

СОДЕРЖАНИЕ

Том 62, Номер 1, 2022

Филогенетические отношения и таксономия карповых рыб рода <i>Hemiculter</i> (Cyprinidae, Xenocyprinidae): востробрюшки видовой группы <i>H. leucisculus</i> <i>Е. Д. Васильева, В. П. Васильев, Г. А. Немкова, С. В. Шедько</i>	3
Морские петухи рода <i>Pterygotrigla</i> (Triglidae) залива Нячанг и сопредельных акваторий (Вьетнам, Южно-Китайское море) <i>А. М. Прокофьев</i>	19
Аннотированный список ихтиофауны внутренних и прибрежных вод острова Сахалин. 4. Семейства Triglidae–Agonidae <i>Ю. В. Дылдин, А. М. Орлов</i>	38
Ихтиопланктон неритической зоны восточной части Охотского моря в июне 2018 г. <i>С. С. Григорьев, Н. А. Седова</i>	39
Новые сведения о <i>Adelosebastes latens</i> (Sebastidae) из района подводных поднятий Императорского хребта (северная часть Тихого океана) <i>Ю. К. Курбанов, Е. А. Михалютин</i>	49
Распределение и экология желтопёрой <i>Limanda aspera</i> и сахалинской <i>L. sakhalinensis</i> камбал (Pleuronectidae) в тихоокеанских водах Камчатки в летний период 2016–2020 гг. <i>Р. Т. Овчеренко, Ю. К. Курбанов</i>	59
Распределение, размерный состав и питание охотского липариса <i>Liparis ochotensis</i> (Liparidae) в водах Приморья (Японское море) <i>В. В. Панченко, О. И. Пуцина</i>	69
Возраст, рост, созревание и смертность бычка-травяника <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> (Gobiidae) Каркинитского залива (Чёрное море) <i>Д. Н. Куцын, И. И. Чеснокова, О. Н. Данилюк, С. В. Статкевич, Э. Р. Аблязов, Р. Е. Белогурова</i>	79
Особенности биологии вырезуба <i>Rutilus frisii</i> Цимлянского водохранилища и разнообразие его жизненных стратегий в Донском бассейне <i>В. С. Болдырев, Д. А. Вехов, Е. В. Випхло</i>	88
Раннее развитие <i>Pardachirus pavoninus</i> (Soleidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам), идентифицированного с помощью метода ДНК-баркодинга <i>А. М. Шадрин, А. В. Семенова, Нгуен Тхи Хай Тхань</i>	100
Состояние гонад и уровень половых стероидных гормонов у инвазивных кольчужных сомов (Logiciidae) Вьетнама <i>Чан Дык Зьен, Е. Д. Павлов, Е. В. Ганжа, А. Г. Буш</i>	117

УДК 597.551.2.575.86

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

© 2022 г. Е. Д. Васильева¹, *, В. П. Васильев², Г. А. Немкова³, С. В. Шедько³

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

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

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

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2020 г.

После доработки 21.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Анализ филогенетических отношений востробрюшек из группы *Hemiculter leucisculus* s.l. на основе изменчивости гена цитохрома *b* подтвердил наличие трёх дифференцированных филетических линий, соответствующих кладам А, В, С sensu Chen et al. (2017). Линия, соответствующая кладе С, объединяет особей с областью распространения от бассейна Амура до водоёмов юга Вьетнама, включая типовое местообитание *H. leucisculus* s. str. Сравнительные морфологические исследования ваучерных экземпляров и материалов из коллекции Зоологического музея МГУ с обзором доступных данных литературы показали, что пригодным названием для востробрюшек из бассейна верхнего течения р. Янцзы, образующих кладу В, является *H. nigromarginis*. Этот вид отличается от *H. leucisculus* бóльшим числом жаберных тычинок: 25–28 против 13–20. Филетическая линия, объединяющая образцы из бассейна Жемчужной реки и кладу А, рассматривается в статусе нового вида, описанного в настоящей работе. По многим морфологическим характеристикам он сходен с аллопатричным *H. leucisculus*, отличаясь более короткими грудными плавниками, сдвинутым каудально основанием брюшных плавников, коротким подключичным выростом и более длинным вторым жёстким лучом спинного плавника. По результатам исследования филогенетических отношений видов рода *Hemiculter* и видов близких родов подсемейства Xenocypridinae сделан вывод: публикации молекулярно-генетического анализа групп рыб, где существуют проблемы идентификации таксонов, должны сопровождаться морфологическими описаниями ваучерных экземпляров, подтверждающими правильность их определения.

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

DOI: 10.31857/S0042875222010167

Род *Hemiculter* Bleeker, 1860 объединяет крупных карповых рыб (Cyprinidae), характеризующихся длинным, не покрытым чешуёй килем на брюхе от основания грудных плавников до анального отверстия; трёхрядными глоточными зубами, двухкамерным плавательным пузырем, широкой третьей подглазничной костью, незазубренным последним неветвистым лучом спинного плавника и коротким кожным выростом с внутренней стороны основания грудного плавника (Luo, Chen, 1998; Dai, Yang, 2003). Согласно современной классификации этот род входит в состав подсемейства Xenocypridinae Günther, 1868 (Tan, Armbruster, 2018) и включает восемь валидных видов, естественный ареал которых охватывает пресные водоёмы Восточной Азии, включая

воды Дальнего Востока России, Монголии, Южной и Северной Кореи, Китая и Вьетнама (Берг, 1949; Mai, 1985; Васильева, Козлова, 1988; Luo, Chen, 1998; Kottelat, 2001, 2006; Kim, Park, 2002; Dai, Yang, 2003; Serov et al., 2006; Froese, Pauly, 2019; Fricke et al., 2020). Однако структура рода, его филогенетические отношения с морфологически сходными номинальными таксонами и номенклатура видов до сих пор остаются дискуссионными. Так, несмотря на опубликованные ревизии (Bănărescu, 1968; Васильева, Козлова, 1988), в некоторых сводках (Цой, 1964; Kim, Park, 2002) приняты ошибочные представления о пригодности названий для дифференцируемых много- и малотычинковых видов и их синонимии, ведущие начало от работ Никольского (1947, 1956) и

Берга (1949); до сих пор для вида из верховьев Янцзы используется название *H. tchangi* Fang, 1942 (Luo, Chen, 1998; Froese, Pauly, 2019; Fricke et al., 2020).

Современные результаты исследования филогеографии нативных популяций востробрюшек рода *Hemiculter* (Chen et al., 2017) и наши предварительные данные свидетельствуют о более сложной структуре рода, находящейся в противоречии с принятой в настоящее время таксономией. В этой связи целью наших исследований является выяснение филогенетических связей локальных групп популяций и таксономии представителей рода *Hemiculter*, уточнение положения рода в системе карповых рыб, родовая дифференциация близких таксонов, выявление диагностических морфологических видовых и родовых признаков и ревизия номенклатуры. Настоящая работа посвящена группе так называемых малотычинковых востробрюшек, объединённых ранее (Васильева, Козлова, 1988) в один вид *H. leucisculus* (Basilewsky, 1855) и характеризующихся малым числом жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (*sp.br.* 15–21, в среднем 16–18), наличием не более 14 (обычно не более 12) ветвистых лучей в анальном плавнике, началом спинного плавника, расположенным ближе к началу хвостового плавника, чем к концу рыла, и резко изгибающейся вниз у грудного плавника боковой линией, в которой 40–59 (в среднем 46–51) прободённых чешуй (Васильева, Козлова, 1988; Васильева, 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морфологические исследования проводили на материалах из коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ). Описания даны в соответствии с этикеточными данными. В общей сложности были изучены 84 экз. *H. leucisculus* из разных водоёмов в пределах нативного ареала и 12 экз. востробрюшек из бассейна Жемчужной реки, отнесённых в результате проведённого исследования к новому виду, описание которого дано в настоящей работе (характеристика типового материала приведена в описании).

Бассейн р. Амур: P-6137 – 5 экз., оз. Петропавловское, 80 км ниже Хабаровска, 15.08.1946 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6138 – 1 экз., озерко против Даерги, 12.08.1946 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6155 – 1 экз., Болонь, 29.07.1946 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6164 – 1 экз., озерко против Даерги, август 1946 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6391 – 4 экз., Болонь, протока Сий, 30.07.1947 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6438 – 1 экз., Амур у Елабуги, 10.06.1947 г., коллектор Г.В. Никольский; P-6472 – 1 экз., Амур у Елабуги, оз. Медовое, коллектор Г.В. Никольский; P-6801 – 1 экз., Болонь, лето 1947 г., коллектор М.Н. Лишев; P-7794 – 1 экз., верхняя Елабуга, 30.07.1949 г.; P-7795 – 2 экз.,

Амур у Красносельского, 01.08.1949 г.; P-8446 – 2 экз., Амур; P-8619 – 4 экз., Болонь, проток Серебряный, 10.07.1947 г.; P-9724 – 2 экз., Болонь, 31.04.1945 г., коллектор Смирнов.

Бассейн оз. Ханка: P-7601 – 9 экз., оз. Ханка, 10.07.1949 г., коллектор В.Д. Лебедев; P-8397 – 10 экз., оз. Ханка, 20.07.1948 г., коллектор И.И. Куренков; P-8506 – 1 экз., оз. Ханка, 16–20.08.1948 г., коллектор И.И. Куренков; P-20035 – 10 экз. из 28 экз. молоди в пробе, р. Астраханка, 12.09.1996 г., коллектор В.П. Васильев; P-20063 – 2 экз., каналы рисовых чеков у дер. Владимиро-Петровка, 20.09.1996 г., коллектор В.П. Васильев.

Китай: P-8158 – 1 экз., “Liang the Ha Lake, Hupel Province” (? оз. Лянцзы (Liangzi Lake), провинция Хубэй (Hubei)); P-22219 – 1 экз., р. Мансицзян (Manxijiang), Юнцзя, Вэньчжоу, провинция Чжэцзян (Yong Jia County, Wenzhou, Zhejiang), май 2009 г., коллектор Юнь Гао (Yun Gao); P-22220 – 4 экз., оз. Фу Сянь (Fu Xian Lake), Юйси, провинция Юньнань (Yuxi, Yunnan), сентябрь 1989 г., проба из зоологического музея в Китае; P-22221 – 5 экз., оз. Диан (Dien Chi Lake), Куньмин, провинция Юньнань (Kunming, Yunnan), проба из зоологического музея Китая; P-22264 – 1 экз., Ухань (Wuhan), провинция Хубэй (Hubei), куплен на рынке 27.10.2009 г., коллектор Е.Д. Васильева; P-22265 – 13 экз., Пекин, куплены на утреннем продовольственном рынке 05.11.2009 г., коллектор Е.Д. Васильева.

Вьетнам: P-9188 – 1 экз., Вьетнам, 1959 г., коллектор Дао Вань Тьен.

