.3 | 5–13 / 7.6 | 5–13 / 9.2 | 10–11 / **10.7** | **7** | 7–9 / 8.5 | 7–10 / 8.7 |
| *vert.gd* | 0–2 / 1.0 | 0–3 / 1.6 | **2** | 1–3 / **2.4** | 2–3 / 2.7 | 2 | 4 | 4 |
| *N vert.* | 0–32 / 8.5 | 0–65 / 26.9 | 29–62 / 49.3 | 1–66 / 47.2 | 60–65 / 62.5 | 63 | 65–66 / 65.3 | 65 |
| *pred* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16–17 / 16.3 | 15–18 / 16.7 |
| *Dpt* | 0–10 / 4.8 | 0–13 / 6.6 | 0–11 / **9.1** | 0–14 / **11.0** | 10–12 / 11.0 | 11 | 12–13 / **12.3** | 13–14 / **13.3** |
| *Apt* | 0–8 / 3.8 | 0–10 / 4.7 | 0–10 / **5.3** | 0–11 / **8.1** | 9–10 / 9.3 | 10 | 10–11 / 10.5 | 10–12 / 11.0 |

**Примечание**. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение. Обозначения признаков: *FL* – длина по Смитту; *P*, *D*, *V*, *A* – число заложившихся лучей соответственно в грудных, спинном, брюшных, анальном плавниках; *Dn*, *Pn*, *Vn*, *An* – максимальное число члеников в одном луче плавника; *Cn* – максимальное число члеников в луче верхней лопасти хвостового плавника; *sp.br.* – число окостеневших жаберных тычинок; *os.br.* – число окостеневших элементов на 1-й жаберной дуге; *r.br.* – число пар жаберных лучей; *mx*, *pmx* – maxillare и praemaxillare ($n$ + 1 – пластинка с $n$ приросших зубов); *dent* – dentale (3 – есть приросшие зубы, 4 – замкнулись отверстия вдоль нижнего края кости, 5 – есть стенки гиомандибулярного канала боковой линии, 6 – канал замкнут в трубку); $th_{dent}$ – число зубов на dentale; *ang* – anguloarticulare (1 – зачаток, 2 – есть нижний отросток, 3 – есть верхний отросток, 4 – есть канал сейсмосенсорной системы боковой линии, замкнутый в трубку); *pop* – praeoperculum (1 – зачаток без отверстий, 2 – есть отверстия сейсмосенсорного канала боковой линии, 3 – есть парные стенки защиты канала); *psph* – parasphenoideum (1 – игловидный зачаток, 2 – есть тонкие боковые отростки, 3 – булавовидная форма боковых отростков, 4 – замкнулись задние отверстия, 5 – замкнулись передние отверстия); *v* – vomer (0 – здесь и далее: отсутствие костной закладки данного элемента скелета, 1 – парный зачаток, 2 – единая пластинка, 3 – головка и рукоятка кости разделены); $th_v$ – число зубов на vomer; *seth* – supraethmoideum (1 – есть головка кости, 2 – есть задний отросток); *fr* – frontale (1 – зачаток орбитального отдела, 2 – есть жёлоб сейсмосенсорного канала боковой линии с отверстиями, 3 – есть боковые выступы защиты канала, 4 – канал заключён в трубку); *gl* – glossohyale ($n$ + 1 – пластинка с $n$ приросших зубов); *vert.gd* – степень дифференцировки осевого скелета (1 – есть 1-й зачаток тела позвонка, 2 – есть закладки тел позвонков в передней части туловища, 3 – закладка всех тел позвонков, 4 – замыкание всех закладок тел позвонков в кольца); *N vert.* – число тел позвонков; *pred* – predorsalia (общее число костей); *Dpt*, *Apt* – число окостеневших птеригиофоров спинного и анального плавников. Полужирным шрифтом выделены достоверные ($t_{st}$: $p < 0.05$) значения попарного сравнения средних у одновозрастных личинок и мальков SB и SS.

*sp.br.* 15 (7 + 8) (рис. 4б); пилорических придатков (*pc*) 31; на vomer четыре зуба, расположенные в один поперечный ряд; на glossohyale два расходящихся каудально ряда крупных зубов (5 + 5), как у особи *FL* 88 мм (рис. 5в). Малёк был полностью покрыт чешуёй, имел жёлто-коричневую (охра) окраску тела и плавников, бледно-оранжевые пятна (<20) на боках тела, девять parr marks, сливающихся дорсально с окраской спины.

Аномалии скелета у мальков SB (7 особей старше 1 года) были обнаружены только у одной осо-

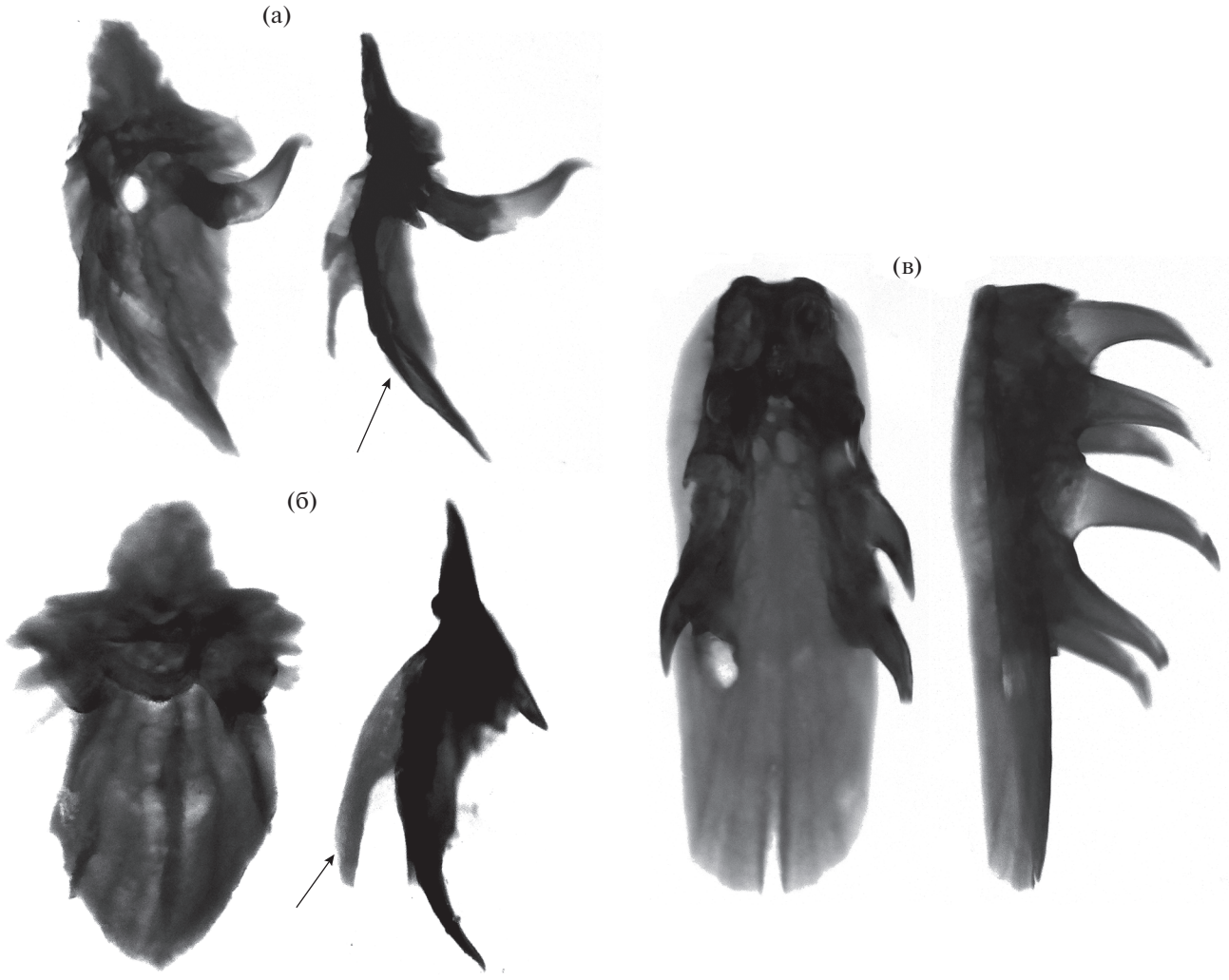



**Рис. 5.** Сошники (а, б) и glossohyale (в) мальков гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера: а, в – *FL* 88 мм; б – *FL* 74 мм; (→) – гребни на боковых проекциях vomer.

би в возрасте 530 сут (*FL* 46.0 мм). Она имела по два сросшихся позвонка в туловищном и хвостовом отделах (рис. 7).

### Сравнительный анализ развития молоди SB и SS

По средним значениям темпа соматического роста и остеогенеза личинки SB и SS отличались мало. На фоне высокой изменчивости этих показателей и разной степени морфологической сформированности при вылуплении эмбрионов SS (Пичугин, 2019а) гибриды отличались узкими пределами варьирования. Однако очевидно значительное отставание эмбрионов SB в росте и развитии в течение органогенеза, а личинок SB – в возрасте закладки и скорости дифференцировки отдельных костных элементов: frontale и supraethmoideum, сегментации лучей плавников, прирастании непарного элемента в грудном плавнике, а также тел позвонков (таблица). Значительны различия в скорости развития, морфологии и числе зубов vomer и glossohyale. У личинок SS до *FL* 32–35 мм не формировалась рукоятка vomer и долго не закладывались зубы, поэтому у мальков SS *FL* 41–56 мм имелась лишь короткая узкая рукоятка кости, а зубы отсутствовали или были представлены одним–тремя слабыми зачатками (Пичугин, 2019а). Форма костной пластинки glossohyale мальков SS соответствовала таковой взрослых особей SS (Маркевич и др., 2017а. Рис. 2з) с числом зубов у мальков SS *FL* 41–56 мм 7–10 (от 3 + 1 + 3 до 5 + 5) (Пичугин, 2019а). Выявлено достоверное ($p < 0.05$) уменьшение на один–три числа лучей в спинном плавнике и, соответственно, уменьшение на один элемент числа птеригиофоров спинного плавника (*Dpt*) (таблица).

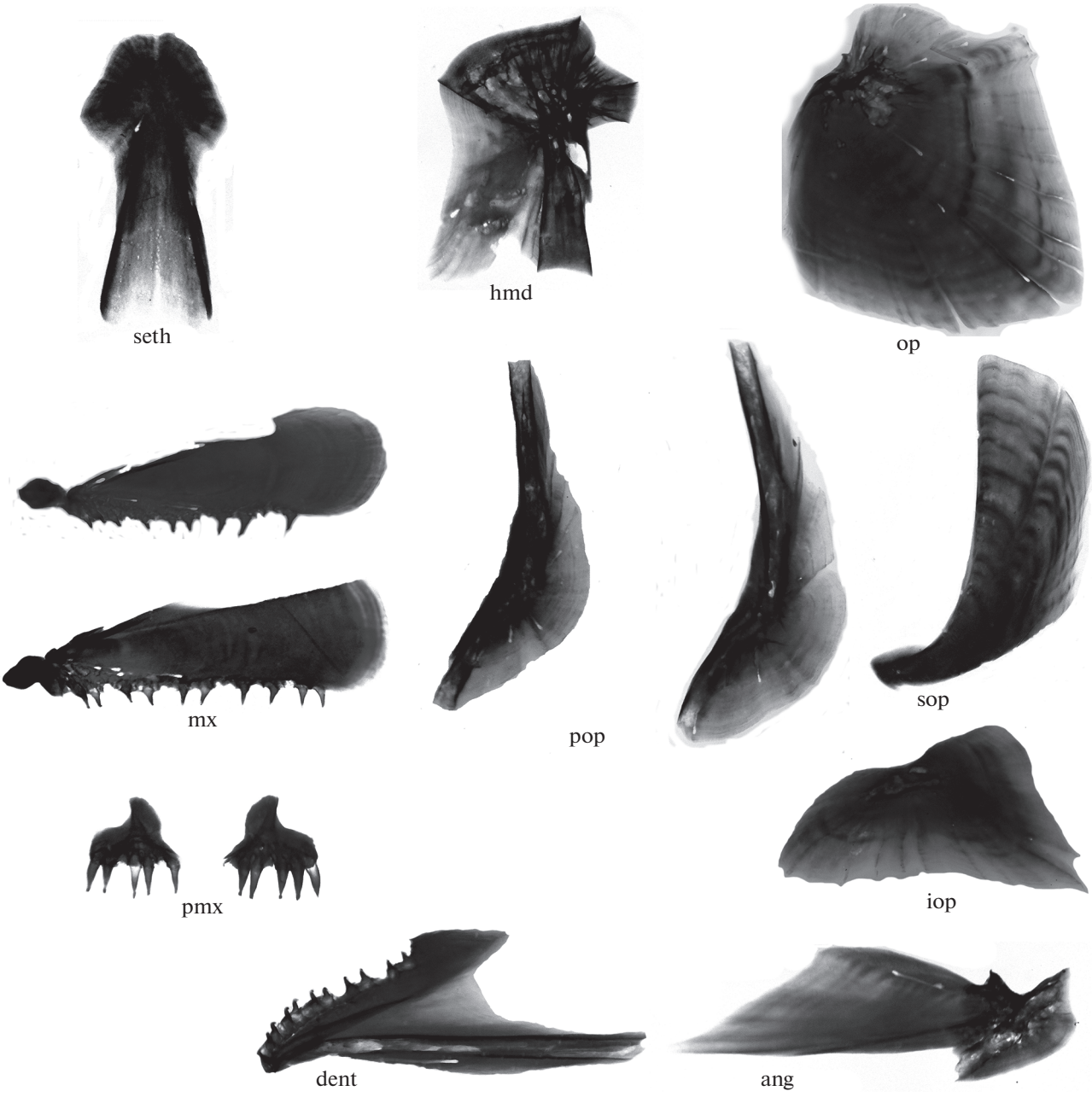



**Рис. 6.** Форма костей черепа мальков *FL* 74 и 88 мм гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера (без соблюдения масштаба): seth – supraethmoideum, hmd – hyomandibulare, op – operculum, mx – maxillare, pop – preoperculum, sop – suboperculum, pmx – premaxillare, iop – interoperculum, dent – dentale, ang – anguloarticulare.

Некоторые различия имелись в окраске личинок и мальков SB и SS: у личинок и мальков SS пятна parr были округлыми и отделялись от более тёмной окраски спины, а у личинок и мальков SB пятна были вытянутыми овальными и сливались с окраской спины.

Различия обнаружены в последовательности закладки тел хвостовых позвонков и в остеогенезе хвостового плавника. У SS первым, как и у SB, закладывается последний уростилярный позвонок (рис. 8). Затем начинается закладка тел туловищных позвонков от черепа каудально. Когда ряд закладок приближается к хвостовому отделу, у SS краниально от последнего уростилярного позвонка появляются зачатки тел 2-го и далее 3-го хвостового позвонка. Поэтому наименее развитым является 4-й со стороны хвостового плавника зачаток тела позвонка (рис. 8б). У молоди SB 2-й

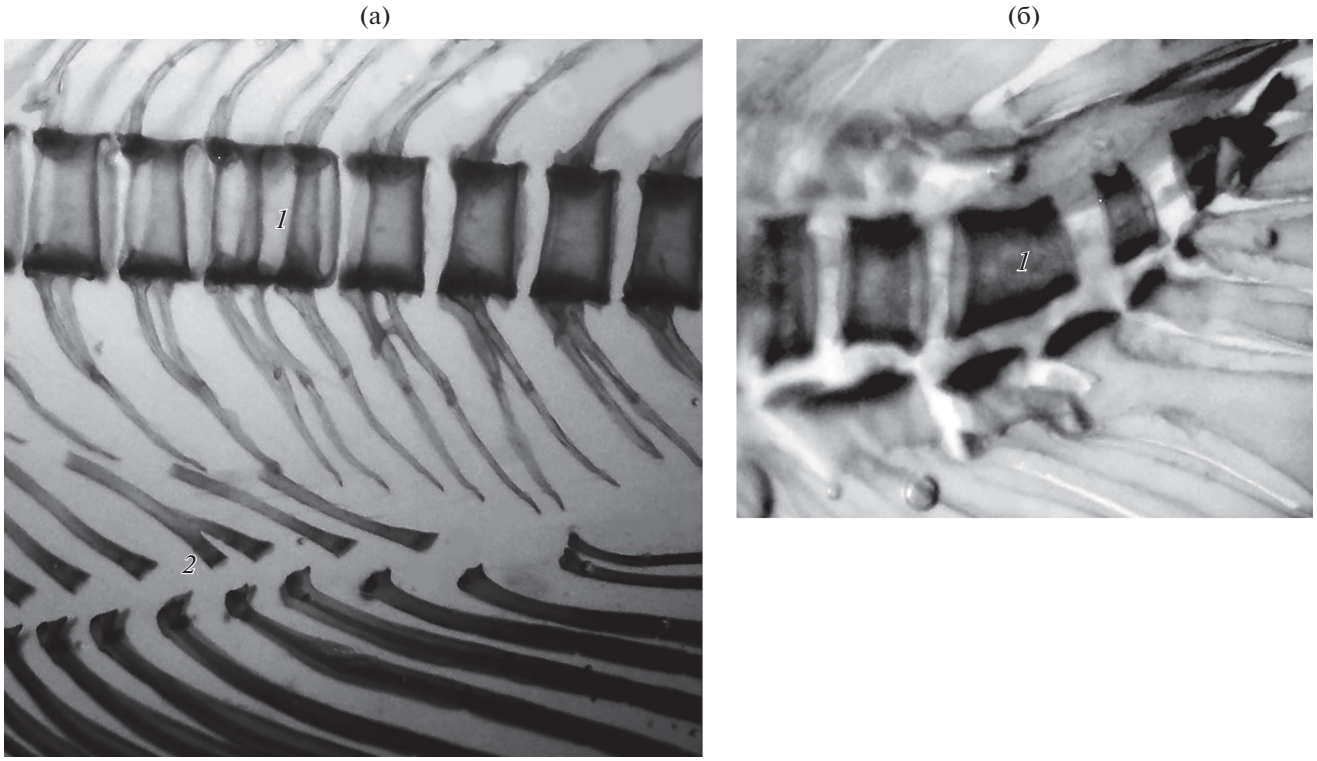



**Рис. 7.** Туловищный (а) и хвостовой (б) отделы позвоночника малька (530 сут, *FL* 46.0 мм) гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера; *1* – сросшиеся позвонки, *2* – сросшиеся птеригиофоры анального плавника.

уростилярный позвонок, заложившийся краниально, отмечен только у одной особи. У остальных особей ($n$ = 8) с неполным рядом зачатков осевого скелета (*N vert.* 48–62) 2-й уростилярный позвонок заложился бы как продолжение закладок позвонков каудально и был бы самым малоразвитым. Кроме этого у личинок SB обнаружено по одному "вставочному" недоразвитому элементу гипуралий и эпуралий (рис. 7а), по-видимому, предполагающему появление одного дополнительного, отсутствующего у SS, позвонка. Необходимо отметить, что аномалии в закладке отдельных лепидотрихиев или даже лучей спинного и анального плавников неоднократно встречались у личинок SS (Пичугин, 2019а), поэтому не являются особенностью только гибридов SB.

## ОБСУЖДЕНИЕ

У высокополиморфных гольцов *Salvelinus* внутриозёрная симпатрическая дивергенция с образованием устойчивых морфотипов часто обусловлена освоением разных пищевых ресурсов (Hindar, Jonsson, 1982; Skulason et al., 1989; Sandlund et al., 1992; Пичугин, 2009б), а разные типы пищевых объектов индуцируют изменения в морфологии черепа (Parsons et al., 2010; Kapralova, 2014). В оз. Кроноцкое две группы морфологически уникальных форм – носатые гольцы (N1, N2 и N3) и обе глубоководные формы (SS и BB), являясь бентофагами, различаются по способу добывания пищи, но каждая их этих групп практически использует один и тот же пищевой ресурс: все формы носатых гольцов – в основном гаммарусов *Gammarus lacustris* (Gammaridae), а обе глубоководные – олигохет, личинок хирономид и моллюсков (Маркевич и др., 2017а, 2017б). Форма SS подбирает пищу с поверхности дна и реже из толщи воды, а форма BB использует нижнюю челюсть для выкапывания кормовых объектов из ила. На обнаруженном нерестилище SS дно составляют слабозаиленные каменные блоки (Пичугин, 2019а), на которых способ добычи пищи, используемых формой BB, не применим. Нерестовый субстрат формы BB не определён, однако известно, что 2/3 площади дна в профундали озера (глубже 30 м) покрыто илами толщиной до 12 м (Есин, Маркевич, 2017). Вероятно, BB откладывает икру на иловой субстрат[4]. В этом случае молодь BB может добывать корм, перекапывая ил, непосредственно при переходе к этапу сме-

[4] Такой же субстрат толщиной до 2 м использует для нереста *S. alpinus*: например, мелкая форма в оз. Леприндокан и карликовые формы в озёрах Даватчан и Большое Леприндо (Павлов и др., 1990; Алексеев и др., 2019).

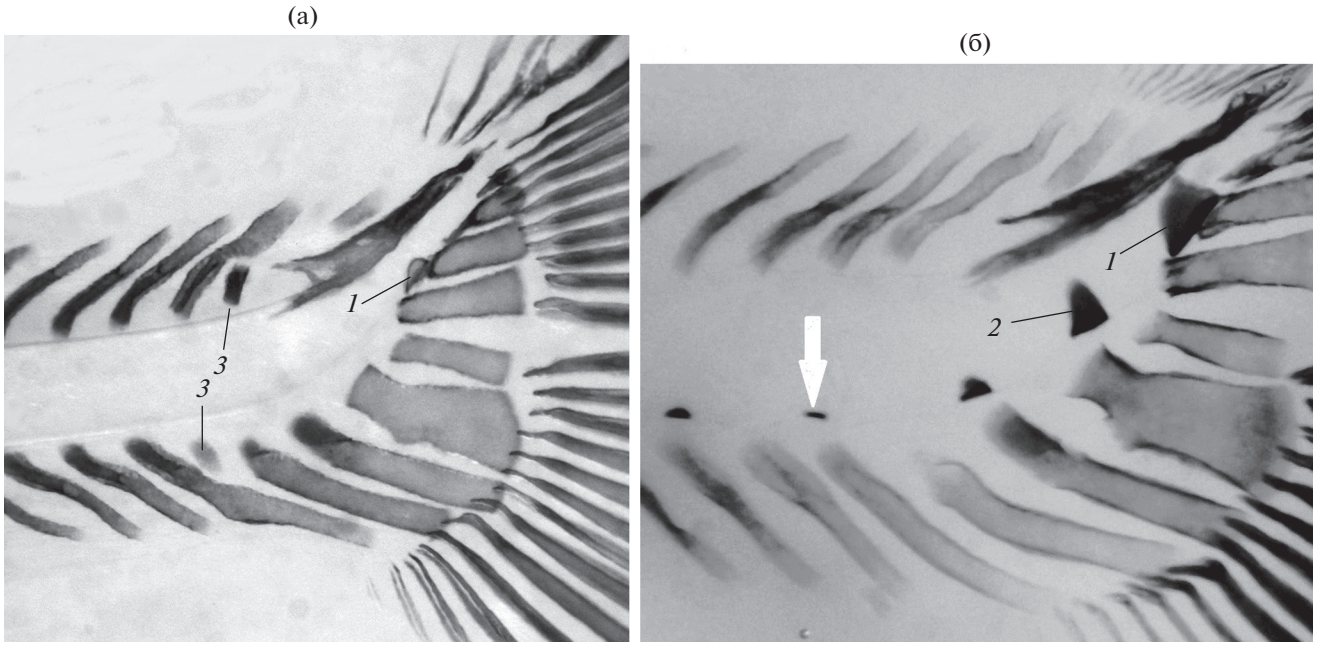



**Рис. 8.** Хвостовой отдел личинок гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера (а) и малоротого гольца (б): *1*, *2* – зачатки уростилярных позвонков, *3* – вставочные эпуралии и гипуралии, (⇩) – наименее развитый зачаток хвостового позвонка.

шанного питания, даже не имея воздуха в плавательном пузыре.

Скорее всего, именно способ добывания пищи привёл к столь значительным морфологическим различиям SS и BB. Наибольшие различия выявлены в длине нижней и верхней челюстей и диаметре глаза. По сравнению с предковой северной мальмой форма SS в ходе эволюции испытала замедление темпа роста и развития и педоморфоз, что привело к укорачиванию этмоидного отдела головы, нижней челюсти и увеличению диаметра глаза (Esin et al., 2018; Пичугин, 2019а). Развитие нижней челюсти BB, напротив, можно рассматривать как гиперморфоз, который сочетается с педоморфным недоразвитием этмоидного отдела головы и увеличенной длиной грудных и брюшных плавников. Результаты современных исследований раннего краниофациального морфогенеза у полиморфных видов костистых рыб, в том числе арктического гольца *S. alpinus*, связывают эволюционные изменения формы и степени дифференцировки элементов скелета со сдвигами относительных сроков экспрессии различных скелетных генов, вызванными генетическими изменениями регуляторных элементов (Ahi et al., 2014; Kapralova et al., 2015; Guðbrandsson et al., 2018). Причём регуляторы дифференциальной экспрессии включаются уже перед вылуплением, до закладки собственно челюстных и других костей скелета, и могут переключать уровни экспрессии во время перехода на этап смешанного питания (Kapralova, 2014). По мнению Капраловой (Kapralova, 2014), учитывая короткую эволюционную историю пресноводных озёрных форм *S. alpinus* в Исландии и других арктических районах, вполне вероятно, что молекулярная основа их морфологического разнообразия возникла в основном из-за различий в регуляции генов, а не из-за изменений белковых кодирующих последовательностей. Скрещивания двух морфологически контрастных симпатических форм *S. alpinus* из оз. Тингваллаватн (Исландия) продемонстрировали замедление эмбрионального развития гибридов и разнообразие закладывающихся краниофациальных фенотипов – от промежуточных и сходных с материнскими до трансгрессивных, выходящих за пределы изменчивости родительских форм. Существенных различий в форме головы между реципрокными скрещиваниями обнаружено не было, что позволило предположить преобладание генетических (регуляторных) эффектов над материнскими (Kapralova, 2014). К сожалению, подращивание гибридов останавливали в возрасте перехода на экзогенное питание, дальнейшее развитие морфологических модификаций, а также дифференциальная и общая смертность гибридов не оценивались.

У относительно молодых глубоководных форм Кроноцкого озера (SS и BB) различия в особенностях развития челюстных костей, как и всех элементов скелета, могут быть обусловлены преимущественно генетической регуляцией экс-

прессии скелетных генов, в которую вовлечены, по крайней мере, несколько генов-регуляторов. Очевидно, что возраст и последовательность закладки тел позвонков, тесно связанные с такими биологическими особенностями этих глубоководных форм, как ранний отрыв от дна, приобретение горизонтального положения тела за счёт ускоренного развития последних хвостовых позвонков (Пичугин, 2009б), необходимость подъёма личинок от дна к поверхности водоёма для заглатывания воздуха в плавательный пузырь (Макеева, 1992), также находятся под управлением системы генетических регуляторов. Так, сходное с SS встречное направление закладки тел позвонков было обнаружено при экспериментальном выращивании глубоководной карликовой формы *S. alpinus* из оз. Даватчан (Пичугин, 2009б).

Дивергенция SS и BB от общего глубоководного предка, сформировавшегося в условиях Кроноцкого озера, представляется маловероятной в условиях сходной кормовой базы, т.е. при отсутствии главного источника дизруптивного отбора и равновероятной частоте скрещивания. Отметим, что формы SS и BB длительное время сосуществуют в озере независимо, о чём свидетельствует их полная репродуктивная изоляция (Есин и др., 2018). Более вероятно происхождение этих форм от разных промежуточных предков, независимо пришедших к глубоководности. На основе сравнения раннего онтогенеза при сходных условиях эксперимента сделано предположение о происхождении SS не непосредственно от северной мальмы, а от более холодноводных форм (WW или N1), сформировавшихся в бассейне Кроноцкого озера и имеющих между собой наименьший уровень генетической дифференциации (Есин и др., 2018; Пичугин, 2019а, 2019б, 2020). Некоторые отличия SS от этих кроноцких форм – наименьшие размеры икры и вылупившихся предличинок, ускоренное развитие осевого скелета и позднее появление воздуха в плавательном пузыре, – по-видимому, стали следствием адаптации к глубоководным нересту и личиночному развитию и снижению уровня обмена веществ (Esin et al., 2018). Смещение нереста SS из реки в озёрное прибрежье и далее на глубину происходило постепенно, под влиянием высокой смертности икры и личинок, выедаемых многочисленной молодью озёрно-речных форм гольцов и нерки. К особенностям эмбрионального развития SS можно отнести высокую вариабельность скорости органогенеза и, как следствие, растянутые на два месяца сроки вылупления различных по степени морфологической сформированности особей. Предположительно это связано с продолжающейся экологической диверсификацией и формированием адаптивной нормы (по: Медников, 1987) к глубоководной озёрной нише придонного бентофага. Взрослые особи SS сохранили по крайней мере часть криптической речной окраски, parr marks в период размножения, красные плавники и в разной степени выраженные розовые пятна на боках тела (Маркевич и др., 2017а). Упомянутые выше глубоководные карлики *S. alpinus* из оз. Даватчан утрачивают появляющиеся у ранних личинок зачатки криптической окраски в течение личиночного развития, приобретают серебристую пелагическую уже к мальковому периоду (Пичугин, 2009б) и утрачивают брачную окраску (наши данные).

Уникальное направление преобразований морфогенеза нижнечелюстных костей по отношению к предковой северной мальме, подобное тому, что наблюдается у формы BB, отмечено среди других кроноцких форм только у LL (Esin et al., 2018). По моему предположению, BB сформировались от наиболее тугорослых LL (Пичугин, 2019а) либо от общего с LL промежуточного предка, который перешёл от речного к глубоководному озёрному нересту в нишу специализированого “копающего” бентофага, испытав общий педоморфоз, кроме функционально важной при новом способе добывания пищи нижней челюсти. Изучения раннего онтогенеза уникальной формы BB пока не проводилось и представляет большой интерес, особенно в свете современного интегрального подхода, объединяющего экологию, эволюцию и биологию развития (Skulason et al., 2019). В настоящее время между формами LL и BB, находящимися на противоположных полюсах экологической диверсификации, обнаружены максимальные различия генетической дифференциации (Есин и др., 2018). Однако скорость дивергенции в условиях генетического обособления от других симпатрических совокупностей может существенно различаться (Мина, 1986).

Наибольшая смертность молоди SB в ходе эксперимента произошла из-за абортивного вылупления недоразвитых эмбрионов. Как отмечалось ранее, икра SS отличается от типичной икры северной мальмы и WW Кроноцкого озера меньшими размерами и более прочной утолщённой оболочкой, из-за которой выход свободных эмбрионов SS в экспериментальных условиях был затруднён. Предполагалось, что такие преобразования обусловлены переходом от закрытых речных кладок икры к открытым озёрным и защите от выедания бокоплавами *G. lacustris*, а выход эмбрионов обеспечивается более интенсивной работой желёз вылупления (Пичугин, 2019а). Эмбрионы SS выходили из оболочки хвостом вперёд, что в норме происходит у всех изученных видов лососёвых рыб (Смирнов, 1975; Korwin-Kossakowski, 2012). Перед вылуплением значительно усиливаются подвижность эмбрионов, вращения внутри оболочки и постоянные движения грудных плавников, которые приводят к перемешиванию перивителлиновой жидкости и бо-

лее равномерному распределению фермента вылупления – хорионазы, снижающей прочность всей оболочки яйца (Макеева, 1992). При низкой подвижности эмбриона железы вылупления, сгруппированные у лососей на голове и передневерхнем участке желточного мешка (Смирнов, 1975), растворяют оболочку локально, что, по-видимому, и имело место у эмбрионов SB, отставших в развитии и двигательной активности от эмбрионов SS. Возможно, имела место и гетерохрония преждевременного включения желёз вылупления. Высокая концентрация фермента около головы вызвала преждевременное растворение оболочки, высвобождение головы и гибель физиологически недоразвитого эмбриона.

Первые физиологически созревшие эмбрионы SS начали выходить из оболочек примерно на 40 сут, или на 220 градусо-дней, раньше начала абортивного выклева эмбрионов SB, что демонстрирует очень медленное развитие подавляющего большинства гибридных эмбрионов. Наиболее развитые особи SB, вышедшие из оболочек самостоятельно на 131–139-е сут, не имели видимых аномалий кровеносной системы и формы тела, относительно быстро росли, перешли на этап смешанного питания, к активному плаванию и развивались без отхода в течение 119 сут до начала закладки осевого скелета – появления тела 1-го хвостового уростилярного позвонка, когда началась их массовая гибель (77% всех личинок SB).

Избирательные нарушения остеогенеза и тотальная гибель личинок при начале закладки тел позвонков после относительно нормального развития с невысокой смертностью (~15%) отмечены у другого искусственного гибрида между симпатрическими формами гольцов *S. alpinus* complex с глубоководным нерестом из оз. Собачье на плато Путорана – самка гольца Дрягина × самцы пучеглазки (Пичугин, 2009а). Икра и ранняя молодь этих форм развиваются на глубине соответственно 30 и > 100 м. Очевидно, значительные морфологические различия взрослых особей крупной высокотелой хищной формы гольца Дрягина и карликовой пучеглазки закладываются в раннем онтогенезе; развитие осевого скелета, тел позвонков и остистых отростков жёстко детерминировано значительно различающимися по глубине условиями нерестовых биотопов. Гибридизация привела к нарушению регуляции закладки тел позвонков, хаотической миграции остеогенных клеток-предшественников и их слипанию в окрашиваемые ализарином костные образования разной формы под хордой, над хордой и даже внутри хорды (Пичугин, 2009а. Рис. 1, 3). Важно отметить, что развитие икры этих гибридов проходило с низкой смертностью, гибель особей с оводнённым желточным мешком и нарушениями желточной кровеносной системы происходила после вылупления, а летальные аномалии затронули только элементы осевого скелета гибридов при нормальном развитии костей черепа и скелета плавников. Отмечены только гетерохронии в закладке и темпе развития сложных покровных костей черепа, praeoperculum и frontale, несущих канал сейсмосенсорной системы (Пичугин, 2009а).

Среди гибридов SB сходное летальное нарушение закладки большей части тел позвонков с образованием аномальных червеобразных изогнутых костей (рис. 3) и трёх нормальных зачатков тел туловищных позвонков обнаружено только у одной особи *FL* 21.5 мм в возрасте 170 сут. Здесь также очевидна миграция клеток-предшественников костной ткани тел позвонков и нарушение регулирующих механизмов. Однако особенности размножения, движения и трансформации клеток остеогенного ряда и их регуляция пока мало изучены, в значительной мере гипотетичны (Гилберт, 1994) и эти "... проблемы не подлежат в настоящее время прямому экспериментальному исследованию" (Сидорова, 2004. С. 1). Представляется, что изучение гибридов глубоководных форм гольцов может пролить свет на регуляцию, очерёдность закладки тел позвонков и протекание процесса формирования осевого скелета.

Таким образом, можно предположить, что, подобно другим молодым специализированным формам озёрных гольцов *Salvelinus*, SS и BB в ходе микроэволюционных преобразований раннего онтогенеза выработали различные комплексы регуляторов развития (Пичугин, 2019б), которые вступили в конфликт при гибридизации, что привело к замедлению эмбриогенеза с самых ранних его этапов (появления форменных элементов крови и развития глаз), многочисленным нарушениям морфогенеза и кровеносной системы, абортивному вылуплению, частным гетерохрониям, аномалиям развития скелета у личинок SB.

В морфологическом развитии личинок гибридов SB по сравнению с SS обнаружено уменьшение числа лучей в спинном плавнике. По данным Маркевича с соавторами (2017а), у SS ветвистых лучей *D* 9–11 (10), а у BB – *D* 8–10 (9). По-видимому, различия между SS и BB имеются и в числе коротких неветвистых лучей, т.е. тех лучей, которые закладываются в спинном плавнике последними краниально и не учитываются при морфометрии. Также у мальков SB наблюдалось уменьшение числа жаберных тычинок – 13–16 (14.3) против 15–17 (15.7) у мальков SS (таблица). У взрослых SS *sp.br.* 15–22 (19) против 15–18 (16) у BB (Есин, Маркевич, 2017). Профиль головы мальков SB (рис. 9) также демонстрирует промежуточную между SS и BB длину рыла (этмоидного отдела черепа) (Пичугин, 2019б).

Форму сошника с верхним отростком или гребнем можно рассматривать как гибридное но-

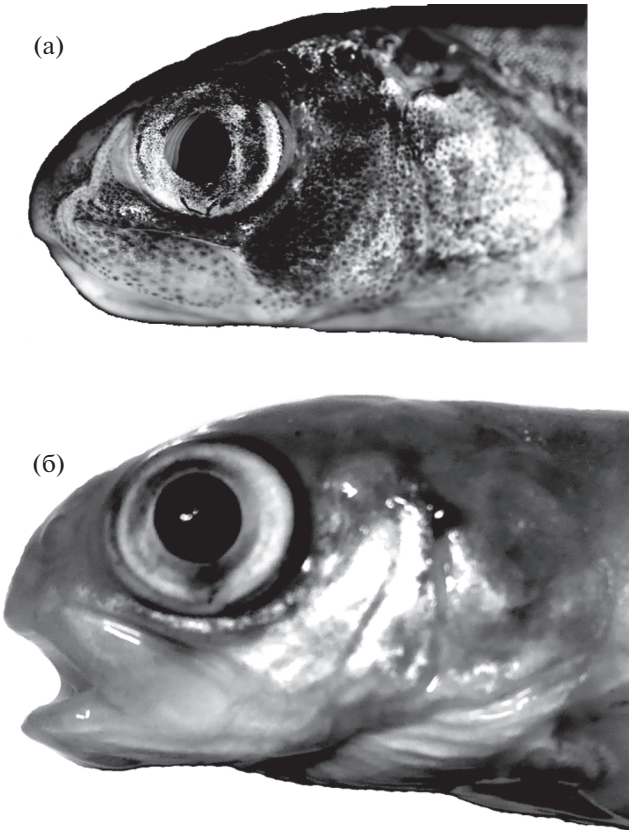



**Рис. 9.** Профиль головы мальков гибрида симпатрических форм северной мальмы *Salvelinus malma* complex (малоротый × большеротый голец) Кроноцкого озера: а – *FL* 74 мм, б – *FL* 97 мм.

вообразование, не встречаемое у кроноцких форм гольцов (Салтыкова, 2016) и не описанное в литературе (Cavender, 1980). Судя по приведённым рисункам типичных glossohyale SS и BB (Маркевич и др., 2017а. Рис. 2з), у SB форма кости, суженная в передней части и расширенная каудально, также является гибридным новообразованием. Возможно, это следствие проявления трансгрессивных признаков, аналогичных упоминаемым Капраловой (Kapralova, 2014).

Массовая гибель в условиях эксперимента гибридной молоди SB продемонстрировала высокую степень постзиготической изоляции между SS и BB. В Кроноцком озере их гибридизация, как и в описываемом эксперименте, возможна за счёт рано созревающих самцов BB, которые перекрываются с последними текучими самками SS (Маркевич и др., 2017а). В озере особи с промежуточным морфотипом в уловах встречались единично и “внешне наиболее близки к всеядной форме-генералисту” (Есин, Маркевич, 2017. С. 87), т.е. к северной мальме, WW или SS. Можно допустить, что семь мальков SB (<1% числа оплодотворённой икры), погибшие в условиях эксперимента, но не имевшие выраженных аномалий скелета, могли бы выжить в естественных условиях.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Г.Н. Маркевичу (Кроноцкий государственный биосферный заповедник), Е.В. Есину и Л.А. Анисимовой (ВНИРО) за сбор и доставку в МГУ живой икры гибрида малоротого и большеротого гольцов; Т.И. Шпиленку и Д.М. Паничевой (Кроноцкий государственный биосферный заповедник) – за техническую поддержку при организации работ на территории Кроноцкого заповедника; Г.Н. Маркевичу – за фото живых предличинок; А.Н. Строганову (МГУ) – за предоставленное оборудование; С.С. Алексееву (ИБР РАН), Д.А. Павлову и К.В. Кузищину (МГУ) – за обсуждение рукописи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Гордеева Н.В. и др.* 2019. Репродуктивные стратегии и происхождение парапатрических и симпатрических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в системе озер Большое и Малое Леприндо (северное Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 430–447 https://doi.org/10.1134/S0042875219040015

*Гилберт С.* 1994. Биология развития. Т. 2. М.: Мир, 235 с.

*Есин Е.В., Маркевич Г.Н.* 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части северной Пацифики: происхождение, эволюция, современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.

*Есин Е.В., Бочарова Е.С., Маркевич Г.Н.* 2018. Генетическая дифференциация гольцов озера Кроноцкого (Восточная Камчатка) по изменчивости микросателлитной ДНК // Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 287–291.

*Макеева А.П.* 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.

*Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А. и др.* 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкого (Восточная Камчатка) // Тез. докл. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 325–329.

*Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др.* 2017а. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 188–194. https://doi.org/10.1134/S1063074017030087

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

*Медников Б.М.* 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 1. С. 15–26.

*Мина М.В.* 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 208 с.

*Павлов Д.А., Осинов А.Г.* 2008. Размножение и развитие карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчан (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 102–119.

*Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А.* 1990. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Там же. Т. 30. Вып. 6. С. 941–956.

*Пичугин М.Ю.* 2002а. Новый элемент в закладке лучей парных плавников лососевых рыб // Там же. Т. 42. № 4. С. 574–576.

*Пичугин М.Ю.* 2002б. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus–S. malma* complex: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.

*Пичугин М.Ю.* 2009а. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 240–253.

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

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

*Пичугин М.Ю.* 2019а. Особенности раннего онтогенеза эндемичной озёрной формы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) – малоротого гольца Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // Там же. Т. 59. № 6. С. 681–692.
https://doi.org/10.1134/S0042875219040155

*Пичугин М.Ю.* 2019б. Особенности морфогенеза черепа у гольцов симпатрических форм *Salvelinus malma* complex Кроноцкого озера // Матер. XIX Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.

*Пичугин М.Ю.* 2020. Особенности раннего онтогенеза носатого (N1) гольца – эндемичной озёрно-речной формы *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 5. С. 562–571.
https://doi.org/10.31857/S0042875220050082

*Пичугин М.Ю., Алексеев С.С.* 2019. Особенности раннего онтогенеза эндемичной карликовой глубоководной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) озера Большое Леприндо (Забайкалье) в экспериментальных условиях // Матер. Междунар. конф. “Современные проблемы биологии, экологии и почвоведения”. Иркутск. С. 68–71.

*Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н.* 2015. Исследование ранних стадий онтогенеза симпатрических форм гольцов *Salvelinus* Кроноцкого озера, выращенных в эксперименте // Матер. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 328–331.

*Пичугин М.Ю., Маркевич Г.Н.* 2018. Особенности раннего онтогенеза белого гольца *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) Кроноцкого озера (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 589–598.
https://doi.org/10.1134/S0042875218050193

*Салтыкова Е.А.* 2016. Морфологическое разнообразие и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* озера Кроноцкое (Восточная Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.

*Салтыкова Е.А., Маркевич Г.Н., Есин Е.В. и др.* 2015. К вопросу о структуре “пучков форм” у рыб: направления дивергенции спланхнокраниума в группе эндемичных гольцов-бентофагов (род *Salvelinus*, Salmonidae, Teleostei) озера Кроноцкое, Камчатка // Докл. РАН. Т. 464. № 1. С. 118–121.
https://doi.org/10.7868/S0869565215250271

*Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Мельникова М.Н., Мюге Н.С.* 2012. Генетическая дифференциация гольцов (род *Salvelinus)* из озера Кроноцкое на основе анализа митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 489–499.

*Сидорова Е.И.* 2004. Морфологическое и авторадиографическое исследование регенерирующей чешуи у *Carassius auratus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.

*Смирнов А.И.* 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.

*Ahi E.P., Kapralova K.H., Palsson A. et al.* 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr // EvoDevo. V. 5. Article 40.
https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-40

*Armstrong R.H., Morrow J.E.* 1980. The Dolly Varden charr, *Salvelinus malma* // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 99–140.

*Cavender T.M.* 1980. Systematics of *Salvelinus* from the North Pacific Basin // Ibid. P. 295–322.

*Esin E.V., Markevich G.N., Pichugin M.Yu.* 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish eco-morfs arises before moving to different lacustrine habitats // J. Evol. Biol. V. 31. № 7. P. 1018–1034.
https://doi.org/10.1111/jeb.13283

*Guðbrandsson J., Franzdóttir S.R., Kristjánsson B.K. et al.* 2018. Differential gene expression during early development in recently evolved and sympatric Arctic charr morphs // PeerJ. V. 6. Article e4345.
https://doi.org/10.7717/peerj.4345

*Hindar K., Jonsson B.* 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway // Can. J. Fish. Aquat.

Sci. V. 39. P. 1030–1045.
https://doi.org/10.1139/F82-138

*Kapralova K.H.* 2014. Study of morphogenesis and miRNA expression associated with craniofacial diversity in Arctic charr *(Salvelinus alpinus*) morphs: Ph.D. Univ. Iceland, 189 p.

*Kapralova K.H., Jonsson Z.O., Palsson A. et al.* 2015. Bones in motion: ontogeny of craniofacial development in sympatric Arctic charr morphs // Devel. Dynamics. V. 244. P. 1168–1178.
https://doi.org/10.1002/dvdy.24302

*Korwin-Kossakowski M.* 2012. Fish hatching strategies: a review // Rev. Fish Biol. Fish. V. 22. P. 225–240.
https://doi.org/10.1007/s11160-011-9233-7

*Ostberg C.O., Pavlov S.D., Hauser L.* 2009. Evolutionary relationships among sympatric life history forms of Dolly Varden inhabiting the landlocked Kronotsky Lake, Kamchatka, and a neighboring anadromous population // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 138. № 1. P. 1–14.
https://doi.org/10.1577/T08-016.1

*Parsons K.J., Skúlason S., Ferguson M.* 2010. Morphological variation over ontogeny and environments in resource polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Evol. Devel. V. 12. P. 246–257.

*Pichugin M.Yu., Markevich G.N.* 2015. Some features of morphology diversification of Dolly Varden morphs from Lake Kronotskoe in early development // Proc. 8-th Charr Symp. Tromsø. P. 113.

*Sandlund O.T., Gunnarson K., Jónasson P.M. et al.* 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. V. 64. P. 305–351.

*Skulason S., Noakes D.L., Snorrason S.S.* 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland // Biol. J. Linn. Soc. V. 38. P. 281–301.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01579.x

*Skulason S., Parsons K.J., Svanback R. et al.* 2019. A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. V. 94. № 5. P. 1786–1808.
https://doi.org/10.1111/brv.12534

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 697–712

ДК 597.593.7.5.591.185.31

# ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И ОРОСЕНСОРНОЕ ТЕСТИРОВАНИЕ ПИЩИ У МРАМОРНОГО ГУРАМИ *TRICHOPODUS TRICHOPTERUS* (OSPHRONEMIDAE)

**© 2021 г. Е. С. Михайлова[1], *, А. О. Касумян[1]**

[1]*Московский государственный университет, Москва, Россия*

**E-mail: elena_mikhailova@mail.ru*

Поступила в редакцию 05.10.2020 г.
После доработки 13.10.2020 г.
Принята к публикации 13.10.2020 г.

Установлено, что для мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* из 21 исследованной *L*-аминокислоты 14 имеют привлекательный вкус и только одна (тирозин) вызывает аверсивные ответы. Отвергание агар-агаровых гранул, содержащих тестируемые вещества, вызывает также сахароза, тогда как лимонная кислота и хлориды натрия и кальция не влияют на потребление. При сравнении с жемчужным гурами *T. leerii*, исследованным ранее близкородственным и сходным по образу жизни видом, отмечены противоположные или несовпадающие вкусовые ответы на большинство веществ. Поведение, демонстрируемое гурами при тестировании пищи, имеет одни и те же особенности (предварительные касания гранул губами, многочисленные отвергания и повторные схватывания, генерация звуков), что указывает на его консервативность по сравнению с вкусовыми предпочтениями. Предполагается, что наличие лабиринтового наджаберного органа, сокращающего доступную для распределения вкусовых рецепторов площадь ротовой полости, не влияет на возможность гурами дифференцированно реагировать на пищевые объекты, различающиеся вкусовыми свойствами.

*Ключевые слова:* мраморный гурами *Trichopodus trichopterus*, хеморецепция, вкусовые предпочтения, пищевое поведение, стереотипы поведения, аминокислоты.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060126

Сенсорные свойства схваченной пищи рыбы оценивают многочисленными вкусовыми и тактильными рецепторами, находящимися в эпителии ротовой полости. Плотность распределения интраоральных вкусовых почек у некоторых бентосоядных рыб достигает нескольких сотен на 1 мм$^2$ поверхности, а их общее число составляет десятки тысяч и более (Atema, 1971; Finger et al., 1991; Sibbing, 1991). Крупные специализированные структуры, присутствующие в ротовой полости у некоторых рыб, значительно сокращают площадь сенсорной поверхности. К числу таких рыб относятся представители подотряда ползуновидных (Anabantoidei), имеющие в ротовой полости лабиринтовый наджаберный орган, предназначенный для воздушного дыхания (Graham, 1997). В связи с этим изучение функциональных возможностей вкусовой рецепции у Anabantoidei представляет особый интерес.

Семейство гурамиевых (Osphronemidae) – наиболее крупное в составе Anabantoidei, оно объединяет свыше 130 видов пресноводных рыб Южной Азии (Froese, Pauly, 2021). Многие из них являются популярными объектами аквариумистики. Это делает гурамиевых доступными и удобными для выполнения различных экспериментальных исследований, в том числе в области физиологии и поведения (Bischof, 1996; Hollis, 1999; Ladich, 2007; Blank, Burggren, 2014; Ramos, Gonçalves, 2019). При изучении вкусовых предпочтений у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* и пищевого поведения, демонстрируемого этой рыбой при оросенсорной оценке гранул корма разного вкусового качества, было выяснено, что этот вид отличается от многих рыб крайне узким спектром привлекательных по вкусу аминокислот и необычайно высокой склонностью к многократным повторным тестированиям пищевых объектов (Виноградская и др., 2017). Связаны ли эти особенности с морфологической организацией ротовой полости жемчужного гурами (наличие наджаберного органа), осталось невыясненным.

Основной задачей настоящей работы было исследовать вкусовые предпочтения и пищевое поведение мраморного гурами *T. trichopterus* и сравнить их с таковыми жемчужного гурами с целью выявить специфические и общие особенности вкусовой рецепции и поведения этих двух пред-

ставителей Anabantoidei. Поскольку ареалы обоих видов гурами перекрываются, а образ жизни сходный (Linke, 1991; Sule et al., 2016), в задачи работы входила сравнительная оценка вкусовых спектров у этих близкородственных и симпатрических рыб. Данные, касающиеся этой проблемы, немногочисленны и противоречивы (Михайлова, Касумян, 2015).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на 16 половозрелых особях мраморного гурами абсолютной длиной (*TL*) 75–95 мм. Гурами получены из частного аквариума (Москва), страна происхождения рыб неизвестна. Рыб рассаживали поодиночке в аквариумы объёмом 10 л. Зрительный контакт между рыбами в соседних аквариумах блокировали непрозрачные задняя и боковые стенки. Температуру воды поддерживали равной 26°C с помощью терморегуляторов AquaEL EH-25W. Грунт в аквариумах отсутствовал. Рыб кормили личинками Chironomidae до насыщения один раз в сутки после завершения экспериментов.

До начала опытов у рыб вырабатывали устойчивый навык схватывать подаваемые поштучно агар-агаровые (Reanal, 2%) гранулы, в состав которых вводили водный экстракт личинок хирономид (175 г/л). В опытах использовали гранулы, содержащие одно из 25 химических веществ, полный перечень которых и их концентрация приведены в табл. 1. В качестве контроля использовали гранулы, не содержащие каких-либо дополнительных веществ. Все гранулы, включая контрольные, имели ярко-красный цвет, создаваемый красителем (Ponceau 4R, 5 мкМ). Гранулы (длина 4 мм, диаметр 2 мм) вырезали из агар-агарового геля непосредственно перед внесением в аквариум. Гель хранили при температуре +4°C не более двух недель, с экстрактом хирономид – не более 3 сут.

В опытах подсчитывали число повторных схватываний гранулы и продолжительность ее удержания рыбой при первом схватывании и в течение всего опыта. О заглатывании гранулы судили по прекращению характерных движений челюстями и восстановлению рыбой ритма дыхательных движений жаберными крышками. При окончательном отказе от гранулы рыба уходила от неё или ориентировалась в другую сторону. Если схватывания поданной в аквариум гранулы не происходило, то гранулу удаляли и опыт считали не состоявшимся. Если рыба разрушала схваченную гранулу, но заглатывала менее её половины, считали, что потребления не происходило. Гранулы разных типов подавали в случайной последовательности. Длительность опыта – менее 2 мин, интервал между опытами на одной и той же особи – не менее 20 мин. Измерения длительности удержаний гранулы проводили с помощью механического ручного секундомера суммирующего типа “Агат” с точностью 0.2 с. Более детальное изложение методики выполнения опытов приведено в ранее опубликованных статьях (Касумян, Морси, 1996; Михайлова, Касумян, 2015).

Общее число опытов – 2592. Для количественной оценки вкусового предпочтения веществ рассчитывали долю потреблённых гранул (% числа опытов) и индекс вкусовой привлекательности по формуле: $Ind_{pal} = (R - C)/(R + C) \times 100$, где $R$ – число заглоченных гранул с веществом, $C$ – число заглоченных контрольных гранул (Касумян, Морси, 1996). $Ind_{pal}$ представляет собой модифицированный индекс элективности питания, предложенный Ивлевым (1977).

Статистический анализ выполнен с использованием критериев $\chi^2$, $U$-критерий Манна–Уитни и рангового коэффициента корреляции Спирмена ($r_s$).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Классические вкусовые вещества.* Присутствие сахарозы в гранулах вызывало достоверное снижение потребления более чем в четыре раза относительно контроля (табл. 1). Остальные вещества этой группы не оказывали значимого влияния на потребление гранул, но приводили к снижению числа схватываний (хлористый натрий, хлористый кальций) и времени удержания гранулы во рту при первом схватывании (хлористый кальций) и суммарно во время схватываний, совершенных в опыте (хлористый натрий). Лимонная кислота не оказывала эффекта ни на один из регистрировавшихся параметров ответа рыб. Количество опытов по мере увеличения числа зарегистрированных в них схватываний закономерно снижалось (табл. 2).

*Аминокислоты.* Из 15 аминокислот, содержание которых в гранулах было 0.1 М, 13 оказывали стимулирующее действие на потребление. Из 6 аминокислот, которые из-за более низкой растворимости были протестированы при концентрации 0.01–0.001 М, таким же эффектом обладала аспарагиновая кислота[1], а тирозин значимо снижал потребление гранул (табл. 1). Другие аминокислоты с отталкивающим вкусом не выявлены.

Наиболее привлекательный вкус был у пролина, гранулы с которым потреблялись рыбами так же хорошо, как и гранулы с экстрактом хирономид, – более чем в пять раз лучше, чем контрольные. Гранулы с пролином реже, чем остальные, подвергались повторным тестированиям, они долго удерживались в ротовой полости. Гранулы с высоко привлекательными по вкусу серином, треонином, цистеином, глицином, аланином и

[1] Здесь и далее – *L*-формы аминокислот.

**Таблица 1.** Вкусовые ответы ($M \pm m$) мраморного гурами *Trichogaster trichopterus* на гранулы с тестируемыми веществами

| Раздражитель | Концентрация, М (%) | Потребление гранул, % | Индекс вкусовой привлекательности | Число схватываний | Продолжительность удержания гранулы, с | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | после первого схватывания | в течение всего опыта |
| | Классические вкусовые вещества | | | | | |
| Лимонная кислота | 0.26 (5) | 25.0 ± 4.4 | 17.1 | 6.2 ± 0.5 | 1.5 ± 0.1 | 10.7 ± 1.1 |
| Хлористый кальций | 0.9 (10) | 19.8 ± 4.1 | 5.6 | 4.1 ± 0.4*** | 1.1 ± 0.1* | 7.5 ± 1.0 |
| Хлористый натрий | 1.73 (10) | 9.4 ± 3.0 | –30.6 | 3.5 ± 0.3*** | 1.2 ± 0.1 | 4.0 ± 0.4*** |
| Сахароза | 0.29 (10) | 4.2 ± 2.1** | –61.6 | 4.1 ± 0.4*** | 1.1 ± 0.1* | 3.9 ± 0.3*** |
| | Свободные аминокислоты | | | | | |
| Пролин | 0.1 | 91.7 ± 2.8*** | 67.6 | 2.9 ± 0.2*** | 4.5 ± 0.4*** | 12.3 ± 0.4** |
| Серин | 0.1 | 79.2 ± 4.2*** | 63.5 | 3.9 ± 0.3*** | 4.2 ± 0.5*** | 15.3 ± 0.8*** |
| Треонин | 0.1 | 79.2 ± 4.2*** | 63.5 | 3.5 ± 0.3*** | 4.6 ± 0.5*** | 11.7 ± 0.5* |
| Цистеин | 0.1 | 72.9 ± 4.6*** | 60.9 | 3.9 ± 0.3*** | 3.9 ± 0.4*** | 12.6 ± 0.6** |
| Глицин | 0.1 | 68.8 ± 4.8*** | 59.1 | 5.6 ± 0.3** | 2.7 ± 0.4** | 15.0 ± 0.8*** |
| Аланин | 0.1 | 66.7 ± 4.8*** | 58.1 | 8.3 ± 0.6 | 2.6 ± 0.3** | 21.6 ± 1.5*** |
| Норвалин | 0.1 | 59.4 ± 5.0*** | 54.1 | 5.5 ± 0.3* | 2.7 ± 0.3*** | 13.6 ± 0.7*** |
| Фенилаланин | 0.1 | 52.1 ± 5.1*** | 49.3 | 6.9 ± 0.4 | 1.5 ± 0.1 | 13.4 ± 1.0** |
| Валин | 0.1 | 50.0 ± 5.1*** | 47.7 | 6.3 ± 0.3 | 1.9 ± 0.2 | 14.0 ± 0.9*** |
| Метионин | 0.1 | 50.0 ± 5.1*** | 47.7 | 6.1 ± 0.4 | 1.9 ± 0.2 | 13.0 ± 0.9** |
| Гистидин | 0.1 | 47.9 ± 5.1*** | 46.0 | 7.5 ± 0.5 | 1.6 ± 0.2 | 15.3 ± 1.1*** |
| Глутамин | 0.1 | 42.7 ± 5.1*** | 41.4 | 6.9 ± 0.5 | 1.8 ± 0.2 | 13.2 ± 1.0** |
| Аспарагин | 0.1 | 32.3 ± 4.8* | 29.2 | 6.8 ± 0.5 | 1.6 ± 0.2 | 12.1 ± 1.2 |
| Лизин | 0.1 | 26.0 ± 4.5 | 19.0 | 5.3 ± 0.4** | 1.7 ± 0.1 | 10.2 ± 1.0 |
| Аргинин | 0.1 | 9.4 ± 3.0 | –30.6 | 4.5 ± 0.5*** | 1.0 ± 0.0** | 5.4 ± 0.8*** |
| Аспарагиновая кислота | 0.01 | 43.8 ± 5.1*** | 42.4 | 5.6 ± 0.4** | 1.5 ± 0.1 | 9.8 ± 0.7 |
| Глутаминовая кислота | 0.01 | 25.0 ± 4.4 | 17.1 | 6.7 ± 0.4 | 1.7 ± 0.1 | 10.7 ± 1.0 |
| Изолейцин | 0.01 | 24.0 ± 4.4 | 15.1 | 5.7 ± 0.4* | 1.5 ± 0.1 | 8.6 ± 0.7 |
| Лейцин | 0.01 | 13.5 ± 3.5 | –13.5 | 5.8 ± 0.5 | 1.2 ± 0.1 | 6.3 ± 0.7** |
| Триптофан | 0.01 | 8.3 ± 2.8 | –36.2 | 4.8 ± 0.3*** | 1.2 ± 0.1 | 5.7 ± 0.5*** |
| Тирозин | 0.001 | 6.3 ± 2.5* | –47.5 | 5.5 ± 0.4** | 1.2 ± 0.1 | 6.4 ± 0.6** |
| Экстракт Chironomidae | 175.0 | 91.7 ± 2.8*** | 67.6 | 8.6 ± 0.6* | 2.4 ± 0.3* | 22.4 ± 0.9*** |
| Контроль | | 17.7 ± 3.9 | | 7.2 ± 0.5 | 1.5 ± 0.2 | 9.5 ± 0.8 |

**Примечание**. Здесь и в табл. 3: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта хирономид приведена в г/л; с каждым типом гранул проведено 96 опытов; отличия от контроля достоверны при $p$: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

**Таблица 2.** Доля опытов с разным числом схватываний гранулы особями мраморного гурами *Trichopodus trichopterus*, % общего числа опытов

| Раздражитель | Число схватываний | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | ≥10 (max *N*) |
| | Классические вкусовые вещества | | | | | | | | | |
| Лимонная кислота | 15 | 10 | 13 | 6 | 11 | 8 | 4 | 6 | 5 | 22 (31) |
| $CaCl_2$ | 34 | 12 | 16 | 4 | 8 | 6 | 4 | 4 | 2 | 10 (21) |
| NaCl | 25 | 23 | 15 | 11 | 6 | 6 | 5 | 4 | 1 | 4 (13) |
| Сахароза | 22 | 18 | 17 | 12 | 9 | 4 | 6 | 1 | 4 | 7 (18) |
| | Свободные аминокислоты | | | | | | | | | |
| Пролин | 23 | 27 | 21 | 16 | 4 | 4 | – | 3 | – | 2 (10) |
| Серин | 16 | 23 | 16 | 16 | 8 | 4 | 6 | 7 | – | 4 (13) |
| Треонин | 31 | 21 | 11 | 11 | 6 | 7 | 6 | 1 | – | 6 (14) |
| Цистеин | 16 | 15 | 28 | 13 | 6 | 4 | 8 | 4 | 2 | 4 (12) |
| Глицин | 6 | 10 | 18 | 14 | 6 | 12 | 9 | 6 | 9 | 10 (19) |
| Аланин | 6 | 6 | 7 | 6 | 13 | 7 | 11 | 4 | 7 | 33 (26) |
| Норвалин | 4 | 11 | 10 | 15 | 18 | 13 | 12 | 6 | 3 | 8 (15) |
| Фенилаланин | 7 | 1 | 6 | 14 | 14 | 13 | 6 | 10 | 7 | 22 (23) |
| Валин | 5 | 3 | 12 | 9 | 16 | 11 | 11 | 8 | 11 | 14 (16) |
| Метионин | 7 | 9 | 11 | 12 | 13 | 5 | 10 | 10 | 10 | 13 (20) |
| Гистидин | 12 | 6 | 7 | 6 | 6 | 11 | 11 | 9 | 4 | 28 (25) |
| Глутамин | 11 | 7 | 9 | 12 | 5 | 5 | 13 | 8 | 8 | 22 (19) |
| Аспарагин | 13 | 3 | 13 | 9 | 11 | 7 | 8 | 6 | 11 | 19 (25) |
| Лизин | 21 | 5 | 14 | 9 | 11 | 9 | 7 | 2 | 5 | 17 (17) |
| Аргинин | 41 | 11 | 12 | 3 | 5 | 2 | 2 | 3 | 3 | 18 (22) |
| Аспарагиновая кислота | 5 | 10 | 13 | 18 | 16 | 8 | 8 | 7 | 5 | 10 (31) |
| Глутаминовая кислота | 6 | 9 | 7 | 9 | 12 | 9 | 9 | 7 | 11 | 21 (24) |
| Изолейцин | 14 | 5 | 10 | 16 | 8 | 13 | 12 | 5 | 3 | 14 (25) |
| Лейцин | 12 | 19 | 6 | 13 | 11 | 8 | 5 | 3 | 2 | 21 (29) |
| Триптофан | 10 | 14 | 17 | 14 | 16 | 8 | 4 | 4 | 5 | 8 (18) |
| Тирозин | 16 | 12 | 8 | 18 | 3 | 14 | 5 | 6 | 2 | 16 (21) |
| Экстракт Chironomidae | 4 | 9 | 6 | 6 | 6 | 10 | 6 | 9 | 7 | 37 (27) |
| Контроль | 5 | 7 | 10 | 5 | 12 | 16 | 5 | 11 | 6 | 23 (22) |

**Примечание.** max *N* – максимальное число совершённых в опыте схватываний гранулы.

норвалином рыбы реже повторно схватывали, но удерживали дольше, чем контрольные (табл. 1). Среди этих аминокислот выделяется реакция рыб на аланин, гранулы с которым они удерживали суммарно за опыт рекордно длительное время (в среднем 21.6 с), т.е. почти как гранулы с экстрактом хирономид (22.4 с). Менее привлекательные по вкусу фенилаланин, валин, метионин, гистидин и глутамин не изменяли частоту схватываний, но повышали суммарное время удержания гранулы в опыте; аспарагин не оказывал влияния не только на частоту схватываний, но и на длительность удержания. Три из шести индифферентных по вкусу аминокислот (аргинин, лейцин и триптофан) уменьшали длительность удержания гранулы, как и тирозин – единственная детеррентная аминокислота. Гранулы с экстрактом хирономид, как и с привлекательными по вкусу аминокислотами, рыбы удерживали дольше, чем контрольные, но, в отличие от аминокислот, чаще, чем контрольные, схватывали.

*Поведение тестирования гранул.* Рыбы схватывали гранулу обычно в толще воды, при этом могли предварительно многократно, в среднем от трёх до семи раз подряд, очень быстро касаться или на мгновение придерживать гранулу губами. Почти во всех случаях касания завершались первым схватыванием внесённой гранулы, перед

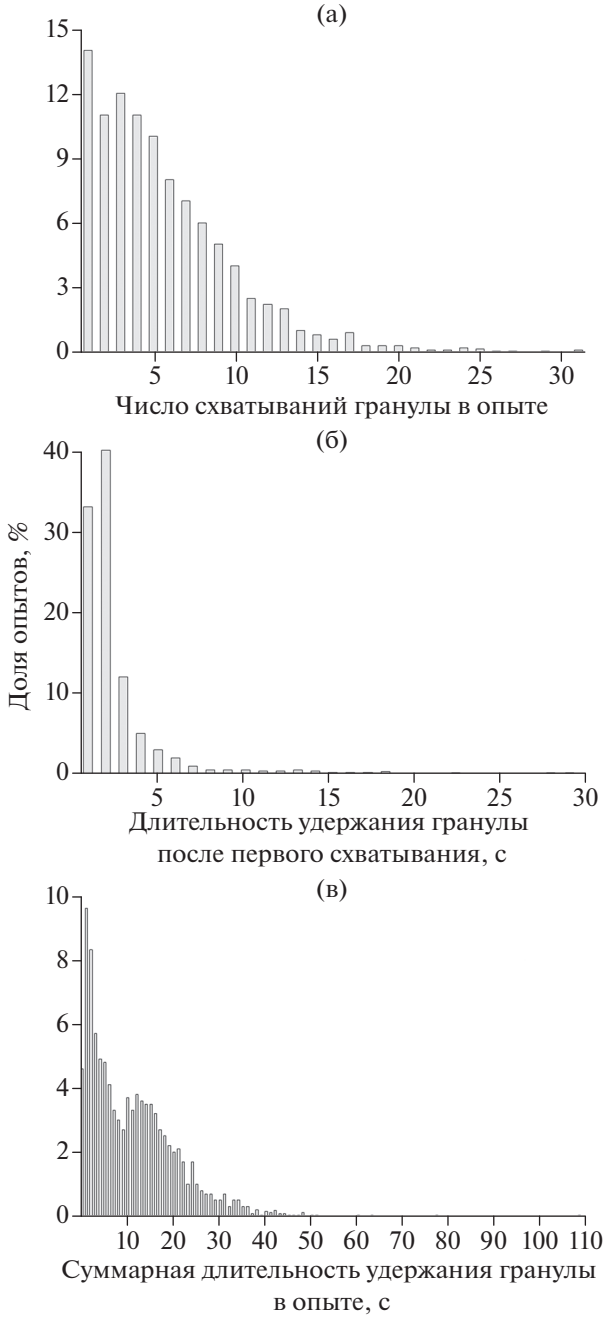



**Рис. 1.** Распределение опытов, выполненных на мраморном гурами *Trichopodus trichopterus* ($n = 2592$): а – по числу схватываний гранулы, б – по длительности удержания гранулы после первого схватывания, в – по суммарной длительности удержания гранулы.

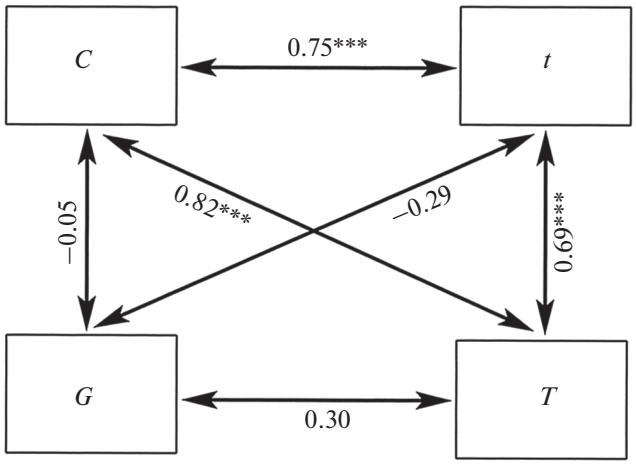



**Рис. 2.** Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами вкусового ответа на гранулы с *L*-аминокислотами у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (все опыты): *C* – потребление гранул, *G* – число схватываний гранулы в опыте, *t* – длительность удержания гранулы после первого схватывания, *T* – суммарная длительность удержания гранулы в опыте, уровень значимости отличий при *p*: *** < 0.001.