У всех особей измеряли стандартную длину (*SL*) и анализировали признаки, использовавшиеся при дифференциации и описании разных номинальных видов рода *Hemiculter* и близких таксонов (Bănărescu, 1968; Васильева, Козлова, 1988; Luo, Chen, 1998; Tan, Armbruster, 2018). Ранее изменчивость морфометрических признаков, традиционно используемых в исследованиях карповых рыб, мы изучили на 276 экз. *H. leucisculus* из популяций, акклиматизировавшихся в водоёмах Казахстана и Средней Азии (Васильева, Козлова, 1989). В связи с полученными результатами часть признаков, продемонстрировавших высокую внутривидовую изменчивость, была исключена из настоящего анализа, в который также не включены материалы по акклиматизантам, поскольку в этих популяциях была выявлена направленная хронологическая изменчивость и формирование в новом ареале популяций, по ряду признаков характеризующихся фенотипом, промежуточным по отношению к много- и малотычинковым востробрюшкам; возможные причины этого обсуждались ранее (Васильева, Козлова, 1989).

В то же время в сравнительный анализ были включены новые индексы, такие как относительная

длина кожного подклюничного выроста (*flepl* – flesh slip at the pectoral fin base) (Dai, Yang, 2003. P. 78) и отношение пектоцентрального расстояния к вентроанальному ($P-V/V-A$). Измерения производили штангенциркулем. Статистический анализ выполнен с применением программного пакета MS Excel; значимость различий между выборками оценивали на основе критерия U (Вилкоксона–Манна–Уитни).

Секвенирование митохондриального гена цитохрома *b* (*cyt b*) проведено у 51 образца, ваучерные экземпляры которых хранятся в ЗММУ (номера проб указаны) или ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (пробы без номеров). *H. leucisculus*: Ухань, провинция Хубэй, Китай, P-22264 ($n = 1$); р. Мансиньцзян, Вэньчжоу, провинция Чжэцзян, Китай, P-22219 ($n = 1$); Пекин, Китай, P-22265 ($n = 8$); оз. Ханка, РФ ($n = 20$); р. Сунгари, Китай ($n = 1$); р. Раздольная, РФ ($n = 2$). Экземпляры из Жемчужной реки, описанные в настоящей работе как самостоятельный вид рода *Hemiculter*: р. Чжуцзян (Zhujiang), провинция Гуандун, Китай, P-22216 и P-24429 ($n = 5$). *H. bleekeri* Warpachowski, 1888: р. Янцзы, провинция Хубэй, Китай, P-222940 ($n = 8$). *Pseudolaubuca engraulis* (Nichols, 1925): р. Янцзы, провинция Хубэй, Китай, P-22263 ($n = 1$). *Pseudohemiculter hainanensis* (Boulenger, 1900): р. Мансиньцзян, провинция Чжэцзян, Китай, P-22217 ($n = 4$).

Образцы для выделения ДНК представляли собой кусочки грудных плавников, фиксированные в 96%-ном спирте. Тотальная ДНК была выделена солевым способом (Aljanabi, Martinez, 1997) с использованием протеиназы К. Полноразмерная последовательность гена *cyt b* была амплифицирована с помощью праймеров FishcytB-F и THR-Fish-R (Sevilla et al., 2007). Амплификацию проводили на термоциклере Biometra Professional (“Biometra”, Германия) в 25 мкл реакционной смеси, включавшей 0.1–0.2 мкг тотальной ДНК, 2.5 мкл буфера (60 mM Трис-НСl, рН 8.5; 1.5 mM MgCl₂, 25 mM KCl, 10 mM 2-меркаптоэтанол, 0.1% Тритон X-100), 0.5 мкл суммы дезоксифосфатов из 10 mM раствора, по 2.5 мкл обоих праймеров (“Синтол”, Москва) из их 2 мкМ растворов, 1 Е Таq-полимеразы (“СибЭнзим”, Новосибирск) и деионизированную воду.

Полимеразную цепную реакцию проводили по следующей схеме: начальная денатурация (94°C – 120 с), 30 циклов амплификации (94° – 45 с, 50° – 30 с, 72° – 60 с) и достройка цепей (72° – 480 с). Продукты амплификации очищали этаноловым переосаждением и секвенировали с помощью набора Big Dye Terminator версии 3.1 (“Applied Biosystems”, США) при использовании праймеров FishcytB-F, THR-Fish-R, CytBI-1F и CytBI-3R (Sevilla et al., 2007). Продукты реакции разгоняли на автоматическом анализаторе ABI Prizm 3130

(“Applied Biosystems”, США/“Hitachi”, Япония) из приборной базы ЦКП “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (Владивосток). ABI-хроматограммы собирали в контиги с помощью программ из пакета Staden (Staden et al., 2000). Различные манипуляции с нуклеотидными последовательностями проводили с помощью пакетов программ Seaview (Gouy et al., 2010) и FaBox (Villesen, 2007).

Кроме собственных материалов, в работе использованы данные по последовательностям гена *cyt b* у ряда видов, взятые из Генетического банка (Genbank) – *Anabarilius andersoni* (Regan, 1904) (MH797120); *Pseudolaubuca engraulis* (KC429670, MH797110, MH797111); *P. sinensis* Bleeker, 1864 (KP410284, KY471356, MH797112, MH797113); *Pseudohemiculter hainanensis* (MH797096); *P. dispar* (Peters, 1881) (KC306507, KF029700, MH797094); *Hemiculterella sauvagei* Warpachowski, 1888 (KP316066, MH797092, MH797093); *H. macrolepis* Chen, 1989 (EF151094, MH688200); *Hainania serrata* Koller, 1927 (KF029692); *Hemiculter krempfi* Pellegri et Chevey, 1938 (KF029694); *H. leucisculus* из Кореи (KF760455–KF760460), Вьетнама (DQ464973) и малотычинковых востробрюшек из Китая, которые представлены последовательностями гена *cyt b* серий KY292XXX и KF02XXXX, вошедшими в три клады – А, В, С – из работы Чена с соавторами (Chen et al., 2017. Table S1). В настоящей работе использовали только уникальные варианты гаплотипов: из клады А – все 26 уникальных гаплотипов серии KY292XXX из Жемчужной реки (Pearl), из клады В – все 22 уникальных гаплотипа серии KF02XXXX из верхнего течения р. Янцзы (Yangtze), из клады С – 119 уникальных гаплотипов серий KY292XXX и KF02XXXX из среднего и нижнего течения Янцзы, три гаплотипа из бассейна Меконга (Lancangjiang R.) и пять гаплотипов из Жемчужной реки.

Филогенетическое дерево строили методом максимального правдоподобия с помощью программы IQ-TREE v. 1.6.12 (Nguyen et al., 2015; Chernomor et al., 2016) с активированной опцией “spp” при использовании оптимальных моделей нуклеотидных замещений (TN+F+I+G4 и TIM2+F+G4), подобранных в указанной программе для двух подразделений нуклеотидных последовательностей гена *cyt b*: 1) первой и второй, а также 2) третьей позиции в кодонах. Для поиска филогенетически оптимального дерева всего было произведено 20 независимых запусков программы с последующим отбором наилучшего дерева исходя из полученных значений $\ln L$. Устойчивость ветвлений филогенетического дерева оценивали в 2000 псевдослучайных репликах сверхбыстрого бутстрепа (Hoang et al., 2018). На полученном дереве (рис. 1), как и на дереве из работы Чена с соавторами (Chen et al., 2017. Fig. 2a), не приведены обозначения гаплотипов, отнесённых в цитируе-

мой работе к трём кладам *H. leucisulus*, поскольку главной задачей анализа была оценка положения полученных новых образцов и ряда гаплотипов из Генетического банка по отношению к этим кладам, а также гаплотипам, представлявшим другие виды рода *Hemiculter* и виды близких к нему родов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Филогеография востробрюшек группы *H. leucisulus* и филогенетические отношения представителей близких родов Xenosurridinae на основе анализа митохондриального гена *cyt b*

Нуклеотидные последовательности гена *cyt b* были определены у 51 образца (депонированы в Genbank под номерами доступа MW367248–MW367298). Всего выявлено 33 уникальных гаплотипа, которые были использованы в последующем анализе. Вместе с последовательностями *cyt b*, взятыми из Genbank, размерность выровненной матрицы данных составила 234 нуклеотидных последовательности на 1141 пар нуклеотидов (п.н.). Филогенетическое дерево, построенное на базе этой матрицы методом максимального правдоподобия, приведено на рис. 1.

Исследованные представители рода *Hemiculter* и близких к нему родов (*Hainania* Koller, 1927, *Hemiculterella* Wapachowski, 1888, а также часть образцов, относимых к роду *Pseudohemiculter* Nichols et Pope, 1927) на ML-дереве образовали общую кладу с поддержкой на уровне 71%. Внутри этой клады на межвидовом уровне лишь две клады получили существенную (94–96%) поддержку: 1 – *H. sauvagei* плюс наши образцы *P. hainanaensis*, 2 – линия малотычинковых *Hemiculter*, распадающаяся в свою очередь на три клады (А, В, С) с поддержкой в 72–100%. Причиной слабой поддержки остальных ветвлений, вероятно, является то, что предковые для вышеуказанных клад линии, а также линии, ведущие к *H. krempfi*, *H. macrolepis*, *H. bleekeri*, *H. serrata*, разделились почти одновременно в сравнительно короткий промежуток времени.

Согласно полученному дереву, в отличие от *Pseudolaubuca* Bleeker, 1864, роды *Hemiculter*, *Hemiculterella* и *Pseudohemiculter* являются парафилиетическими. Проверка гипотез моно/парафилии этих родов оказывается невозможной, так как имеются все основания полагать, что часть из рассмотренных образцов могли быть определены неправильно. Особенно наглядно это проявляется в ситуации с образцами, относимыми к роду *Pseudohemiculter*. Образцы *P. hainanensis* располагаются в двух разных частях дерева, а образцы *P. dispar* – в трёх. В отношении последовательности KF029700 (рис. 1) можно предполагать либо ошибочную идентификацию особи, либо межвидовую гибридизацию, сопровождающуюся пере-

носом материнской мтДНК от *Hemiculter*. О правильности определения остальных образцов *Pseudohemiculter* (последовательности MH797094, MH797096, KC306507), не имея возможности исследовать их ваучерные экземпляры, сказать что-либо определённое не представляется возможным.

В связи с упомянутыми проблемами правильной видовой идентификации образцов, используемых для молекулярно-генетических исследований представителей ряда родов подсемейства Xenosurridinae, следует отметить, что на основе морфологических исследований было показано, что роды *Hainania*, *Hemiculter*, *Hemiculterella*, *Pseudohemiculter*, *Pseudolaubuca*, а также *Toxabramis* Günther, 1873 образуют группу морфологически сходных таксонов, дифференцируемую от остальных представителей подсемейства по совокупности трёх признаков: 1) двухкамерный плавательный пузырь с маленьким отростком на конце второй камеры, 2) 3-я окологлазничная кость заметно увеличена и существенно шире четвертой окологлазничной кости, 3) наличие двух рядов чешуй между боковой линией и основанием брюшного плавника (Dai, Yang, 2003). К числу морфологических признаков, дифференцирующих указанные роды, относятся число рядов зубов на глоточных костях (2 или 3), число глоточных зубов (12–14 или 21–22), число ветвистых лучей в анальном плавнике (больше или меньше 17), степень развития кия на брюхе (развит от istmus до анального отверстия, от основания грудных плавников до anus или только между брюшными плавниками и анальным отверстием), степень развития кожного подключного выроста (меньше или больше диаметра глаза), длина кишечника ($>SL$, $<SL$ или равна SL), форма последнего неветвистого луча спинного плавника (мягкий, жёсткий гладкий или жёсткий зазубренный) (Luo, Chen, 1998; Dai, Yang, 2003). Большинство этих признаков встречаются мозаично у известных видов, отличным от всех других родов является лишь род *Toxabramis* с двухрядными глоточными зубами.