следующими схватываниями они наблюдались редко. Касания происходили в 36% всех опытов, но в опытах с разными веществами эта величина варьировала от 10 до >60%. Реагируя на гранулу, опускающуюся в толще воды, рыбы могли направлять в её сторону свои длинные брюшные плавники, но к грануле никогда не прикасались.

В течение опыта рыбы совершали по нескольку десятков повторных схватываний до проглатывания гранулы или окончательного отказа от потребления. Максимальное число схватываний (31) зарегистрировано в опытах с лимонной и аспарагиновой кислотами, >20 схватываний – в опытах с 12 другими типами гранул (табл. 2). Однако доля опытов, в которых происходило лишь одно схватывание гранулы, была наибольшей (14.3%). В половине всех выполненных опытов наблюдалось не более четырёх схватываний, в 15.4 и 1.2% опытах гранулу схватывали более 10 и 20 раз (рис. 1). Число схватываний гранулы не коррелирует ни с одним из параметров, регистрировавшихся в опытах (рис. 2).

В некоторых опытах при повторных схватываниях был замечен выход мелких пузырьков воздуха изо рта рыб. В момент схватывания гранулы, особенно лежащей на дне, когда рыбы движениями грудных плавников совершали небольшой резкий бросок вперёд и сразу же возвращались назад на исходное место, часто были хорошо слышны короткие звуки – щелчки. Доля опытов со звуками составила 14.5%, число щелчков, регистрировавшихся в опыте, варьировало от 1 до 31 (в среднем 6.7 ± 0.2).

Схваченную гранулу рыбы удерживали в ротовой полости от 0.2 до 28.8 с при первом схватывании и от 0.4 до 108.6 с суммарно в течение опыта. В половине случаев гранулы при первом схватывании удерживались не более 1.2 с, а суммарно – не более 10 с (рис. 1б, 1в). Длительность удержания гранул при первой апробации и в течение всего

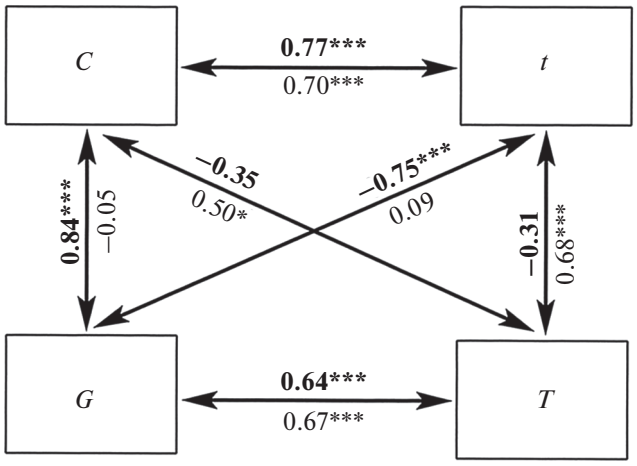



**Рис. 3.** Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами вкусового ответа на гранулы с *L*-аминокислотами у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* для опытов, завершившихся потреблением (выделено полужирным шрифтом) и отверганием гранулы: уровень значимости отличий при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; обозначения см. на рис. 2.

опыта тесно коррелируют друг с другом и с привлекательностью содержащегося в них вещества (рис. 2).

Выполненное на примере аминокислот сравнение опытов, завершившихся потреблением гранулы (ПГ-опыты), с опытами, в которых рыбы после тестирования отказались от потребления гранулы (ОГ-опыты), показало, что поведение рыб в этих двух вариантах ответа различается (табл. 3). В ПГ-опытах рыбы в среднем в два–три раза чаще совершали повторные схватывания гранул, особенно если они содержат в себе вещества с невысокой вкусовой привлекательностью. Это различие выявлено для 17 аминокислот из 21, причём для 15 аминокислот оно достоверно. В ПГ-опытах гранулы с 19 аминокислотами удерживались после первого схватывания в 1.5–3.0 раза дольше, но различие было достоверным для 11 аминокислот. Суммарное время удержания достоверно больше в ПГ-опытах для всех без исключения аминокислот, средние значения различались до четырёх–шести раз, как, например, для гранул с аргинином, лейцином, аспарагином и лизином.

В ПГ- и ОГ-опытах различаются корреляции показателей реакции рыб на гранулы. Так, в ПГ-опытах проявляется сильно выраженная отрицательная корреляция между потреблением и числом схватываний гранул и между числом схватываний и длительностью первого удержания. В ОГ-опытах значимая связь между этими парами параметров не обнаружена. Различается связь между потреблением и суммарной длительностью удержания и между суммарной длительностью и первым удержанием (рис. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

*Сравнение вкусовых спектров двух видов гурами.* Полученные результаты показывают, что вкусовая рецепция у мраморного гурами хорошо развита, что позволяет ему различать присутствие химических веществ в пищевых объектах и проявлять по отношению к ним вкусовые ответы разного типа. Из 25 веществ, подвергнутых тестированию, 14 были привлекательными по вкусу, два имели отталкивающие вкусовые свойства и остальные девять индифферентными, т.е. их присутствие в гранулах не влияло на потребление. Однако из веществ последней группы только лимонная и глутаминовая кислоты были индифферентными стимулами также и по всем другим регистрировавшимся параметрам ответа (схватывания, удержание гранулы).

У другого представителя Anabantoidei – жемчужного гурами – эффективными стимулами также были 16 веществ. Однако, в отличие от мраморного гурами, среди них доминировали обладающие аверсивными (детеррентными) вкусовыми свойствами вещества – 13. В число веществ, обладавших значимыми вкусовыми свойствами для жемчужного гурами, вошли все пять аминокислот, использовавшиеся при низкой концентрации (0.01 М), но, в отличие от мраморного гурами, не вошёл тирозин (0.001 М). Среди девяти веществ, не оказывавших эффекта на потребление гранул жемчужным гурами, индифферентность по всем остальным параметрам ответа проявили четыре вещества, включая, как и у мраморного гурами, лимонную кислоту (Виноградская и др., 2017).

Таким образом, большинство испытанных веществ – 16 из 25 (64%) – обладают значимыми вкусовыми свойствами для обоих видов гурами, т.е. стимулируют или подавляют потребление гранул. Если принять во внимание влияние на все параметры вкусового ответа рыб, то доля эффективных веществ составляет 84% (21 из 25) у жемчужного гурами и 92% (23 из 25) у мраморного гурами, что сопоставимо с соотношением этих групп веществ, например, у рыб, питающихся донными животными, таких как карп *Cyprinus carpio* и линь *Tinca tinca* (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001). Это позволяет считать, что гурами по уровню развития вкусовой рецепции не уступают другим рыбам, несмотря на то что большая часть ротовой полости у них занята крупным наджаберным органом, в эпителии которого у Anabantoidei вкусовых почек не находят (Hughes, Munshi, 1973). Хорошее развитие вкусовой рецепции у мраморного гурами подтверждает также способность этих рыб различать вкусовые качества химических веществ, близких по структуре и конфигурации молекулы, таких как *L*- и *D*-изомеры аминокислот, аминокислоты

**Таблица 3.** Параметры вкусового ответа ($M \pm m$) мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) и отверганием (под чертой) гранулы

| Раздражитель | Концентрация, М (%) | Число схватываний | Продолжительность удержания гранулы, с | | Число опытов |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | после первого схватывания | в течение всего опыта | |
| Лимонная кислота | 0.26 (5) | $\frac{8.5 \pm 1.3}{5.4 \pm 0.5^{**}}$ | $\frac{2.4 \pm 0.4}{1.2 \pm 0.1^{***}}$ | $\frac{23.7 \pm 2.1}{6.3 \pm 0.7^{***}}$ | $\frac{24}{72}$ |
| Хлористый кальций | 0.9 (10) | $\frac{8.2 \pm 0.9}{3.1 \pm 0.4^{***}}$ | $\frac{1.4 \pm 0.3}{1.1 \pm 0.1}$ | $\frac{23.1 \pm 1.7}{3.7 \pm 0.6^{***}}$ | $\frac{19}{77}$ |
| Хлористый натрий | 1.73 (10) | $\frac{7.4 \pm 1.3}{3.1 \pm 0.2^{***}}$ | $\frac{3.0 \pm 1.3}{1.0 \pm 0.1^{***}}$ | $\frac{15.0 \pm 1.0}{2.9 \pm 0.3^{***}}$ | $\frac{9}{87}$ |
| Сахароза | 0.29 (10) | $\frac{13.3 \pm 2.1}{3.8 \pm 0.3^{***}}$ | $\frac{1.2 \pm 0.3}{1.1 \pm 0.1}$ | $\frac{14.1 \pm 1.8}{3.4 \pm 0.3^{***}}$ | $\frac{4}{92}$ |
| Пролин | 0.1 | $\frac{2.9 \pm 0.2}{3.8 \pm 0.7}$ | $\frac{4.7 \pm 0.5}{1.8 \pm 0.4}$ | $\frac{12.8 \pm 0.3}{6.7 \pm 1.5^{***}}$ | $\frac{88}{8}$ |
| Серин | 0.1 | $\frac{3.8 \pm 0.3}{4.4 \pm 0.7}$ | $\frac{4.8 \pm 0.6}{2.1 \pm 0.5^{*}}$ | $\frac{17.5 \pm 0.9}{7.1 \pm 0.9^{***}}$ | $\frac{76}{20}$ |
| Треонин | 0.1 | $\frac{3.3 \pm 0.3}{4.3 \pm 0.8}$ | $\frac{5.4 \pm 0.5}{1.5 \pm 0.2^{***}}$ | $\frac{13.5 \pm 0.5}{5.1 \pm 1.0^{***}}$ | $\frac{76}{20}$ |
| Цистеин | 0.1 | $\frac{3.6 \pm 0.3}{4.8 \pm 0.5^{*}}$ | $\frac{4.7 \pm 0.5}{1.5 \pm 0.2^{***}}$ | $\frac{14.9 \pm 0.6}{6.6 \pm 0.8^{***}}$ | $\frac{70}{26}$ |
| Глицин | 0.1 | $\frac{6.2 \pm 0.4}{4.2 \pm 0.4^{**}}$ | $\frac{3.1 \pm 0.5}{1.6 \pm 0.2}$ | $\frac{19.2 \pm 0.8}{5.7 \pm 0.6^{***}}$ | $\frac{66}{30}$ |
| Аланин | 0.1 | $\frac{8.6 \pm 0.7}{7.8 \pm 1.0}$ | $\frac{3.1 \pm 0.5}{1.4 \pm 0.1^{*}}$ | $\frac{27.6 \pm 1.8}{9.7 \pm 1.1^{***}}$ | $\frac{64}{32}$ |
| Норвалин | 0.1 | $\frac{5.6 \pm 0.4}{5.2 \pm 0.5}$ | $\frac{3.2 \pm 0.4}{2.0 \pm 0.3^{*}}$ | $\frac{17.3 \pm 0.7}{8.3 \pm 0.8^{***}}$ | $\frac{57}{39}$ |
| Фенилаланин | 0.1 | $\frac{8.3 \pm 0.4}{5.4 \pm 0.6^{***}}$ | $\frac{1.6 \pm 0.2}{1.3 \pm 0.1}$ | $\frac{20.3 \pm 1.1}{5.9 \pm 0.7^{***}}$ | $\frac{50}{46}$ |
| Валин | 0.1 | $\frac{7.0 \pm 0.5}{5.6 \pm 0.4^{*}}$ | $\frac{2.3 \pm 0.3}{1.6 \pm 0.2^{*}}$ | $\frac{20.8 \pm 0.9}{7.2 \pm 0.7^{***}}$ | $\frac{48}{48}$ |
| Метионин | 0.1 | $\frac{7.0 \pm 0.5}{5.2 \pm 0.5^{*}}$ | $\frac{2.0 \pm 0.2}{1.8 \pm 0.3}$ | $\frac{18.8 \pm 1.0}{7.2 \pm 0.8^{***}}$ | $\frac{48}{48}$ |
| Гистидин | 0.1 | $\frac{9.3 \pm 0.7}{5.8 \pm 0.7^{**}}$ | $\frac{1.8 \pm 0.3}{1.5 \pm 0.2}$ | $\frac{23.2 \pm 1.2}{8.0 \pm 1.0^{***}}$ | $\frac{46}{50}$ |
| Глутамин | 0.1 | $\frac{9.0 \pm 0.7}{5.4 \pm 0.6^{***}}$ | $\frac{2.2 \pm 0.5}{1.5 \pm 0.2}$ | $\frac{22.0 \pm 1.2}{6.6 \pm 0.8^{***}}$ | $\frac{41}{55}$ |
| Аспарагин | 0.1 | $\frac{10.7 \pm 1.1}{5.0 \pm 0.4^{***}}$ | $\frac{2.2 \pm 0.6}{1.3 \pm 0.1^{*}}$ | $\frac{24.6 \pm 2.3}{6.1 \pm 0.6^{***}}$ | $\frac{31}{65}$ |
| Лизин | 0.1 | $\frac{7.9 \pm 0.7}{4.4 \pm 0.4^{***}}$ | $\frac{2.2 \pm 0.4}{1.5 \pm 0.1^{*}}$ | $\frac{23.3 \pm 1.3}{5.5 \pm 0.7^{***}}$ | $\frac{25}{71}$ |
| Аргинин | 0.1 | $\frac{10.8 \pm 1.0}{3.8 \pm 0.5^{***}}$ | $\frac{1.0 \pm 0.1}{1.0 \pm 0.1}$ | $\frac{21.9 \pm 2.2}{3.7 \pm 0.6^{***}}$ | $\frac{9}{87}$ |

**Таблица 3.** Окончание

| Раздражитель | Концентрация, М (%) | Число схватываний | Продолжительность удержания гранулы, с | | Число опытов |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | после первого схватывания | в течение всего опыта | |
| Аспарагиновая кислота | 0.01 | $\frac{7.3 \pm 0.7}{4.3 \pm 0.3^{***}}$ | $\frac{1.8 \pm 0.2}{1.3 \pm 0.1^{*}}$ | $\frac{15.7 \pm 0.7}{5.2 \pm 0.5^{***}}$ | $\frac{42}{54}$ |
| Глутаминовая кислота | 0.01 | $\frac{10.8 \pm 0.9}{5.4 \pm 0.3^{***}}$ | $\frac{2.0 \pm 0.3}{1.6 \pm 0.1}$ | $\frac{22.6 \pm 2.2}{6.8 \pm 0.6^{***}}$ | $\frac{24}{72}$ |
| Изолейцин | 0.01 | $\frac{7.7 \pm 0.6}{4.8 \pm 0.4^{***}}$ | $\frac{1.8 \pm 0.4}{1.4 \pm 0.1}$ | $\frac{17.6 \pm 0.8}{5.6 \pm 0.5^{***}}$ | $\frac{22}{73}$ |
| Лейцин | 0.01 | $\frac{13.6 \pm 1.6}{4.6 \pm 0.4^{***}}$ | $\frac{1.1 \pm 0.2}{1.2 \pm 0.1}$ | $\frac{19.9 \pm 2.8}{4.1 \pm 0.3^{***}}$ | $\frac{13}{83}$ |
| Триптофан | 0.01 | $\frac{10.5 \pm 1.6}{4.3 \pm 0.3^{***}}$ | $\frac{1.9 \pm 0.4}{1.1 \pm 0.1^{***}}$ | $\frac{16.0 \pm 1.1}{4.8 \pm 0.4^{***}}$ | $\frac{8}{88}$ |
| Тирозин | 0.001 | $\frac{9.7 \pm 2.5}{5.2 \pm 0.4^{*}}$ | $\frac{1.9 \pm 0.6}{1.2 \pm 0.1^{*}}$ | $\frac{18.5 \pm 3.8}{5.6 \pm 0.5^{***}}$ | $\frac{6}{90}$ |
| Экстракт Chironomidae | 175.0 | $\frac{8.3 \pm 0.6}{13.0 \pm 1.9^{*}}$ | $\frac{2.3 \pm 0.4}{0.8 \pm 0.1}$ | $\frac{23.1 \pm 0.9}{15.1 \pm 3.8^{*}}$ | $\frac{88}{8}$ |
| Контроль | | $\frac{12.5 \pm 1.4}{6.0 \pm 0.4^{***}}$ | $\frac{2.6 \pm 0.8}{1.3 \pm 0.1^{**}}$ | $\frac{23.1 \pm 2.2}{6.5 \pm 0.5^{***}}$ | $\frac{17}{79}$ |

с α- и β-положением аминогруппы и другие (Kasumyan, Mouromtsev, 2020).

*Сравнение вкусовых предпочтений двух видов гурами* показывает, что, несмотря на одинаковое число эффективных веществ для обоих видов (16 из 25), их перечень и действие различаются (Виноградская и др., 2017; наши данные). Противоположные вкусовые свойства имеют восемь веществ, 12 веществ являются привлекательными или отталкивающими для одного вида, но индифферентными для другого. И только действие пяти веществ одинаково: два из них усиливают потребление, три не влияют на него.

Особый интерес вызывает отношение гурами к двум классическим вкусовым веществам – сахарозе и лимонной кислоте. Известно, что для многих животных, использующих в пищу растения и их плоды, сахароза имеет привлекательный вкус (Harborne, 1993). Это общее правило в полной мере приложимо и к рыбам: у рыб, питающихся растительностью, сахароза повышает потребление (белый амур *Ctenopharyngodon idella*, гуппи *Poecilia reticulata*, плотва *Rutilus rutilus*) (Касумян, Морси, 1997; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Для большинства других рыб, питающихся в основном животной пищей, вкус сахарозы индифферентен и лишь для некоторых из них – отталкивающий (Hidaka, 1982; Kasumyan, Døving, 2003; Goli et al., 2015). Питание гурами в природе изучено плохо. Известно, что оба вида гурами всеядны (Froese, Pauly, 2021). В пищеварительном тракте мраморного гурами, который изучен лучше, чем жемчужный, находят зоопланктон (копеподы, кладоцеры, остракоды), личинки насекомых, икру рыб, детрит, а также диатомовые и нитчатые водоросли и макрофиты (Rainboth, 1996; Graham, 1997; Talde et al., 2004; Webb et al., 2007; Froese, Pauly, 2021). Перифитон (диатомовые водоросли) и зоопланктон составляют основу питания жемчужного гурами (Zahid et al., 2009). Некоторые источники относят растения в питании гурами к случайным объектам (CABI, 2018; Low, 2019). В литературе по аквариумным рыбам сообщается, что для мраморного гурами растения не представляют пищевого интереса, тогда как жемчужный гурами охотно потребляет водную растительность, а присутствие растительных компонентов в пище благоприятно сказывается на его состоянии (Ильин, Расс, 1971; Axelrod, Vorderwinkler, 1995; Чеботаева, 2005, 2006). Это косвенно указывает на то, что отношение обоих гурами к вкусу сахарозы (позитивное у жемчужного и негативное у мраморного), по-видимому, соответствует общему правилу: она привлекательна для растительноядных животных и безразлична для тех, кто растения в пищу не использует.

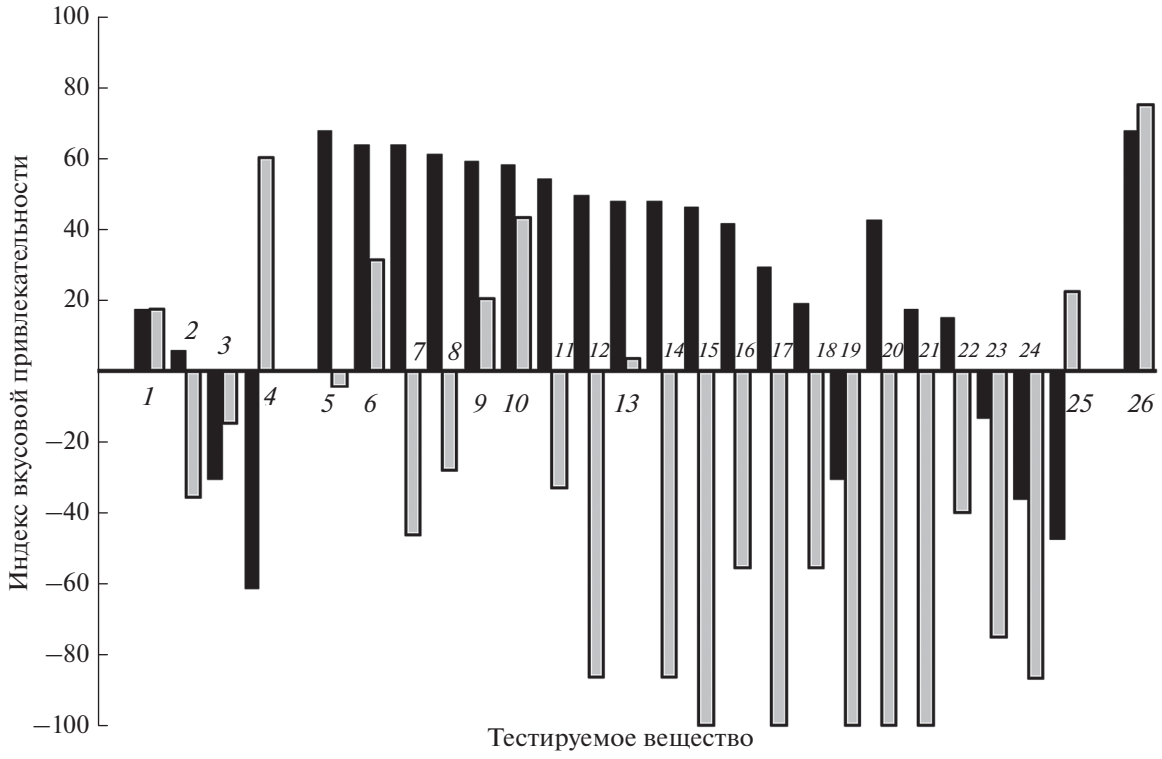



**Рис. 4.** Индекс вкусовой привлекательности классических вкусовых веществ (*1–4*), *L*-аминокислот (*5–25*) и экстракта Chironomidae (*26*) для мраморного *Trichopodus trichopterus* (■) и жемчужного гурами *T. leerii* (□): *1* – лимонная кислота (0.26 М, 5%), *2* – хлористый кальций (0.9 М, 10%), *3* – хлористый натрий (1.73 М, 10%), *4* – сахароза (0.29 М, 10%); *5–19* – 0.1 М: *5* – пролин, *6* – серин, *7* – треонин, *8* – цистеин, *9* – глицин, *10* – аланин, *11* – норвалин, *12* – фенилаланин, *13* – валин, *14* – метионин, *15* – гистидин, *16* – глутамин, *17* – аспарагин, *18* – лизин, *19* – аргинин; *20–24* – 0.01 М: 20 – аспарагиновая кислота, *21* – глутаминовая кислота, *22* – изолейцин, *23* – лейцин, *24* – триптофан; *25* – тирозин (0.001 М), *26* – экстракт личинок Chironomidae (175.0 г/л).

Лимонная кислота для большинства рыб – сильный вкусовой раздражитель, безразличное отношение к нему характерно лишь для 26% исследованных видов (семь видов из 27) (Kasumyan, Døving, 2003). Оба вида гурами относятся к последним. Безразличный вкус для них имеют также хлорид натрия и хлорид кальция. Таким образом, отношение к вкусу трёх из четырёх классических вкусовых веществ у сравниваемых видов совпадает, но к одному веществу (сахароза) оно противоположное.

Вкусовые свойства аминокислот различаются для гурами сильнее. Из 21 аминокислоты сходный эффект вызывают только аланин и серин, они имеют привлекательный вкус для обоих видов, но занимают разное положение в ранжированном ряду. Треонин, фенилаланин, метионин, гистидин, глутамин, аспарагин, аспарагиновая кислота усиливают потребление гранул у мраморного гурами, но подавляют у жемчужного. Действие остальных аминокислот также не совпадает. Например, высокопривлекательные для мраморного гурами пролин, цистеин и глицин индифферентны для жемчужного гурами, а имеющие отталкивающий вкус для жемчужного гурами глутаминовая кислота, лейцин, изолейцин, лизин и аргинин идифферентны для мраморного гурами. Однако последовательность многих аминокислот в ранжированных рядах эффективности близка (рис. 4), что объясняет слабую, но достоверную корреляцию ($r_s = 0.48$, $p < 0.05$) вкусовой привлекательности аминокислот для сравниваемых видов гурами. При использовании для такого анализа всех типов гранул совместно, т.е. содержащих аминокислоты, классические вкусовые вещества, экстракт хирономид и контрольные, связь между двумя видами не достоверна ($r_s = 0.30$, $p > 0.05$).

Мраморный и жемчужный гурами имеют совпадающие ареалы (Linke, 1991) и обитают в водоёмах совместно (Mizuno, Furtado, 1982; Roberts, 1989; Pranata et al., 2016; Muthmainnah, Gaffar, 2017). Населяют они пресноводные болота и торфяники, пруды и озёра, небольшие медленно текущие реки и ручьи, временные водоёмы в заливаемых поймах, рисовые чеки, оросительные и ирригационные каналы и канавы, предпочитают одинаковые биотопы – участки с густыми зарос-

лями водной растительности (Smith, 1945; Linke, 1991; Low, Lim, 2012; Low, 2019). Оба вида могут встречаться здесь совместно в одних и тех же местах (Roberts, 1989; Pranata et al., 2016). Различающиеся, часто противоположные, вкусовые предпочтения могут, по-видимому, приводить к питанию разными организмами и снижать пищевую конкуренцию между этими симпатрическими рыбами, близкими по генетике и образу жизни (Linke, 1991; Rüber et al., 2006; Wang et al., 2016). Это подтверждают краткие данные о составе потреблённых организмов в пищеварительном тракте мраморного и жемчужного гурами, отловленных в небольших заболоченных лесных водоёмах Центрального Калимантана (Zahid, 2008). Возможно, снижение пищевой конкуренции между ними достигается благодаря присущей гурами агрессивности (Forselius, 1957; Tooker, Miller, 1980; Hollis et al., 1997; Hollis, 1999; Low, 2019). Это даёт возможность особям использовать локальные пищевые ресурсы и не допускать к ним конкурентов. В отличие от гурами близкородственные и часто встречающиеся совместно трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* обладают близкими вкусовыми спектрами и потребляют сходные организмы. Снижение пищевой конкуренции между колюшками достигается за счёт расхождения этих рыб в водоёме по разным биотопам: трёхиглая колюшка предпочитает пелагиаль, девятииглая – прибрежную зону с водной растительностью (Hynes, 1950; Ketele, Verheyen, 1985; Hart, 2003; Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015). Таким образом, территориальность наряду с расхождением рыб по разным биотопам входят в число экологических и поведенческих механизмов, которые снижают пищевую напряжённость между сосуществующими видами.

*Сравнение вкусовых предпочтений гурами и других видов рыб.* Мраморный гурами относится к числу немногих видов рыб, для которых вкус большинства аминокислот (15) привлекателен: у линя *Tinca tinca* и кеты *Oncorhynchus keta* таких аминокислот 12, у девятииглой колюшки москворецкой популяции – 16 (Kasumyan, Døving, 2003; Михайлова, Касумян, 2015). Тирозин – единственная аминокислота, обладающая для мраморного гурами детеррентным действием, для многих рыб индифферентен либо стимулирует потребление пищи. Пролин, вкусовая привлекательность которого у мраморного гурами соизмерима с экстрактом хирономид, обладает таким же действием и для других рыб, но всё же у большинства видов он входит в число индифферентных вкусовых веществ (Касумян, 2016). Наряду с этими и другими примерами своеобразия вкусовых предпочтений мраморного гурами можно отметить и некоторые черты сходства с другими рыбами. Так, индифферентные для мраморного гурами лейцин, изолейцин, триптофан, лизин, аргинин такими же вкусовыми свойствами обладают для более чем половины из 32 исследованных видов рыб (Касумян, 2016). Однако сравнение аминокислотных спектров мраморного гурами и других рыб обнаруживает достоверную связь лишь в некоторых случаях, причём с видами, далёкими от мраморного гурами по образу жизни, питанию и систематике (табл. 4). Результаты этого сравнения подтверждают видовую специфику вкусовых предпочтений и важную роль вкусовой рецепции в обеспечении пищевой избирательности.

*Пищевое поведение.* Поведение, проявляемое мраморным гурами при тестировании пищевых объектов, имеет такие же особенности, что и у жемчужного гурами, но отличается от поведения многих других рыб. Обоим видам гурами присущи многократные хемотактильные контакты с объектом, в том числе на этапе, предваряющем схватывание, что у рыб встречается редко, в основном у питающихся организмами эпи- и инфауны, зрение у которых не участвует в обнаружении пищи или зрительные возможности слабые и ограничены внешними условиями (низкая освещённость, высокая мутность воды и др.). Эти рыбы перед схватыванием могут касаться объекта не только губами, как гурами, но и усами, плавниками, рострумом, головой, туловищем. В отличие от гурами им достаточно однократного касания, но для большинства видов оно является обязательным элементом пищевого поведения (сомообразные (Siluriformes), осетровые (Acipenseridae), некоторые тресковые (Gadidae), султанка *Mullus barbatus ponticus*, усатый голец *Barbatula barbatula*, угольная рыба *Anoplopoma fimbria*, слепая пещерная рыба *Astyanax fasciatus* и другие) (Parker, 1910; Андрияшев, 1944а, 1944б; Аронов, 1959; Павлов, 1959, 1962; Bardach, Case, 1965; Brawn, 1969; Bruton, 1979; Døving, Selset, 1980; Stoner, Sturm, 2004; Касумян, Сидоров, 2010; Kasumyan, 2014, 2018; Касумян, Марусов, 2015). На губах у рыб, у мраморного гурами в частности (Scharrer et al., 1947), располагаются вкусовые почки; у многих видов они имеются на усах, плавниках и поверхности тела (Kapoor et al., 1975; Devitsina, 2005), поэтому, прикасаясь к объекту, рыбы в состоянии получить предварительную информацию о его вкусовых свойствах. Касания имеют отношение и к тактильному чувству, функционально связанному с вкусовой рецепцией (Kasumyan, 2011). Длинные нитевидные лучи брюшных плавников, несмотря на то что они у гурами чувствительны к тактильным стимулам и в дистальной части несут вкусовые почки, такие же, как на губах (Scharrer et al., 1947), для сенсорной оценки пищевых объектов не используются, по крайней мере, при высокой освещённости (Касумян и др., 2014; наши данные).

**Таблица 4.** Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена ($r_s$) для вкусовых предпочтений 21 свободной аминокислоты между мраморным гурами *Trichopodus trichopterus* и другими видами рыб

| Вид | $r_s$ | Источник информации |
|---|---|---|
| Гольян *Phoxinus phoxinus* | 0.55** | Касумян, Марусов, 2003 |
| Линь *Tinca tinca* | 0.53* | Касумян, Прокопова, 2001 |
| Клариевый сом *Clarias gariepinus* | 0.52* | Kasumyan, 2014 |
| Жемчужный гурами *Trichopodus leerii* | 0.48* | Виноградская и др., 2017 |
| Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*[1] | 0.44* | Михайлова, Касумян, 2015 |
| Трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*[2] | 0.36 | Касумян, Михайлова, 2014 |
| Персидский осётр *Acipenser persicus* | 0.36 | Джафари Шамушаки и др., 2008 |
| Севрюга *A. stellatus* | 0.30 | Касумян, Сидоров, 1994б |
| Озёрный голец *Salvelinus namaycush* | 0.30 | Касумян, Сидоров, 2001 |
| Полярная камбала *Liopsetta glacialis* | 0.26 | Kasumyan, Nikolaeva, 2002 |
| Усатый голец *Barbatula barbatula* | 0.24 | Касумян, Сидоров, 2010 |
| Кета *Oncorhynchus keta* | 0.13 | Касумян, Сидоров, 1992 |
| Гуппи *Poecilia reticulata* | 0.13 | Касумян, Николаева, 1997 |
| Сибирский осётр *A. baerii* (19 – без цистеина и норвалина) | 0.07 | Касумян, Сидоров, 1994б |
| Плотва *Rutilus rutilus* | 0.02 | Kasumyan, Nikolaeva, 2002 |
| Карп *Cyprinus carpio* | 0.01 | Касумян, Морси, 1996 |
| Русский осётр *A. gueldenstaedtii* | –0.05 | Касумян, Сидоров, 1994б |
| Голец-даватчан *S. alpinus erythrinus* | –0.05 | Касумян, Сидоров, 1995 |
| Серебряный карась *Carassius auratus* | –0.24 | Kasumyan, Nikolaeva, 2002 |
| Кумжа *Salmo trutta* | –0.26 | Касумян, Сидоров, 1994а |

**Примечание**. [1] Москворецкая популяция, [2] балтийская популяция; различия достоверны при $p$: * < 0.05, ** < 0.01.

Гурами не только многократно касаются пищевых объектов перед их схватыванием, но и подвергают их многочисленным повторным оросенсорным тестированиям, прежде чем проглотить или отказаться от потребления. Число таких тестирований, совершаемых с большой частотой, у обоих видов может превышать 20–30. Быстрые отвергания и повторные схватывания пищевых объектов характерны в основном для рыб, отыскивающих пищу с помощью зрения и населяющих биотопы или водоёмы, в которых течение слабое или отсутствует. Именно такие условия обитания характерны для обоих гурами (Linke, 1991; Webb, 2007; Webb et al., 2007). Более того, гурами относят к территориальным и агрессивным рыбам (Hollis, 1999; Webb, 2007; Webb et al., 2007). Даже вне периода размножения, когда гурами вновь объединяются в группы, доминирование и иерархия при появлении пищи сразу же восстанавливаются (Hollis, 1999). Это предполагает отсутствие рядом с питающейся рыбой непосредственных конкурентов, которые, как это показано для трёхиглой колюшки, могут перехватить временно отвергнутую добычу (Gill, Hart, 1996). Видимо, сочетание асоциальности и обитания вне потока и обусловило рекордно частые для рыб манипуляции с пищевыми объектами. Следует, однако, подчеркнуть, что многократные тестирования наблюдаются у мраморного гурами далеко не во всех случаях: в 50% опытов происходило не более четырёх повторных схватываний, а наиболее обычными были случаи, когда рыбам для принятия решения о пригодности гранулы было достаточно одного тестирования (рис. 1а).

Многократные повторные схватывания приводят к тому, что в некоторых опытах суммарная длительность пребывания гранулы в ротовой полости рыб превышает 1 мин; однако в большинстве опытов это время существенно меньше – до 10 с. Средние величины этого параметра соответствуют наблюдаемым у многих других рыб, что не позволяет считать присутствие лабиринтового органа, снижающего площадь эпителия ротовой полости, где могут размещаться вкусовые и тактильные рецепторы, влияющим на длительность тестирования. Отсутствие значимой корреляции с числом схватываний и хорошо выраженная связь с вкусовой привлекательностью вещества, присутствующего в пищевом объекте (рис. 2), указывают на то, что длительность тестирования схваченного объекта обусловлена другими механизмами, прежде всего, имеющими отношение к процессам оросенсорной рецепции и анализа информации в мозговых центрах (Finger, 2008). Гу-

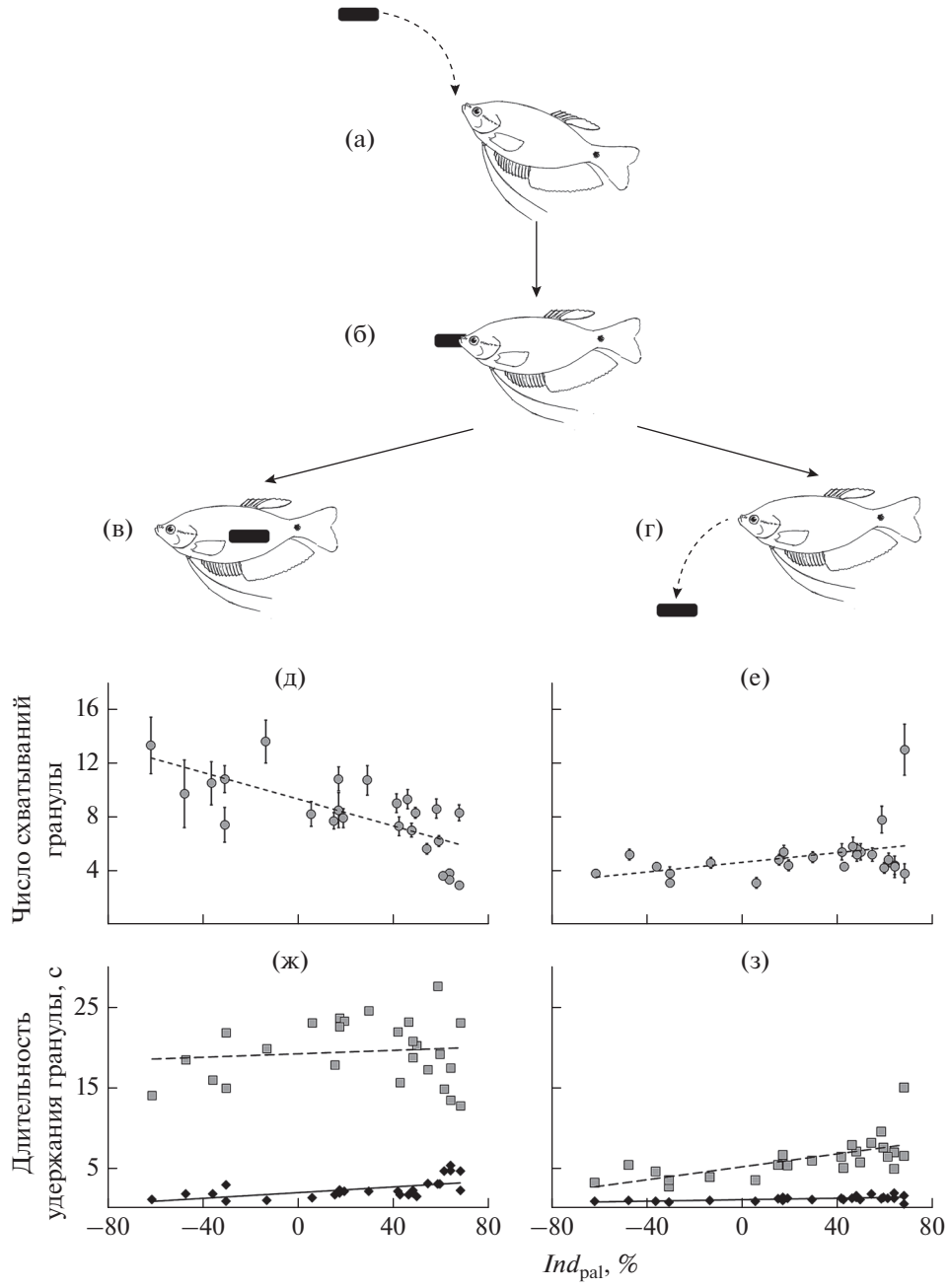



**Рис. 5.** Стереотипы пищевого поведения (а–г) и зависимости его параметров от индекса вкусовой привлекательности тестируемых веществ ($Ind_{pal}$) (д–з) для мраморного гурами *Trichopodus trichopterus*: а – поза ожидания гранулы, б – схватывание гранулы, в – потребление гранулы (ПГ-опыты), г – отказ от потребления гранулы (ОГ-опыты), д – число повторных схватываний гранулы в ПГ-опытах ($y = -0.0497x + 9.2969$, $R^2 = 0.4948$), е – то же в ОГ-опытах ($y = 0.0182x + 4.625$, $R^2 = 0.1443$), ж – длительность первого (◆) и суммарного (■) удержания гранулы в ПГ-опытах ($y = 0.018x + 2.0528$, $R^2 = 0.3472$ и $y = 0.0108x + 19.24$, $R^2 = 0.0119$), з – то же в ОГ-опытах ($y = 0.0047x + 1.2831$, $R^2 = 0.3422$ и $y = 0.0397x + 5.3457$, $R^2 = 0.4167$); а–г – размер гранулы относительно размеров рыбы не соблюдён.

рами затрачивают в несколько раз меньше времени на оценку вкусовых качеств малопотребляемых гранул, чем на оценку привлекательных по вкусу. Такое поведение характерно для многих других рыб (Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Касумян, Михайлова, 2014). Оно оптимизирует питание, снижая непродуктивные затраты времени на оценку свойств мало пригодных для питания объектов, тогда как длительное тестирование пищи, вероятность потребления которой высокая, повышает надёжность сенсорной оценки её адекватности потребностям рыбы.

Гурами способны к звукогенерации. Благодаря особому устройству грудных плавников они издают характерные и хорошо слышимые двойные щелчки, относимые к специализированным звукам, поскольку производятся в определённых ситуациях (при конфликтах в группах), а также сигнализируют о потенциале соперника (Ladich et al., 1992). Мраморный гурами издаёт щелчки при схватываниях любых гранул. Способность генерировать звуки при питании отмечена нами ранее у жемчужного гурами (Виноградская и др., 2017). Являются ли эти звуки сопутствующими питанию (неспециализированными) или имеют коммуникативное значение, требует выяснения.

Схваченная рыбами пища может быть в итоге проглочена или отвергнута; поведение, которое приводит к этим двум возможным конечным результатам, различается (рис. 5а–5г). Мраморный и жемчужный гурами гранулы одного и того же типа независимо от их вкусового качества схватывают значительно чаще и тестируют в ротовой полости намного дольше перед проглатыванием, чем в случаях итогового отказа от потребления. Длительное удержание гранулы перед заглатыванием присуще большинству рыб (Касумян, Тинькова, 2013; Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015). Несомненно, это вызвано важностью решения о пригодности пищи и теми опасными следствиями, часто фатальными, к которым может привести ошибка, допущенная рыбами при питании (Yamamori et al., 1988; Gosselin et al., 1989).

Выполненный регрессионный анализ впервые обнаружил, что выраженность различий между стереотипами поведения определяется привлекательностью вкуса действующего вещества: разница между числом схватываний в ПГ- и ОГ-опытах максимальна для гранул с индифферентными и малопривлекательными по вкусу веществами, но по мере увеличения вкусовой привлекательности гранул она постепенно нивелируется за счёт снижения схватываний в ПГ-опытах и медленного увеличения в ОГ-опытах (рис. 5д, 5е). Это находит отражение и в значениях коэффициента корреляции между числом схватываний и потреблением гранул для этих групп опытов (рис. 3). Влияние привлекательности гранулы на длительность её удержания в ПГ- и ОГ-опытах слабое (рис. 5ж, 5з). Являются ли эти зависимости специфичными для мраморного гурами или они имеют такой же характер и у других рыб, требует выяснения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ползуновидные рыбы широко распространены в равнинных водоёмах Африки и юга Азии – мелководных, густо заросших водной растительностью, богатых детритом и другим органическим материалом, прогреваемых, непроточных или со слабым течением. Наличие лабиринтового наджаберного органа позволяет этим рыбам использовать воздушное дыхание и успешно выживать в условиях постоянного дефицита кислорода в воде (Graham, 1997). Полученные результаты показывают, что присутствие столь крупной структуры в ротовой полости не влияет на возможность гурами дифференцированно реагировать на пищевые объекты разного вкусового качества. Питаясь одними объектами и отказываясь от потребления других, гурами проявляют разные стереотипы пищевого поведения, что характерно для рыб бореальной зоны, использующих только жаберный тип дыхания. Как и у многих рыб, вкусовые предпочтения у мраморного и жемчужного гурами видоспецифичны, несмотря на филогенетическую близость, совпадение ареалов и сходный образ жизни. В отличие от вкусовых предпочтений поведение, демонстрируемое гурами при тестировании пищи, более консервативно и имеет одни и те же особенности: предварительные частые касания объекта губами, многочисленные отвергания и повторные схватывания, генерация звуков. Выполнение аналогичных исследований на других представителях Anabantoidei представляет интерес для уточнения полученных выводов.

Многие представители Anabantoidei являются популярными аквариумными рыбами, разводимыми в больших масштабах, некоторых из них, в том числе мраморного гурами, в ряде тропических стран культивируют для использования в пищу (Halwart, Gupta, 2004). В последние годы происходит успешная инвазия мраморного гурами не только в районы, прилегающие к его естественному ареалу (Австралия, Филиппины, Индия и др.), но и располагающиеся на других континентах (Африка, Северная и Южная Америка) (Webb, 2007; Geheber et al., 2010; Gutiérrez et al., 2012; Rodrigues-Filho et al., 2017; CABI, 2018). В ряде случаев формирующиеся в новых районах популяции мраморного гурами оказывают заметное негативное влияние на численность аборигенных рыб (Liao, Liu, 1989 – цит. по: Webb, 2007). В связи с этим сведения о пищевом поведении и его сенсорном регулировании у гурами имеют важное прикладное значение.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.А. Марусову (МГУ) за полезные советы по тексту рукописи, А.А. Кажлаеву (МГУ) и Д.Д. Зворыкину (ИПЭЭ РАН) за помощь в поиске литературы, а также Ю.Д. Краушу, предоставившему рыб для исследования.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспериментальная часть работы поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, проект № 19-04-00367.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андриашев А.П.* 1944а. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского налима // Журн. общ. биологии. Т. 5. № 2. С. 123–127.

*Андриашев А.П.* 1944б. Способы отыскания пищи у султанки *Mullus barbatus ponticus* // Там же. Т. 5. № 3. С. 193–196.

*Аронов М.П.* 1959. О наружном вкусовом аппарате морского налима // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 4. С. 38–41.

*Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О.* 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* (Osphronemidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.
https://doi.org/10.7868/S004287521703016X

*Джафари Шамушаки В., Абтахи Б., Касумян А.О. и др.* 2008. Вкусовая привлекательность свободных аминокислот для молоди персидского осетра *Acipenser persicus* // Там же. Т. 48. № 1. С. 130–140.

*Ивлев В.С.* 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка, 272 с.

*Ильин М.Н., Расс Т.С.* 1971. Подотряд ползуновидные (Anabantoidei) // Жизнь животных. Т. 4. Рыбы. М.: Просвещение. С. 551–553.

*Касумян А.О.* 2016. Вкусовая привлекательность и физико-химические и биологические свойства свободных аминокислот (на примере рыб) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 52. № 4. С. 245–254.

*Касумян А.О., Марусов Е.А.* 2003. Поведенческие ответы интактных и хронически аносмированных обыкновенных гольянов *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на свободные аминокислоты // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 528–539.

*Касумян А.О., Марусов Е.А.* 2015. Хемоориентация в пищевом поведении у слепой пещерной рыбы *Asyanax fasciatus* (Characidae, Teleostei) // Экология. № 6. С. 439–443.
https://doi.org/10.7868/S0367059715060050

*Касумян А.О., Михайлова Е.С.* 2014. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 446–469.
https://doi.org/10.7868/S004287521404002X

*Касумян А.О., Морси А.М.Х.* 1996. Вкусовая чувствительность карпа *Cyprinus carpio* к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Там же. Т. 36. № 3. С. 386–399.

*Касумян А.О., Морси А.М.Х.* 1997. Вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ молоди белого амура, *Ctenopharyngodon idella* (Cyprinidae, Pisces), выращенной на животном и растительном корме // ДАН. Т. 357. № 2. С. 284–286.

*Касумян А.О., Николаева Е.В.* 1997. Вкусовые предпочтения гуппи *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 696–703.

*Касумян А.О., Прокопова О.М.* 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Там же. Т. 41. № 5. С. 670–685.

*Касумян А.О., Сидоров С.С.* 1992. Вкусовая чувствительность кеты *Oncorhynchus keta* к основным типам вкусовых раздражителей и аминокислотам // Сенсорные системы. Т. 6. № 3. С. 100–103.

*Касумян А.О., Сидоров С.С.* 1994а. Вкусовые свойства свободных аминокислот для молоди каспийской кумжи *Salmo trutta caspius* Kessler // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 6. С. 831–838.

*Касумян А.О., Сидоров С.С.* 1994б. Сравнение интраоральных и экстраоральных вкусовых ответов на свободные аминокислоты у трех видов осетровых рыб рода *Acipenser* // Биофизика. Т. 39. Вып. 3. С. 526–529.

*Касумян А.О., Сидоров С.С.* 1995. Сравнительный анализ вкусовых ответов молоди кумжи *Salmo trutta trutta* популяций Балтийского и Белого морей // ДАН. Т. 343. № 3. С. 417–419.

*Касумян А.О., Сидоров С.С.* 2001. Вкусовая чувствительность молоди озерного гольца *Salvelinus namaycush* (Salmonidae) // Вопр. рыболовства. Приложение 1. С. 121–126.

*Касумян А.О., Сидоров С.С.* 2010. Вкусовые предпочтения и поведение тестирования вкусовых качеств корма у усатого гольца *Barbatula barbatula* (Balitoridae, Cypriniformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 5. С. 708–720.

*Касумян А.О., Тинькова Т.В.* 2013. Вкусовая привлекательность различных гидробионтов для плотвы *Rutilus rutilus*, горчака *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Parasalmo* (= *Oncorhynchus*) *mykiss* // Там же. Т. 53. № 4. С. 479–489.
https://doi.org/10.7868/S0042875213040024

*Касумян А.О., Михайлова Е.С., Марусов Е.А.* 2014. Роль тактильного чувства и других сенсорных систем в регуляции пищевого поведения у гурами рода *Trichopodus* // ДАН. Т. 454. № 3. С. 362–365.
https://doi.org/10.7868/S086956521403027X

*Михайлова Е.С., Касумян А.О.* 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* трех географически удаленных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 539–562.
https://doi.org/10.7868/S0042875215050112

*Павлов Д.С.* 1959. Опыты по питанию налима *Lota lota* (L.) при различной освещенности // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 4. С. 42–46.

*Павлов Д.С.* 1962. Некоторые данные обоняния морского налима (*Gaidropsarus mediterraneus*) и его значение при отыскании пищи // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 2. С. 361–366.

*Чеботаева А.* 2005. Тюлевая рыбка // Аквариум. № 6. С. 10–11.

*Чеботаева А.* 2006. Гурами вчера и сегодня // Там же. № 3. С. 14–17.

*Atema J.* 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish // Brain Behav. Evol. V. 4. P. 273–294.

*Axelrod H.R., Vorderwinkler W.* 1995. Encyclopedia of tropical fishes with special emphasis on techniques of breeding. Neptune City: TFH Publ., 762 p.

*Bardach J.E., Case J.* 1965. Sensory capabilities of the modified fins of squirrel hake (*Urophycis chuss*) and sea robins (*Prionotus carolinus* and *P. evolans*) // Copeia. № 2. P. 194–206.

*Bischof C.* 1996. Diversity in agonistic behavior of croaking gouramis (*Trichopsis vittata, T. schalleri* and *T. pumpila*; Anabantoidei) and the paradise fish (*Macropodus opercu-*

*laris*; Anabantoidei) // Aggressive Behav. V. 22. № 6. P. 447–455.

*Blank T., Burggren W.* 2014. Hypoxia-induced developmental plasticity of the gills and air-breathing organ of *Trichopodus trichopterus* // J. Fish Biol. V. 84. P. 808–826. https://doi.org/10.1111/jfb.12319

*Brawn V.M.* 1969. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 3. P. 583–596.

*Bruton M.N.* 1979. The food and feeding behaviour of *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with emphasis on its role as a predator of cichlids // Trans. Zool. Soc. London. V. 35. Pt. 1. P. 47–114.

CABI. 2018. *Trichopodus trichopterus* (three spot gourami) // Invasive species compendium. Wallingford, U.K.: CAB International. https://www.cabi.org/ISC/datasheet/121020, version 11/2018.

*Devitsina G.V.* 2005. Comparative morphology of intraoral taste apparatus in fish // J. Ichthyol. V. 45. № 2. P. 286–306.

*Døving K.B., Selset R.* 1980. Behavior patterns in cod released by electrical stimulation of olfactory tract bundlets // Science. V. 207. P. 559–560.

*Finger T.E.* 2008. Sorting food from stones: the vagal taste system in goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Physiol. V. 194A. P. 135–143. https://doi.org/10.1007/s00359-007-0276-0

*Finger T.E., Drake S.K., Kotrschal K. et al.* 1991. Postlarval growth of the peripheral gustatory system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Comp. Neurol. V. 314. P. 55–66.

*Forselius S.* 1957. Studies of anabantid fishes // Zool. Bidrag Fran Uppsala. V. 32. P. 93–597.

*Froese R., Pauly D.* (eds.). 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Version 06/2021.

*Geheber A.D., Mcmahan C.D., Piller K.R.* 2010. First record of the non-native three spot gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pallas 1770) (Teleostei: Osphronemidae) in Jamaica // Aquat. Invasions. V. 5. № 1. Suppl. 1. P. S13–S16. https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.004.

*Gill A.B., Hart P.J.B.* 1996. Unequal competition between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey // Anim. Behav. V. 51. P. 689–698.

*Goli S., Jafari V., Ghorbani R., Kasumyan A.* 2015. Taste preferences to classical taste substances and feeding behaviour in the kutum *Rutilus frisii kutum* (Teleostei: Cyprinidae) // Physiol. Behav. V. 140. № 3. P. 111–117.

*Gosselin S., Fortier L., Gagne J.A.* 1989. Vulnerability of marine fish larvae to the toxic diniflagellate *Protogonyaulax tamarensis* // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 57. P. 1–10.

*Graham J.B.* 1997. Air-breathing fishes. Evolution, diversity and adaptation. San Diego: Acad. Press, 299 p.

*Gutiérrez F. de P., Lasso C.A., Baptiste M.P. et al.* (eds.). 2012. VI Catálogo de la biodiversidad acuática exótica y trasplantada en Colombia: moluscos, crustáceos, peces, anfibios, reptiles y aves. Bogotá, Colombia: IAvH, 335 p.

*Halwart M., Gupta M.V.* (eds.). 2004. Culture of fish in rice fields. Rome; Penang: FAO; The WorldFish Center, 83 p.

*Harborne J.B.* 1993. Introduction to ecological biochemistry. London: Acad. Press, 384 p.

*Hart P.J.B.* 2003. Habitat use and feeding behaviour in two closely related fish species, the three-spined and nine-spined stickleback: an experimental analysis // J. Anim. Ecol. V. 72. P. 777–783.

*Hidaka I.* 1982. Taste receptor stimulation and feeding behavior in the puffer // Chemoreception in fishes / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. P. 243–257.

*Hollis K.L.* 1999. The role of learning in the aggressive and reproductive behaviour of blue gouramis, *Trichogaster trichopterus* // Environ. Biol. Fish. V. 54. P. 355–369.

*Hollis K.L., Pharr V.L., Dumas M.J., et al.* 1997. Classical conditioning provides paternity advantage for territorial male blue gouramis (*Trichogaster trichopterus*) // J. Comp. Psychol. V. 111. № 3. P 219–225. https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.3.219

*Hughes G.M., Munshi J.S.D.* 1973. Fine structure of the respiratory organs of the climbing perch, *Anabas testudineus* (Pisces: Anabantidae) // J. Zool. London. V. 170. P. 201–225.

*Hynes H.B.N.* 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes // J. Anim. Ecol. V. 19. P. 36–58.

*Kapoor B.G., Evans H.E., Pevzner R.A.* 1975. The gustatory system in fish // Advances Mar. Biol. V. 13. P. 53–108.

*Kasumyan A.O.* 2011. Tactile reception and behavior of fish // J. Ichthyol. V. 51. № 11. P. 1035–1103. https://doi.org/10.1134/S003294521111004X

*Kasumyan A.O.* 2014. Behavior and gustatory reception of air-breathing catfishes (Clariidae) // Ibid. V. 54. № 10. P. 934–943. https://doi.org/10.1134/S0032945214100075

*Kasumyan A.* 2018. Olfaction and gustation in Acipenseridae, with special references to the Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* // The Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869) / Eds. Williot P. et al. V. 1. Biology. Cham: Springer. P. 173–205. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61664-3_10.

*Kasumyan A.O., Døving K.B.* 2003. Taste preferences in fish // Fish Fish. V. 4. P. 289–347.

*Kasumyan A.O., Mouromtsev G.E.* 2020. The teleost fish, blue gourami *Trichopodus trichopterus*, distinguishes the taste of chemically similar substances // Sci. Rept. V. 10. Article 7487. https://doi.org/10.1038/s41598-020-64556-6

*Kasumyan A.O., Nikolaeva E.V.* 2002. Comparative analysis of taste preferences in fishes with different ecology and feeding // J. Ichthyol. V. 42. Suppl. 2. P. 203–214.

*Ketele A.G.L., Verheyen R.F.* 1985. Competition for space between the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.f. leiura and the nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius* (L.) // Behaviour. № 93 P. 127–138.

*Ladich F.* 2007. Females whisper briefly during sex: context- and sex-specific differences in sounds made by croaking gouramis // Animal Behav. V. 73. P. 379–387. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.04.014

*Ladich F., Brittinger W., Kratochvil H.* 1992. Significance of agonistic vocalization in the croaking gourami (*Trichopsis vittatus*, Teleostei) // Ethology. V. 90. № 4. P. 307–314.

*Linke H.* 1991. Labyrinth fish: the bubble-nest-builders. Germany: Tetra-Press Melle, 180 p.

*Low B.W.* 2019. *Trichopodus trichopterus*. The IUCN Red list of threatened species 2019: e.T187981A89805622.

https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T1879-81A89805622.en.

*Low B.W., Lim K.K.P.* 2012. Gouramies of the genus *Trichopodus* in Singapore (Actinopterigii: Perciformes: Osphronemidae) // Nature Singapore. V. 5. P. 83–93.

*Mizuno N., Furtado J.L.* 1982. Ecological notes on fishes. 47 // Tasek Bera / Eds. Furtado J.I., Mori S. V. Dordrecht: Springer. P. 321–354.
https://doi.org/10.1007/978-94-009-7980-2_7.

*Muthmainnah D., Gaffar A.K.* 2017. Fish and fisheries in flood plain swamp in middle part of Musi River // Indones. J. Environ. Manag. Sustainability. V. 1. P. 1–5.
https://doi.org/10.26554/ijems.2017.1.1.1-5

*Parker G.H.* 1910. Olfactory reactions in fishes // J. Exp. Zool. V. 8. P. 535–542.

*Pranata N.D., Purnama A.A., Yolanda R., Karno R.* 2016. Iktiofauna Sungai Sangkir Kabupaten Rokan Hulu Provinsi Riau Ichthyofauna of Sangkir river, Rokan Hulu District Riau Province // Depik. V. 5. № 3. P. 100–106.
https://doi.org/10.13170/depik.5.3.5574

*Rainboth W.J.* 1996. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO species identification field guide for fishery purposes. Rome: FAO, 265 p.

*Ramos A., Gonçalves D.* 2019. Artificial selection for male winners in the Siamese fighting fish *Betta splendens* correlates with high female aggression // Front. Zool. V. 16. Article 34.
https://doi.org/10.1186/s12983-019-0333-x

*Roberts T.R.* 1989. The freshwater fishes of Western Borneo (Kalimantan Barat, Indonesia) // Mem. Calif. Acad. Sci. № 14. P. 1–210.

*Rodrigues-Filho C.A.S., Gurgel-Lourenço R.C., Sánchez-Botero J.I.* 2017. First report of the alien species *Trichopodus trichopterus* (Pallas, 1770) in the state of Ceará, Brazil // Braz. J. Biol. V. 78. № 2. P. 394–395.
https://doi.org/10.1590/1519-6984.170472

*Rüber L., Britz R., Zardoya R.* 2006. Molecular phylogenetics and evolutionary diversification of labyrinth fishes (Perciformes: Anabantoidei) // Syst. Biol. V. 55. № 3. P. 374–397.
https://doi.org/10.1080/10635150500541664

*Scharrer E., Smith S.W., Palay S.L.* 1947. Chemical sense and taste in the fishes, *Prionotus* and *Trichogaster* // J. Comp. Neurol. V. 86. P. 183–198.

*Sibbing F.A.* 1991. Food capture and oral processing // Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation / Eds. Winfield I.J., Nelson J.S. Fish Fish. Ser. V. 3. London: Chapman and Hall. P. 377–412.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_13.

*Smith H.M.* 1945. The fresh-water fishes of Siam, or Thailand. Washington: Gov. Print. Office, 622 p.

*Stoner A.W., Sturm E.A.* 2004. Temperature and hunger mediate sablefish (*Anoplopoma fimbria*) feeding motivation: implications and stock assessment // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. P. 238–246.
https://doi.org/10.1139/F03-170

*Sule H.A., Ismail A., Amal M.N.A.* 2016. A review of the ichthyofauna of Malaysian peat swamp forest // J. Trop. Agric. Sci. V. 39. № 4. P 421–458.

*Talde C.M., Mammaril Sr. A.C., Palomares M.L.D.* 2004. The diet composition of some economically important fishes in the three floodplain lakes in Agusan Marsh wildlife sanctuary in the Philippines // Sri Lanka J. Aquat. Sci. V. 9. P. 45–56.

*Tooker C.P., Miller R.J.* 1980. The ontogeny of agonistic behaviour in the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pisces, Anabantoidei) // Anim. Behav. V. 28. P. 973–988.

*Wang G.-P., Liu W.-J., Si G.-C., Hu G.-W.* 2016. The complete mitochondrial genome sequence of *Trichopodus leerii* (Perciformes: Osphronemidae) and phylogenetic studies of Osphronemidae // Mitochondrial DNA. Pt. A. V. 27. P. 2570–2571.
https://doi.org/10.3109/19401736.2015.1038808.

*Webb A.C.* 2007 Status of non-native freshwater fishes in tropical northern Queensland, including establishment success, rates of spread, range and introduction pathways // J. Proc. Roy. Soc. N.S.W. V. 140. P. 63–78.

*Webb A., Maughan M., Knott M.* 2007. Pest fish profiles: *Trichogaster trichopterus* – three spot gourami. Brisbane: ACTFR, James Cook Univ., 5 p.

*Yamamori K., Nakamura M., Matsui T., Hara T.J.* 1988. Gustatory responses to tetrodoxin and saxitoxin in fish: a possible mechanism for avoiding marine toxins // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 45. № 12. P. 2182–2186.
https://doi.org/10.1139/f88-253

*Zahid A.* 2008. Ekologi trofik ikan-ikan dominan (*Trichogaster leerii, T. trichopterus*, dan *Rasbora dusonensis*) di hutan rawa gambut Desa Dadahup, Kalimantan Tengah. Bogor: Institut Pertanian Bogor. P. 75.

*Zahid A., Rahardjo M.F., Sukimin S., Syafei L.S.* 2009. Variasi temporal makan ikan sepat layang (*Trichogaster leerii*, Blkr. 1852) di hutan rawa gambut desa Dadahup, Kalimantan Tengah // J. Biol. Res. V. 15. № 1. P. 53–62.
https://doi.org/10.23869/bphjbr.15.1.200910

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 713–729

УДК 597.5.591.557.6

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТАВА МИКРОБИОТЫ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА ОБЫКНОВЕННОГО ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* И СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ *CARASSIUS GIBELIO* В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО СЕЗОНА

**© 2021 г. Е. Н. Кашинская[1, *], Е. П. Симонов[1, 2], Г. И. Извекова[4], О. А. Батурина[5], М. М. Соловьев[1, 3]**

[1]*Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН – ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, Россия*

[2]*Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия*

[3]*Томский государственный университет, Томск, Россия*

[4]*Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия*

[5]*Институт химической биологии и фундаментальной медицины Сибирского отделения РАН – ИХБФМ СО РАН, Новосибирск, Россия*

*****E-mail: elena.kashinskaya@inbox.ru*

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.
После доработки 21.12.2020 г.
Принята к публикации 25.12.2020 г.

С использованием метода секвенирования V3–V4-региона гена *16S* рибосомной РНК бактерий на платформе Illumina MiSeq исследован состав микробиоты пищеварительного тракта различающихся по характеру питания обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* и серебряного карася *Carassius gibelio* оз. Малые Чаны (Западная Сибирь). В течение вегетационного сезона состав кишечной микробиоты исследованных видов варьирует: наибольшее разнообразие бактерий в желудочно-кишечном тракте окуня зарегистрировано весной, в кишечнике карася – весной и осенью. В составе кишечной микробиоты окуня доминируют *Sediminibacterium*, неклассифицируемые и некультивируемые Chitinophagaceae, *Sphingomonas*, *Caulobacter*, *Phyllobacterium*, *Haematospirillum*, *Cetobacterium*, *Vibrio*, *Aeromonas* и *Plesiomonas*; у карася – *Sediminibacterium*, неклассифицируемые Vibrionaceae и Chitinophagaceae, *Sphingomonas*, *Caulobacter*, *Vibrio* и *Aeromonas*. Предполагается, что изменения состава микробных сообществ в течение вегетационного периода связаны с сезонной динамикой изменения температуры воды и кормовой базы водоёма.

*Ключевые слова:* обыкновенный окунь *Perca fluviatilis*, серебряный карась *Carassius gibelio*, микробиота пищеварительного тракта, желудок, кишечник, объекты питания, оз. Малые Чаны.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060084

В процессе коэволюции кишечной микробиоты и организма-хозяина микробное сообщество стало неотъемлемым и жизненно необходимым компонентом пищеварительного тракта беспозвоночных и позвоночных животных (Ringø et al., 2002; Кузьмина, 2005; Austin, 2006; Wu et al., 2012). Кишечная микробиота играет важную роль в регуляции общего метаболизма, обеспечении защитных функций организма и в процессах пищеварения (Nayak, 2010; Ghanbari et al., 2015; Butt, Volkoff, 2019). Согласно многочисленным исследованиям в зависимости от таксономического статуса, особенностей экологии и физиологии рыб состав бактерий может сильно различаться (Syvokiene et al., 1999; Austin, 2006; Sullam et al., 2012; Clements et al., 2014; Kashinskaya et al., 2017, 2018).

Структура и функции микробных сообществ находятся в прямой зависимости как от внутренней среды организма, так и от абиотических факторов внешней среды – среды обитания животных, в том числе рыб (Wong, Rawls, 2012; Romero et al., 2014; Butt, Volkoff, 2019). Сведения об изменчивости под воздействием различных абиотических и биотических факторов состава и численности микроорганизмов, обитающих в желудочно-кишечном тракте рыб, обобщены в ряде исследований (Al-Harbi, Uddin, 2004; Sullam et al., 2012; Wong, Rawls, 2012; Egerton et al., 2018; Butt, Volkoff, 2019; Fonseca et al., 2019; Dulski et al., 2020a, 2020b). К биотическим факторам среды обитания относятся возраст рыб, особенности строения пищеварительного тракта и тип их питания (Шивокене, 1989;

Sullam et al., 2012; Wong, Rawls, 2012). Тип питания, по мнению ряда авторов, существенно влияет на качественные (таксономический состав) и количественные параметры кишечной микробиоты рыб (Шивокене, 1989; Tanaka et al., 1996; Ringø et al., 2006, 2016; Uchii et al., 2006; Yang et al., 2007; Wu et al., 2010; Sullam et al., 2012; Bolnick et al., 2014).

Имеются данные по влиянию на разнообразие энтеральной микробиоты рыб абиотических факторов окружающей среды, таких как температура, концентрация кислорода, солёность, pH, химическое загрязнение и другие (Шивокене, 1989; Al-Harbi, Uddin, 2004; Fakruddin, Mannan, 2013; Butt, Volkoff, 2019). Среди множества факторов среды наименее изученным остаётся сезонность. Прежде всего это связано с неоднозначностью интерпретации полученных результатов, поскольку сезонность представляет собой воздействие комплекса различных факторов, обусловленных метеорологическими и гидрохимическими показателями водоёма (изменение температуры, солёности, pH, уровня воды и пр.). Более того, сезонные изменения температуры воды влекут за собой колебание численности и биомассы фито-, зоопланктона и бентоса и, как следствие, трансформацию компонентного состава кормовой базы водоёма (Смирнова, Шнитников, 1982). Помимо прочего, сезонные изменения, прежде всего температуры, сказываются на ритме питания рыб, влияя на их энергетические потребности (Кузьмина, 2005). Подобные изменения сезонных факторов могут оказывать значительное влияние на структуру энтеральной микробиоты. Сложность корректной оценки воздействия сезонности на структуру микробных сообществ желудочно-кишечного тракта рыб приводит к противоречивым результатам. Так, некоторые авторы связывают изменение разнообразия микробных сообществ рыб в течение сезона с динамикой изменения температуры воды (Givens et al., 2012; Neuman et al., 2014). Согласно другим данным изменения состава микробных сообществ рыб больше связаны с интенсивностью питания рыб, чем с температурой (Шивокене, 1989; Zarkasi et al., 2014). Таким образом, сезонные изменения состава микробных сообществ пищеварительного тракта рыб могут быть обусловлены как влиянием отдельных факторов (температура, солёность, pH и др.), так и их комплексным воздействием.

В настоящей работе мы рассматриваем гипотезу о том, что комплексное воздействие факторов окружающей среды вызывает сходные изменения богатства и разнообразия микробиоты пищеварительного тракта у рыб с разным таксономическим составом этих сообществ – обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* и серебряного карася *Carassius gibelio*. Карась и окунь различаются по типу питания и строению пищеварительного тракта. Окунь имеет хорошо развитый желудок, а карась относится к безжелудочным видам рыб; соответственно у первого вида имеется кислая стадия пищеварения, у второго – отсутствует.

Цель исследования – изучить динамику структуры микробного сообщества пищеварительного тракта обыкновенного окуня и серебряного карася с разным типом питания в течение вегетационного сезона.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили на территории эстуарной части оз. Малые Чаны – нижнее течение р. Каргат (Новосибирская область, 54°37′ с.ш. 78°09′ в.д.). Чановская озёрная система включает озёра Большие и Малые Чаны, расположенные поблизости водоёмы и впадающие в них реки Каргат и Чулым (Булатов и др., 2005). Для оз. Чаны характерна цикличность колебания уровня воды, обусловленная вековыми и внутривековыми колебаниями климата (Савкин и др., 2015). Год проведения исследования приходился на маловодный период (регрессивная фаза). Сбор образцов проводили на протяжении всего вегетационного периода: весной (с конца апреля по май), летом (с конца июня по август) и осенью (октябрь) 2012 г. Температура и значения pH воды весной варьировали в пределах соответственно 8–12°C и 7.6–8.0, летом – 20–25°C и 7.3–7.8, осенью – 6–8°C и 7.5–7.8.