Большая часть номинальных видов, включаемых в род *Pseudohemiculter* в качестве валидных таксонов или синонимов, изначально были описаны в роде *Hemiculter*, а *Pseudohemiculter* ранее считался его подродом (Fricke et al., 2020). В отличие от видов рода *Hemiculter* s. str. у видов *Pseudohemiculter* не выражен киль между грудными и брюшными плавниками (Wapachowski, 1887; Bănărescu, 1968; Luo, Chen, 1998; Dai, Yang, 2003). В настоящее время к роду *Pseudohemiculter* относят четыре вида (Fricke et al., 2020), три из которых встречаются в Китае и дифференцируются по числу чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в анальном плавнике, относительной длине колючки спинного плавника и высоте тела (Luo, Chen, 1998). Для подтверждения правильности идентификации образцов *P. hainanensis*, исполь-

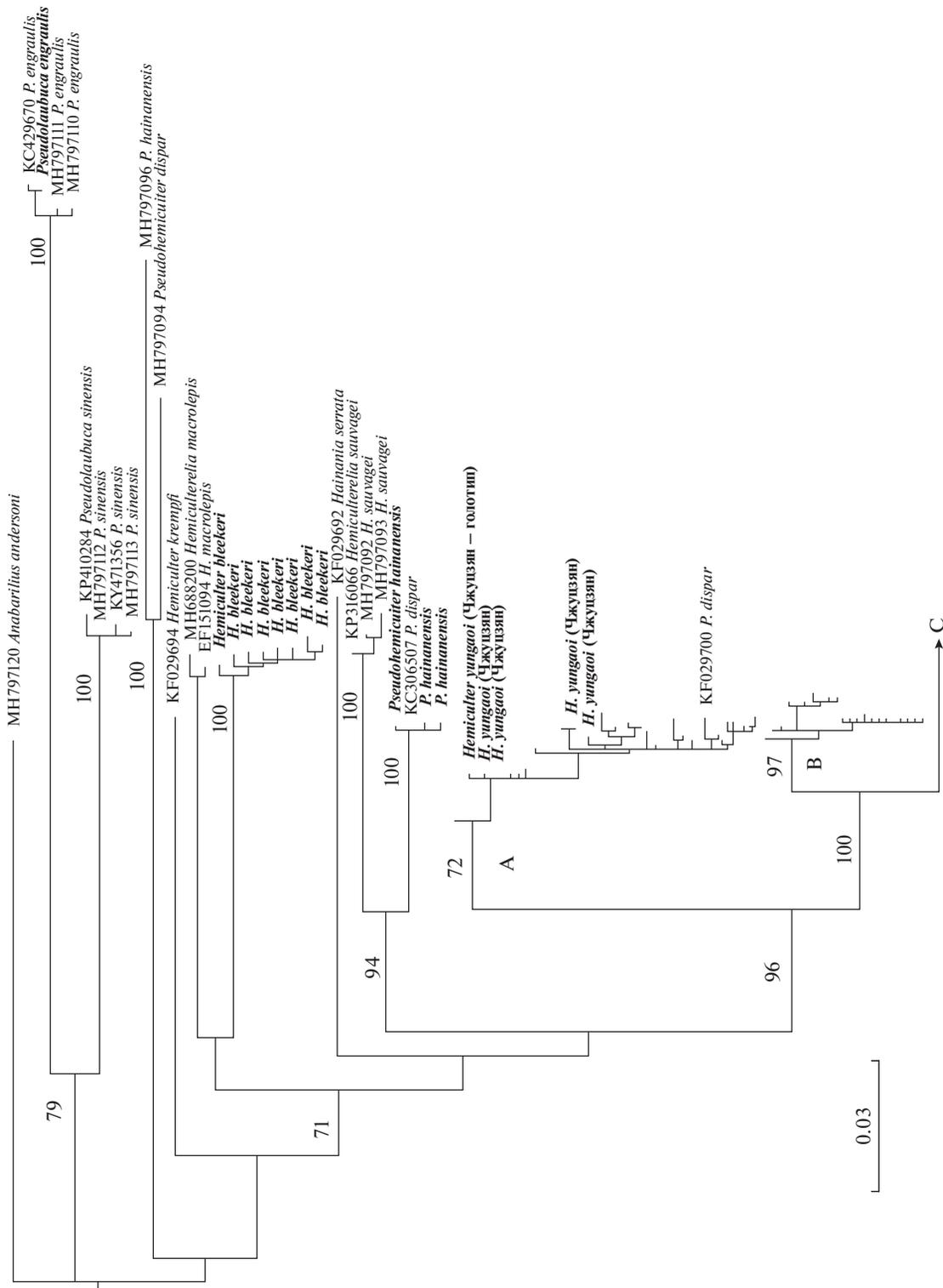


Рис. 1. Оптимальное ML-дерево ($\ln L = -7358.70$), построенное для последовательностей гена *сyt b* востробрюшек рода *Hemiculter* и представителей близких родов. Цифры у основания клад – оценки бутстреп-поддержки (в % от 2000 циклов; показаны только для основных клад и только превышающие уровень 70%); А, В, С – три клады малютычковых востробрюшек, выявленные ранее (Chen et al., 2017), названия гаплогипов из-за экономии места не приведены; полужирным шрифтом выделены последовательности, полученные в настоящей работе.

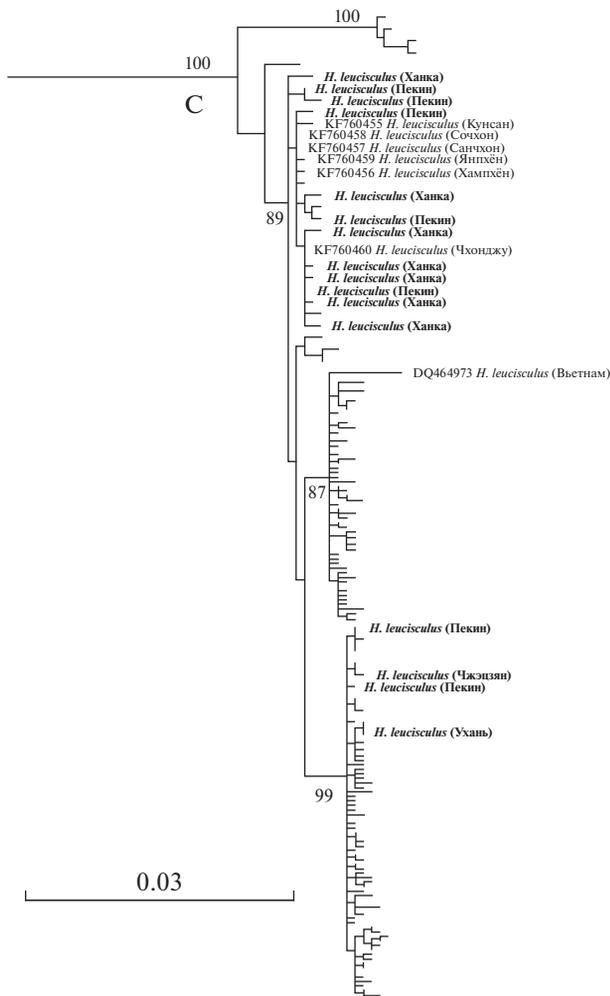


Рис. 1. Окончание.

зованных нами при анализе изменчивости *cyt b*, мы считаем необходимым дать ниже их описание, а также с той же целью описание ваучерного экземпляра *Pseudolaubuca engraulis*.

P. hainanensis ЗММУ P-22217 – 8 экз. *SL* 84.0–168.0 мм (рис. 2). *D* II 7, *A* III 14–15, *P* I 13–15, *V* I 7, *II* 50–54, *sp.br.* 9–11. Брюхо в передней части закруглённое, киль развит только в задней части, за брюшными плавниками; на нижней челюсти имеется вырост, входящий в вырезку верхней челюсти; спинной плавник отнесён в заднюю часть тела, начинается заметно ближе к началу хвостового плавника, чем к концу рыла; последний неветвистый луч спинного плавника представляет собой утолщённую колючку, незазубренную по заднему краю, длина которой меньше длины задней части головы, измеренной от переднего края глаза; боковая линия круто опускается вниз в передней части тела; высота тела существенно меньше длины головы. У *P. kweichowensis* (Tang, 1942) *II* 60, а у *P. dispar* в анальном плавнике 15–17 вет-

вистых лучей, колючка спинного шипа обычно длиннее задней части головы, высота тела больше длины головы (Luo, Chen, 1998).

P. engraulis ЗММУ P-22263 – 1 экз. *SL* 67.5 мм (рис. 3). *D* II 7, *A* III 18, *P* I 14, *V* I 7, *II* 46, *sp.br.* 14. Киль развит от анального отверстия до конца межжаберного промежутка; рот косой, на нижней челюсти имеется вырост, входящий в вырезку верхней челюсти; спинной плавник отнесён в заднюю часть тела, начинается заметно ближе к началу хвостового плавника, чем к концу рыла; последний неветвистый луч спинного плавника неутолщён, мягкий; боковая линия полого опускается вниз в передней части тела. У второго вида рода – *P. sinensis* Bleeker, 1864 – в боковой линии более 60 чешуй, а в анальном плавнике 21–26 ветвистых лучей (Luo, Chen, 1998).

Наши образцы малотычинковых востробрюшек рода *Hemisculus* из Жемчужной реки (на рис. 1 приведены с названием нового вида, описанного в настоящей работе) объединились с кладой А в понимании Чена с соавторами (Chen et al., 2017), а из других районов Китая (Ухань, Пекин, реки Мансиньцзян и Сунгари) и России (оз. Ханка и р. Раздольная) – с кладой С. В последнюю кладу вошли также образцы из Генбанка с Корейского п-ова (Kim et al., 2014; Genbank: KF760455–KF760460) и севера Вьетнама (Thai et al., 2007; Genbank: DQ464973). Отметим, что ещё один образец с юга Вьетнама по баркодному фрагменту митохондриального гена *COI* (Quyen et al., 2018; Genbank: МК116335), согласно проведённому нами экспресс-анализу, также входит в состав клады С.

Полученные результаты подтверждают генетическую дифференциацию *H. leucisculus* на три филетические линии, одна из которых – клада В (sensu Chen et al., 2017) – в нашем материале не представлена. Клада А является сестринской по отношению к объединённым с поддержкой на уровне 100% кладам В и С. По данным Чена с соавторами (Chen et al., 2017), эта клада отделилась от общего ствола около 2.38 млн лет назад, тогда как разделение клад В и С произошло около 1.61 млн лет назад. Последовательности, объединённые в кладу С, принадлежат особям из широкой области распространения – от бассейна Амура до устья р. Меконг, включая экземпляры с типового местообитания *H. leucisculus* – реки, впадающие в зал. Бохай, Пекин (Basilewsky, 1855). Соответственно, клада С соответствует *H. leucisculus* s. str.

Таксономические и номенклатурные заключения

Популяции верхнего течения р. Янцзы. Гаплотипы, образующие на филетическом дереве из работы Чена с соавторами (Chen et al., 2017) кладу В,



Рис. 2. Ваучерный экземпляр *Pseudohemiculter hainanensis* ЗММУ P-22217 SL 168.0 мм, вид: а –снизу (показан киль между брюшным и анальным плавниками), б – сбоку.



Рис. 3. Ваучерный экземпляр *Pseudolaubuca engraulis* ЗММУ P-22263 SL 67.5 мм.

наиболее близкую по изученным генетическим маркерам к широко распространённому *H. leucisculus* s. str., были обнаружены у рыб из бассейна р. Янцзы в провинции Сычуань (Sichuan): Лучжоу (Luzhou), 28°51'42" с.ш. 105°24'25" в.д.; Хэцзян (Hejiang), Лучжоу, 28°49'13" с.ш. 105°49'49" в.д.; Мудонг, Чунцин (Mudong, Chongqing), 29°34'51" с.ш. 106°50'34" в.д.¹ (Chen et al., 2017). Ранее из р. Янцзы в провинции Сычуань ("Se-tchuan" sensu Fang, 1942. P. 110) был описан вид *H. tchangi* Fang, 1942. Описание составлено по одному экземпляру, отнесительно которого указано, что Чанг (Tchang,

1930 – цит. по: Fang, 1942) относил рыб из этих сборов к виду "*Barilius alburnops* Regan" (правильное валидное название – *Anabarilius alburnops* (Regan, 1914)). Фанг посчитал, что определение Чанга ошибочно, и изученный им экземпляр относится к новому виду рода *Hemiculter*, для которого, по мнению Фанга, характерно (как и для его подрода *Pseudohemiculter*) наличие на брюхе короткого килья, тянущегося от брюшных плавников до анального отверстия (une carène située entre les nageoires ventrales et l'anus (Fang, 1942. P. 110)). Для типового экземпляра нового вида приводятся также *D* III 7, *A* III 11, *ll* 8/50, *sp.br.* 6–1–19; брюшина тёмно-коричневая; плаватель-

¹ Координаты конвертированы в настоящей работе.

ный пузырь состоит из двух частей, вторая усилена узкой полосой соединительной ткани, образующей несколько витков спирали, его заостренный конец почти достигает анального отверстия и ряд других признаков (Fang, 1942). Позднее из притоков Янцзы Мудонг (Mu-dung = Mudong) и Вудонг (Wu-dung) в Сычуане по 19 синтипам был описан вид *H. nigromarginis* Yih et Wu, 1964, который рассматривается в качестве младшего синонима *H. tchangi* (Luo, Chen, 1998; Froese, Pauly, 2019; Fricke et al., 2020).

Бэнэреску, проводивший ревизию рода *Hemiculter* (Bănărescu, 1968), изучил 4 экз. востробрюшек из Сычуаня, хранившихся в коллекциях Университета Мичигана (1 экз., UMMZ 158509) и Национального музея естественной истории США (3 экз., USNM 91767, 91623 и 130172), которых он идентифицировал как *H. nigromarginis*. Для изученных экземпляров он указывает: *D* III 7, *A* III 11–12, *II* 49–53, *sp.br.* 25–28, формула глоточных зубов 5.4.2–2.4.4, 4.3.2–2.4.5 или 4.4.2–2.4.4. От *H. leucisculus* Бэнэреску дифференцирует этот вид по большему числу жаберных тычинок (для *H. leucisculus* он приводит *sp.br.* 15–21) и менее высокому телу – 18.5–22.5% *SL* (19.6–23.3% согласно первоописанию) против диапазона варьирования средних значений высоты тела у *H. leucisculus* от 20.47 до 25.29% (Bănărescu, 1968). Бэнэреску отмечает, что ареал *H. nigromarginis* ограничен верхним течением Янцзы, где он встречается симпатрично с *H. leucisculus*. В работе приводится фотография UMMZ 158509, у которого начало спинного плавника заметно ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла, а высота тела существенно меньше, чем на фотографиях типовых экземпляров других видов рода *Hemiculter*.

Бэнэреску изучил и голотип *H. tchangi*, хранящийся в Музее естественной истории в Париже (MNHN-IC-1934-0101). Он подтвердил основные характеристики, данные в первоописании (Fang, 1942): *D* III 7, *A* III 11, *II* 49–50, *sp.br.* 25, киль развита только позади брюшных плавников (Bănărescu, 1968). На основе такого сочетания признаков Бэнэреску пришёл к выводу, что данный экземпляр является гибридом между признанным им валидным *H. nigromarginis* и *H. dispar hunanensis* Tchang, 1930, который в настоящее время считается синонимом *P. hainanensis* (Boulenger, 1900) (Froese, Pauly, 2019; Fricke et al., 2020). Исходя из морфологических характеристик изученных им голотипа *H. hunanensis* (MNHN-1934-0135) из бассейна Янцзы в провинции Хунань и конспецифичных экземпляров из провинции Фуцзянь, а также с о-ва Хайнань (типовое местонахождение *Barilius hainanensis* Boulenger, 1900) из коллекции Американского музея естественной истории, Бэнэреску считал, что гибрид близок к *H. nigromarginis* по числу лучей в анальном плавнике и числу жаберных тычинок (у *P. hainanensis* *A* III (12)

13–15 (16), *sp.br.* 10–13), а ко второму родительскому виду наличием киля только после брюшных плавников (Bănărescu, 1968).

На основе вышеизложенного с учётом современных данных по морфологии известных родов и видов подсемейства Xenocypridae вывод Бэнэреску о гибридном происхождении единственного типового экземпляра *H. tchangi* представляется абсолютно обоснованным. Соответственно к названию *tchangi* не применяются положения Международного кодекса зоологической номенклатуры (ст. 1.3.3 МКЗН, 2000), и оно не может употребляться как валидное ни для одного из родительских видов этого гибрида (ст. 23.8 МКЗН, 2000). Поэтому валидным названием для вида рода *Hemiculter*, участвовавшего в гибридизации, является предложенное позже пригодное название *nigromarginis* (Yih, Wu, 1964).

Молекулярно-генетические исследования (Chen et al., 2017; настоящая работа) подтверждают глубокую генетическую дифференциацию обитающего в верхнем течении Янцзы *H. nigromarginis* (клада В) и широко распространённого в Восточной Азии (от Вьетнама до российского Дальнего Востока) *H. leucisculus* s. str. (клада С). Однако Чен с соавторами (Chen et al., 2017) ошибочно распространяли на эту пару понятие криптических видов, утверждая отсутствие выявленных существенных морфологических отличий со ссылкой на Луо и Чена (Luo, Chen, 1998). На самом деле в ключах для рода *Hemiculter* цитируемые авторы отмечают существенные различия по числу жаберных тычинок: <20 у *H. leucisculus*, широко распространённого в водах Китая, и > 20 – у *H. tchangi* из верховьев Янцзы в Сычуане.

К сожалению, мы не располагаем собственным материалом по *H. nigromarginis* и не нашли других описаний этого вида в литературе после Бэнэреску (Bănărescu, 1968), исключение составляют работа Луо и Чена (Luo, Chen, 1998) и данные по некоторым пропорциям тела в выборке из верховьев Янцзы в районе Мудонга (Li et al., 2020). Однако мы изучили значительный материал по виду *H. leucisculus* s. str., что позволяет оценить выявленные Бэнэреску межвидовые различия. У изученных нами 84 экз. *H. leucisculus*, представляющих природные популяции от бассейна Амура до вод Вьетнама, *sp.br.* 13–22 (в среднем 16.6) (наибольшее число жаберных тычинок обнаружено у единственного экземпляра из Вьетнама); *A* III 10–14 (12.0), *II* 47–56 (51.8), наибольшая высота тела (*H*) 18.7–28.6 (23.0)% *SL*. Сходные результаты мы получили ранее для 276 особей из популяций, акклиматизировавшихся в водоёмах Средней Азии (Васильева, Козлова, 1989): *sp.br.* 16–19, в разных выборках в среднем 16.3–18.3; *A* III 10–13 (11.0–12.0), *II* 40–56 (45.0–50.6), *H* 18.8–26.9 (21.5–24.5)% *SL*. Изменчивость

числа зубов на глоточных костях была изучена на 23 экз. из р. Амударья близ Нукуса: наиболее часто встречалось соотношение $4 + 4 + 2$ (33.3% для левой кости и 45.8% — для правой), $5 + 4 + 2$ (25 и 16.7%) и $5 + 4 + 1$ (20.8 и 12.5%), к числу редких вариантов относятся $5 + 3 + 2$, $4 + 4 + 3$, $5 + 4 + 3$, $4 + 3 + 2$ и $4 + 3 + 3$. На основе этих данных можно уверенно утверждать, что *H. nigromarginis* с хиатусом отличается от *H. leucisculus* по числу жаберных тычинок, которых у первого вида 25–28 (Bănărescu, 1968; Luo, Chen, 1998), а у второго — не более 22, как правило, менее 20. По высоте тела эти виды не различаются: Ли с соавторами (Li et al., 2020) приводят для изученной ими выборки в 29 экз. из Мудонга среднее значение H 23.3% *SL*.

На основе генетических данных можно полагать, что вид *H. nigromarginis* возник и сформировался в бассейне верховьев Янцзы (Chen et al., 2017); географическое видообразование с вторичным контактом Бэнэреску (1968) предполагал для видов *H. leucisculus* и *H. nigromarginis*. Выявленный между видами поток генов не настолько высок, чтобы препятствовать их дивергенции (Chen et al., 2017). По-видимому, изоляция данных видов, обладающих клейкой икрой (Васильева, Козлова, 1988; Li et al., 2020), обеспечивается за счёт приуроченности к географически разобщённым нерестилищам с разным температурным и водным режимом.

Симпатрично с *H. nigromarginis* в верховьях Янцзы встречаются востробрюшки из группы глубоко дивергировавших многотычинковых видов (*sp.br.* 23–29), характеризующихся пелагической икрой, которых в китайской литературе относят к виду *H. bleekeri*. Различия в экологии нереста и, соответственно, в характеристиках эмбрионального развития обеспечивают репродуктивную изоляцию этой пары видов. Морфологически они чётко дифференцируются относительным положением спинного плавника: у *H. nigromarginis* начало плавника заметно ближе к хвостовому плавнику, а у *H. bleekeri* — к концу рыла (Li et al., 2020). У последнего вида также меньше чешуй в боковой линии: *ll* 42–48 (Luo, Chen, 1998) против 49–53 у *H. nigromarginis* (Bănărescu, 1968). Небольшие различия отмечаются в условиях симпатрии и по некоторым пропорциям тела, что связывают с расхождением по экологическим нишам (Li et al., 2020).