Половозрелых особей окуня и серебряного карася отлавливали жаберными сетями с размером ячеи 45, 55 и 65 мм. Живых рыб в пластиковых контейнерах доставляли в лабораторию, умерщвляли, перерезая позвоночник позади головы, и измеряли полную (*TL*) и стандартную длину (*SL*). Затем кожные покровы рыб освобождали от слизи ватным тампоном, дезинфицировали спиртом, стерильными инструментами вскрывали брюшную полость и извлекали пищеварительный тракт. Состав микробиоты слизистой оболочки и содержимого кишечника анализировали отдельно. Для этого кишечник с внешней стороны обрабатывали спиртом, в стерильных условиях разрезали вдоль, освобождали от пищевого комка и скальпелем снимали верхний слой слизистой. Аналогичные процедуры проводили при взятии образцов желудка. Размерные характеристики рыб и объём выборок представлены в табл. 1.

Пробы воды ($n = 9$), грунта ($n = 8$) и тростника *Phragmites australis* ($n = 6$) отбирали в месте отлова рыб. Воду отбирали из поверхностного слоя в стерильный стеклянный сосуд, который предварительно ополаскивали три раза природной водой, заполняли полностью под крышку. Затем воду фильтровали (от 30 до 100 мл в зависимости от прозрачности и мутности воды) через бактериальный фильтр EXPRESS PLUS™ полиэфирсуль-

**Таблица 1.** Характеристика исследованных выборок серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* из оз. Малые Чаны, 2012 г.

| Сроки сбора проб | *C. gibelio* | | | *P. fluviatilis* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Длина, мм | | *n*, экз. | Длина, мм | | *n*, экз. |
| | *TL* | *SL* | | *TL* | *SL* | |
| Апрель–май | 237.8 ± 12.5 | 191.7 ± 10.1 | 19/12 | 178.9 ± 13.6 | 151.0 ± 11.6 | 14/17 |
| Июнь–июль | 222.1 ± 3.8 | 179.6 ± 2.0 | 5/9 | 173.1 ± 12.6 | 137.7 ± 10.3 | 19/68 |
| Август | 195.1 ± 21.7 | 159.6 ± 18.1 | 14/5 | 188.3 ± 9.6 | 159.8 ± 8.6 | 9/19 |
| Октябрь | 227.3 ± 19.6 | 185.7 ± 16.0 | 20/8 | 123.4 ± 10.1 | 103.6 ± 8.3 | 12/9 |

**Примечание.** *n* – объём выборки (до черты – измерения и анализ микробиоты, после черты – определение спектра питания).

фон (“Millipore”, Германия) с диаметром пор 0.22 мкм. Грунт (5 г) собирали на мелководье дночерпателем, соскобы с подводных частей тростника – медицинским стерильным скальпелем в стерильные колбы с завинчивающейся крышкой.

Для определения спектра питания рыб содержимое кишечника фиксировали в 70%-ном спирте и анализировали при увеличении от ×6 до ×40 под бинокуляром STEMIDV-4 (“CarlZeiss”, Германия). Беспозвоночных идентифицировали до максимально возможного распознаваемого таксономического уровня по Определителям (1977, 1995). Частоту встречаемости (ЧВ, %) пищевых компонентов рассчитывали как отношение числа особей с каждым кормовым объектом к общему числу особей данного вида (Коган, 1969).

Для сравнения спектра питания рыб использовали коэффициент сходства Сёренсена–Дайса, который рассчитывали по формуле (Wolda, 1981): $Q_S = 2c/(a + b)$, где $a$ – число видов корма в спектре питания особей в 1-й выборке, $b$ – то же во 2-й выборке, $c$ – общее число видов корма для двух выборок рыб. $Q_S$ изменяется от 0 (нет сходства) до 1 (полное сходство).

Для выделения тотальной ДНК образцы слизистой и содержимого разных органов, воды, грунта и тростника фиксировали в лизирующем растворе набора ДНК-сорб В (МФГУН ЦНИИ эпидемиологии, Россия). В пробирку с лизирующим раствором (300 мкл) помещали 100 мг образца, тщательно перемешивали на вортексе, прогревали 5 мин при температуре 65°С. Пробы гомогенизировали механическим гомогенизатором и далее центрифугировали в течение 5 мин при 10000–12000 об/мин. Надосадочную жидкость переносили в новую пробирку. К надосадочной жидкости добавляли 25 мкл сорбента, суспендировали на вортексе, центрифугировали при 5000 об/мин в течение 30 с. Затем проводили серию отмывок сорбента с ДНК от белков, солей и других ингибиторов полимеразной цепной реакции (ПЦР) согласно протоколу. Отмытый сорбент подсушивали 10 мин при 65°С, для элюирования ДНК добавляли 25 мкл ТЕ-буфера (10 мМ *Трис*-HCl, pH 7.5; 1 мМ ЭДТА) и освобождали ДНК от силикагеля центрифугированием (12000 об/мин в течение 1 мин).

Перед амплификацией и секвенированием вариабельных участков V3–V4 гена *16S* рибосомной РНК (рРНК) образцы с выделенной ДНК смешивали в эквимолярных соотношениях в зависимости от вида рыб и сезона года во избежание внутривидовых вариаций между особями (Kashinskaya et al., 2015). Вариабельные участки V3 и V4 гена *16S* рРНК амплифицировали с универсальными праймерами 343F (5'-CTCCTACGGRRSGCAGCAG-3') и 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3'), содержащими адаптерные последовательности, в описанных ранее условиях (Polenogova et al., 2019). Далее по 200 нг ПЦР-продукта из каждого образца объединяли вместе и очищали с использованием набора Min Elute Gel Extraction Kit (“Qiagen”). Пул библиотек секвенирован на Illumina MiSeq с использованием реактивов MiSeq 500-cycle PE kit (длина прочтений по 250 пар оснований (п.о.) с каждого конца фрагментов) в ЦКП “Геномика” СО РАН (ИХБФМ СО РАН, Россия).

Полученные попарные прочтения были собраны и отфильтрованы по длине и качеству (максимальная длина гомополимерного участка 8 п.о., максимальное число неопределённых нуклеотидов 0, минимальная длина прочтений 300 п.о., максимальная – 500 п.о.) в программе Mothur 1.31.2 (Schloss et al., 2009). Для дальнейшей обработки и анализа использовали пакет программного обеспечения QIIME 1.9.1 (Caporaso et al., 2010). Обнаружение возможных химерных последовательностей проводили *de novo* (на основе численности) (identif_chimeric_seqs.py с опцией -m usearch61 в QIIME) в программе USEARCH 6.1 (Edgar, 2010). После удаления химерных последовательностей скрипт QIIME 'pick_open_reference_otus.py' с параметрами по умолчанию использовался для: 1) кластеризации операционных таксономических единиц (ОТЕ) с открытым референсом (при помощи UCLUST)

(Edgar, 2010), 2) определения таксономии (UCLUST), 3) выравнивания последовательностей OTE (PyNAST 1.2.2) (Caporaso et al., 2010), 4) построения дендрограмм (FastTree 2.1.3) (Price et al., 2010). Этот алгоритм включает в себя несколько этапов отбора OTE как с закрытым, так и с открытым референсом, за которыми следует присвоение таксономии, для чего в качестве референса использовали базу данных рРНК SILVA 132 (Quast et al., 2013). Хлоропластные, митохондриальные и небактериальные последовательности были удалены из дальнейшего анализа. Нуклеотидные последовательности депонированы в базе данных Sequence Read Archive (SRA NCBI) под номерами SRP056565, SRP065371, SRP065362, SRP065460.

Полученные OTE после фильтрации и установления таксономической принадлежности использовали для подсчёта α-разнообразия. Расчёт коэффициентов разнообразия Шеннона (*H*) и Симпсона (*D*), а также показателей видового богатства (число OTE и индекс *Chao*1) проводили с помощью QIIME 1.9.1. Таксономическую структуру микробных сообществ оценивали по отношению числа таксонспецифичных *16S* рРНК-последовательностей к их общему числу, т.е. по относительному обилию таксона, выраженному в процентах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Питание рыб в разные сезоны года

*Обыкновенный окунь.* На протяжении всех сезонов в питании окуня отмечены личинки хирономид (Chironomidae), молодь карповых (Cyprinidae) видов рыб и неопределяемые остатки насекомых (табл. 2). В весенний период (апрель–май) окунь питался разнообразной пищей: личинками хирономид, подёнок (Ephemeroptera) и ручейников (Trichoptera), пиявками (Hirudinea), гаммаридами (Gammaridae), детритом, зоопланктоном, икрой и молодью рыб, неидентифицированными личинками насекомых и нематодами (Nematoda). Весной большинство исследованных желудочно-кишечных трактов (ЖКТ) содержали личинки хирономид (ЧВ 82.4%) и подёнок (70.6%), ЧВ остальных компонентов варьировала в пределах 6–35%. В июне–июле по сравнению с весенним периодом ЧВ молоди рыб существенно возросла (67.7 против 17.7%); у значительной части исследованных особей в ЖКТ были обнаружены личинки и куколки хирономид (35.3 и 26.5%), а также личинки ручейников (27.9%). В августе наибольшей ЧВ характеризовались молодь рыб (52.6%), личинки и куколки хирономид (52.6 и 42.1%). В октябре первое место по ЧВ занимали взрослые насекомые (66.7%), второе – личинки хирономид (44.4%), третье – зоопланктон и молодь рыб (по 22.2%). В целом в течение вегетационного сезона спектр питания окуня сокращался. При этом наблюдалась смена преобладающей по ЧВ пищи: весной в пищевом комке окуня чаще отмечались донные объекты, летом и осенью – преимущественно распределяющиеся в толще воды.

*Серебряный карась.* В течение всего вегетационного сезона в пищевом комке карася присутствовали детрит и фитопланктон (табл. 2). Наиболее широкий спектр питания у карася, как и у окуня, наблюдался в весенний период. В апреле–мае, помимо личинок хирономид (ЧВ 100%) и детрита (91.7%), в питании карася отмечены брюхоногие моллюски (Gastropoda), гаммариды, личинки ручейников, взрослые насекомые и личинки стрекоз (Odonata), которые не встречались в другие месяцы. В июне–июле все особи питались детритом и личинками хирономид, другие объекты встречались реже. В августе в питании карася отмечены всего два компонента – детрит (ЧВ 80%) и фитопланктон (100%). Осенью спектр питания карася расширился за счёт эфипиальных яиц *Daphnia* и личинок хирономид.

*Индекс сходства спектров питания.* Разнообразие потребляемых компонентов пищи в рационе окуня и карася постепенно снижалось с мая по октябрь. При сравнении спектров питания карася в разные сезоны наибольшее сходство ($Q_S = 0.73$) выявлено между июнем–июлем и октябрём, наименьшее ($Q_S = 0.33$) – между апрелем–маем и августом (табл. 3). У окуня максимальным сходством спектров питания характеризуются апрель–май и июнь–июль ($Q_S = 0.64$), минимальным–апрель–май и август ($Q_S = 0.40$).

Наибольшая степень сходства спектров питания карася и окуня наблюдается в мае – $Q_S = 0.50$, в июне–июле значение этого индекса составляет 0.32, а в августе и октябре – 0.22.

### α-Разнообразие микробных сообществ пищеварительного тракта рыб и компонентов окружающей среды в разные сезоны

По результатам секвенирования V3–V4 региона гена *16S* рРНК получено 492195 прочтений и 6425 OTE. Все идентифицированные OTE были отнесены к 46 известным филумам бактерий. Микробное сообщество донных отложений представлено наиболее богато, число филумов составляло от 20 до 32, OTE – от 666 до 1284.

Значения индексов видового богатства (*Chao*1 и OTE) и видового разнообразия (*H* и *D*) микробиоты ЖКТ рыб варьировали в зависимости от сезона года (табл. 4). У окуня все показатели разнообразия микробных сообществ в ЖКТ в весенне-летний период были выше, чем осенью. Исключение составила слизистая оболочка кишечника, где обнаружена обратная зависимость: разнообразие бактерий постепенно увеличива-

**Таблица 2.** Частота встречаемости компонентов пищи в питании серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Компонент пищи | *C. gibelio* | | | | *P. fluviatilis* | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | VIII | X |
| Фитопланктон | 8.3 | 11.1 | 100 | 25.0 | | | | |
| Макрофиты | | 22.2 | | | 5.8 | | 21.1 | |
| Детрит | 91.7 | 100 | 80.0 | 75.0 | 23.5 | | 5.3 | |
| Cladocera: | | | | | | | | |
| *Bythotrephes* sp. | | | | | | 4.41 | | |
| *Daphnia* sp. (эпифиальные яйца) | 41.7 | 22.2 | | 75.0 | | | | |
| Ostracoda | | | | | | | 5.3 | |
| Зоопланктёры неидентифицированные | | | | | 11.7 | 2.9 | | 22.2 |
| Gammaridae | 33.3 | | | | 29.4 | 16.2 | | |
| Chironomidae: | | | | | | | | |
| личинки | 100 | 100 | | 62.5 | 82.4 | 35.3 | 52.6 | 44.4 |
| куколки | | 33.3 | | | | 26.5 | 42.1 | |
| Ephemeroptera (личинки) | | | | | 70.6 | | | |
| Trichoptera (личинки) | 33.3 | | | | 35.3 | 27.9 | | |
| Hirudinea | | | | | 17.7 | 4.4 | | |
| Nematoda | | | | | 5.9 | | | |
| Моллюски (Gastropoda) | 41.7 | | | | | 1.5 | | |
| Odonata (личинки) | 8.3 | | | | 5.9 | 4.4 | | 11.1 |
| Insecta неидентефицированные: | | | | | | | | |
| личинки | 41.7 | 22.2 | | | 17.7 | 2.9 | | |
| имаго | 25.0 | | | | | 5.9 | 15.8 | 66.7 |
| Рыбы (Cyprinidae): | | | | | | | | |
| икра | | | | | 11.8 | | | |
| молодь | | | | | 17.7 | 67.7 | 52.6 | 22.2 |

**Таблица 3.** Степень сходства ($Q_S$) спектра питания серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г.

| Месяцы | *C. gibelio* | | | *P. fluviatilis* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | апрель–май | июнь–июль | август | апрель–май | июнь–июль | август |
| Апрель–май | 1.00 | | | 1.00 | | |
| Июнь–июль | 0.59 | 1.00 | | 0.64 | 1.00 | |
| Август | 0.33 | 0.44 | 1.00 | 0.40 | 0.42 | 1.00 |
| Октябрь | 0.57 | 0.73 | 0.67 | 0.44 | 0.59 | 0.50 |

лось к осени. В ЖКТ карася показатели разнообразия бактериальных сообществ весной и осенью были выше, чем летом.

Наибольшие значения индексов видового богатства и разнообразия микробных сообществ воды и донных отложений отмечены в летний период, тогда как разнообразие микробиоты, ассоциированной с тростником, выше осенью (табл. 5).

### Таксономический состав микробиоты пищеварительного тракта рыб и компонентов окружающей среды на уровне филума

*Обыкновенный окунь.* В микробиоте ЖКТ окуня с весны по осень доминировали филумы Proteobacteria и Bacteroidetes, в меньшей степени представлены Actinobacteria и Firmicutes (табл. 6). В слизистой желудка, в содержимом желудка и кишечника относительное обилие главных доми-

**Таблица 4.** Индексы видового богатства и разнообразия микробных сообществ желудочно-кишечного тракта серебряного карася *Carassius gibelio* и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в разные сезоны 2012 г.

| Отдел желудочно-кишечного тракта | Месяцы | Число филумов | Видовое богатство | | Видовое разнообразие | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Chao*1 | OTE | Шеннон (*H*) | Симпсон (*D*) |
| | | | Карась | | | |
| Слизистая кишечника | Апрель–май | 8 | 607.2 | 432 | 4.21 | 0.87 |
| | Июнь–июль | 10 | 444.3 | 288 | 3.85 | 0.86 |
| | Август | 9 | 342.1 | 217 | 3.32 | 0.75 |
| | Октябрь | 9 | 655.6 | 466 | 4.10 | 0.87 |
| Содержимое кишечника | Апрель–май | 20 | 759.0 | 627 | 5.79 | 0.94 |
| | Июнь–июль | 13 | 683.6 | 428 | 4.01 | 0.78 |
| | Август | 14 | 563.3 | 420 | 3.82 | 0.78 |
| | Октябрь | 15 | 747.5 | 595 | 5.06 | 0.90 |
| | | | Окунь | | | |
| Слизистая желудка | Апрель–май | 5 | 373.4 | 262 | 4.41 | 0.89 |
| | Июнь–июль | 11 | 359.0 | 270 | 4.75 | 0.90 |
| | Август | 7 | 373.8 | 310 | 5.01 | 0.93 |
| | Октябрь | 7 | 113.2 | 75 | 2.89 | 0.67 |
| Содержимое желудка | Апрель–май | 17 | 750.7 | 596 | 5.89 | 0.94 |
| | Июнь–июль | 16 | 355.3 | 227 | 1.18 | 0.25 |
| | Август | 17 | 519.8 | 418 | 2.50 | 0.64 |
| | Октябрь | 9 | 348.1 | 253 | 0.72 | 0.13 |
| Пилорические придатки | Апрель–май | 6 | 492.3 | 310 | 3.97 | 0.85 |
| | Июнь–июль | 8 | 422.7 | 285 | 4.43 | 0.89 |
| | Август | 6 | 346.6 | 233 | 4.20 | 0.88 |
| | Октябрь | 8 | 411.0 | 266 | 3.55 | 0.82 |
| Слизистая кишечника | Апрель–май | 10 | 141.7 | 107 | 2.64 | 0.57 |
| | Июнь–июль | 10 | 518.8 | 327 | 4.06 | 0.82 |
| | Август | 7 | 399.4 | 279 | 4.13 | 0.85 |
| | Октябрь | 6 | 586.1 | 375 | 3.85 | 0.81 |
| Содержимое кишечника | Апрель–май | 13 | 587.5 | 424 | 4.97 | 0.90 |
| | Июнь–июль | 7 | 356.9 | 274 | 3.45 | 0.78 |
| | Август | 10 | 328.6 | 222 | 3.01 | 0.73 |
| | Октябрь | 7 | 294.9 | 151 | 0.62 | 0.11 |

нантов с апреля по октябрь изменялось в противофазе: обилие Bacteroidetes уменьшалось, а Proteobacteria увеличивалось. Значительные сезонные изменения выявлены для Tenericutes и Fusobacteria: максимальное обилие Tenericutes отмечено весной в слизистой оболочке (71.0%) и содержимом кишечника (9.5%), а Fusobacteria – летом в содержимом кишечника (14.1–51.7%); в остальные периоды во всех отделах ЖКТ показатели первого филума составляли доли процента, а второго – не достигали 4%. Состав микробиоты пилорических придатков на протяжении всех сезонов оставался относительно стабильным.

*Серебряный карась.* В кишечнике карася доминировали Proteobacteria, Bacteroidetes, Tenericutes и Firmicutes, в течение вегетационного сезона их соотношение изменялось (табл. 6). В период с апреля по июль относительное обилие Proteobacteria в слизистой кишечника и в его содержимом увеличивалось, а Bacteroidetes и Tenericutes, наоборот, снижалось. В августе в составе микробного сообщества слизистой и содержимого кишечника резко возросла доля Fusobacteria, в остальные месяцы обилие этой группы бактерий не превышало 2.0%. В октябре в слизистой кишечника доминирующее положение занимали Bacteroidetes, а в его содержимом – Proteobacteria. Се-

**Таблица 5.** Индексы видового богатства и разнообразия микробных сообществ компонентов окружающей среды в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г.

| Объект исследования | Месяцы | Число филумов | Видовое богатство | | Видовое разнообразие | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Chao*1 | OTE | Шеннон (*H*) | Симпсон (*D*) |
| Вода | Апрель–май | 10 | 636.3 | 453 | 3.85 | 0.77 |
| | Июнь–июль | 12 | 654.4 | 472 | 5.21 | 0.91 |
| | Август | 26 | 1214.9 | 998 | 8.07 | 0.98 |
| | Октябрь | 14 | 542.9 | 439 | 5.98 | 0.94 |
| Донные отложения | Апрель–май | 30 | 1112.9 | 961 | 7.45 | 0.97 |
| | Июнь–июль | 32 | 1430.0 | 1284 | 8.91 | 0.99 |
| | Август | 20 | 1351.2 | 1115 | 8.00 | 0.99 |
| | Октябрь | 20 | 822.9 | 666 | 4.82 | 0.87 |
| Тростник *Ph. australis* | Апрель–май | 16 | 1246.9 | 1041 | 7.62 | 0.98 |
| | Июнь–июль | 19 | 1052.2 | 833 | 7.91 | 0.98 |
| | Октябрь | 19 | 1337.6 | 1075 | 8.06 | 0.99 |

зонные изменения остальных групп бактерий были выражены не так явно.

*Компоненты окружающей среды.* В составе микробиоты, ассоциированной с водой, донными отложениями и тростником, доминировали те же филумы, что и в ЖКТ рыб, – Proteobacteria и Bacteroidetes, в меньшей степени были представлены филумы Actinobacteria, Cyanobacteria и Firmicutes (табл. 6). В воде с апреля по август относительное обилие Bacteroidetes снижалось, тогда как Actinobacteria и Proteobacteria – увеличивалось. В составе микробиоты грунта в апреле–мае и в августе доминировали Proteobacteria, в меньшей степени были представлены Bacteroidetes; в июне–июле и в октябре, наоборот, доминирующее положение занимали Bacteroidetes. Состав доминирующей микробиоты тростника на протяжении всех сезонов был относительно стабилен.

### Таксономический состав микробиоты пищеварительного тракта рыб и компонентов окружающей среды на уровне семейств и родов

*Обыкновенный окунь.* На наиболее низком таксономическом уровне состав микробиоты разных отделов ЖКТ окуня также различался и менялся в зависимости от сезона года (табл. 7). Так, в слизистой желудка и кишечника и в пилорических придатках доминировали неклассифицируемые и некультивируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Sphingomonas*, *Caulobacter* и *Phyllobacterium*; в содержимом желудка и кишечника – *Haematospirillum*, *Cetobacterium*, *Vibrio*, неклассифицируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Aeromonas* и *Plesiomonas*. Выявлены следующие сезонные изменения относительного обилия некоторых доминантов ЖКТ окуня: 1) относительное обилие неклассифицируемых бактерий семейства Chitinophagaceae и родов *Sediminibacterium* и *Prevotella* в слизистой желудка, содержимом желудка и кишечника снижалось с апреля по октябрь; 2) микробиота пилорических придатков и слизистой кишечника оставалась относительно стабильной на протяжении всего периода наблюдений, за исключением апреля–мая, когда в слизистой кишечника доминировали бактерии рода *Mycoplasma*; 3) весной состав микробиоты содержимого желудка и кишечника существенно отличался от такового в летний и осенний сезоны. Если весной доминировали неклассифицируемые и некультивируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Sphingomonas*, *Caulobacter* и *Phyllobacterium*, то летом и осенью доминировали бактерии родов *Haematospirillum*, *Cetobacterium*, *Vibrio*, неклассифицируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Aeromonas* и *Plesiomonas*.

*Серебряный карась.* Состав микробиоты слизистой кишечника и его содержимого у карася значительно изменялся в зависимости от сезона (табл. 8). Так, с апреля по июль в слизистой кишечника доминировали *Sediminibacterium*, неклассифицируемые Mycoplasmataceae, Vibrionaceae и Chitinophagaceae, *Sphingomonas* и *Caulobacter*, а в его содержимом – *Aeromonas*, *Vibrio* и неклассифицируемые Vibrionaceae. Сходство состава микробиоты слизистой оболочки и содержимого кишечника отмечено только в августе: среди доминантов отмечены *Cetobacterium*, *Vibrio* и *Aeromonas*. В октябре составы микробиоты слизистой оболочки и содержимого кишечника вновь различались: в слизистой кишечника доминировали *Sediminibacterium*, неклассифицируемые Mycoplasmataceae и Chitinophagaceae, а в его содержимом – *Alcaligenes* и *Providencia*.

*Компоненты окружающей среды.* В составе микробиоты воды и донных отложений доминиро-

**Таблица 6.** Относительное обилие филумов микробных сообществ желудочно-кишечного тракта обыкновенного окуня *Perca fluviatilis*, серебряного карася *Carassius gibelio* и компонентов среды в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Объект исследования | Месяцы | Филум | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Acidobacteria | Actinobacteria | Bacteroidetes | Chlamydiae | Chloroflexi | Cyanobacteria | Epsilonbacteraeota | Firmicutes | Fusobacteria | Proteobacteria | Spirochaetes | Tenericutes | Verrucomicrobia | Прочие |
| | | Окунь | | | | | | | | | | | | | |
| Слизистая желудка | IV–V | | 6.84 | 52.64 | | | | | 6.81 | | 33.69 | | | | 0.02 |
| | VI–VII | 1.04 | 5.52 | 47.85 | | 0.07 | 0.29 | | 7.07 | | 37.92 | | 0.03 | | 0.21 |
| | VIII | | 6.89 | 34.87 | | 0.08 | 0.01 | | 3.12 | 0.22 | 54.81 | | | | |
| | X | | 0.16 | 14.49 | | 0.24 | 0.08 | | 2.56 | 0.80 | 81.67 | | | | |
| Содержимое желудка | IV–V | 0.36 | 0.81 | 47.08 | | 0.01 | 0.37 | | 5.99 | | 43.62 | 0.14 | 0.42 | 0.39 | 0.81 |
| | VI–VII | 0.02 | 0.05 | 1.03 | | | 0.08 | 0.09 | 0.12 | 0.09 | 98.35 | 0.04 | 0.01 | 0.02 | 0.10 |
| | VIII | 0.04 | 0.06 | 2.40 | 0.37 | 0.01 | 0.09 | | 1.28 | 2.18 | 92.67 | 0.61 | | 0.01 | 0.28 |
| | X | | 0.16 | 1.64 | | | | 0.06 | 0.07 | 0.08 | 97.58 | 0.39 | | | 0.02 |
| Пилорические придатки | IV–V | | 5.63 | 56.92 | | | 0.05 | | 4.47 | | 32.87 | | 0.06 | | |
| | VI–VII | 0.09 | 4.57 | 50.37 | | | 0.10 | | 8.09 | 0.35 | 36.41 | | 0.02 | | |
| | VIII | | 4.85 | 50.94 | | | 0.86 | | 7.94 | | 35.14 | | | | 0.27 |
| | X | | 1.01 | 61.37 | | | 0.02 | | 5.27 | 0.14 | 32.08 | | 0.02 | | 0.09 |
| Слизистая кишечника | IV–V | | 1.26 | 14.31 | | | 0.05 | | 1.84 | 0.11 | 10.42 | 0.95 | 70.96 | 0.05 | 0.05 |
| | VI–VII | | 2.82 | 61.60 | 0.06 | | 0.12 | | 4.61 | 3.64 | 26.47 | | 0.30 | | 0.38 |
| | VIII | | 2.62 | 53.30 | | | 0.20 | | 5.90 | 1.19 | 36.00 | | 0.79 | | |
| | X | | 1.27 | 62.60 | | | | | 2.16 | 0.04 | 33.90 | | | | 0.03 |
| Содержимое кишечника | IV–V | | 1.43 | 44.39 | 0.20 | 0.03 | 0.12 | | 8.16 | 0.14 | 34.85 | | 9.52 | 0.86 | 0.30 |
| | VI–VII | | 0.52 | 4.11 | 0.12 | | 0.08 | | 4.44 | 14.03 | 76.68 | | 0.01 | 0.01 | |
| | VIII | | 0.22 | 4.96 | | 0.01 | 0.09 | | 4.65 | 51.70 | 38.20 | | | 0.01 | 0.16 |
| | X | | 0.02 | 0.41 | 0.01 | | 0.02 | | 0.21 | 0.10 | 99.21 | 0.01 | | 0.01 | |

**Таблица 6.** Окончание

| Объект исследования | Месяцы | Филум | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Acidobacteria | Actinobacteria | Bacteroidetes | Chlamydiae | Chloroflexi | Cyanobacteria | Epsilonbacteraeota | Firmicutes | Fusobacteria | Proteobacteria | Spirochaetes | Tenericutes | Verrucomicrobia | Прочие |
| | | Серебряный карась | | | | | | | | | | | | | |
| Слизистая кишечника | IV–V | 0.03 | 1.70 | 43.08 | | | 0.30 | | 3.59 | 0.02 | 25.48 | 3.71 | 22.08 | | 0.01 |
| | VI–VII | 0.05 | 0.54 | 33.33 | | 0.02 | 1.42 | | 2.62 | | 61.60 | | 0.38 | | 0.04 |
| | VIII | | 0.28 | 4.72 | | 0.02 | 5.26 | | 4.48 | 49.28 | 35.78 | | 0.06 | 0.11 | 0.01 |
| | X | | 2.18 | 52.19 | | | 0.47 | | 6.64 | 0.10 | 25.88 | 0.13 | 12.40 | 0.01 | |
| Содержимое кишечника | IV–V | 0.05 | 0.42 | 13.14 | 2.81 | 0.24 | 0.53 | 0.44 | 2.45 | 2.07 | 70.65 | 0.93 | 5.03 | 0.59 | 0.65 |
| | VI–VII | 0.01 | 0.04 | 0.81 | | 0.07 | 0.96 | 0.03 | 2.53 | 0.20 | 94.80 | | | 0.49 | 0.06 |
| | VIII | 0.07 | 0.47 | 6.28 | 0.28 | 0.10 | 3.38 | 0.01 | 1.62 | 46.18 | 41.30 | 0.01 | 0.08 | 0.20 | 0.02 |
| | X | 0.01 | 1.44 | 5.01 | | 0.17 | 2.65 | 0.10 | 6.05 | 1.95 | 80.46 | 0.02 | 1.68 | 0.40 | 0.06 |
| | | Компонент среды | | | | | | | | | | | | | |
| Вода | IV–V | | 2.74 | 67.97 | | | 0.41 | 0.16 | 3.79 | | 24.17 | | | 0.60 | 0.16 |
| | VI–VII | | 8.26 | 45.05 | | | 1.06 | 0.02 | 4.64 | | 39.69 | | | 0.94 | 0.34 |
| | VIII | 2.20 | 0.95 | 23.75 | | 5.77 | 4.00 | 0.09 | 0.88 | | 57.71 | 0.60 | | 2.04 | 2.01 |
| | X | 0.03 | 21.95 | 37.43 | 0.02 | 0.48 | 2.37 | | 4.74 | | 30.39 | 0.18 | 0.05 | 1.91 | 0.45 |
| Донные отложения | IV–V | 0.90 | 1.66 | 36.90 | 0.12 | 1.68 | 1.53 | 0.41 | 3.40 | | 49.48 | 0.39 | | 0.84 | 2.69 |
| | VI–VII | 2.02 | 0.78 | 47.34 | 0.05 | 3.19 | 1.37 | 1.21 | 1.64 | 0.14 | 35.91 | 0.87 | | 2.11 | 3.37 |
| | VIII | 0.74 | 0.58 | 23.46 | | 0.58 | 2.46 | 0.16 | 0.16 | | 68.63 | 0.18 | | 1.81 | 1.24 |
| | X | 0.26 | 1.49 | 54.56 | | 0.48 | 3.87 | 0.17 | 2.48 | | 35.07 | 0.08 | | 0.24 | 1.30 |
| Тростник | IV–V | 0.67 | 1.76 | 12.36 | | 0.09 | 1.64 | 0.03 | 0.13 | 0.02 | 82.43 | | | 0.49 | 0.38 |
| | VI–VII | 2.51 | 1.07 | 20.56 | | 0.25 | 3.83 | 0.04 | 0.10 | | 69.25 | 0.04 | | 1.28 | 1.07 |
| | X | 1.77 | 1.72 | 16.55 | | 0.26 | 2.33 | 0.02 | 0.80 | 0.03 | 73.19 | 0.03 | | 1.22 | 2.08 |

**Примечание.** Представлены доминантные филумы, относительное обилие которых > 1%; в категорию “прочие” включены таксоны с относительным обилием <1%.