Популяции Жемчужной реки и о-ва Хайнань. Гаплотипы, образующие на филетическом дереве из работы Чена с соавторами (Chen et al., 2017) кладу А, сестринскую по отношению к клладам В и С, представляющим виды *H. leucisculus* и *H. nigromarginis*, были обнаружены у рыб из бассейна среднего и нижнего течения Жемчужной реки (Гуанси-Чжуанский автономный район: Циньцзян (Qinjiang); Хэнсянь, Наньнин (Hengxian, Nanning); Линшань, Циньчжоу (Lingshan, Qinzhou); Бобай,

Юлин (Bobai, Yulin)) и водоёмов о-ва Хайнань. Выявленный сравнительно высокий уровень потока генов в направлении от клады С к кладе А, тем не менее, не размывает последнюю, и на протяжении периода циклических плейстоценовых оледенений линия А характеризуется собственным трендом динамики эффективной численности видовой популяции (Chen et al., 2017). Здесь следует отметить, что глубокая генетическая дифференциация между популяциями бассейна Жемчужной реки и остальными популяциями Китая отмечается для многих видов карповых рыб: *Acheilognathus macropterus* (Bleeker, 1871), *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), *Culter alburnus* Basilewsky, 1855 и *Chanodichthys mongolicus* (Basilewsky, 1855) (Zhu, Liu, 2007; Ji et al., 2009; Fu et al., 2015; Xiong et al., 2020). Ключевым фактором в дивергенции анализируемых групп популяций, рассматриваемых в статусе криптических видов/подвидов, считается географическая изоляция, в частности, в случае *C. alburnus* и *Ch. mongolicus* в качестве географического барьера предполагаются Южно-Китайские горы (Nanling Mountains) (Xiong et al., 2020).

Сравнительный морфологический анализ особей из бассейна Жемчужной реки в провинции Гуандун, гаплотипы которых объединяются вместе с гаплотипами клады А (*sensu* Chen et al., 2017), и представителей *H. leucisculus* из нативных популяций России, Китая и Вьетнама (включая особей с генетически подтверждённым статусом) позволил выявить небольшие различия между двумя аллопатричными, в данном случае действительно криптическими, видами. Репродуктивная изоляция этих морфологически очень сходных видов и их стабильность в качестве самостоятельных эволюционных единиц с собственной популяционной структурой подтверждаются генетическими данными (Chen et al., 2017; настоящая работа) и поддерживаются географической изоляцией, благодаря которой у близких видов могут не сформироваться чёткие различия по внешним признакам.

Описание *H. leucisculus*, составленное на основе исследования особей из водоёмов Дальнего Востока России и популяций, акклиматизированных в Средней Азии, было опубликовано ранее (Васильева, Козлова, 1988), как и подробный анализ морфологической и краниологической изменчивости этого вида (Васильева, Козлова, 1989). Поэтому в настоящей работе для *H. leucisculus* приводятся данные лишь по характеристикам, дифференцирующим новый вид востробрюшек из бассейна Жемчужной реки и о-ва Хайнань, описание которого приводится ниже.



Рис. 4. Голотип *Hemiculter yungaoi* sp. nova ЗММУ Р-24429 *SL* 138 мм.

***Hemiculter yungaoi* Vasil'eva, Vasil'ev et Shedko sp. nova — южнокитайская востробрюшка**

(рис. 4, 5)

Hemiculter leucisculus (non Basilewsky, 1855): Luo, Chen, 1998. P. 164 (Китай — partim); Wei et al., 2009. P. 191 (реки Лю (Liu) и Хуншуй (Hongshui), провинция Гуанси (Guangxi)); Zhang, Zhao, 2016. P. 57 (Китай — partim); Chen et al., 2017. P. 2 (partim: Жемчужная река (Pearl River)).

Hemiculter leucisxulus (sic) (non Basilewsky, 1855): Li et al., 2009. P. 559 (р. Сицзян (Xijiang), провинция Гуандун (Guangdong)).

Голотип. ЗММУ Р-24429 — *SL* 138 мм, Жемчужная река, провинция Гуандун, округ Чжаоцин (Zhujiang River (Чжуцзян), Guangdong prov., Zhaoqing region), Китай, май 2001 г., коллектор Юнь Гао.

Паратипы. ЗММУ Р-22216 — 4 экз. *SL* 96.0–107.3 мм, собраны вместе с голотипом; ЗММУ Р-22218 — 7 экз. *SL* 40.5–56.0 мм, р. Сицзян (Xijiang), бассейн Жемчужной реки, Фэнкай (Fengkai), провинция Гуандун, Китай, май 2005 г., коллектор Юнь Гао. Нуклеотидные последовательности гена *cyt b* депонированы в Генетическом банке под номерами доступа MW367261 (голотип) и MW367262–MW367265 (паратипы).

Диагноз. *A* III 11–13, II 49–56, *sp.br.* 15–20; на брюхе не покрытый чешуёй киль от конца основания грудных плавников до анального отверстия; начало спинного плавника ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рыла; грудные плавники относительно короткие, никогда не доходят до основания брюшных плавников, у особей *SL* > 50 мм длина грудного плавника < 80% *P–V*; основание брюшных плавников неаномного впереди основания спинного плавника: у особей *SL* > 50 мм антедорсальное расстояние составляет > 92% антедорсального; *P–V* > *V–A*, реже равно; длина 2-го жёсткого луча спинного плавника превышает 50% длины 3-го жёсткого

луча; кожный подключичный вырост очень маленький, в длину не превышает диаметр зрачка и не виден за грудным плавником, у особей *SL* > 50 мм длина выроста < 40% горизонтального диаметра глаза.

Описание. *D* III 7, *P* I 13–14, *V* II 8. Тело прогонистое, покрыто легко опадающей чешуёй среднего размера; наибольшая высота тела обычно укладывается более четырёх раз в *SL*. Боковая линия круто спускается вниз и от уровня окончания грудных плавников идёт параллельно боковому профилю тела, за окончанием анального плавника загибается вверх и далее идёт посредине хвостового стебля. Антедорсальное расстояние существенно более 1/2 *SL*; спинной плавник короткий и высокий: его высота в 1.5–2.0 раза больше длины основания; 3-й колючий луч гладкий. Голова небольшая, её длина соизмерима с наибольшей высотой тела; рот конечный, верхняя челюсть с маленькой вырезкой, в которую входит небольшой вырост в средней части нижней челюсти; глаз большой, его горизонтальный диаметр содержится менее четырёх раз в длине головы; длина рыла у особей *SL* > 50 мм равна или превышает величину горизонтального диаметра глаза (рис. 4; табл. 1). Брюшина светлая; плавательный пузырь двухкамерный, вторая камера удлинённая, с узкой полосой соединительной ткани, образующей несколько витков спирали; задний конец второй камеры заострён, с коротким отростком (рис. 5а). Глоточные зубы трёхрядные у голотипа (4 + 4 + 1)–(2 + 5 + 5), у одного из паратипов — (5 + 5 + 2)–(2 + 4 + 4); более крупные зубы наружного ряда с небольшим крючком на конце (рис. 5б). На каждой стороне головы по пять *infraorbitalia*, 3-я подглазничная кость широкая, 4-я — удлинённая и узкая, её ширина более чем в два раза меньше длины (рис. 5в). Остальные характеристики представлены в диагнозе. Морфометрические признаки даны в табл. 1. Цвет тела в спирте: спина выше уровня верхнего края

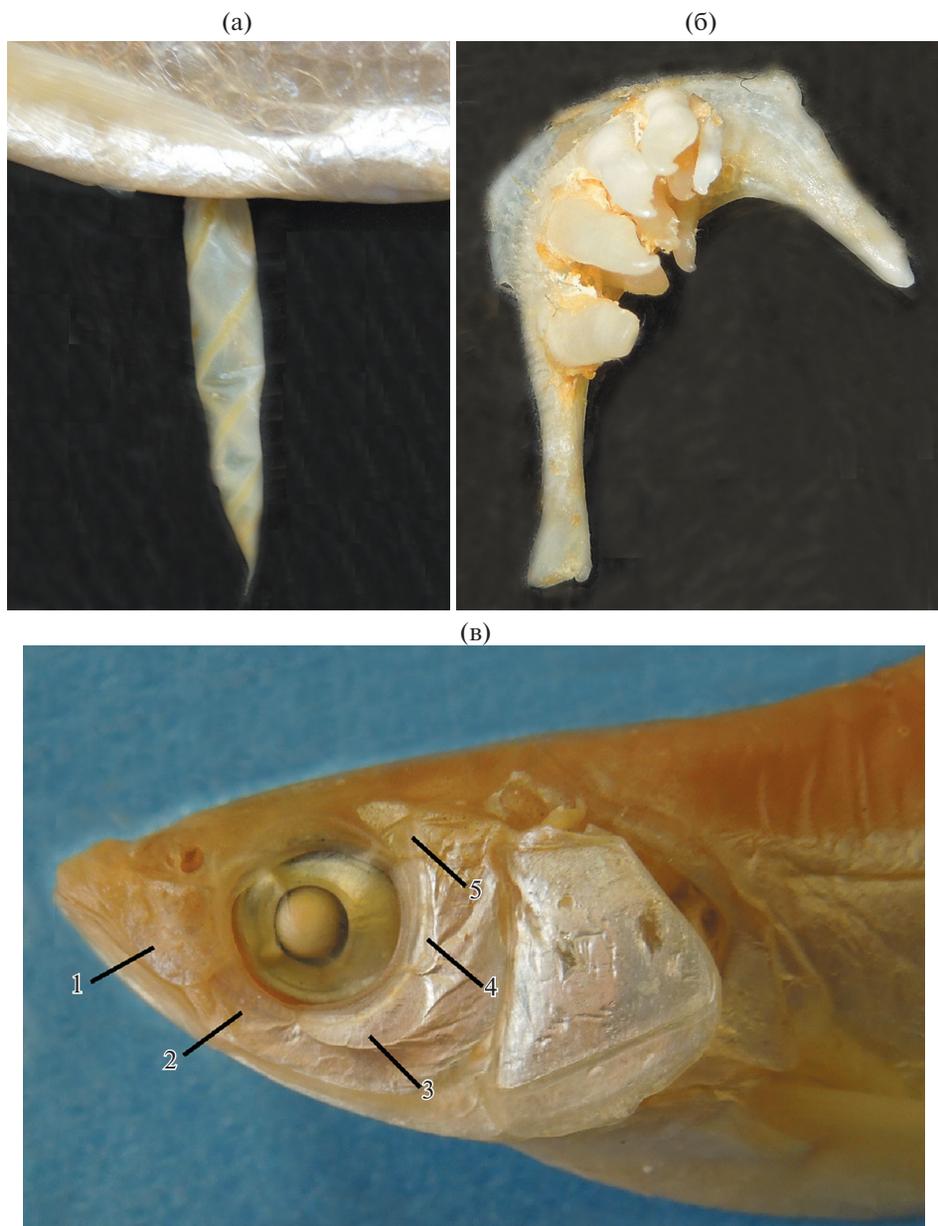


Рис. 5. Вторая камера плавательного пузыря паратипа *Hemiculter yungaoi* sp. nova ЗММУ P-22216 SL 98.5 мм (а); левая глоточная кость голотипа *H. yungaoi* sp. nova ЗММУ P-24429 (б) и голова паратипа ЗММУ P-22216 с отмеченными пятью infraorbitalia (в).

operculum и верхняя часть головы светло коричневые (или песочного цвета у всех мелких рыб из пробы P-22218), остальная часть тела серебристая; продольной полосы на теле нет; все плавники светлые, без пятен (рис. 4).

Э т и м о л о г и я. Название вида происходит от имени сборщика материала – Юнь Гао, сотрудника Института зоологии г. Куньмин в Китае (Yun Gao, Kunming Institute of Zoology).

Распространение. *H. yungaoi* в настоящее время известен из бассейна среднего и нижнего течения Жемчужной реки и из водоёмов о-ва

Хайнань, где его присутствие подтверждено результатами молекулярно-генетического анализа. Выше отмечалось, что на полученном филогенетическом дереве в состав клады, представленной гаплотипами клады А (Chen et al., 2017) и образцами из бассейна Жемчужной реки и рассматриваемой в статусе нового самостоятельного вида *H. yungaoi*, оказался включённым гаплотип KF029700 (рис. 1). Из публикации, на основе которой эта последовательность была депонирована в Genbank, следует, что образец принадлежит виду *P. dispar* из Красной реки в Таиланде (Tang et al.,

Таблица 1. Морфометрические характеристики типовых экземпляров *Hemiculter yungaoi* ($n = 12$ экз.)

Признак	Предел изменчивости	$M \pm m$
SL , мм	40.5–138.0 В % SL	71.3 ± 10.02
aV	47.9–51.1	50.3 ± 0.27
$P-V$	23.6–27.7	25.9 ± 0.39
IP	20.8–23.9*	22.1 ± 0.41
$V-A$	22.7–26.8	24.4 ± 0.31
hD	16.1–19.8*	17.5 ± 0.49
aD	52.4–54.7	53.9 ± 0.22
aA	69.9–75.3	72.8 ± 0.50
lpc	16.3–19.5	17.6 ± 0.27
H	21.4–25.3	23.0 ± 0.34
lA	11.5–14.5	13.0 ± 0.30
c	22.6–25.9 В % c	24.4 ± 0.30
o	23.4–30.9	28.0 ± 0.74
ao	26.7–29.3 Индекс, %	28.0 ± 0.24
$P-V/V-A$	100.0–115.9	106.0 ± 1.48
aV/aD	91.5–95.0	93.2 ± 0.30
$flepl/o$	17.7–42.4	31.4 ± 1.90
o/ao	82.4–114.8	100.1 ± 3.09
$IP/P-V$	73.8–96.1*	82.6 ± 2.69
$hsp2/hsp3$	50.4–80.3	61.4 ± 2.89

Примечание. Здесь и в табл. 2: $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; SL – стандартная длина; aD , aV , aA , $P-V$, $V-A$ – антедорсальное, антевентральное, антеанальное, пекто-вентральное, вентроанальное расстояния; lpc – длина хвостового стебля, IP – длина грудного плавника, H – наибольшая высота тела у начала спинного плавника, hD – высота спинного плавника, lA – длина основания спинного плавника, c – длина головы, o – горизонтальный диаметр глаза, ao – длина рыла, $flepl$ – длина кожного подклюничного выроста; $hsp2$, $hsp3$ – длина 2-го и 3-го жёсткого луча спинного плавника; * число особей меньше n .

2013). Независимо от того, является ли эта особь ошибочно идентифицированным экземпляром *H. yungaoi* или его гибридом, как отмечалось выше, следует отметить, что в Таиланде рыбы рода *Hemiculter* никогда не отмечались (Kottelat, 2001; Tan, Armbruster, 2018), и, более того, бассейн Красной реки ограничен территориями Южного Китая и Северного Вьетнама. Поэтому понятно, что ареал вида нуждается в уточнении.

Сравнительные замечания. От видов группы многотычинковых востробрюшек (*H. bleekeri*, *H. lucidus* (Dybowski, 1872) и *H. varpachovskii* A. Nikolski, 1903) *H. yungaoi* отличается меньшим числом жаберных тычинок (15–20 про-

тив 18–30, чаще 22–24), бóльшим числом чешуй в боковой линии (49–56 против 40–53, чаще 42–47) и сдвинутым в заднюю часть тела спинным плавником: начало спинного плавника ближе к основанию хвостового плавника у *H. yungaoi* и ближе к концу головы у отмеченных многотычинковых видов (Bănărescu, 1968; Васильева, Козлова, 1989; настоящая работа). От обитающего в верховьях Янцзы *H. nigromarginis* новый вид отличается меньшим числом жаберных тычинок: у *H. nigromarginis* их не менее 25 (Bănărescu, 1968). По сравнению с известным из вод Центрального Вьетнама *H. krempfi* у *H. yungaoi* существенно меньше ветвистых лучей в анальном плавнике, больше жаберных тычинок и меньше диаметр глаза: у *H. krempfi* A 16–18, $sp.br.$ 14–17 и диаметр глаза всегда больше длины рыла (Serov et al., 2006).

Из водоёмов Северного Вьетнама были описаны два вида малотычинковых востробрюшек, сведения о морфологии которых очень ограничены. Тем не менее описанный из р. Ки Кунг (Sông Kỳ Cùng) в провинции Ланг Сон северо-восточной части Вьетнама *H. elongatus* Hào et Vãn, 2001 существенно отличается от *H. yungaoi* меньшим числом чешуй в боковой линии, жаберных тычинок и ветвистых лучей в грудном плавнике, меньшей высотой тела и бóльшим антедорсальным расстоянием: соответственно 43–48, 10–15, 11–12, 17.8–18.3 и 57.5–60.9% SL^2 (Hào, Vãn, 2001; Tuấn et al., 2009) против 49–56, 15–20, 13–14, 21.4–25.3 и 52.4–54.7% SL . В отличие от *H. elongatus* у *H. yungaoi* нет тёмной полосы, которая разделяет тёмно-зелёную верхнюю часть тела и светлое брюхо, указанной в описании первого вида (Hào, Vãn, 2001).

H. songhongensis Hào et Nghia in Hào, Vãn, 2001 был описан из Красной реки в Ханое, откуда ранее был описан *Culter balnei* Sauvage, 1884. Описание последнего таксона (Sauvage, 1884) основано на единственном экземпляре; набор приведённых характеристик, пригодных для дифференциации видов, достаточно скуден, следует отметить лишь большое число чешуй в боковой линии (ll 57, ранее не отмечавшееся у малотычинковых востробрюшек) и высоту тела, превышающую длину головы. Голотип *C. balnei* был изучен Бэнэреску (Bănărescu, 1968), который включил его в синонимы *H. leucisculus*, что было принято в последующих работах (Kottelat, 2001, 2006; Serov et al., 2006; Froese, Pauly, 2019; Fricke et al., 2020). *H. songhongensis* рассматривается в качестве валидного вида (Tuân et al., 2009; Froese, Pauly, 2019; Fricke et al., 2020) и для Красной реки принимается его симпатрия с *H. leucisculus* (Duc et al., 2015), от которого авторы описания дифференцировали новый вид по следующему набору признаков: $P-V < V-A$, форму-

² Показатели в % SL рассчитаны в настоящей работе по данным первоописания.

Таблица 2. Морфометрические характеристики, дифференцирующие *Hemiculter leucisculus* и *H. yungaoi* ($SL > 50$ мм)

Признак	<i>H. yungaoi</i> (n = 6)		<i>H. leucisculus</i> (n = 84)	
	Предел изменчивости	<i>M</i>	Предел изменчивости	<i>M</i> ± <i>m</i>
<i>SL</i> , мм	56.0–138.0	99.8	53.0–179.0	108.0 ± 3.36
<i>IP/P–V</i>	73.8–79.1	77.4	76.6–107.5	90.7 ± 0.68
<i>aV/aD</i>	92.5–95.0	93.6	83.5–96.1	90.5 ± 0.27
<i>hsp2/hsp3</i>	50.4–80.3	58.8	27.8–69.9	51.2 ± 0.71
<i>flep1/o</i>	27.9–37.8	32.8	21.6–76.4	42.2 ± 1.22

ла плоточных зубов (5 + 4 + 2)–(2 + 3 + 4), *sp.br.* 16–17, спина коричневого цвета, отолиты с гладкой поверхностью и двумя вогнутыми сторонами; для *H. leucisculus* они указывали $P–V > V–A$, формула плоточных зубов (5 + 4 + 2)–(2 + 4 + 5), *sp.br.* 18–20, спина тёмно-зелёного цвета, поверхность отолитов с радиальными лучами, обе стороны плоские (Hào, Vãn, 2001). Следует отметить, что, судя по фотографии, приведённой в работе Бэнэреску (Bănărescu, 1968. Fig. 1), у голотипа *Culter balnei* $P–V$ чуть больше $V–A$ (примерно 1.1 : 1.0), а по рисунку из первоописания (Sauvage, 1884. Pl. 8, Fig. 4) эти расстояния практически равны, что подтверждает синонимию *C. balnei* и *H. leucisculus*.

Судя по скудным данным литературы (Hào, Vãn, 2001; Tuân et al., 2009), *H. yungaoi* отличается от *H. songhongensis* большим числом ветвистых лучей в грудном плавнике (13–14 против 10–13) и жаберных тычинок (15–20, чаще не менее 18 (58.3%) против 16–17), меньшим числом ветвистых лучей в брюшном плавнике (8 против 8–9), серебристой окраской тела (у вьетнамского вида коричневая спина и белое брюхо) и расстоянием $P–V$, большим (редко равным) $V–A$ (табл. 1). Кроме этого у изученных особей *H. yungaoi*, в отличие от *H. songhongensis*, не встречалось три зуба во 2-м ряду на плоточных костях (как отмечено выше, три зуба очень редко встречаются у *H. leucisculus*), однако формула плоточных зубов у востробрюшек достаточно изменчива.

Для оценки пригодности соотношения $P–V/V–A$ при дифференциации видов *Hemiculter* мы определили его значения у изученных особей из водоёмов Китая и Вьетнама. У единственного экземпляра из Вьетнама (P-9188) этот показатель составил 1.05, в выборках из провинции Юньнань (P-22220 и P-22221) он варьировал от 0.92 до 1.15: у 2 экз. (22.2%) расстояние $P–V$ было меньше $V–A$ (у этих рыб *sp.br.* 14–15). У востробрюшек из Пекина (P-22265, *sp.br.* 14–18), чья принадлежность к виду *H. leucisculus* подтверждена результатами молекулярного анализа, величина индекса $P–V/V–A$ варьировала в пределах 0.92–1.30, у 2 экз. (15.4%) $P–V < V–A$. В отличие от указанных проб $P–V$ было заметно меньше $V–A$ (0.875) у экземпляра из провинции Хубэй (P-22264), его конспецифич-

ность с *H. leucisculus* также подтверждена молекулярным анализом, *sp.br.* 18 и формулой плоточных зубов (4 + 4 + 1)–(2 + 4 + 5), что не соответствует видовым характеристикам *H. songhongensis*. Полученные результаты свидетельствуют об изменчивости индекса $P–V/V–A$ у *H. leucisculus* и вызывают сомнения в обособленном видовом статусе востробрюшек, идентифицируемых как *H. songhongensis*. На данный момент среди эндемичных вьетнамских видов только для *H. kremphi* подтверждена валидность с помощью молекулярно-генетического анализа (Tang et al., 2013; настоящая работа). Единичные изученные особи из Вьетнама, не принадлежащие к *H. kremphi*, на филогенетическом дереве группируются вместе с *H. leucisculus* (рис. 1), как и малотычинковые востробрюшки из соседнего с Вьетнамом района Юньнань, охватывающего верховья Красной реки (Chen et al., 2017).

По всем отмеченным выше морфологическим характеристикам, как и по большинству остальных пропорций тела и меристических признаков, *H. yungaoi* близок к широко распространённому в Восточной Азии *H. leucisculus*. От этого вида особи *H. yungaoi* $SL > 50$ мм отличаются по совокупности четырёх морфометрических характеристик (табл. 2).