**Таблица 7.** Относительное обилие семейств и родов микробных сообществ желудочно-кишечного тракта обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Таксон | Слизистая желудка | | | | Содержимое желудка | | | | Пилорические придатки | | | | Слизистая кишечника | | | | Содержимое кишечника | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | VIII | X |
| Bacteroidetes: | 52.64 | 47.85 | 34.87 | 14.49 | 47.08 | 1.03 | 2.40 | 1.64 | 56.92 | 50.37 | 50.94 | 61.37 | 14.31 | 61.60 | 53.30 | 62.60 | 44.39 | 4.11 | 4.96 | 0.41 |
| *Prevotella* | 9.69 | | | | 5.01 | 0.02 | 0.06 | 0.24 | | 2.15 | | | 1.05 | 1.88 | | 2.53 | 2.41 | | 0.09 | |
| *Sediminibacterium* | 17.28 | 18.94 | 17.72 | 6.97 | 16.87 | 0.03 | 0.33 | 0.51 | 29.44 | 25.62 | 23.86 | 25.59 | 8.00 | 18.88 | 17.63 | 14.44 | 15.59 | 1.58 | 1.30 | 0.04 |
| Chitinophagaceae[1] | 23.36 | 21.51 | 10.80 | 6.65 | 15.69 | 0.08 | 0.31 | 0.54 | 22.05 | 16.08 | 19.98 | 31.56 | 4.31 | 37.09 | 31.75 | 40.84 | 24.57 | 2.22 | 2.96 | 0.21 |
| Chitinophagaceae[2] | 2.29 | 1.13 | 1.65 | 0.32 | 1.95 | 0.01 | 0.03 | 0.09 | 3.84 | 6.33 | 6.93 | 1.98 | 0.74 | 2.81 | 3.87 | 2.87 | 1.48 | 0.03 | 0.13 | |
| Прочие | 0.02 | 6.27 | 4.70 | 0.55 | 7.56 | 0.89 | 1.67 | 0.26 | 1.59 | 0.19 | 0.17 | 2.24 | 0.21 | 0.94 | 0.05 | 1.92 | 0.34 | 0.28 | 0.48 | 0.16 |
| Firmicutes: | 6.81 | 7.07 | 3.12 | 2.56 | 5.99 | 0.12 | 1.28 | 0.07 | 4.47 | 8.09 | 7.94 | 5.27 | 1.84 | 4.61 | 5.90 | 2.16 | 8.16 | 4.44 | 4.65 | 0.21 |
| Lachnospiraceae[2] | 5.37 | | | | | | | | | 0.02 | | | | | | 0.01 | | | | |
| Прочие | 1.44 | 7.07 | 3.12 | 2.56 | 5.99 | 0.12 | 1.28 | 0.07 | 4.47 | 8.07 | 7.94 | 5.27 | 1.84 | 4.61 | 5.90 | 2.15 | 8.16 | 4.44 | 4.65 | 0.21 |
| Fusobacteria: | | | 0.22 | 0.80 | | 0.09 | 2.18 | 0.08 | | 0.35 | | 0.14 | 0.11 | 3.64 | 1.19 | 0.04 | 0.14 | 14.30 | 51.70 | 0.10 |
| *Cetobacterium* | | | 0.04 | | | 0.07 | 2.18 | 0.08 | | 0.01 | | 0.14 | | 3.64 | 1.19 | | 0.02 | 13.96 | 51.55 | 0.05 |
| Прочие | | | 0.18 | 0.80 | | 0.02 | | | | 0.34 | | | 0.11 | | | 0.04 | 0.12 | 0.34 | 0.15 | 0.05 |
| Proteobacteria: | 33.69 | 37.92 | 54.81 | 81.67 | 43.62 | 98.35 | 92.67 | 97.58 | 32.87 | 36.41 | 35.14 | 32.08 | 10.42 | 26.47 | 36.00 | 33.9 | 34.85 | 76.68 | 38.20 | 99.21 |
| *Caulobacter* | 7.68 | 3.86 | 1.64 | 9.93 | 3.09 | 0.02 | 0.07 | 0.25 | 7.35 | 8.36 | 11.11 | 8.84 | 0.68 | 3.77 | 4.35 | 5.43 | 2.64 | 0.40 | 0.43 | 0.08 |
| *Phyllobacterium* | 3.62 | 2.27 | 1.94 | | 4.10 | 0.02 | 0.02 | 0.10 | 4.01 | 5.22 | 4.94 | 2.84 | 1.95 | 3.72 | 4.35 | 2.46 | 2.44 | 0.41 | 0.31 | 0.07 |
| *Haematospirillum* | 0.19 | 6.31 | 0.19 | 56.53 | | 88.83 | 43.64 | 94.81 | 0.01 | 0.03 | | 0.37 | | 1.06 | 0.07 | 6.11 | 0.10 | 43.05 | 0.27 | 97.07 |
| *Sphingomonas* | 13.40 | 11.78 | 4.17 | 3.44 | 7.95 | 0.11 | 0.24 | 0.50 | 12.82 | 12.16 | 12.89 | 14.77 | 6.73 | 7.29 | 13.53 | 8.46 | 8.45 | 0.78 | 0.80 | 0.12 |
| *Silvanigrella* | | 0.26 | | | 0.01 | 6.46 | | | | | | | | | | | | | | |
| *Aeromonas* | 0.05 | 0.52 | 0.15 | 3.44 | 0.34 | 0.37 | 1.23 | 0.31 | | 1.22 | 0.13 | | | 0.59 | 0.02 | 4.32 | 4.86 | 17.00 | 1.73 | 1.37 |
| Alteromonadaceae[2] | | 0.01 | 16.91 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Plesiomonas* | | | | | | | 0.16 | | | | | | | 2.34 | 0.61 | | 0.01 | 6.47 | 15.71 | 0.01 |
| *Acinetobacter* | 0.87 | 1.53 | 13.72 | 1.60 | 0.04 | 0.13 | 0.04 | 0.03 | 1.22 | 0.67 | 0.04 | 0.12 | | 0.80 | 0.17 | 0.55 | 0.01 | 0.03 | | 0.02 |
| *Pseudomonas* | 0.07 | 0.18 | 5.44 | 0.40 | 0.17 | 0.90 | 0.05 | 0.93 | 0.36 | 0.13 | 0.13 | 0.32 | 0.05 | 2.94 | 0.39 | 0.60 | 0.21 | 0.14 | 0.01 | 0.01 |
| *Vibrio* | | 0.08 | | | | 0.08 | 44.62 | | | | | 0.41 | | 0.25 | 0.38 | | 0.19 | 6.76 | 17.87 | |
| Прочие | 7.81 | 11.12 | 10.65 | 6.33 | 27.92 | 1.43 | 2.60 | 0.65 | 7.10 | 8.62 | 5.90 | 4.41 | 1.01 | 3.71 | 12.14 | 5.97 | 15.94 | 1.64 | 1.07 | 0.46 |
| Tenericutes: | | 0.03 | | | 0.42 | 0.01 | | | 0.06 | 0.02 | | 0.02 | 70.96 | 0.30 | 0.79 | | 9.52 | 0.01 | | |
| *Mycoplasma* | | | | | | 0.01 | | | 0.06 | 0.02 | | 0.02 | 70.96 | 0.30 | 0.79 | | 9.32 | 0.01 | | |
| Прочие | | 0.03 | | | 0.42 | | | | | | | | | | | | 0.20 | | | |
| Прочие | 6.86 | 7.13 | 6.98 | 0.48 | 2.89 | 0.40 | 1.47 | 0.63 | 5.68 | 5.11 | 5.98 | 1.12 | 2.36 | 3.38 | 2.82 | 1.30 | 3.08 | 0.46 | 0.49 | 0.07 |

**Примечание**. Здесь и в табл. 8–9: представлены доминантные таксоны (семейства, роды), относительное обилие которых > 5%; в категорию “прочие” включены таксоны с относительным обилием < 5%; [1]неклассифицированные, [2]некультивируемые.

**Таблица 8.** Относительное обилие семейств и родов микробных сообществ кишечника серебряного карася *Carassius gibelio* в оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Таксон | Компонент кишечника, месяцы | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | слизистая | | | | содержимое | | | |
| | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | VIII | X |
| Bacteroidetes: | 43.08 | 33.33 | 4.72 | 52.19 | 13.14 | 0.81 | 6.28 | 5.01 |
| Chitinophagaceae[1] | 21.25 | 13.62 | 2.05 | 23.82 | 5.37 | 0.17 | 2.97 | 1.14 |
| *Sediminibacterium* | 17.54 | 17.03 | 2.06 | 22.21 | 4.59 | 0.33 | 2.58 | 1.60 |
| Прочие | 4.29 | 2.68 | 0.61 | 6.16 | 3.18 | 0.31 | 0.73 | 2.27 |
| Fusobacteria: | 0.02 | | 49.28 | 0.10 | 2.07 | 0.20 | 46.18 | 1.95 |
| *Cetobacterium* | 0.01 | | 49.28 | 0.06 | 2.07 | 0.20 | 46.08 | 1.85 |
| Прочие | 0.01 | | | 0.04 | | | 0.10 | 0.10 |
| Proteobacteria: | 25.48 | 61.60 | 35.78 | 25.88 | 70.65 | 94.8 | 41.3 | 80.46 |
| *Caulobacter* | 4.48 | 16.13 | 0.28 | 6.18 | 0.57 | 0.74 | 0.97 | 0.30 |
| *Sphingomonas* | 6.44 | 8.08 | 1.21 | 9.49 | 2.04 | 0.29 | 0.89 | 1.09 |
| *Aeromonas* | 0.54 | 1.12 | 4.24 | | 26.42 | 16.30 | 4.96 | 0.78 |
| *Shewanella* | 0.67 | 0.12 | 0.04 | | 11.67 | 0.55 | 0.27 | 0.22 |
| *Alcaligenes* | 0.01 | | | | | | 0.18 | 21.36 |
| *Iodobacter* | | 0.02 | | | 8.74 | | 0.02 | |
| *Providencia* | | | | | | | 0.18 | 22.73 |
| *Acinetobacter* | 1.03 | 0.67 | 0.02 | 0.12 | 0.02 | 0.04 | 0.12 | 6.91 |
| *Pseudomonas* | 1.82 | 1.25 | 0.11 | 1.78 | 2.84 | 0.07 | 0.49 | 5.29 |
| *Vibrio* | 0.01 | 0.90 | 5.95 | | 0.04 | 22.37 | 11.69 | 0.09 |
| Vibrionaceae[1] | – | 25.93 | 20.96 | 0.98 | 0.04 | 42.87 | 12.15 | 7.37 |
| Прочие | 10.48 | 7.38 | 2.97 | 7.33 | 18.27 | 11.57 | 9.38 | 14.32 |
| Tenericutes: | 22.08 | 0.38 | 0.06 | 12.40 | 5.03 | | 0.08 | 1.68 |
| Mycoplasmataceae[2] | 22.07 | 0.38 | 0.06 | 12.40 | 4.95 | | 0.08 | 1.68 |
| Прочие | 0.01 | | | | 0.08 | | | |
| Прочие | 9.34 | 4.69 | 10.16 | 9.43 | 9.11 | 4.19 | 6.16 | 10.90 |

вали неклассифицируемые Chitinophagaceae, *Sediminibacterium*, *Sphingomonas* и *Caulobacter* (табл. 9). Относительное обилие этих доминатов снижалось с апреля по август, а в октябре вновь увеличивалось. В августе по сравнению с другими периодами в составе сообществ микробиоты воды и донных отложений была выше доля неклассифицируемых Burkholderiaceae, Rhodobacteraceae, Sphingomonadaceae и некультивируемых Rhodobacteraceae. Качественный состав микробиоты, ассоциированной с тростником, существенно отличался от такового рыб, воды и донных отложений. Из характерных особенностей этих сообществ можно отметить следующее. Основное ядро доминатов представлено некультивируемыми Rhodobacteraceae и Burkholderiaceae. В апреле–мае доминировали бактерии из семейства Sphingomonadaceae и рода *Brevundimonas*; с апреля по октябрь возрастала доля *Sediminibacterium* и неклассифицируемых Chitinophagaceae.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На протяжении всех сезонов в кишечнике исследуемых рыб в число доминантов входили филумы Proteobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes, Actinobacteria и Tenericutes. Результаты наших исследований согласуются с имеющимися литературными данными. Так, при использовании молекулярно-генетических методов показано, что в составе кишечной микробиоты пресноводных видов рыб разных экологических групп, обитающих в разнотипных озёрах и прудах (*Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Pelteobagrus fulvidraco*, *Oncorhynchus mykiss*), доминирует филум Proteobacteria (Huber et al., 2004; Han et al., 2010; Wu et al., 2010). В кишечнике рыб также в большом количестве присутствуют Bacteroidetes, Firmicutes, Actinobacteria и Cyanobacteria (Zhou et al., 1998; Luo et al., 2001; Huber et al., 2004; Huang et al., 2009; Han et al., 2010; Wu et al., 2010; van Kessel et al., 2011). Кроме

**Таблица 9.** Относительное обилие семейств и родов микробных сообществ компонентов среды оз. Малые Чаны в разные сезоны 2012 г., %

| Таксон | Компонент среды, месяцы | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | вода | | | | донные отложения | | | | тростник | | |
| | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | VIII | X | IV–V | VI–VII | X |
| Actinobacteria: | 2.74 | 8.26 | 0.95 | 21.95 | 1.66 | 0.78 | 0.58 | 1.49 | 1.76 | 1.07 | 1.72 |
| *hgcI clad* | 0.53 | 4.54 | | 10.62 | 0.29 | | 0.03 | 0.01 | | 0.02 | 0.03 |
| Прочие | 2.21 | 3.72 | 0.95 | 11.33 | 1.37 | 0.78 | 0.55 | 1.48 | 1.76 | 1.05 | 1.69 |
| Bacteroidetes: | 67.97 | 45.05 | 23.75 | 37.43 | 36.90 | 47.34 | 23.46 | 54.56 | 12.36 | 20.56 | 16.55 |
| Chitinophagaceae[1] | 44.02 | 25.00 | 10.12 | 21.50 | 15.13 | 6.12 | 0.19 | 22.63 | 0.75 | 0.98 | 2.65 |
| *Sediminibacterium* | 18.94 | 13.39 | 4.61 | 10.4 | 8.25 | 3.44 | 0.48 | 26.67 | 0.83 | 1.53 | 2.28 |
| Saprospiraceae[2] | 0.04 | – | 1.79 | 0.16 | 1.11 | 6.91 | 4.58 | 0.22 | 0.75 | 5.07 | 2.62 |
| Прочие | 4.97 | 6.66 | 7.23 | 5.37 | 12.41 | 30.87 | 18.21 | 5.04 | 10.03 | 12.98 | 9.00 |
| Proteobacteria: | 24.17 | 39.69 | 57.71 | 30.39 | 49.48 | 35.91 | 68.63 | 35.07 | 82.43 | 69.25 | 73.19 |
| *Brevundimonas* | 0.48 | 0.78 | 0.21 | 0.47 | 0.59 | 0.07 | – | 0.17 | 6.81 | 0.13 | 0.16 |
| *Caulobacter* | 5.26 | 5.03 | 1.36 | 3.35 | 3.08 | 0.84 | 0.06 | 5.58 | 0.51 | 0.25 | 0.92 |
| Rhodobacteraceae[1] | 0.11 | 0.34 | 1.20 | 0.34 | 0.17 | 0.50 | 8.74 | 0.02 | 2.57 | 6.41 | 4.62 |
| Rhodobacteraceae[2] | 0.2 | 0.85 | 2.78 | 1.57 | 0.33 | 0.43 | 7.35 | 0.41 | 7.90 | 6.57 | 9.37 |
| Clade III[2] | 0.13 | 11.83 | | 2.40 | | 0.01 | | | | | |
| *Sphingomonas* | 7.36 | 7.27 | 2.06 | 7.25 | 6.26 | 2.02 | 0.36 | 9.99 | 3.27 | 0.65 | 1.4 |
| *Sphingorhabdus* | 0.01 | 0.13 | | 0.01 | | 0.07 | 0.06 | 0.01 | 6.01 | 0.29 | 2.68 |
| Sphingomonadaceae[1] | 0.05 | 0.19 | 0.91 | 0.44 | 0.14 | 0.49 | 3.33 | 0.03 | 11.56 | 2.37 | 4.6 |
| Burkholderiaceae[2] | 0.02 | 0.09 | 1.64 | 0.17 | 1.76 | 1.55 | 1.63 | 0.31 | 2.23 | 14.26 | 4.68 |
| Burkholderiaceae[1] | 0.07 | 0.22 | 2.91 | 0.31 | 0.55 | 0.35 | 10.69 | 0.09 | 1.27 | 2.28 | 3.00 |
| Прочие | 10.48 | 12.96 | 44.64 | 14.08 | 36.60 | 29.58 | 36.41 | 18.46 | 40.30 | 36.04 | 41.76 |
| Прочие | 5.12 | 7.00 | 17.59 | 10.23 | 11.96 | 15.97 | 7.33 | 8.88 | 3.45 | 9.12 | 8.54 |

того, среди доминантов в кишечнике рыб могут встречаться Fusobacteria (Kessel et al., 2011). По нашим данным, в августе в составе микробиоты слизистой и содержимого кишечника карася и содержимого кишечника окуня также доминировали Fusobacteria. Таким образом, на уровне филума кишечная микробиота разных видов рыб характеризуется сходным составом и не зависит от типа питания и условий их обитания. Однако для оценки влияния различных факторов окружающей среды на состав микробиоты рыб целесообразно учитывать относительное обилие бактерий на более низком таксономическом уровне, при анализе которого возможно выявить уникальные и/или малочисленные таксоны, специфично встречающиеся в кишечнике того или иного вида рыб.

Оценка видового богатства и разнообразия сообщества бактерий на более низком таксономическом уровне показала, что в ЖКТ окуня в весенне-летний период разнообразие микробиоты больше, чем осенью; исключение составляет микробиота слизистой кишечника, для которой самое низкое значение OTE отмечено весной (табл. 4). В микробиоте карася отмечены два пика разнообразия – весной и осенью.

К сожалению, данных, демонстрирующих сезонную изменчивость энтеральной микробиоты рыб, полученных методами высокопроизводительного секвенирования, сравнительно мало (Dulski et al., 2020a). Более того, известно, что состав и структура микробных сообществ рыб могут сильно различаться в зависимости от применяемых методов. К таковым можно отнести разные методы сбора образцов и выделения ДНК, а также использование разных платформ для секвенирования (Kashinskaya et al., 2017). Тем не менее полученные нами результаты по сезонному изменению состава микробиоты ЖКТ окуня и карася согласуются с имеющимися в литературе данными, полученными с использованием традиционных методов культивирования на разных питательных средах. Так, для гибрида тиляпии *Oreochromis niloticus* × *O. aureus* методами культивирования на искусственных питательных средах установлены

сезонные изменения численности кишечной микробиоты с максимальным показателем в августе и его снижением в зимние месяцы (Al-Harbi, Uddin, 2004). У карповых видов рыб, питавшихся естественной пищей, также с помощью метода культивирования установлено, что численность, биомасса и состав кишечных бактерий в течение сезонов изменяются: максимальная численность бактерий отмечена в летний период, её резкое снижение – осенью (Шивокене, 1989). В то время как, по данным секвенирования, микробиота линя *Tinca tinca* летом и осенью достоверно не различается (Dulski et al., 2020a).

Сезонные изменения состава кишечных бактерий некоторые авторы связывают с изменением температуры воды (Givens et al., 2012; Neuman et al., 2014). Культивирование микроорганизмов показало, что более высокая температура воды предпочтительна для роста *Escherichia coli* и некоторых видов рода *Vibrio*, обитающих в кишечнике лососёвых рыб (Salmonidae), в то время как более низкая температура воды предпочтительнее для роста *Pseudomonas* sp. (Sugita et al., 1989). Численность кишечной микробиоты скумбрии *Scomber scomber* и желтохвоста *Seriola aureo vittata* также растёт в определённом диапазоне температуры: штаммы бактерий, выделенные из кишечников этих рыб, не развиваются при температуре 5°C, хорошо развиваются при 25–37°C и прекращают своё развитие при 42°C (Okuzumi, Horie, 1969). По нашим данным, наибольшее обилие бактерий *Vibrio* в содержимом желудка и кишечника окуня и содержимом кишечника карася наблюдается в июне–июле и августе, температура воды в этот период была максимальная (20–25°C). Схожие закономерности получены другими авторами. Так, в содержимом заднего отдела кишечника атлантического лосося *Salmo salar* с повышением температуры воды относительное обилие *Vibrio* возрастает, а обилие молочнокислых бактерий и *Acinetobacter* снижается, и в самые тёплые месяцы они вовсе не обнаруживаются (Neuman et al., 2014). В микробиоте кишечника рыб из Охотского и Берингова морей зимой доминируют *Aliivibrio*, летом – *Photobacterium* (Bazhenov et al., 2019). Максимальное обилие бактерий рода *Aeromonas* мы зарегистрировали в содержимом кишечника окуня в июне–июле и карася в апреле–мае и июне–июле. В содержимом кишечника линя, по данным секвенирования, относительное обилие *Aeromonas* также летом выше, чем осенью, однако различия относительного обилии этих бактерий не достоверны (Dulski et al., 2020a).

Влияние температуры воды на состав микробных сообществ рыб следует интерпретировать с осторожностью. Например, в кишечнике линя наибольшее обилие бактерий семейства Methylobacteriaceae отмечено осенью, когда температура воды была ниже, чем летом (Dulski et al., 2020a), в то время как относительное обилие Methylobacteriaceae в кишечнике колючей чопы *Lagodon rhomboides* увеличивалось с повышением температуры воды (Givens et al., 2012). Полученные закономерности, по-видимому, могут быть связаны с разным температурным режимом обитания исследованных видов рыб.

По нашим данным, температура воды в эстуарной части оз. Малые Чаны в течение вегетационного сезона летом варьировала в пределах 20–25°C, весной и осенью – 6–12°C. С повышением температуры в эстуарной части оз. Малые Чаны в течение сезона показатели pH в кишечнике рыб снижались (Solovyev et al., 2015, 2018). Изменение этого показателя, по-видимому, также может оказывать влияние на рост и развитие бактерий.

По мнению других авторов (Шивокене, 1989; Zarkasi et al., 2014), изменение состава и численности кишечной микробиоты рыб в разные сезоны года в большей степени зависит от интенсивности питания рыб и состава пищи, чем от температуры воды. Можно предположить, что сезонные изменения относительного обилия кишечных бактерий у исследованных особей карася и окуня обусловлены не только изменением температуры воды, но и изменениями кормовой базы водоёма. Для Чановской системы озёр характерны сезонные колебания численности амфибионтных насекомых, зоопланктонных и бентосных организмов. Максимальная биомасса зоопланктона наблюдается в мае–августе, зообентоса – в зимне-весенний период, а его минимальная биомасса зарегистрирована в июле–августе (Смирнова, Шнитников, 1982). В составе зоопланктонного сообщества доминируют кладоцеры, копеподы и коловратки; в составе зообентоса – личинки амфибиотических насекомых, гаммариды, моллюски и олигохеты (Мисейко, Михалина, 2004; Безматерных, 2005; Kanaya et al., 2009).

Данные по питанию рыб системы озёр Чаны немногочисленны (Тимофеева и др., 1991; Kanaya et al., 2009, 2019; Solovyev et al., 2014); сведения по сезонным изменениям спектра питания окуня и карася в доступной литературе отсутствуют. Известно, что окунь в оз. Чаны потребляет широкий спектр кормовых объектов, т.е. является бентофагом – факультативным хищником (Смирнова, Шнитников, 1982). В разных частях ареала пищевые предпочтения окуня меняются при достижении длины от 11 до 16 см, а половозрелые особи *SL* 25 см питаются исключительно рыбой (Michel, Oberdorff, 1995). Серебряный карась является эврифагом, в питание которого входят как растительные компоненты, так и детрит (Özdilek, Jones, 2014). Наибольшее разнообразие жертв в пищевом комке окуня и карася мы зарегистрировали весной, затем оно постепенно снижалось к осени. В течение вегетационного периода в рационе ис-

следуемых видов рыб состав кормовых объектов изменялся. Например, только весной в питании окуня отмечены икра рыб, личинки подёнок, нематоды и растительные остатки, а в рационе карася – моллюски, гаммариды, личинки ручейников, взрослые насекомые и личинки стрекоз. Исключение из рациона одних компонентов и включение новых на протяжении вегетационного периода, по-видимому, сопровождается изменением специфических условий в пищеварительном тракте рыб (pH, состав метаболитов, ионов металлов и др.), что может влиять на рост и размножение определённых групп микроорганизмов.

Микробиота объектов питания также может участвовать в формировании кишечной микробиоты рыб (Kashinskaya et al., 2018). Наибольшее обилие бактерий рода *Aeromonas* в содержимом кишечника окуня и карася отмечено соответственно в июне–июле и в апреле–июле. Представители рода *Aeromonas* также в большом количестве были отмечены у битотрефесов *Bythotrephes* sp., личинок ручейников и хирономид в июне–июле. В весенне-летний период частота встречаемости этих организмов в ЖКТ рыб была максимальной. Бактерии семейства Chitinophagaceae, выявленные в большом количестве в кишечнике рыб, также доминировали у дафний, личинок хирономид, гаммарид, водных клопов (Notonectidae, Corixidae) и личинок ручейников (Kashinskaya et al., 2018).

Характерная особенность состава микробиоты содержимого кишечника окуня и карася из оз. Малые Чаны – высокая доля бактерий рода *Cetobacterium* в августе по сравнению с остальными периодами. Подобная динамика относительного обилия *Cetobacterium* с максимумом в августе выявлена в кишечнике большеротого окуня *Micropterus salmoides* (Arias et al., 2019). Бактерии *Cetobacterium* являются аэротолерантными анаэробами (некоторые штаммы могут расти при содержании кислорода не выше 6%) и обладают способностью продуцировать витамин $B_{12}$ и ингибировать рост некоторых других бактерий (Arias et al., 2019). В экспериментальных условиях у моллинезии *Poecilia sphenops* при повышении солёности с 0–5 до 30‰ *Cetobacterium* и *Aeromonas* заменяются неклассифицируемыми Enterobacteriaceae (Schmidt et al., 2015). В кишечнике тиляпии *Tilapia nilotica* при повышении солёности воды уменьшается количество облигатных анаэробов и возрастает содержание аэробных и факультативно анаэробных грамотрицательных палочек (Sugita et al., 1982).

Таким образом, в результате проведённых исследований выявлена динамика бактериального состава в пищеварительном тракте рыб с разным типом питания в течение вегетационного сезона. Наибольшее разнообразие бактерий в ЖКТ окуня отмечено в весенний период, в составе микробиоты карася выявлены два пика разнообразия кишечных бактерий – весной и осенью. Сезонные изменения состава микробных сообществ, по-видимому, связаны с изменением температуры воды и кормовой базы водоёма в исследуемый период. Стоит также отметить, что для мелководных озёр Западной Сибири характерно чередование циклов обводнённости (трансгрессия и регрессия), что отражается на множестве параметров, включая температурный режим, степень минерализации, состав кормовой базы и пр. Это в свою очередь может оказывать существенное влияние на структуру микробных сообществ водной экосистемы в целом. Следовательно, выявленная нами изменчивость микробных сообществ пищеварительного тракта рыб в течение одного вегетационного сезона может варьировать в зависимости от года исследования. Полученные закономерности могут служить основой для проведения дальнейших мониторинговых исследований и выявления годовой динамики микробных сообществ рыб с учётом влияния разных факторов среды.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-34-20122.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Безматерных Д.М.* 2005. Состав, структура и количественная характеристика зообентоса озера Чаны в 2001 году // Сиб. экол. журн. № 2. С. 249–254.

*Булатов В.И., Ротанова И.Н., Черных Д.В.* 2005. Ландшафтно-экологический и картографический анализ озерно-бассейновых систем юга Западной Сибири (озера Чаны и Кулундинское) // Там же. № 2. С. 175–182.

*Коган А.В.* 1969. О суточном рационе и интенсивности наполнения кишечника у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 5. С. 596–602.

*Кузьмина В.В.* 2005. Физиолого-биохимические основы экзотрофии рыб. М.: Наука, 300 с.

*Мисейко Г.Н., Михалина В.В.* 2004. Зообентос озера Чаны (лето 2002 г.) // Изв. АлтГУ. № 3. С. 90–93.

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). 1977. Л.: Гидрометеоиздат, 511 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Наука, 629 с.

*Савкин В.М., Орлова Г.А., Васильев О.Ф. и др.* 2015. Гидрология // Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь). Новосибирск: Гео. С. 50–60.

*Смирнова Н.П., Шнитников А.В.* 1982. Пульсирующее озеро Чаны. Л.: Наука, 304 с.

*Тимофеева М.В., Ядренкин А.В., Ядренкина Е.Н.* 1991. Зоопланктон юго-восточной части системы оз. Чаны и его роль в питании молоди рыб // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск: Наука. С. 101–109.

*Шивокене Я.* 1989. Симбионтное пищеварение у гидробионтов и насекомых. Вильнюс: Мокслас, 223 с.

*Al-Harbi A.H., Uddin M.N.* 2004. Seasonal variation in the intestinal bacterial flora of hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* × *Oreochromis aureus*) cultured in earthen ponds in Saudi Arabia // Aquaculture. V. 229. № 1–4. P. 37–44. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00388-0

*Arias C.R., Ray C.L., Cai W., Willmon E.* 2019. Fish are not alone: characterization of the gut and skin microbiomes of largemouth bass (*Micropterus salmoides*), bluegill (*Lepomis macrochirus*), and spotted gar (*Lepisosteus oculatus*) // J. Aquacult. Fish. Fish Sci. V. 2. № 2. P. 138–154. https://doi.org/10.25177/JAFFS.2.2.RA.459

*Austin B.* 2006. The bacterial microflora in fish, revised // Sci. World J. V. 6. 931–945. https://doi.org/10.1100/tsw.2006.181

*Bazhenov S.V., Khrulnova S.A., Konopleva M.N., Manukhov I.V.* 2019. Seasonal changes in luminescent intestinal microflora of the fish inhabiting the Bering and Okhotsk seas // FEMS Microbiol. Lett. V. 366. № 4. Article fnz040. https://doi.org/10.1093/femsle/fnz040

*Bolnick D.I., Snowberg L.K., Hirsch P.E. et al.* 2014. Individuals' diet diversity influences gut microbial diversity in two freshwater fish (three spine stickleback and Eurasian perch) // Ecol. Let. V. 17. № 8. P. 979–987. https://doi.org/10.1111/ele.12301

*Butt R.L., Volkoff H.* 2019. Gut microbiota and energy homeostasis in fish // Front. Endocrinol. (Lausanne). V. 10. № 9. P. 1–12. https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00009

*Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J. et al.* 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data // Nat. Methods. V. 7. № 5. P. 335–336. https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303

*Clements K.D., Angert E.R., Montgomery W.L., Choat J.H.* 2014. Intestinal microbiota in fishes: what's known and what's not // Mol. Ecol. V. 23 № 8. P. 1891–1898. https://doi.org/10.1111/mec.12699

*Dulski T., Kozłowski K., Ciesielsk S.* 2020a. Habitat and seasonality shape the structure of tench (*Tinca tinca* L.) gut microbiome // Sci. Rept. V. 10. № 4460. P. 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-020-61351-1

*Dulski T., Kujawa R., Godzieba M., Ciesielski S.* 2020b. Effect of salinity on the gut microbiome of pike fry (*Esox lucius*) // Appl. Sci. V. 10. № 7. P. 1–17. https://doi.org/10.3390/app10072506

*Edgar R.C.* 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // Bioinformatics. V. 26. № 19. P. 2460–2461. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461

*Egerton S., Culloty S., Whooley J., et al.* 2018. The gut microbiota of marine fish // Front. Microbiol. V. 9. Article 873. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00873

*Fakruddin M., Mannan K.* 2013. Methods for analyzing diversity of microbial communities in natural environments // Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.). V. 42. № 1. P. 19–33. https://doi.org/10.4038/cjsbs.v42i1.5896

*Fonseca F., Cerqueira R., Fuentes J.* 2019. Impact of ocean acidification on the intestinal microbiota of the marine sea bream (*Sparusaurata* L.) // Front. Physiol. V. 10. № 1446. P. 1–10. https://doi.org/10.3389/fphys.2019.01446

*Ghanbari M., Kneifel W., Domig K.J.* 2015. A new view of the fish gut microbiome: advances from next-generation sequencing // Aquaculture. V. 448. P. 464–475. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.06.033

*Givens C.E.* 2012. A fish tale: comparison of the gut microbiome of 15 fish species and the influence of diet and temperature on its composition: PhD dissertation, Univ. Georgia, Athens, GA. http://getd.libs.uga.edu/pdfs/givens_carrie_e_201212_phd.pdf.

*Han S., Liu Y., Zhou Z. et al.* 2010. Analysis of bacterial diversity in the intestine of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) based on 16S rDNA gene sequences // Aquacult. Res. V. 42. № 1. P. 47–56. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02543.x

*Huang H., Shi P., Wang Y. et al.* 2009. Diversity of beta-propeller phytase gene in the intestinal contents of grass carp insight into the major phosphorus release from phytate in nature // Appl. Environ. Microbiol. V. 75. № 6. P. 1508–1516. https://doi.org/10.1128/AEM.02188-08

*Huber I., Spanggaard B., Appel K.F. et al.* 2004. Phylogenetic analysis and *in situ* identification of the intestinal microbial community of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum) // J. Appl. Microbiol. V. 96. № 1. P. 117–132. https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2003.02109.x

*Kanaya G., Yadrenkina E.N., Zuykova E.I. et al.* 2009. Contribution of organic matter sources to cyprinid fishes in the Chany Lake-Kargat River estuary, western Siberia // Mar. Freshwat. Res. V. 60. № 6. P. 510–518. https://doi.org/10.1071/MF08108

*Kanaya G., Solovyev M.M., Shikano S. et al.* 2019. Application of stable isotopic analyses for fish host–parasite systems: an evaluation tool for parasite-mediated material flow in aquatic ecosystems // Aquat. Ecol. V. 53. № 2. P. 217–232. https://doi.org/10.1007/s10452-019-09684-6

*Kashinskaya E.N., Belkova N.L., Izvekova G.I. et al.* 2015. A comparative study on microbiota from the gut of Prussian carp (*Carassius gibelio*) and their aquatic environmental compartments, using different molecular methods // J. Appl. Microbiol. V. 119. № 4. P. 948–961. https://doi.org/10.1111/jam.12904

*Kashinskaya E.N., Andree K.B., Simonov E.P., Solovyev M.M.* 2017. DNA extraction protocols may influence biodiversity detected in the intestinal microbiome: a case study from wild Prussian carp, *Carassius gibelio* // FEMS Microbiol. Ecol. V. 93. № 2. P. 1–14. https://doi.org/10.1093/femsec/fiw240

*Kashinskaya E.N., Simonov E.P., Kabilov M.R. et al.* 2018. Diet and other environmental factors shape the bacterial communities of fish gut in an eutrophic lake // J. Appl. Mi-

crobiol. V. 125. № 6.P. 1626–1641.
https://doi.org/10.1111/jam.14064

*Luo L., Chen X., Cai X.* 2001. Effects of *Andrographis paniculata* on the variation of intestinal microflora of *Ctenopharyngodon idellus* // J. Fish Sci. China. V. 25. P. 232–237.

*Michel P., Oberdorff T.* 1995. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species // Cybium. V. 19. № 1. P. 5–46.

*Nayak S.K.* 2010. Role of gastrointestinal microbiota in fish // Aquacult. Res. V. 41. № 11. P.1553–1573.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02546.x

*Neuman C., Hatje E., Zarkasi K.Z. et al.* 2014. The effect of diet and environmental temperature on the faecal microbiota of farmed Tasmanian Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Ibid. V. 47. № 2. P. 660–672.
https://doi.org/10.1111/are.12522

*Okuzumi M., Horie S.* 1969. Studies on the bacterial flora in the intestines of various marine fish // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 35. P. 93–100.

*Özdilek Ş.Y., Jones R.I.* 2014. The diet composition and trophic position of introduced Prussian carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) and native Fish species in a Turkish river // Turkish J. Fish. Aquat. Sci. № 14. P. 769–776.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14_3_19

*Polenogova O.V., Kabilov M.R., Tyurin M.V. et al.* 2019. Parasitoid envenomation alters the *Galleria mellonella* midgut microbiota and immunity, thereby promoting fungal infection // Sci. Rept. V. 9. № 1. P. 4012.
https://doi.org/10.1038/s41598-019-40301-6

*Price M.N., Dehal P.S., Arkin A.P.* 2010. FastTree 2 – Approximately Maximum-Likelihood Trees for Large Alignments // PLoS ONE. V. 5. № 3. Article e9490.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009490

*Quast C., Pruesse E., Yilmaz P. et al.* 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // Nucl. Acids Res. V. 41. P. D590–D596.
https://doi.org/10.1093/nar/gks1219

*Ringø E., Seppola M., Berg A. et al.* 2002. Characterization of *Carnobacterium divergens* strain isolated from intestine of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) // Syst. Appl. Microbiol. V. 25. № 1. P. 120–129.
https://doi.org/10.1078/0723-2020-00080

*Ringø E.S., Sperstad R., Myklebust S. et al.* 2006. Characterization of the microbiota associated with intestine of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). The effect of fish meal, standard soybean meal and a bioprocessed soybean meal // Aquaculture. V. 261. № 3. P. 829–841.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.06.030

*Ringø E., Zhou Z., Vecino J.L.G. et al.* 2016. Effect of dietary components on the gut microbiota of aquatic animals. A never-ending story? // Aquacult. Nutrit. V. 22. № 2. P. 219–282.
https://doi.org/10.1111/anu.12346

*Romero J., Ringø E., Merrifield D.L.* 2014. The gut microbiota of fish // Aquaculture nutrition: gut health, probiotics and prebiotics / Eds. Ringø E., Merrifield D.L. Chichester: John Wiley and Sons, Ltd. P. 75–100.
https://doi.org/10.1002/9781118897263.ch4.