1. У *H. yungaoi* короче грудные плавники: никогда не доходят до основания брюшных плавников, их длина $< 80\% P–V$; у *H. leucisculus* грудные плавники нередко почти доходят до брюшных плавников, а иногда заходят за их основание; длина грудного плавника обычно (97.4%) $> 80\% P–V$. Различия значимы с $p \leq 0.002$ ($U = 4$).

2. У *H. yungaoi* брюшные плавники сильнее сдвинуты каудально: $aV > 92\% aD$; у *H. leucisculus* обычно (77.9%) $aV < 92\% aD$. Различия значимы с $p \leq 0.002$ ($U = 47$).

3. Кожный подклюничный вырост у *H. yungaoi* слабо развит и плохо заметен, длина выроста $< 40\% o$; у *H. leucisculus* длина выроста чаще (53.3%) $> 40\% o$, нередко (9.1%) превышает 60%, и удлинённый отросток хорошо виден над грудным плавником (рис. 6). Различия значимы с $p \leq 0.01$ ($U = 91$).



Рис. 6. *Hemiculter leucisculus* из Вьетнама ЗММУ P-9188 SL 118.5 мм; показан кожный подклюничный вырост.

4. У *H. yungaoi* $hsp2 > 50\% hsp3$, а у многих особей *H. leucisculus* (41.6%) $hsp2 < 50\% hsp3$. Различия значимы с $p \leq 0.05$ ($U = 142$). По трём первым признакам различия достигают значительной величины: средние выборочные значения *H. leucisculus* лежат вне диапазона изменчивости признака у *H. yungaoi* (табл. 2). По совокупности любых двух из перечисленных четырёх характеристик особи двух видов легко дифференцируются. Судя по рисунку (Sauvage, 1884. Pl. 8. Fig. 4), голотип *Culter balnei*, у которого $IP/P-V$ 83.3%, aV/aD 91.7%, $hsp2/hsp3$ 46.3%, однозначно идентифицируется по этим характеристикам как *H. leucisculus* (грудной плавник на рисунке поднят и закрывает место положения подклюничного выроста).

Следует отметить, что изученные нами мелкие особи *H. yungaoi* из пробы P-22218, имеющие $SL < 50$ мм, обнаруживали большую вариабельность отмеченных параметров и отсутствие чёткой дифференциации от *H. leucisculus*, среди которых мелкие экземпляры отсутствовали (табл. 1, 2). Это обусловлено размерной изменчивостью признаков. Ранее для *H. leucisculus* мы показали, что у мелких рыб по сравнению с более крупными больше aV , o , меньше $hsp3$, меняются с ростом и другие характеристики (Васильева, Козлова, 1989).

В заключение необходимо отметить, что проведённые нами исследования позволили решить проблему таксономических и филогенетических отношений в группе *Hemiculter leucisculus* s. l. Но по-прежнему остаются неясными филогенетические отношения близких родов подсемейства Хепосупридинае и нерешёнными проблемы их моно/парафилии. Необходимость специальных исследований в этой области отмечалась и ранее (Tang et al., 2013), однако, как показывает настоящая работа, молекулярно-генетические исследования в группах рыб, где существуют проблемы идентификации видов, должны сопровождаться морфологическими описаниями ваучерных эк-

земпляров, подтверждающими правильность определения родового и видового статуса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Копию описания видов востробрюшек из монографии по карповым рыбам Вьетнама (Hào, Vân, 2001) с переводом на английский язык авторам любезно предоставил Нгуен Ван Тронг (Nguyễn Văn Trong, Research Institute for Aquaculture № 2, Ho Chi Minh City), которому мы выражаем глубокую благодарность. Результаты по молекулярной филогении получены с использованием оборудования ЦКП “Дальневосточный вычислительный ресурс” ИАПУ ДВО РАН (<https://www.cc.dvo.ru>). Авторы глубоко благодарны анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Васильева Е.Д. 2004. Популяционный атлас-определитель. Рыбы. М.: Дрофа, 399 с.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. 1988. О таксономии востробрюшек рода *Hemiculter* (Cyprinidae) Советского Союза // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 6. С. 883–895.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. 1989. К морфологической характеристике обыкновенной востробрюшки *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky) (Pisces, Cyprinidae) // Бюл. МОИП. Т. 94. Вып. 3. С. 36–46.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры (МКЗН). 2000. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 221 с.
- Никольский Г.В. 1947. О роде *Hemiculter* (Pisces, Cyprinidae) в бассейне Амура // Докл. АН СССР. Т. 56. № 7. С. 773–777.

- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Цой Е.Г. 1964. Рыбы Кореи. 375 с.
- Aljanabi S.M., Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // *Nucleic Acids Res.* V. 25. № 22. P. 4692–4693.
<https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Bănărescu P. 1968. Revision of the genus *Hemiculter* (Pisces, Cyprinidae) // *Travaux Mus. D'Hist. Natur. "Grigore Antipa"*. V. 8. P. 523–529.
- Basilewsky S. 1855. *Ichthyographia Chinae borealis* // *Nouv. Mem. Soc. Imp. Naturalist.* V. 10. P. 215–263.
- Chen W., Zhong Z., Dai W. et al. 2017. Phylogeographic structure, cryptic speciation and demographic history of the sharpbelly (*Hemiculter leucisculus*), a freshwater habitat generalist from southern China // *BMC Evol. Biol.* V. 17. № 1. Article 216. 6 p.
<https://doi.org/10.1186/s12862-017-1058-0>
- Chernomor O., von Haeseler A., Minh B.Q. 2016. Terrace aware data structure for phylogenomic inference from supermatrices // *Syst. Biol.* V. 65. № 6. P. 997–1008.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syw037>
- Dai Y.-G., Yang J.-X. 2003. Phylogeny and zoogeography of the cyprinid hemicultrine group (Cyprinidae: Cultrinae) // *Zool. Stud.* V. 42. № 1. P. 73–92.
- Duc N.H., Hau T.D., Hai H.T.T. 2015. Fish species composition in the Red River and its tributaries in the Yen Bai Province, Vietnam // *J. Sci. HNUE. Chem. Biol. Sci.* V. 60. № 9. P. 97–103.
<https://doi.org/10.18173/2354-1059.2015-00084>
- Fang P.-W. 1942. Un Cyprinidé nouveau *Hemiculter tchangii*, de Chine // *Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. 2.* V. 14. № 2. P. 110–111.
- 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 11/2020)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 12/2019).
- Fu J.J., Wang R.Q., Shen Y.B. et al. 2015. Genetic variation analysis based on D-loop sequences of wild populations of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) in China // *Acta Hydrobiol. Sinica.* V. 39. № 2. P. 349–357.
<https://doi.org/10.7541/2015.46>
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. 2010. SeaView version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building // *Mol. Biol. Evol.* V. 27. № 2. P. 221–224.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Hào N.V., Vân N.S. 2001. Cá nước ngọt Việt Nam. Tập I. Họ cá chép (Cyprinidae). Hà Nội: NXB Nông Nghiệp, 622 pp.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A. et al. 2018. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation // *Mol. Biol. Evol.* V. 35. № 2. P. 518–522.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msx281>
- Ji C.H., Gu J.J., Mao R.X. et al. 2009. Analysis of genetic diversity among wild silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) populations in the Yangtze, Heilongjiang and Pearl Rivers using microsatellite markers // *J. Fish. China.* V. 33. № 3. P. 364–371.
- Kim I.-S., Park J.-Y. 2002. Freshwater fishes of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publ. Co., Ltd., 467 p.
- Kim M.J., Lee J.-S., Song C.B. 2014. Molecular phylogenetic status of Korean *Hemiculter* species // *Korean J. Fish. Aquat. Sci.* V. 47. № 1. P. 72–78.
<https://doi.org/10.5657/KFAS.2014.0072>
- Kottelat M. 2001. Freshwater fishes of northern Vietnam. A preliminary check-list of the fishes known or expected to occur in northern Vietnam with comments on systematics and nomenclature. Washington: World Bank, 123 + 18 p.
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: World Bank, 103 p.
- Li J., Li X., Tan X. et al. 2009. Species diversity of fish community of Provincial Xijiang River Rare fishes natural reserve in Zhaoqing City, Guangdong Province // *J. Lake Sci.* V. 21. № 4. P. 556–562.
- Li W.J., Gao X., Liu H.Z., Cao W.X. 2020. Coexistence of two closely related cyprinid fishes (*Hemiculter bleekeri* and *Hemiculter leucisculus*) in the Upper Yangtze River, China // *Diversity.* V. 12. № 284. 15 p.
<https://doi.org/10.3390/d12070284>
- Luo Y., Chen Y. 1998. Cultrinae // *Fauna Sinica. Osteichthyes. Cypriniformes II* / Eds. Chen Y.-Y. et al. Beijing: Sci. Press. P. 112–207.
- Mai D.Y. 1985. Species composition and distribution of the freshwater fish fauna of the North of Vietnam // *Hydrobiologia.* V. 121. P. 281–286.
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q. 2015. Q-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* V. 32. № 1. P. 268–274.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Quyên V., Oanh T., Thuoc T.L., Binh T.D. 2018. Molecular phylogeny of Cyprinidae and Cobitidae (Teleostei: Cypriniformes) – implication for Mekong Fish // *Proc. ISER 169th Int. Conference.* Bangkok, Thailand. P. 11–16.
- Sauvage H.-E. 1884. Contribution à la faune ichthyologique du Tonkin // *Bull. Soc. Zool. France.* V. 9. P. 209–215. Pls. 7–8.
- Serov D.V., Nezdolij V.K., Pavlov D.S. 2006. The freshwater fishes of Central Vietnam. Moscow: KMK Sci. Press Ltd, 364 p.
- Sevilla R.G., Diez A., Noren M. et al. 2007. Primers and polymerase chain reaction conditions for DNA barcoding teleost fish based on the mitochondrial cytochrome *b* and nuclear rhodopsin genes // *Mol. Ecol. Notes.* V. 7. № 5. P. 730–734.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01863.x>
- Staden R., Beal K.F., Bonfield J.K. 2000. The Staden Package, 1998 // *Bioinformatics Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology.* V. 132 / Eds. Misener S., Krawetz S.A. Totowa: Humana Press. P. 115–130.
<https://doi.org/10.1385/1-59259-192-2:115>
- Tan M., Armbruster J.W. 2018. Phylogenetic classification of extant genera of fishes of the order Cypriniformes (Teleostei: Ostariophysi) // *Zootaxa.* V. 4476. № 1. P. 006–039.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4476.1.4>
- Tang K.L., Agnew M.K., Hirt M.V. et al. 2013. Limits and phylogenetic relationships of East Asian fishes in the subfamily