*Schloss P.D., Westcott S.L., Ryabin T. et al.* 2009. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities // Appl. Environ. Microbiol. V. 75. № 23. P. 7537–7541.
https://doi.org/10.1128/AEM.01541-09

*Schmidt V.T., Smith K.F., Melvin D.W., Amaral-Zettler L.A.* 2015. Community assembly of a euryhaline fish microbiome during salinity acclimation // Mol. Ecol. V. 24. № 10. P. 2537–2550.
https://doi.org/10.1111/mec.13177

*Solovyev M.M. Kashinskaya E.N., Izvekova G.I. et al.* 2014. Feeding habits and ontogenic changes in digestive enzyme patterns in five freshwater teleosts // J. Fish Biol. V. 85. № 5. P. 1–18.
https://doi.org/10.1111/jfb.12489

*Solovyev M.M., Kashinskaya E.N., Izvekova G.I., Glupov V.V.* 2015. pH values and activity of digestive enzymes in the gastrointestinal tract of fish in Lake Chany (West Siberia) // J. Ichthyol. V. 55. №2. P. 251–258.
https://doi.org/10.1134/S0032945215010208

*Solovyev M.M., Izvekova G.I., Kashinskaya E.N., Gisbert E.* 2018. Dependence of pH values in the digestive tract of freshwater fishes on some abiotic and biotic factors // Hydrobiologia. V. 807. № 1. P. 67–85.
https://doi.org/10.1007/s10750-017-3383-0

*Sugita H., Ishida Y., Deguchi Y., Kadota H.* 1982. Bacterial flora in the gastrointestine of *Tilapia nilotica* adapted in seawater // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 48. № 7. P. 987–991.

*Sugita H., Iwata J., Miyajima C. et al.* 1989. Changes in microflora of a puffer fish *Fugu niphobles*, with different water temperatures // Mar. Biol. V. 101. № 3. P. 299–304.

*Sullam K.E. Essinger S.D., Lozupone C.A. et al.* 2012. Environmental and ecological factors that shape the gut bacterial communities of fish: a meta-analysis // Mol. Ecol. V. 21. № 13. P. 3363–3378.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05552.x

*Syvokiene J., Mickeniene L., Bubinas A.* 1999. Characteristics of microflora of the digestive tract of commercial fish depending on fish feeding // Ekologija. № 4. P. 46–54.

*Tanaka M., Kawai S., Seikai T., Burke J.S.* 1996. Development of the digestive organ system in Japanese flounder in relation to metamorphosis and settlement // Mar. Freshwat. Behav. Phys. V. 28. № 1–2. P. 19–31.
https://doi.org/10.1080/10236249609378976

*Uchii K., Matsui K., Yonekura R. et al.* 2006. Genetic and physiological characterization of the intestinal bacterial microbiota of bluegill (*Lepomis macrochirus*) with three different feeding habits // Microbiol. Ecol. V. 51. № 3. P. 277–284.
https://doi.org/10.1007/s00248-006-9018-z

*van Kessel M., Dutilh B.E., Neveling K. et al.* 2011. Pyrosequencing of 16S rRNA gene amplicons to study the microbiota in the gastrointestinal tract of carp (*Cyprinus carpio* L.) // AMB Expr. V. 1. № 41. P. 1–9.
https://doi.org/10.1186/2191-0855-1-41

*Wolda H.* 1981. Similarity indices, sample size and diversity // Oecologia. V. 50. P. 296–302.
https://doi.org/10.1007/BF00344966

*Wong S., Rawls J.F.* 2012. Intestinal microbiota composition in fishes is influenced by host ecology and environment // Mol. Ecol. V. 21. № 13. P. 3100–3102. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05552.x

*Wu S., Gao T., Zheng Y. et al.* 2010. Microbial diversity of intestinal contents and mucus in yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco*) // Aquaculture. V. 303. № 1–4. P. 1–7. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.12.025

*Wu S., Wang G., Angert E.R. et al.* 2012. Composition, diversity, and origin of the bacterial community in grass carp intestine // PLoS ONE. V. 7. № 2. Article e30440. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030440

*Yang G., Bao B., Peatman E. et al.* 2007. Analysis of the composition of the bacterial community in puffer fish *Takifugu obscurus* // Aquaculture. V. 262. № 2–4. P. 183–191. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.11.031

*Zarkasi K.Z., Abell G.C.J., Taylor R.S. et al.* 2014. Pyrosequencing-based characterization of gastrointestinal bacteria of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) within a commercial mariculture system // J. Appl. Microbiol. V. 117. № 1. P. 18–27. https://doi.org/10.1111/jam.12514

*Zhou W., Chen X., Zhang D.* 1998. A preliminary study on the influence of different feeding stuff on intestinal microflora of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) // J. Huazhong Agric. Univ. V. 17. № 3. P. 252–256.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 730–735

УДК 597.2/.5:591.67

# СИБИРСКИЙ ЕЛЕЦ *LEUCISCUS BAICALENSIS* В ВОДОТОКАХ РАЗНОГО ПОРЯДКА БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ОБИ И ЕГО РОЛЬ В ЦИРКУЛЯЦИИ ОПИСТОРХОЗА

© 2021 г. И. Б. Бабкина[1, *], А. В. Симакова[1, 2], А. М. Бабкин[1], Е. А. Интересова[1]

[1]Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

[2]Томский научно-исследовательский и проектный институт нефти и газа, Томск, Россия

*E-mail: bibsphera@gmail.com

Поступила в редакцию 01.12.2020 г.
После доработки 18.02.2021 г.
Принята к публикации 18.02.2021 г.

Представлены результаты сравнительного анализа размерно-возрастного и полового состава ельца *Leuciscus baicalensis* из рек бассейна средней Оби (Басандайка – приток II порядка, Томь – приток I порядка, Обь – магистральный водоток) в 2016–2019 гг. Выявлены различия по показателям роста ельца в зависимости от типа водотока: чем крупнее река, тем выше темп роста особей. Половая структура во всех водотоках сходна, соотношение самок и самцов 1 : 2. Наиболее высокими показателями экстенсивности и интенсивности инвазии личинками *Opisthorchis felineus* (паразита гепатобилиарной системы человека и плотоядных животных) отличается елец из р. Томь – соответственно 88% и 13.1 экз/особь против 52% и 4.8 экз/особь у рыб из Оби. Заражённость не зависит от пола ельца. Показатели заражённости повышаются с возрастом рыб: экстенсивность инвазии рыб в 5-летнем возрасте достигает 100%. В настоящее время сохраняется напряжённая эпизоотологическая ситуация в связи с высокими показателями заражённости рыб.

*Ключевые слова:* сибирский елец *Leuciscus baicalensis*, размерно-возрастной и половой состав рыб, *Opisthorchis felineus*, экстенсивность и интенсивность инвазии, водотоки разного порядка, бассейн средней Оби.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060047

Сибирский елец *Leuciscus baicalensis* широко распространён в Западной Сибири (ранее для этого региона его указывали как *L. leuciscus baicalensis* или *L. leuciscus*). Это преимущественно реофильный вид, многочисленный как в крупных, так и в малых водотоках, иногда обитает в проточных озёрах, в частности, в оз. Телецкое и некоторых крупных проточных озёрах поймы средней Оби (Кафанова, 1951; Гундризер и др., 1984; Попов, 2007). Елец требователен к газовому режиму реки, предпочитает участки с крупно-песчаным или каменисто-галечным грунтом. В бассейне средней Оби он имеет промысловое значение, является объектом спортивного и любительского рыболовства. По данным Верхнеобского территориального управления Росрыболовства, в 2009–2019 гг. объём вылова ельца составлял в среднем 109.3 (66.2–172.5) т; его доля в общем вылове – 4–9%, среди карповых рыб – 6–14%. В этой связи особую обеспокоенность вызывает его роль в поддержании очага опасных для человека трематодозов, в частности, описторхоза.

Елец является одним из основных носителей личинок кошачьей двуустки в самом крупном в мире Обь-Иртышском природном очаге описторхоза, вызываемого трематодами *Opisthorchis felineus*. Эти трематоды поражают гепатобилиарную систему человека и плотоядных животных, вызывая серьёзные заболевания (Lim, 2011; Thunyaharn et al., 2013; Федорова и др., 2016; Fedorova et al., 2017; Aksorn et al., 2018; Simakova et al., 2020). Сложный жизненный цикл кошачьей двуустки протекает с участием трёх хозяев: переднежаберные моллюски (Bithyniidae) (первый промежуточный) → карповые рыбы (второй промежуточный) → человек и плотоядные животные (окончательный) (Беэр, 2005).

В структуре природного очага в пределах изучаемого бассейна можно выделить такие элементы, как ядро очага, участки выноса инфекции и свободные от возбудителя участки (Завойкин и др., 1979; Беэр, 2005). Нельзя рассматривать очаг только как место сохранения возбудителя: учитывая относительно малую подвижность моллюсков, эпизоотические ядра довольно стабиль-

ны в пространстве, в связи с этим особую важность приобретает такой признак поддержания очага, как циркуляция возбудителя вследствие миграционной активности рыб.

Исследования заражённости рыб метацеркариями *O. felineus* в бассейне средней Оби были начаты в 1936 г. Титовой (1965), затем продолжены Мясоедовым (1960) и Бочаровой (1976, 2007). Авторы установили, что заражённость локальных популяций ельца может достигать 100% с высокой интенсивностью инвазии до 50 и более метацеркариев на рыбу. Наиболее высокие значения заражённости в некоторых водоёмах, приближенных к густонаселённым пунктам, Бочарова (1976) объясняет большим количеством яиц описторхиса, попадающих с фекалиями в водотоки.

Елец не совершает длительных миграций и образует локальные популяции (Кафанова, 1951). В связи с этим уровень его заражённости личинками трематод в зависимости от условий обитания значительно варьирует. По степени заражённости можно судить о расположении источников загрязнения водоёмов инвазионным началом (яйцами описторхов). На крупных реках основными источниками инвазии служат недостаточно очищенные бытовые стоки городов. В малонаселённых районах очаги описторхоза могут поддерживать дикие звери (Беэр, 2005). Факт накапливания метацеркарий в мышцах рыб с возрастом неоднократно отмечался в литературе (Беэр, 2005; Бочарова, 2007; Бабкин и др., 2019). Однако в разных водоёмах эффект накопления личинок в мышцах рыб с возрастом может проявляться по-разному. Для многих видов рыб характерно неодинаковое соотношение полов в популяции, поэтому важно оценить роль самцов и самок в эпидемиологии описторхоза. При довольно хорошей изученности структуры популяции ельца в бассейне средней Оби (Кафанова, 1951) и его заражённости личинками кошачьей двуустки (Бочарова, 2007) взаимосвязь уровня заражённости с размером, возрастом и полом особей ельца до настоящего времени не исследовали.

Цель работы – провести сравнительный анализ заражённости ельца в водотоках разного порядка с учётом размера, возраста и пола особей, а также оценить современную ситуацию с заражённостью ельца личинками *Opisthorchis felineus*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собран в 2016–2019 гг. в трёх водотоках: р. Басандайка – приток II порядка (район пос. Аникино, 56°24′41″ с.ш. 84°58′51″ в.д.), р. Томь – приток I порядка (в черте г. Томск, 56°27′45″ с.ш., 84°55′48″ в.д.) и собственно в Оби – основной магистральный водоток (район дер. Старая Шегарка, 56°32′50″ с.ш. 84°09′36″ в.д.).

Обь – магистральный водоток Западной Сибири. Её длина 3650 км, площадь бассейна – 2990 тыс. км$^2$. Для среднего течения Оби характерна широкая пойма и разделение русла на протоки. Общее число водотоков бассейна средней Оби составляет 9016 общей протяжённостью 79385 км. В районе сбора проб р. Обь имеет две протоки и острова; ширина поймы ~ 2.5 км, русла – 0.8 км; берега пологие; имеются заводи, заросшие высшей водной растительностью; глубина русла в межень составляет 5–10 м, грунты преимущественно песчано-галечные.

Томь – крупнейший правый приток средней Оби I порядка. Её длина 827 км, площадь бассейна – 62030 км$^2$. В районе сбора материала река имеет равнинный характер; ширина поймы ~ 0.9 км, русла – 0.6 км; левый берег пологий, правый местами крутой; имеются заводи, незначительно заросшие высшей водной растительностью; глубина русла в межень составляет 3–5 м, имеются каменистые перекаты, грунты преимущественно песчано-галечные.

Басандайка – правый приток Томи. Её длина 57 км, площадь бассейна – 409 км$^2$. В районе сбора материала ширина поймы ~ 35 м, русла – 5–10 м; берега пологие; имеются заводи, заросшие высшей водной растительностью; глубина русла в межень составляет 0.5–1.5 м, грунты преимущественно каменисто-галечные, местами заилены.

Рыб отлавливали ставными сетями (размер ячеи 14 и 22 мм, длина 35 м). В ходе биологического анализа измеряли общую (*TL*) и стандартную (*SL*) длину, определяли массу, а также возраст по чешуе (Правдин, 1966). Заражённость рыб метацеркариями кошачьей двуустки исследовали общепринятым компрессорным методом, мышцы рыб просматривали полностью с обеих сторон тела (Бауэр и др., 1981; Беэр, 2005). Идентификацию метацеркарий описторхид проводили способом прижизненной дифференциальной диагностики (Воронин и др., 2019). Определяли экстенсивность инвазии – долю заражённых рыб от общего числа исследованных (ЭИ, %) – и интенсивность инвазии – число метациркарий, обнаруженных у заражённых рыб (ИИ, экз/особь). Всего проанализировали 735 экз. ельца.

Статистический анализ проведён с использованием программной среды R 4.0.2 (R Core Team, 2020). При сравнении зависимостей длина–масса ельца из разных водотоков использован ANOVA из пакета car (Fox, Weisberg, 2019). Для выявления возрастных и половых различий использованы непараметрические критерии: коэффициент ранговой корреляции Спирмена и тест Краскела–Уоллиса (Лакин, 1990; Zar, 2010).

**Таблица 1.** Параметры степенной зависимости длина–масса сибирского ельца *Leuciscus baicalensis* из исследованных водотоков бассейна средней Оби

| Река | *n* | Масса, г | Длина (*SL*), см | $a \pm CI_{95\%}$ | $b \pm CI_{95\%}$ | $R^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Басандайка | 142 | 19.5 (6–62) | 10.8 (8.0–16.2) | 0.0146 ± 0.005 | 2.99 ± 0.19 | 0.87 |
| Томь | 530 | 35.5 (6–126) | 12.9 (7.8–19.5) | 0.0091 ± 0.002 | 3.18 ± 0.07 | 0.95 |
| Обь | 63 | 33.6 (9–133) | 11.9 (8.3–18.6) | 0.0128 ± 0.005 | 3.11 ± 0.14 | 0.97 |

**Примечание**. Здесь и в табл. 2: *n* – число рыб; $CI_{95\%}$ – доверительный интервал; за скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования показателя.

**Таблица 2.** Соотношение между общей (*TL*) и стандартной (*SL*) длиной сибирского ельца *Leuciscus baicalensis* из водотоков бассейна средней Оби

| Река | *n* | Длина, см | | $a \pm CI_{95\%}$ | $b \pm CI_{95\%}$ | $R^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *TL* | *SL* | | | |
| Басандайка | 142 | 13.1 (10.0–18.8) | 10.8 (8.0–16.2) | 1.56 ± 0.51 | 1.07 ± 0.05 | 0.94 |
| Томь | 530 | 15.6 (9.6–23.5) | 12.9 (7.8–19.5) | 0.07 ± 0.19 | 1.21 ± 0.02 | 0.98 |
| Обь | 63 | 14.5 (10.0–22.1) | 11.9 (8.3–18.6) | 0.36 ± 0.46 | 1.19 ± 0.04 | 0.98 |

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В наших сборах отмечен елец в возрасте 1+–6+. В р. Басандайка максимальный возраст составил 4+, доминировали трёхлетние особи (72%). В р. Томь встречались все возрастные группы, доминирующие – 1+–3+ (80%). В р. Обь так же преобладали рыбы в возрасте от 1+ до 3+ (98%). Во всех реках самцы преобладали над самками (2 : 1).

Между особями в возрасте 1+ из водотоков разного порядка выраженные отличия по длине (рис. 1а–1в) и массе (1г–1е) не выявлены, в то время как с увеличением возраста различия становятся значимыми. В р. Басандайка наблюдается замедленный рост ельца в сравнении с особями из рек Томь и Обь; в Оби темп роста ельца выше, чем в притоках. Средние приросты длины рыб в р. Басандайка составили 11.7, в р. Томь – 20.9, в р. Обь – 26.4 мм в год.

Связь между массой (*W*, г) и длиной (*SL*, см) ельца описывается уравнением степенной зависимости: $W = aSL^b$ (табл. 1). Изученные выборки значимо различаются по величине как коэффициента *a*, так и углового коэффициента *b* линейного уравнения $\mathrm{Lg}\,W = \mathrm{lg}\,a + b\,\mathrm{lg}\,SL$ (ANOVA: $R^2 = 0.95$, $F = 4596$, $p < 2.2e{-}16$), что может свидетельствовать о наличии локальных группировок ельца в разных водотоках и зависимости темпа роста от условий обитания.

Соотношение между общей и стандартной длиной особей ельца описывается уравнением: $TL = a + bSL$, параметры которого для каждого водотока приведены в табл. 2.

Во всех водотоках степень заражённости ельца повышается с возрастом рыб (табл. 3). Эта закономерность наиболее явно проявляется у ельца из р. Томь. Так, среднее значение ИИ у рыб в возрасте 6+ в 4.9 раза больше, чем в возрасте 1+ (29.6 против 6.1 экз/особь). Однако единично встречались рыбы с очень высокой степенью заражённости, в том числе и в младших возрастных группах. Отмечен 1 экз. в возрасте 1+ с 302 метацеркариями, и в возрасте 4+ с 231 метацеркарией.

В реках Басандайка и Обь пределы варьирования ИИ не столь велики, а максимальные значения существенно меньше – соответственно 68 и 21 экз/особь.

В соответствии с возрастной зависимостью ИИ возрастает с увеличением размеров рыб. В р. Басандайка коэффициент корреляции с длиной (*SL*) составил 0.23, в р. Томь с длиной – 0.47, с массой – 0.48, в р. Обь – соответственно 0.36 и 0.35 ($p < 0.05$).

Показатель ЭИ популяций ельца в разных водотоках также повышается с возрастом и в старших возрастных группах достигает 100% (табл. 3). Следует отметить, что у ельца младших возрастных групп в Басандайке и Оби значения ЭИ существенно ниже, чем в р. Томь: например, у двухлеток (1+) – 28 и 50 против 85%. По данным Бочаровой (2007), в 2003 г. р. Томь в окрестностях Томска заражённость увеличивалась с 19.9% у сеголеток до 98.8% у рыб в возрасте 4+.

Заражённость ельца метацеркариями *O. felineus* в р. Томь значительно возросла по сравнению с 1960–1970-ми гг. и по сей день остаётся на довольно высоком уровне (рис. 2). Снижение ЭИ в 2018–2019 гг. можно объяснить возрастным составом выборок, ограниченным 5-летними особями, и малой долей рыб старшего возраста. Межгодовые колебания показателей заражённо-

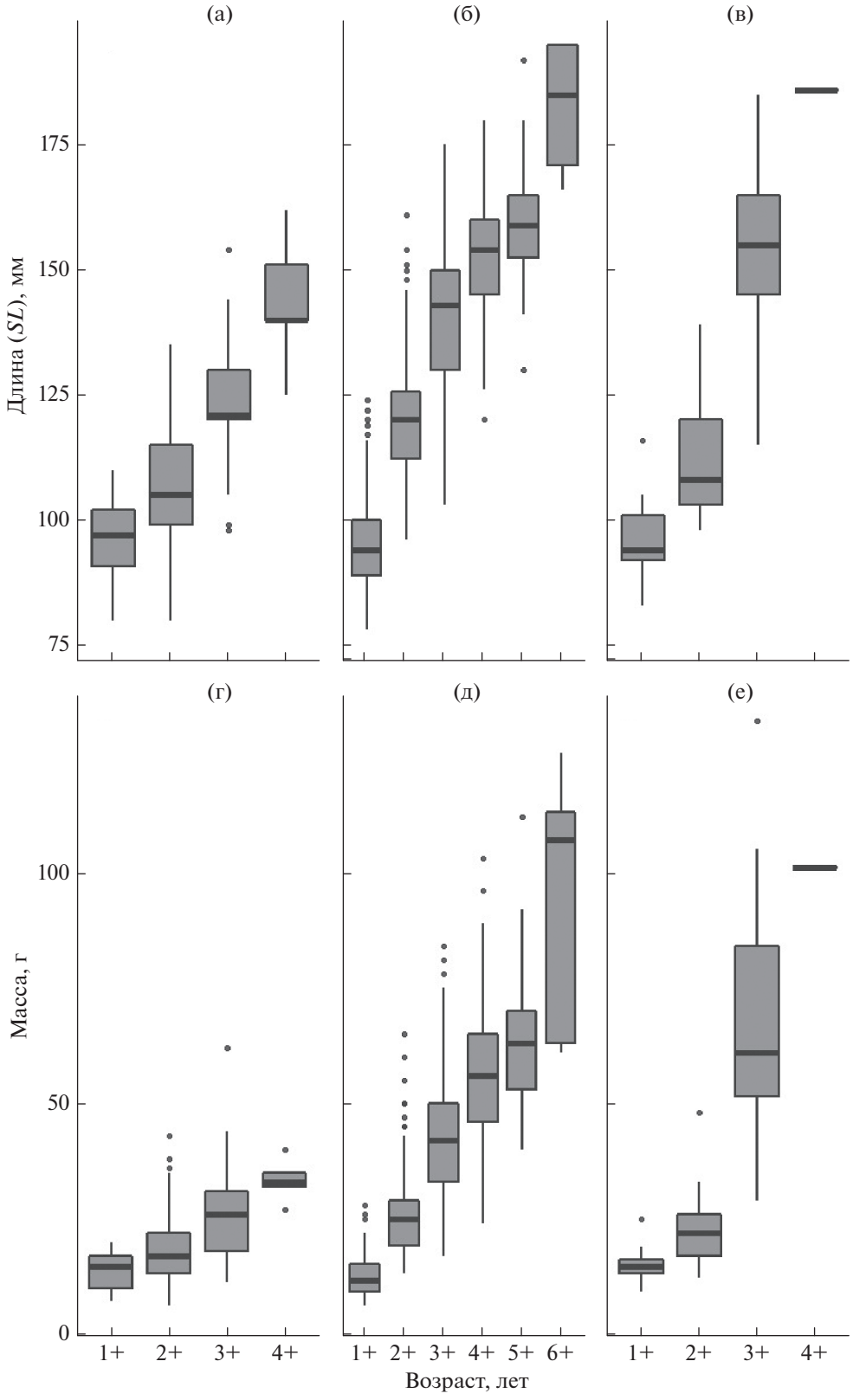



**Рис. 1.** Длина (а–в) и масса (г–е) особей сибирского ельца *Leuciscus baicalensis* разного возраста в реках Басандайка (а, г), Томь (б, д) и Обь (в, е) бассейна средней Оби (2016–2019 гг.). Каждый бокс включает три горизонтальные линии, которые обозначают 25, 50 (медиана) и 75% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); верхний “ус” от первого квартиля до максимального значения, не далее 1.5×IQR (IQR – интерквартильный размах); нижний от третьего квартиля до наименьшего значения, не более 1.5×IQR данных; (●) – значения за пределами ± 1.5×IQR.

**Таблица 3.** Показатели заражённости разных возрастных групп сибирского ельца *Leuciscus baicalensis* личинками трематод *Opisthorchis felineus* в разных водотоках бассейна средней Оби в 2016–2019 гг.

| Возраст, лет | Р. Басандайка | | | Р. Томь | | | Р. Обь | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ЭИ, % | ИИ, экз/особь | *n*, экз. | ЭИ, % | ИИ, экз/особь | *n*, экз. | ЭИ, % | ИИ, экз/особь | *n*, экз. |
| 1+ | 27.7 | $\frac{1.8 \pm 0.58}{1–4}$ | 18 | 85.1 | $\frac{9.8 \pm 4.04}{1–302}$ | 94 | 50.0 | $\frac{1.6 \pm 0.4}{1–4}$ | 20 |
| 2+ | 76.5 | $\frac{7.1 \pm 1.33}{1–68}$ | 102 | 82.6 | $\frac{7.3 \pm 0.75}{1–58}$ | 178 | 40.0 | $\frac{5.9 \pm 1.97}{1–21}$ | 25 |
| 3+ | 47.1 | $\frac{5.1 \pm 1.17}{2–11}$ | 17 | 90.3 | $\frac{14.1 \pm 1.34}{1–111}$ | 154 | 70.5 | $\frac{6.6 \pm 1.71}{1–20}$ | 17 |
| 4+ | 100.0 | $\frac{5.2 \pm 1.83}{1–12}$ | 5 | 93.8 | $\frac{22.9 \pm 4.39}{2–231}$ | 65 | 100.0 | 4 | 1 |
| 5+ | | | | 100.0 | $\frac{22.5 \pm 4.68}{2–137}$ | 34 | | | |
| 6+ | | | | 100.0 | $\frac{29.6 \pm 17.45}{2–97}$ | 5 | | | |
| В среднем | 67.6 | $\frac{6.5 \pm 1.09}{1–68}$ | 96/142 | 87.9 | $\frac{13.1 \pm 1.11}{1–302}$ | 466/530 | 52.4 | $\frac{4.8 \pm 0.93}{1–21}$ | 33/63 |

**Примечание**. ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, *n* – число рыб (до косой черты – заражённые, после черты – общее число исследованных); над чертой – среднее значение и стандартная ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

сти могут быть обусловлены такими факторами, как уровень паводковых вод, численность битинид (первых промежуточных хозяев кошачьей двуустки), возрастная структура популяций рыб и другие.

Ни в одном из водотоков значимые различия между самцами и самками ни по темпу роста, ни по показателям заражённости метацеркариями *O. felineus* не выявлены.

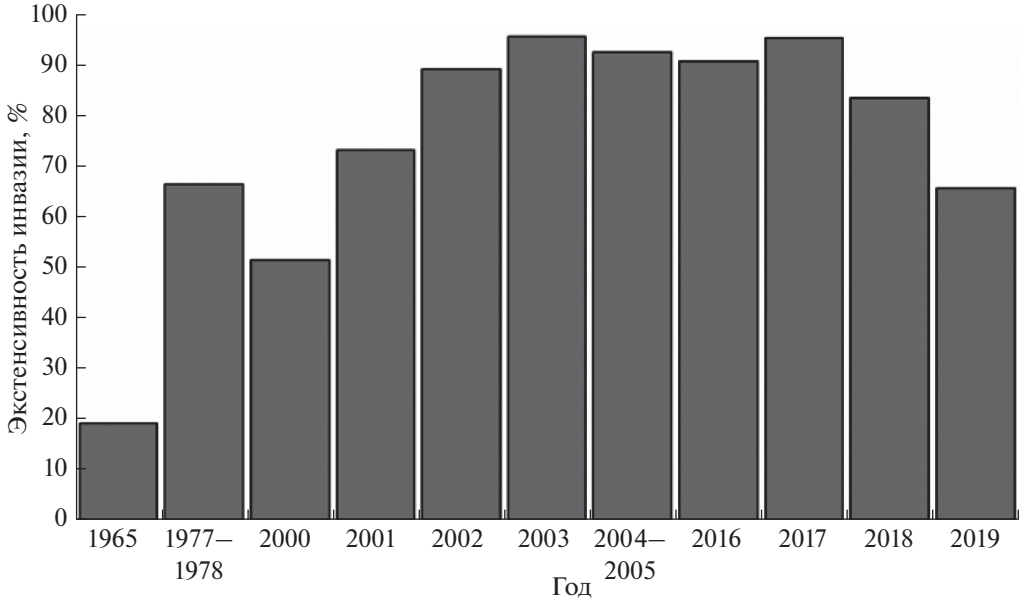



**Рис. 2.** Экстенсивность инвазии сибирского ельца *Leuciscus baicalensis* р. Томь метацеркариями *Opisthorchis felineus*: 1965 г. – среднее значение за ряд лет, по данным Титовой (1965); 1977–2005 гг. – данные Бочаровой (2007); 2016–2019 гг. – наши данные.

В целом в 2016–2019 гг. показатели ЭИ и ИИ ельца личинками кошачьей двуустки в бассейне средней Оби высокие. Наиболее заражённым является елец из р. Томь, в меньшей степени – рыбы из магистрального водотока (табл. 3), что может свидетельствовать о мозаичной структуре природной очаговости.

Таким образом, результаты проведённого исследования показали, что половой и возрастной состав популяций ельца в рассматриваемых водотоках в целом сходный, однако выявлены значимые различия по темпу роста: чем крупнее река, тем он выше. Во всех водотоках показатели заражённости увеличиваются с возрастом и размерами рыб. Различия между самцами и самками ни по одному из анализируемых показателей не выявлены. Наибольшие значения ЭИ и ИИ отмечены в р. Томь; показатели заражённости в реках Басандайка и Обь ниже и сопоставимы между собой. Это может быть связано с тем, что в р. Томь ельца отловили в черте г. Томск, где высокая численность населения; тогда как в реках Обь и Басандайка ельцы были выловлены в районе населённых пунктов с низкой численностью населения. Несмотря на это, во всех водотоках показатели заражённости ельца личинками *O. felineus* высокие – достигают 100% в пятилетнем возрасте. Следовательно, в настоящее время сохраняется напряжённая эпизоотологическая ситуация, поскольку елец играет одну из ключевых ролей в поддержании крупнейшего в мире природного очага описторхоза в Обском бассейне, вызываемого кошачьей двуусткой.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства образования и науки России № 0721-2020-0019 и поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, грант № 20-34-90055А.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бабкин А.М., Ходкевич Н.Е., Беляева А.А. и др.* 2019. Зараженность ельца личинками *Opisthorchis felineus* в разных водотоках бассейна Средней Оби // Матер. VI Межрегион. науч. конф. паразитологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. С. 19–22.

*Бауэр О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А.* 1981. Болезни прудовых рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 320 с.

*Беэр С.А.* 2005. Биология возбудителя описторхоза. М.: Т-во науч. изд. КМК, 336 с.

*Бочарова Т.А.* 1976. Очаги описторхоза в северных районах Томской области // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Уральское книж. изд-во. С. 130–135.

*Бочарова Т.А.* 2007. Возбудитель описторхоза и другие мышечные паразиты карповых рыб бассейна нижней Томи. Томск: Изд-во ТГУ, 66 с.

*Воронин В.Н., Кудрявцева Т.М., Кузнецова Е.В. и др.* 2019. Способ прижизненной дифференциальной диагностики метацеркарий описторхид: Патент на изобретение RU 2708990 C1. Бюл. № 35. Номер заявки 2018144035.

*Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кривощеков Г.М.* 1984. Рыбы Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 120 с.

*Завойкин В.Д., Новосельцев Г.И., Плющева Г.Л., Бочарова Т.А.* 1979. Сравнительная описторхозная ситуация на крупнейших притоках Оби. Описторхоз на Кети и Чулыме // Мед. паразитол. и паразитар. болезни. № 2. С. 20–25.

*Кафанова В.В.* 1951. Биология и промысел ельца в водоемах Томской области // Тр. ТГУ. Т. 115. С. 51–69.

*Лакин Г.Ф.* 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.

*Мясоедов В.С.* 1960. Эпидемиология описторхоза. Томск: Изд-во ТГУ, 99 с.

*Попов П.А.* 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во НовосибГУ, 526 с.

*Правдин И. Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

*Титова С.Д.* 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 172 с.

*Федорова О.С., Ковширина Ю.В., Ковширина А.Е. и др.* 2016. Анализ заболеваемости инвазией *Opisthorchis felineus* и злокачественными новообразованиями гепатобилиарной системы в Российской Федерации // Бюл. сиб. медицины. №15 (5) С. 147–158. https://doi.org/10.20538/1682-0363-2016-5-147-158

*Aksorn N., Roytrakul S., Kittisenachai S. et al.* 2018. Novel potential biomarkers for *Opisthorchis viverrini* infection and associated cholangiocarcinoma // In vivo. V. 32. № 4. P. 871–878. https://doi.org/10.21873/invivo.11321

*Fedorova O.S., Kovshirina Y.V., Kovshirina A.E. et al.* 2017. *Opisthorchis felineus* infection and cholangiocarcinoma in the Russian Federation: A review of medical statistics // Parasitol. Int. V. 66. № 4. P. 365–371. https://doi.org/10.1016/j.parint.2016.07.010

*Fox J., Weisberg S.* 2019. An R companion to applied regression. (https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion//)

*Lim J.H.* 2011. Liver flukes: the malady neglected // Korean J. Radiol. V. 12. P. 269–279. https://doi.org/10.3348/kjr.2011.12.3.269

R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. (https://www.R-project.org/)

*Simakova A.V., Poltoratskaya N.V., Babkina I.B. et al.* 2020. The World largest focus of the opisthorchiasis in the Ob–Irtysh BASIN, Russia, caused by *Opisthorchis felineus* // Parasitic flukes. IntechOpen. 24 p. https://doi.org/10.5772/intechopen.91634.

*Thunyaharn N., Promthet S., Wiangnon S. et al.* 2013. Survival of cholangiocarcinoma patients in northeastern Thailand after supportive treatment // Asian Pac. J. Cancer. Prev. V. 14. № 11. P. 7029–7032. https://doi.org/10.7314/apjcp.2012.14.11.7029

*Zar J.H.* 2010. Biostatistical analysis. New Jersey: Pearson Prentice-Hall, 944 p.

*ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 736–739*

**КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ**

*УДК 597.5*

# НОВЫЙ ВИД *CENTRODRACO* (DRACONETTIDAE) ИЗ ЗОНЫ СТЫКА ХРЕБТОВ НАСКА И САЛА-И-ГОМЕС

**© 2021 г. А. М. Прокофьев[1, 2, *]**

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

*[2]Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия*

**E-mail: prokartster@gmail.com*

Поступила в редакцию 18.05.2021 г.
После доработки 03.06.2021 г.
Принята к публикации 11.06.2021 г.

Описан *Centrodraco nigrocentonis* sp. n. из юго-восточной части Тихого океана. Новый вид отличается от всех представителей семейства Draconettidae наличием кожных лопастинок на боках тела. По совокупности других признаков он оказывается наиболее близким к *C. acanthopoma* из Северной Атлантики, *C. atrifilum* из вод Восточной Австралии и *C. nakaboi* с подводных поднятий Тихого океана. Новый вид, возможно, является карликовой формой, подобно *C. atrifilum*.

*Ключевые слова:* драконетковые, новый вид, Юго-Восточная Пацифика.

**DOI:** 10.31857/S004287522106014X

Драконетковые (Draconettidae) – небольшая группа мелких, сравнительно глубоководных рыб, населяющих склон и подводные поднятия тропической и субтропической зоны Мирового океана на глубинах порядка нескольких сотен метров. Представители семейства характеризуются уплощённой головой с узким межглазничным промежутком; маленьким ртом, имеющим вид клюва; нередуцированными жаберными отверстиями; отсутствием шипов на praeoperculum, но наличием двух сильных прямых шипов на operculum и suboperculum; отсутствием nasalia, голым телом, жёлобовидным туловищным каналом боковой линии, наличием единственного postcleithrum, тремя колючими лучами I*D* и 12–15 лучами во II*D* и *A* (Nakabo, 1982; Fricke, 1992). Семейство представлено двумя родами и 13 видами (Fricke, 1992, 2002, 2010). Род *Centrodraco* Regan, 1913 отличается от монотипического *Draconetta* Jordan et Fowler, 1903 жёсткими колючими лучами I*D* (против гибких) и особенностями строения сейсмосенсорной системы (отсутствием супратемпоральной комиссуры и разделённым на передний и задний отделы туловищным каналом боковой линии) (Nakabo, 1982; Fricke, 1992). Самые восточные находки представителей семейства в Тихом океане известны на хребтах Наска и Сала-и-Гомес, ихтиофауна которых имеет в основном западно-тихоокеанское происхождение (Парин, 1990). Первые представители драконетковых из указанной акватории были описаны Париным (1982), установившим три эндемичных для района вида: *D. gegonipa* Parin, 1982, *D. striata* Parin, 1982 и *D. nana* Parin, 1982. В последующем все эти виды были перемещены в род *Centrodraco*[1], а *D. nana* сведён в синонимы *C. striatus* (Fricke, 1992). С хребта Наска был описан ещё один вид, обнаруженный также на хребте Кюсю-Палау в Западной Пацифике – *C. nakaboi* Fricke, 1992. Парин (1990. С. 23) по единственному экземпляру *SL* 25 мм из зоны стыка хребтов Наска и Сала-и-Гомес (гора Новая) указал ещё одну форму, оставшуюся неназванной, которая “возможно, относится к неописанному виду”. Переизучение этого экземпляра подтвердило это предположение, и в настоящей работе он описывается в качестве нового вида *C. nigrocentonis* sp. n. Примечательно, что район хребтов Наска и Сала-и-Гомес, являясь крайним восточным форпостом распространения драконетковых, в то же время характеризуется исключительным видовым разнообразием представителей семейства. Оно сопоставимо лишь с водами Южной Японии и прилегающих акваторий (и там, и там по четыре вида), тогда как в других районах Мирового океана совместно встречаются не более двух видов драконетковых.

[1] При перемещении в род *Centrodraco* Фрике (Fricke, 1992) изменил написание видового эпитета “*gegonipa*” на “*gegonipus*”. Однако название “*gegonipa*” является существительным в именительном падеже, образованным от первых двух букв имени и фамилии сборщиков (Георгия Голованя и Николая Пахорукова) (Парин, 1982), поэтому исправление Фрике является неоправданной поправкой и не может быть принято.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Схема измерений и методика подсчёта меристических признаков соответствует общепринятым (Hubbs, Lagler, 1958). Последний, разделённый до основания луч II*D* и *A* приводится как "1½". Голотип хранится в коллекции Института океанологии РАН, Москва (ИО РАН), его этикеточные данные приведены при описании вида. Для сравнения были изучены 15 экз. *C. striatus SL* 22–113 мм (ИО РАН Р.2156, Р.2158–2162 и некаталогизированные экземпляры), 6 экз. *C. gegonipa SL* 55–80 мм (ИО РАН Р.2164 и некаталогизированные экземпляры) и 3 экз. *C. nakaboi SL* 78–82 мм (ИО РАН Р.2157) из района подводных хребтов Наска и Сала-и-Гомес, собранные в рейсах экспедиционных судов (э/с) "Ихтиандр", "Профессор Месяцев" и "Профессор Штокман". В тексте использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина; I*D*, II*D*, *A*, *P*, *V* и *C* – соответственно первый и второй спинные, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; ст. – океанографическая станция.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Centrodraco nigrocentonis* Prokofiev, sp. nova

Материал. Голотип ИО РАН Р.2163, *SL* 24.5 мм, самец с незрелыми гонадами (рисунок, а, б), зона стыка хребтов Наска и Сала-и-Гомес, 25°19′–25°18′ ю.ш., 85°07′–85°08′ з.д., гора Новая, глубина 290–350 м, э/с "Профессор Штокман", рейс 18, ст. 1901, 25.04.1987 г., трал Сигсби.

Диагноз. Вид рода *Centrodraco*, имеющий крупные пигментированные кожные лопастинки на боках тела; вторую колючку I*D*, более длинную, чем первая; с низкими II*D* и *A*; без пигментного рисунка на голове, теле и плавниках.

Описание. I*D* III, II*D* 14½, *A* 13½, *P* 24, *V* I + + 5, *C* ii + 8 + ii.

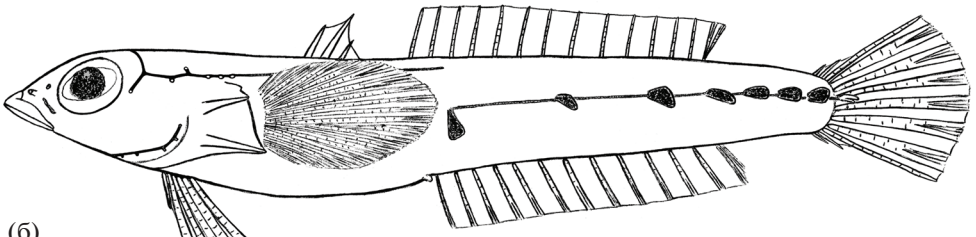
Голова и туловищный отдел умеренно уплощены дорсовентрально, хвостовой отдел сжат с боков; рыло заострённое; орбита крупная, 3.5 раза в длине головы; рот мал, верхняя челюсть едва заходит за передний край орбиты. Губы отграничены чёткими бороздками, передний край нижней челюсти и нижняя губа уплощены. В челюстях мелкие щетинковидные зубы полоской, более широкой у симфиза на praemaxillaria, однорядные на нижней челюсти; нёбных и сошниковых зубов нет. Передняя ноздря в виде короткой трубочки, задняя открывается простой порой. Praeoperculum невооружённое; operculum и suboperculum оканчиваются сильным шипом, субоперкулярный шип почти в полтора раза длиннее оперкулярного. Супраорбитальный сенсорный канал представлен двумя непарными интерорбитальными и парной посторбитальной порами, соединяется с темпоральным и задним отделом инфраорбитального канала. Инфраорбитальный канал широко прерван, представлен двумя преорбитальными порами (первая из них расположена чуть впереди вертикали задней ноздри, вторая – на вертикали переднего края глаза) и единственной порой заднего отдела. В темпоральном канале шесть пор, супратемпоральная комиссура отсутствует. Преоперкуло-мандибулярный канал развит только на praeoperculum, в нём шесть пор (рисунок, в). Туловищная боковая линия разорвана на передний и задний отделы, в виде бороздки, поры в ней трудноразличимы. Передний отдел, являющийся продолжением темпорального сенсорного канала, проходит близко к дорсальному контуру тела и оканчивается под передней третью II*D*. Задний отдел туловищной боковой линии начинается сразу за концом прижатого к телу *P*, идёт медиолатерально до основания *C*, с ним ассоциированы семь или восемь крупных (узких, но длинных) интенсивно пигментированных (кроме последней слева) кожных лопастинок (рисунок, г), заметно более сближенных каудально. Восьмая лопастинка непигментирована, расположена непосредственно на основании *C*, с правой стороны отсутствует. Колючки I*D* жёсткие, вторая из них наибольшая, в 1.5 раза длиннее первой, первая в 1.7 раза длиннее третьей. Нитевидных лучей в плавниках нет. Дистальный край *P* закруглённый, его срединные лучи наибольшие. Четвёртый луч *V* наибольший. Дистальный край *C* закруглён.

Измерения, в % *SL*: длина головы 35.7, максимальная и минимальная высота тела соответственно 14.3 и 7.1, длина хвостового стебля 12.2; длина *P*, *V* и *C* соответственно 18.4, 24.5 и 18.4; первое и второе предорсальные, преанальное и превентральное расстояния соответственно 30.6, 49.0, 53.1 и 26.5; длина первой, второй и третьей колючек I*D* и наибольшего луча IID соответственно 5.3, 8.2, 3.1 и 9.4; длина рыла 7.1, горизонтальный диаметр глаза 10.2, ширина межглазничного промежутка 2.0, длина верхней челюсти 8.2.

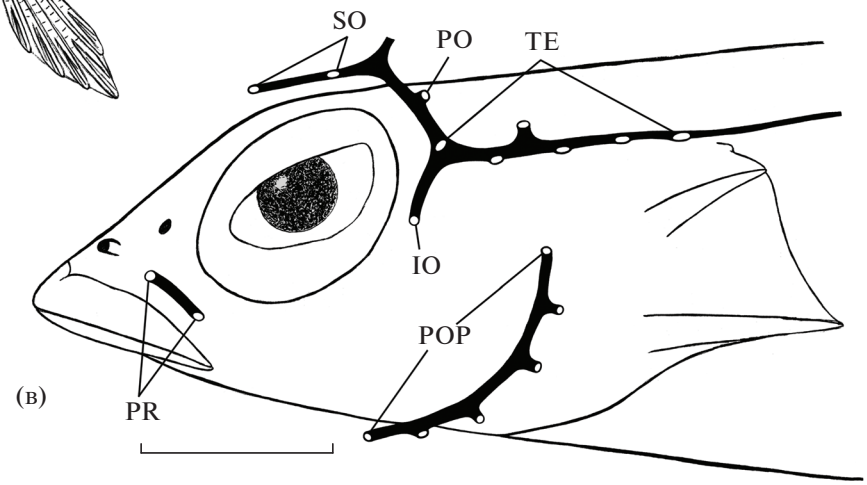
Экземпляр совершенно лишён пигментации, за исключением интенсивно-чёрных кожных лопастинок по ходу заднего отдела туловищной боковой линии и менингеальной пигментации, представленной мелкими обособленными точечными меланофорами. Ротожаберная полость и желудочно-кишечный тракт не пигментированы. Брюшина покрыта крупными многочисленными, но разобщёнными точечными меланофорами. Гонады слабо развиты – экземпляр, возможно, не достиг половой зрелости. Урогенитальная папилла очень короткая и широкая (ширина больше длины), слабо двухлопастная на вершине.

Этимология. Видовое название образовано от латинских слов "niger" (чёрный) и "cento" (лоскут) и отражает наиболее характерный при-

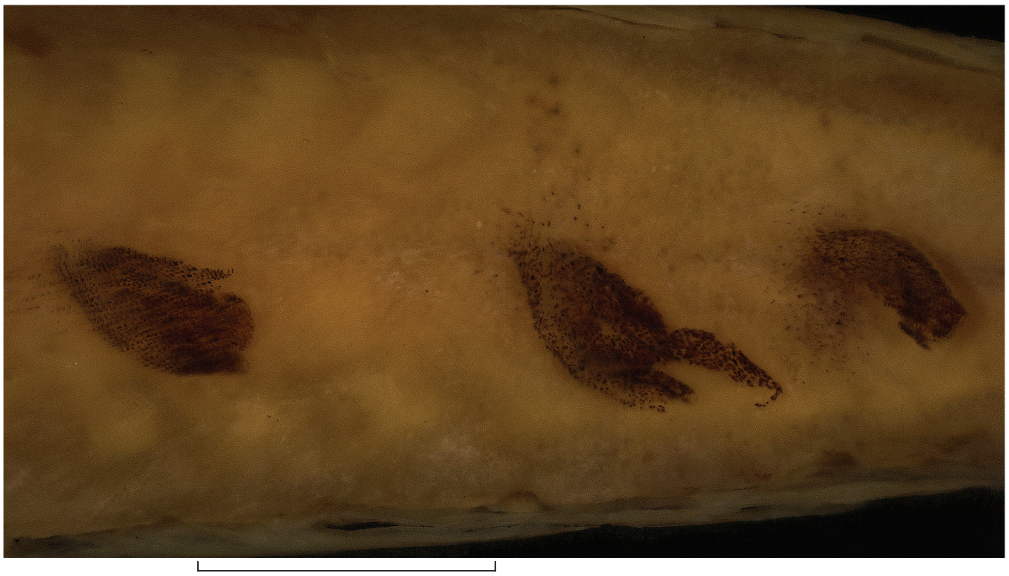
(а)



(б)




(в)



(г)

**Рис. 1.** *Centrodraco nigrocentonis* sp. n., голотип ИО РАН № 2163 *SL* 24.5 мм: а, б – общий вид, в – конфигурация каналов сейсмосенсорной системы головы, г – кожные лопастинки боков тела. Поры каналов сейсмосенсорной системы головы: IO – задняя инфраорбитальная, PO – посторбитальная, POP – преоперкулярные, PR – преорбитальные (передние инфраорбитальные), SO – интерорбитальные, TE – темпоральные. Масштаб: 2 мм.

знак нового вида – наличие крупных пигментированных кожных лопастинок на боках тела.

С р а в н е н и е. Уникальной чертой нового вида является наличие крупных пигментированных кожных лопастинок по ходу заднего отдела туловищной боковой линии. Подобные структуры отсутствуют у всех прочих представителей семейства (Briggs, Berry, 1959; Парин, 1982; Nakabo, 1982; Fricke, 1992, 2002, 2010). По другим признакам (вторая колючка I*D* длиннее первой у самцов и отсутствие удлинённых лучей во II*D*) новый вид может быть сближен с *C. acanthopoma* (Regan, 1904) (Северная Атлантика), *C. atrifilum* Fricke, 2010 (Восточная Австралия) и *C. nakaboi* Fricke, 1992 (Тихий океан: хребты Наска и Кюсю-Палау). У самцов всех остальных видов рода первая колючка заметно длиннее второй (то же и у самок, за исключением *C. rubellus* Fricke, Chave et Suzumoto, 1992, у самок которого вторая колючка длиннее). Отсутствие удлинённых лучей II*D* у голотипа нового вида можно связать с его возможной незрелостью, однако высота наибольших лучей II*D* у него меньше максимальной высоты тела, тогда как у неполовозрелой молоди ($SL \leq 59$ мм) *C. striatus* (Parin, 1982) и *C. gegonipa* (Parin, 1982), половозрелые особи которых имеют удлинённые лучи II*D*, высота лучей превышает максимальную высоту тела. На этом основании можно предполагать, что низкий II*D* является видоспецифичной особенностью *C. nigrocentonis* sp. n. От всех видов (включая *C. rubellus*), у которых вторая колючка I*D* длиннее первой, новый вид отличается также более длинным задним отделом боковой линии, который начинается непосредственно за концом прижатого к телу *P*, на вертикали основания третьего луча II*D*, тогда как у сравниваемых видов – заметно позади вершины *P*, примерно на уровне середины длины основания II*D*. Помимо этого новый вид отличается от *C. acanthopoma* и самца *C. atrifilum* отсутствием тёмных пятен или поперечных полос на теле и от самца *C. atrifilum* – отсутствием тёмной пигментации на I*D* (самка *C. atrifilum*, возможно, лишена пигментации (Fricke, 2010)), а от *C. nakaboi* – отсутствием чёрной каймы на непарных плавниках. Учитывая, что семенники голотипа нового вида при $SL \sim 25$ мм, хотя и слабо развиты, но вполне различимы, можно предположить, что *C. nigrocentonis* sp. n. является карликовым видом, подобно *C. atrifilum*. Последний вид известен по самцу *SL* 21.2 мм и самке *SL* 33.7 мм. В отличие от *C. atrifilum* рот у нового вида имеет меньшие размеры (верхняя челюсть едва заходит за передний край орбиты, как у *C. nakaboi* и, судя по рисунку Фрике (Fricke, 1992. Fig. 1), у *C. acanthopoma*, тогда как у *C. atrifilum* она достигает вертикали переднего края зрачка (Fricke, 2010. Figs. 1–2)).

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение морфологии и систематики рыб выполнено в рамках темы государственного задания № 0089–2021–0006; описание нового вида поддержано Российским научным фондом, грант № 19–14–00026.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Парин Н.В.* 1982. Новые виды рыб рода *Draconetta* и таблица для определения видов семейства Draconettidae (Osteichthyes) // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 4. С. 554–563.

*Парин Н.В.* 1990. Предварительный обзор ихтиофауны подводных хребтов Наска и Сала-и-Гомес (юго-восточная часть Тихого океана) // Тр. ИО АН СССР. Т. 125. С. 6–36.

*Briggs J.C., Berry F.H.* 1959. The Draconettidae – a review of the family with the description of a new species // Copeia. № 2. P. 123–133.
https://doi.org/10.2307/1440064

*Fricke R.* 1992. Revision of the family Draconettidae (Teleostei), with descriptions of two new species and a new subspecies // J. Nat. Hist. V. 26. № 1. P. 165–195.
https://doi.org/10.1080/00222939200770071

*Fricke R.* 2002. *Centrodraco abstractum*, a new species of deepwater dragonet from the Philippines (Teleostei: Draconettidae) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A. № 633. 8 p.

*Fricke R.* 2010. *Centrodraco atrifilum*, a new deepwater dragonet species from eastern Australia (Teleostei: Draconettidae) // Stuttg. Beitr. Naturk. A. N. S. V. 3. P. 341–346.

*Hubbs C.L. Lagler K.F.* 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. 26. 213 p.

*Nakabo T.* 1982. Revision of the family Draconettidae // Jpn. J. Ichthyol. V. 28. № 4. P. 355–367.
https://doi.org/10.11369/jji1950.28.355

*ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 740–743*

**КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ**

*УДК 597.5*

# О ДВУХ МАЛОИЗУЧЕННЫХ ВИДАХ СКОРПЕНОВИДНЫХ РЫБ РОДА *MINOUS* (SYNANCEIIDAE)

**© 2021 г. А. М. Прокофьев[1, *]**

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

*****E-mail: prokartster@gmail.com*

Поступила в редакцию 01.02.2021 г.
После доработки 09.03.2021 г.
Принята к публикации 09.03.2021 г.

Приведены новые данные по морфологии и распространению *Minous quincarinatus* и *M. inermis*. Присутствие *M. quincarinatus* в ихтиофауне Вьетнама доказано впервые, однако этот вид, по-видимому, ранее уже был указан для этой страны под ошибочным названием *M. inermis*. На основании собственных и литературных данных уточнён видовой состав миноусов Вьетнама – здесь представлены *M. monodactylus*, *M. pusillus*, *M. quincarinatus* и *M. radiatus*. Для *M. inermis* отмечена изменчивость по одному из наиболее существенных признаков данного вида – длине грудного плавника. Указаны дополнительные признаки для корректной идентификации экземпляров с более короткими грудными плавниками.

*Ключевые слова:* Scorpaenoidei, *Minous*, распространение, изменчивость, Вьетнам, Индийский океан.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060151

Скорпеновидные рыбы рода *Minous* Cuvier, 1829 населяют мягкие грунты на глубинах до 500 м в тропической Индо-Вест-Пацифике от Красного моря и Восточной Африки до Японии и Австралии. Этот род выделяется в отдельное подсемейство Minoinae семейства бородавчатковых Synanceiidae (Eschmeyer, Rama-Rao, 1973; Eschmeyer et al., 1979; Мандрица, 2001), однако в некоторых классификациях ранг бородавчатковых понижается до подсемейства Synanceiinae в составе семейства Scorpaenidae (Poss, 1999; Randall, Lim, 2000). Ревизия этого рода (Eschmeyer et al., 1979) показала валидность девяти видов: *M. coccineus* Alcock, 1890, *M. dempsterae* Eschmeyer, Hallacher et Rama-Rao, 1979, *M. inermis* Alcock, 1889, *M. monodactylus* (Bloch et Schneider, 1801), *M. pictus* Günther, 1880, *M. pusillus* Temminck et Schlegel, 1843, *M. quincarinatus* (Fowler, 1943), *M. trachycephalus* Bleeker, 1855 и *M. versicolor* Ogilby, 1910. Позднее была восстановлена валидность *M. longimanus* Regan, 1908 и описаны два новых для науки вида: *M. andriashevi* Mandrytsa, 1990 и *M. usachevi* Mandrytsa, 1993 (Amaoka, Kanayama, 1981; Мандрица, 1990, 1993). Наконец, ревизия видов *M. pictus* и *M. trachycephalus* позволила выделить из их состава ещё три новых вида: *M. groeneveldi*, *M. radiatus* и *M. roseus* (Matsunuma, Motomura, 2018). В последней работе приведён обширный материал по всем известным видам, существенно уточняющий их ареалы.

Однако, несмотря на значительный прогресс в изучении рода в последние 40 лет и существование нескольких хорошо детализированных ключей (Мандрица, 2001; Matsunuma, Motomura, 2018), определение видов по формальному набору признаков, предложенному в ключах, по-прежнему может вызывать затруднение. Идея настоящей статьи возникла после обнаружения экземпляра рода *Minous* из северо-западной части Индийского океана, определение которого как *M. inermis* не вызывало у меня принципиальных возражений, хотя по существующим ключам данный экземпляр не подходил ни под один известный вид. В ходе изучения сравнительных материалов из коллекции Института океанологии РАН (ИО РАН) в моих вьетнамских сборах 2005–2012 гг. был обнаружен вид *M. quincarinatus*, ранее для Вьетнама не отмечавшийся. Эти новые данные изложены в настоящей работе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал хранится в коллекции ИО РАН. Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Eschmeyer et al., 1979). В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V* и *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *sp. br* – число жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге, *SL* – стандартная длина,

*lc* – длина головы; *H*, *h* – соответственно максимальная и минимальная высота тела; *lP*, *lV* – длина самого длинного луча соответственно *P* и *V*; $lD_1$, $lD_2$ – длина соответственно первой и второй колючек *D*; *ao* – длина рыла; *oo* – горизонтальный диаметр глаза; *io* – ширина межглазничного промежутка; НИС – научно-исследовательское судно. В описании и измерениях *M. quincarinatus* первыми приведены признаки экз. *SL* 90 мм, за ними в квадратных скобках – отличающиеся признаки экз. *SL* 87 мм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Minous quincarinatus* (Fowler, 1943)

Материал. 2 экз. *SL* 87 и 90 мм, Южно-Китайское море, Вьетнам, Нячанг–Няфу, апрель–июнь 2009 г., траловые уловы местного промысла, сборщик А.М. Прокофьев.

Описание. *D* IX + 14 = 23 [VIII + 12 = 20], *A* II + 9 = 12, *P* 11 + 1, *V* I + 5, *sp. br* 2 + 1 + 8 = 11. Задний лакримальный шип вдвое [в полтора раза] длиннее переднего, направлен слегка назад и вниз. Верхний край глазного яблока с двумя длинными мочками, ветвящимися на концах, из них передняя явственно длиннее задней [на каждом глазу перед этими мочками имеется дополнительный маленький бугорок]; пара сближенных основаниями усиков (задний – длиннее) с каждой стороны на середине длины нижней челюсти. Колючки *D* жёсткие, негнущиеся. Первые три колючки *D* равно расставлены; первая и вторая колючки мало различаются по длине. Пятый луч *P* самый длинный, достигает вертикали основания пятого [третьего] луча *A*; перепонка между девятым и 10-м и 10-м и 11-м лучами этого плавника с глубокой вырезкой.

Измерения, в % *SL*: *lc* 38.9 [36.8], *H* 33.3, *h* 8.9 [9.2], *lP* 34.4 [32.2], *lV* 22.8 [21.8], $lD_1$ 8.9 [8.1], $lD_2$ 8.6 [7.2], *ao* 13.3 [14.9], *oo* 11.1 [10.4], *io* 8.9 [8.6].

Окраска фиксированных рыб: верх и бока бежево-коричневые, белеющие к брюшной стороне тела; дистальная часть перепонки позади первых трёх колючек *D* и перепонка между тремя последними лучами *D* черноватая, в остальном *D* сероватый, более тёмный по дистальному краю. *P* с наружной стороны черноватый, с внутренней – серый, в основании светлый, в дистальной половине и вдоль лучей – тёмно-серый [у меньшего экземпляра – заметно более светлый]; конец свободного луча *P* ярко-жёлтый. *A* и *V* дистально черноватые. *C* светлый, без какого-либо рисунка.

Замечания. Данный вид может быть диагностирован по следующей комбинации признаков: первая колючка *D* не укорочена и не сближена в основании со второй; задний лакримальный шип относительно короткий, не серповидный, не достигает верхнего края верхней челюсти; рисунок внутренней стороны *P* представлен продольными тёмными полосами вдоль лучей; *C* без поперечных тёмных полос. Изученные экземпляры полностью соответствуют ранее опубликованным характеристикам вида (Eschmeyer et al., 1979; Matsunuma, Motomura, 2018). Ранее *M. quincarinatus* был известен из вод Японии, Тайваня, Филиппин (единственная находка: 12°03′00″ с.ш. 121°28′59″ в.д.) и Северо-Западной Австралии (Matsunuma, Motomura, 2018). В Южно-Китайском море был отмечен только в водах Тайваня (Shao et al., 2008). Для вод Вьетнама достоверно указывается впервые.

Вместе с тем, по-видимому, к данному виду относится указание на присутствие в водах Вьетнама *M. inermis* (Nguyen, 1999). В цитируемой работе для фауны Вьетнама приведено четыре вида рода: *M. inermis* (Тонкинский зал.), *M. monodactylus* (Тонкинский зал. и Центральный Вьетнам), *M. pusillus* и *M. trachycephalus* (оба – Центральный Вьетнам) (Nguyen, 1999). Согласно ревизии Мацунумы и Мотомуры (Matsunuma, Motomura, 2018), вьетнамские популяции *M. trachycephalus* должны быть отнесены к особому виду *M. radiatus*. В моих сборах с прибрежья юга Центрального Вьетнама (от зал. Ванфонг до зал. Фантьет) и прилегающих о-вов Кондао и Фукуи представлено три вида: *M. monodactylus*, *M. quincarinatus* и *M. radiatus*. *M. pusillus* в обработанной мною коллекции не представлен, однако для сомнений в его присутствии в водах Вьетнама оснований нет. В то же время *M. inermis* ограничен в своём распространении северной частью Индийского океана (от Красного моря на юг до побережья Сомали и на восток до Андаманского моря у берегов Таиланда) (Fricke et al., 2021), и его указание для фауны Вьетнама, очевидно, является результатом ошибочного определения. Я полагаю, что этим ошибочно определённым видом может быть только *M. quincarinatus*. Дело в том, что в большинстве работ первой половины XX в., посвящённых морским рыбам Японии и Китая, *M. quincarinatus* отождествлялся с *M. inermis* (Eschmeyer et al., 1979; Shao et al., 2008), и некоторые из этих публикаций цитируются в работе (Nguyen, 1999). В действительности эти два вида легко могут быть отличены друг от друга по строению передних колючек *D* (первая и вторая колючки мало различаются по длине и отстоят друг от друга у *M. quincarinatus* против сильно укороченной первой колючки, сближенной со второй у *M. inermis*).

### *Minous inermis* Alcock, 1889

Материал. 1 экз. *SL* 81 мм, северо-западная часть Индийского океана, сборы НИС “Дмитрий Стефанов”, данные о точных координатах утрачены.

Описание. *D* IX + 16 = 25, *A* II + 9 = 12, *P* 11 + 1, *V* I + 5, *sp. br* 3 + 1 + 12 = 16. Задний лакримальный шип едва длиннее переднего, направлен

**Рис. 1.** *Minous quincarinatus SL* 90 мм (а) и *M. inermis SL* 81 мм (б), общий вид.

вниз и назад. По три толстых мочки со вторичными филаментами с каждой стороны на верхнем крае глазного яблока, усик в задней части нижней челюсти. Колючки *D* жёсткие, негнущиеся. Основания первой и второй колючек *D* сближены. Концы *P* достигают только середины длины основания *A*, самые длинные лучи в этом плавнике – четвёртый и пятый, третий луч длиннее первого и второго.

Измерения, в % *SL*: *lc* 40.7, *H* 34.6, *h* 9.9, *lP* 40.7, *lV* 23.5, *lD1* 4.9, *lD2* 18.5, *ao* 14.8, *oo* 9.9, *io* 6.2.

Окраска фиксированной рыбы: верх бежево-коричневый, белеющий к брюшной стороне тела; дистальная часть перепонки позади второй и третьей колючек *D* черноватая, в остальном *D* светло-коричневый. *P* светлый как с внутренней, так и с наружной сторон, в дистальной трети – черноватый; свободный луч *P* светлый. *A* и *V* дистально черноватые. *C* светлый, его дистальный край чёрный.

Замечания. Описанный экземпляр хорошо соответствует указанным в литературе признакам вида (первая колючка *D* сильно укорочена и сближена со второй, все колючки *D* жёсткие; шипы lacrimale мало различаются по длине, задний направлен назад; *sp. br* 11–17; внутренняя сторона *P* и *C* без рисунка; первый и второй лучи *P* явно короче третьего–пятого), за исключением заметно более коротких *P*, которые для *M. inermis* приводятся как достигающие конца основания *A* и составляющие более 45% *SL* (Eschmeyer et al., 1979; Мандрица, 2001; Matsunuma, Motomura, 2018). У исследованного экземпляра *P* доходят лишь до середины длины основания *A* (~41% *SL*), однако соответствие по всем другим признакам не оставляет сомнений в его конспецифичности *M. inermis*. Кроме того, нужно отметить, что Олькок (Al-

cock, 1889, 1899) указывает длину *P* как отношение к длине головы, которые у типовых экземпляров равные, что вполне соответствует изученной рыбе. Таким образом, существующие определительные таблицы (Eschmeyer et al., 1979; Мандрица, 2001; Matsunuma, Motomura, 2018) оказываются непригодными для корректной идентификации данного вида. Экземпляры *M. inermis* с более короткими *P*, следуя вышеозначенным ключам, оказываются наиболее близкими к *M. trachycephalus* (Bleeker, 1854), от которого *M. inermis* может быть отличён по следующим признакам: всего элементов (колючих и мягких лучей) в *D* и *A* соответственно 22–25 и 10–13 (обычно 12) (против 19–21 и 9–11, обычно 10 у *M. trachycephalus*), *sp. br* 14–18 (против 10–13), *P* с обеих сторон большей частью светлый, однотонный, с черноватым дистальным краем (против большей частью тёмного (изнутри с сетчатым рисунком) у фиксированных особей *M. trachycephalus*) и *C* светлый с черноватым дистальным краем (против светлого с чёрными пестринами у *M. trachycephalus*). Нужно отметить, что Мацунума и Мотомура (Matsunuma, Motomura, 2018. Fig. 3J) также изображают экземпляр *M. inermis* с коротким *P*, достигающим лишь середины длины основания *A*, хотя, согласно их определительной таблице, этот экземпляр должен противопоставляться данному виду в тезе 7b.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Мандрица С.А.* 1990. Новый вид рыб рода *Minous* (Pisces: Synanceiidae) из Индийского океана // Биология моря. № 6. С. 66–67.

*Мандрица С.А.* 1993. Два новых вида родов *Choridactylus* и *Minous* из Аденского залива (Scorpaeniformes, Synanceiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 137–141.

*Мандрица С.А.* 2001. Сейсмосенсорная система и классификация скорпеновидных рыб (Scorpaeniformes: Scorpaenoidei). Пермь: Изд-во ПГУ, 394 с.

*Alcock A.W.* 1889. Natural history notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer “Investigator”, Commander, Alfred Carpenter, R.N., D.S.O., commanding. No. 12. Descriptions of some new and rare species of fishes from the Bay of Bengal, obtained during the season of 1888–89 // J. Asiatic Soc. Bengal. V. 58. Pt 2. № 3. P. 296–305.

*Alcock A.W.* 1899. A descriptive catalogue of the Indian deep-sea fishes in the Indian Museum being a revised account of the deep-sea fishes collected by the Royal Indian Marine Survey Ship Investigator. Calcutta: Baptist Mission Press, 211 p.
https://doi.org/10.5962/bhl.title.4684

*Amaoka K., Kanayama T.* 1981. Additional specimens of *Minous longimanus* from the western Indian Ocean, distinct from *M. inermis* // Jpn. J. Ichthyol. V. 27. № 4. P. 330–332.

*Eschmeyer W.N., Rama-Rao K.V.* 1973. Two new stonefishes (Pisces, Scorpaenidae) from the Indo-West Pacific, with a synopsis of the subfamily Synanceiinae // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. V. 39. № 18. P. 337–382.

*Eschmeyer W.N., Hallacher L.E., Rama-Rao K.V.* 1979. The scorpionfish genus *Minous* (Scorpaenidae, Minoinae) including a new species from the Indian Ocean // Ibid. V. 41. № 20. P. 453–473.

*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).

*Matsunuma M., Motomura H.* 2018. Three new species of the Indo-Pacific stingfish genus *Minous* (Synanceiidae: Minoinae) with redescriptions of *M. trachycephalus* (Bleeker 1855) and *M. pictus* Günther 1880 // Zootaxa. V. 4455. № 2. P. 201–257.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.4455.2.1

*Nguyen H.P.* 1999. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. 5. Hochiminh: Agricult. Publ. House, 305 p.

*Poss S.G.* 1999. Scorpaenidae. Scorpionfishes (also, lionfishes, rockfishes, stingfishes, stonefishes, and waspfishes) // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Part 2. Mugilidae to Carangidae. Rome: FAO. P. 2291–2352.

*Randall J.E., Lim K.K.P.* 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 8. P. 569–667.

*Shao K.-T., Ho H.-C., Lin P.-L. et al.* 2008. A checklist of the fishes of southern Taiwan, northern South China Sea // Ibid. № 19. P. 233–271.

*ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2021, том 61, № 6, с. 744*

**КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ**

*УДК 597.08*

# ПЕРВОЕ СООБЩЕНИЕ О ВМЕШАТЕЛЬСТВЕ МАТЕРИ В АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПОТОМСТВА У *LAMPROLOGUS ORNATIPINNIS* (CICHLIDAE), ОТКЛАДЫВАЮЩЕГО ИКРУ В РАКОВИНЫ МОЛЛЮСКОВ#

**© 2021 г. Ш. Сато[1, 2, *]**

*[1]Университет г. Осака, Осака, Япония*

*[2]Аспирантский университет перспективных исследований, Миура, Япония*

**E-mail: symphysodondiscus@icloud.com*

Поступила в редакцию 17.06.2021 г.
После доработки 19.07.2021 г.
Принята к публикации 20.07.2021 г.

У некоторых видов потомство агрессивно конкурирует за ограниченные ресурсы. Такая агрессивная конкуренция может повлиять на вероятность его выживания и, следовательно, на репродуктивный успех родителей. Поэтому у родителей должен быть стимул к сокращению такого агрессивного взаимодействия. Впервые сообщается о вмешательстве матери в агрессивное конкурентное поведение между братьями и сестрами у откладывающей в раковины моллюсков цихлиды *Lamprologus ornatipinnis*. Мать энергично приблизилась к двум дерущимся потомкам и погналась за ними, в результате чего ожесточённые бои между ними были прекращены. Обсуждаются действия, связанные с вмешательством матери в агрессивное поведение братьев и сестер, в сравнении с таковыми у млекопитающих и птиц. Первое подобное наблюдение может стимулировать будущие исследования родительского вмешательства в агрессию потомства у до сих пор игнорируемой группы позвоночных, заботящихся о выводке.

*Ключевые слова:* озеро Танганьика, конфликт между родителями и потомством, родительская забота, откладывающая в раковину моллюска икру цихлида, соперничество между братьями и сестрами.

**DOI:** 10.31857/S0042875221060163

# Полностью статья опубликована в английской версии журнала.