- Oxygastrinae (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae) // Ibid. V. 3681. № 2. P. 101–135.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3681.2.1>
- Thai B.T., Si V.N., Phan P.D., Austin C.M. 2007. Phylogenetic evaluation of subfamily classification of the Cyprinidae focusing on Vietnamese species // Aquat. Liv. Resour. V. 20. № 2. P. 143–153.
<https://doi.org/10.1051/alr:2007025>
- Tuấn A., Giang V., Phương T., Quang X. 2009. Bổ sung dẫn liệu về đặc điểm hình thái phân loại các loài trong giống cá mương – *Hemiculter* Bleeker, 1859 ở khu vực Bắc Trung bộ // Vinh Tạp chí khoa học. Tập XXXVIII. Số 4A. P. 64–73.
- Villesen P. 2007. FaBox: an online toolbox for fasta sequences // Mol. Ecol. Notes. V. 7. № 6. P. 965–968.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01821.x>
- Warpachowski N. 1887. Die gattung *Hemiculter* Bleek. und über eine neue gattung *Hemiculterella* // Bull. Acad. Imper. Sci. V. 32. P. 13–24.
- Wei R., Zheng L., Chen X., Yang J. 2009. Investigation of fish resources in Hechi Prefecture of Guangxi Province, with comparison of fish biodiversity between two tributaries // Zool. Res. V. 30. № 2. P. 185–194.
<https://doi.org/10.3724/SP.J.1141.2009.02185>
- Xiong Y., Li W., Yuan J. et al. 2020. Genetic structure and demographic histories of two sympatric *Culter* species in eastern China // J. Oceanol. Limnol. V. 38. № 2. P. 408–426.
<https://doi.org/10.1007/s00343-019-9036-6>.
- Yih P.-L., Wu C.-K. 1964. Abramidinae // Zhongguo like yulei zhi. [The cyprinid fishes of China] V. 1 / Ed. Wu H.-W. Shanghai: Sci. Press. P. 63–120.
- Zhang C.-G., Zhao Y.-H. 2016. Species diversity and distribution of inland fishes in China. Beijing: Sci. Press, 284 p.
- Zhu Y.R., Liu H.Z. 2007. Genetic diversity and biogeographical process of *Acheilognathus macropterus* revealed by sequence variations of mitochondrial cytochrome *b* gene // Acta Hydrobiol. Sinica. V. 30. № 2. P. 134–140.
<https://doi.org/10.1007/s11515-007-0069-4>

УДК 597.5

МОРСКИЕ ПЕТУХИ РОДА *PTERYGOTRIGLA* (TRIGLIDAE) ЗАЛИВА НЯЧАНГ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ АКВАТОРИЙ (ВЬЕТНАМ, ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ)

© 2022 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.

После доработки 07.12.2020 г.

Принята к публикации 07.12.2020 г.

Приведён обзор видов морских петухов рода *Pterygotrigla*, встреченных в заливе Нячанг и прилегающей акватории Южно-Китайского моря (юг Центрального Вьетнама). Документировано присутствие четырёх видов из трёх подродов: *P. (Otohime) hemisticta*, *P. (O.) tagala*, *P. (Parapterygotrigla) multiocellata* и *P. (s. str.) ryukyuensis*. *P. multiocellata* и *P. tagala* впервые указаны для фауны Вьетнама. Для каждого вида дано подробное иллюстрированное описание. Рассмотрены вопросы онтогенетической изменчивости ошипления головы и других признаков у представителей рода. Составлен ключ для определения видов *Pterygotrigla* Южно-Китайского моря.

Ключевые слова: Scorpaeniformes, Triglidae, *Pterygotrigla*, систематика, онтогенетическая изменчивость, расширение ареала, Юго-Восточная Азия.

DOI: 10.31857/S0042875222010143

Морские петухи рода *Pterygotrigla* Waite, 1899 характеризуются наличием костных щитков (расширений оснований дорсальных птеригофоров) только под колючей частью спинного плавника, очень мелкой (>65 рядов над боковой линией) циклоидной чешуёй и наличием мелких тёмных пятен на теле (преимущественно в верхней половине) (Richards, Jones, 2002; Richards, Yato, 2012). Вместе с близкими родами *Bovitrigla* Fowler, 1938 и *Uradia* Kamohara, 1938 рассматриваемый род составляет трибу *Pterygotriglini* (Richards, Jones, 2002). В современной фауне известно 27 валидных видов, группируемых в три подрода, распространённых в Индо-Пацифике (Richards et al., 2003; Richards, Yato, 2012, 2014; Yato, Heemstra, 2019), из них семь было отмечено в Южно-Китайском море (Randall, Lim, 2000), но только два вида (*P. hemisticta* (Temminck et Schlegel, 1843) и *P. ryukyuensis* Matsubara et Niyaama, 1932) были указаны для фауны Вьетнама (Nguyen, 1999), где род *Pterygotrigla* до сих пор был отмечен только в Тонкинском заливе.

В ходе траловых съёмов и анализа траловых уловов местного промысла у побережья юга Центрального Вьетнама (заливы Нячанг и Ванфонг) в 2005–2013 гг. мною было собрано четыре вида рода *Pterygotrigla*, два из которых, хотя уже были указаны для Южно-Китайского моря, впервые отме-

чены в ихтиофауне страны. Для двух видов удалось собрать молодь, сохраняющую ювенильные черты в ошиплении головы. Ранние стадии развития *Pterygotrigla* изучены исключительно слабо и в литературе охарактеризованы только для представителей подрода *Parapterygotrigla* Matsubara, 1937 (Richards, Yato, 2014). Поэтому я изучил все доступные материалы по молодежи *Pterygotrigla* для выяснения таксономической значимости различий в ювенильных чертах строения. Цель настоящей работы – описать виды птериготриглы, встреченных в водах Вьетнама, и изучить особенности онтогенетической изменчивости признаков в пределах данного рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Весь исследованный материал хранится в коллекции Института океанологии (ИО РАН), Москва. Промеры выполнены согласно рекомендациям Ричардса с соавторами (Richards, Saksena, 1977; Richards et al., 2003); уклоняющиеся значения, наблюдаемые у отдельных экземпляров, приведены в скобках. “Соединённым *P*” именуется часть плавника, образованная соединёнными перепонкой лучами. В плавниковых формулах соединённые и свободные лучи *P* подсчитаны отдельно; последний, раздвоенный до

основания луч вертикальных плавников указан как “1½”. Номенклатура шипов головы дана по работе Гомона и Каваи (Gomon, Kawai, 2018) со следующим дополнением: шипы на носовых костях (*nasalia*) называются “носowymi”. Направленные вперёд выросты *lacrimalе*, обычно называемые в англоязычной литературе ростральными отростками (*rostral processes*), а также ростральными, преорбитальными или передними инфраорбитальными шипами, приводятся как “ростральные шипы”. Посттемпоральные шипы в литературе часто обозначаются как нухальные. Parietalные гребни и шипы у видов рода *Pterygotrigla* отсутствуют, поэтому в приводимых в работе описаниях о них не упоминается. В работе использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина, *lc* – длина головы, *ao* – длина рыла, *oo* – горизонтальный диаметр костной орбиты, *io* – ширина костного межглазничного промежутка, *lr* – длина рострального шипа, *so* – суборбитальная высота, *H* – максимальная высота тела; *IP*, *IP₂*, *IV* – соответственно длина наибольшего соединённого и первого свободного луча грудного плавника и длина брюшного плавника; *D₁*, *D₂*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно первый (колючий) и второй (мягкий) спинные, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *LL* – туловищный канал боковой линии и число чешуй в нём; *sp. br.* – число развитых жаберных тычинок в наружном ряду на первой жаберной дуге; *n* – число экземпляров; НИС, НПС – соответственно научно-исследовательское и научно-промышленное судно, ст. – океанографическая станция.

Для анализа межвидовых различий онтогенетической изменчивости дополнительно изучен материал по виду *P. (s. str.) picta* (Günther, 1880) из юго-восточной части Тихого океана из коллекции ИО РАН: 1 экз. *SL* 17 мм, 25°40′ ю.ш. 86°34′ з.д., 200–0 м, НПС “Профессор Месяцев”, рейс 13; 1 экз. *SL* 32.5 мм, хребет Сала-и-Гомес, НПС “Профессор Месяцев”, рейс 15, трал 65; 1 экз. *SL* 37.5 мм, 22°11′ ю.ш. 81°21′ з.д., 235 м, НПС “Одиссей”, рейс 2/81, трал 11(6); 1 экз. *SL* 39 мм, 25°03′–25°01′ ю.ш. 97°29′–97°35′ з.д., 290–600 м, НИС “Профессор Штокман”, рейс 18, ст. 1992; 1 экз. *SL* 55 мм, 25°38′–25°36′ ю.ш. 85°31′–85°33′ з.д., 250–260 м, НИС “Профессор Штокман”, рейс 18, ст. 1929; 3 экз. *SL* 79–105 мм, 25°34′–25°35′ ю.ш. 85°27′–85°30′ з.д., 240–245 м, НИС “Профессор Штокман”, рейс 18, ст. 1924; 11 экз. *SL* 59–203 мм, 25°07′–25°07′ ю.ш. 99°44′–99°41′ з.д., 330–350 м, НИС “Профессор Штокман”, рейс 18, ст. 1997; 1 экз. *SL* 350 мм, без этикетки, сборы АтлантНИРО в Юго-Восточной Пацифике, конец 1980-х гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Pterygotrigla (Otohime) hemisticta
(Temminck et Schlegel, 1843)

(рис. 1, 2)

Материал. Всего 4 экз. *SL* 62 и 225–295 мм, Вьетнам, Нячанг, рыбный рынок (Cang Ca Vinh Luong), май–июнь 2009 г.

Описание. *D₁* VII, *D₂* 11½, *A* 11½–12½, *P* 12 + 3, *V* I + 5; *LL* ~ 60–70; *sp. br.* 2–3 + 1 + 10–11, кроме того 0–1 плоский бугорок на *epibranchiale* 1 и три–пять – в нижней части *cerato-* и на *hypobranchiale* 1, у крупных рыб по одному бугорку имеется также в каждом промежутке между развитыми жаберными тычинками на *ceratobranchiale* 1.

Взрослые рыбы *SL* 225–295 мм (рис. 1а–1з). Ростральные шипы умеренной длины, узкие и плоские, острые, расходящиеся, прямые, мелко зазубрены по наружному краю, часто хотя бы с одной стороны несут дополнительный зубец у вершины с внутреннего края (рис. 1б). Носовые шипы отсутствуют. Праеорепкулум с относительно коротким (соизмерим с диаметром зрачка) сильным шипом, являющимся окончанием подглазничной опоры, продолжающимся вперёд в виде очень слабого гребня, не доходящего до переднего края кости, с небольшим шипом под ним (под которым в свою очередь может быть ещё меньший шипик), отделённым выемкой (у наибольшего экземпляра очень пологой) от угловато закруглённой преоперкулярной лопасти, у верхнего и нижнего конца которой иногда развиты маленькие шипики (рис. 1в–1д). Посттемпоральные шипы массивные, треугольные, умеренной длины, их вершины оканчиваются узким острым шипиком на уровне переднего края – середины длины непарной предорсальной костной пластинки. Оперкулярный шип длинный, оканчивается на уровне основания пятого колючего луча *D₁*, острый, мечевидный. Клейтральный шип хорошо выражен, расположен заметно ниже оперкулярного шипа, оканчивается на середине длины последнего. Межглазничный промежуток неглубоко вогнут, верхний край костной орбиты выступающий. Надглазничные гребни не выражены. Заглазничной борозды нет. Гребень *sphenoticum* не развит. Покровные кости головы и плечевого пояса утолщённые, с признаками пахиостоза, не покрыты кожей, несут очень мелкие бугорки, на одних участках организованные в чёткие продольные ряды, на других – с ячеистым орнаментом между ними.

Нижняя челюсть слегка короче верхней; *maxillare* расширено на заднем конце, оканчивается на вертикали середины глаза; на челюстях мелкие бугорковидные зубы полосками, озубление *praemaxillaria* видно снаружи при закрытом рте; сош-

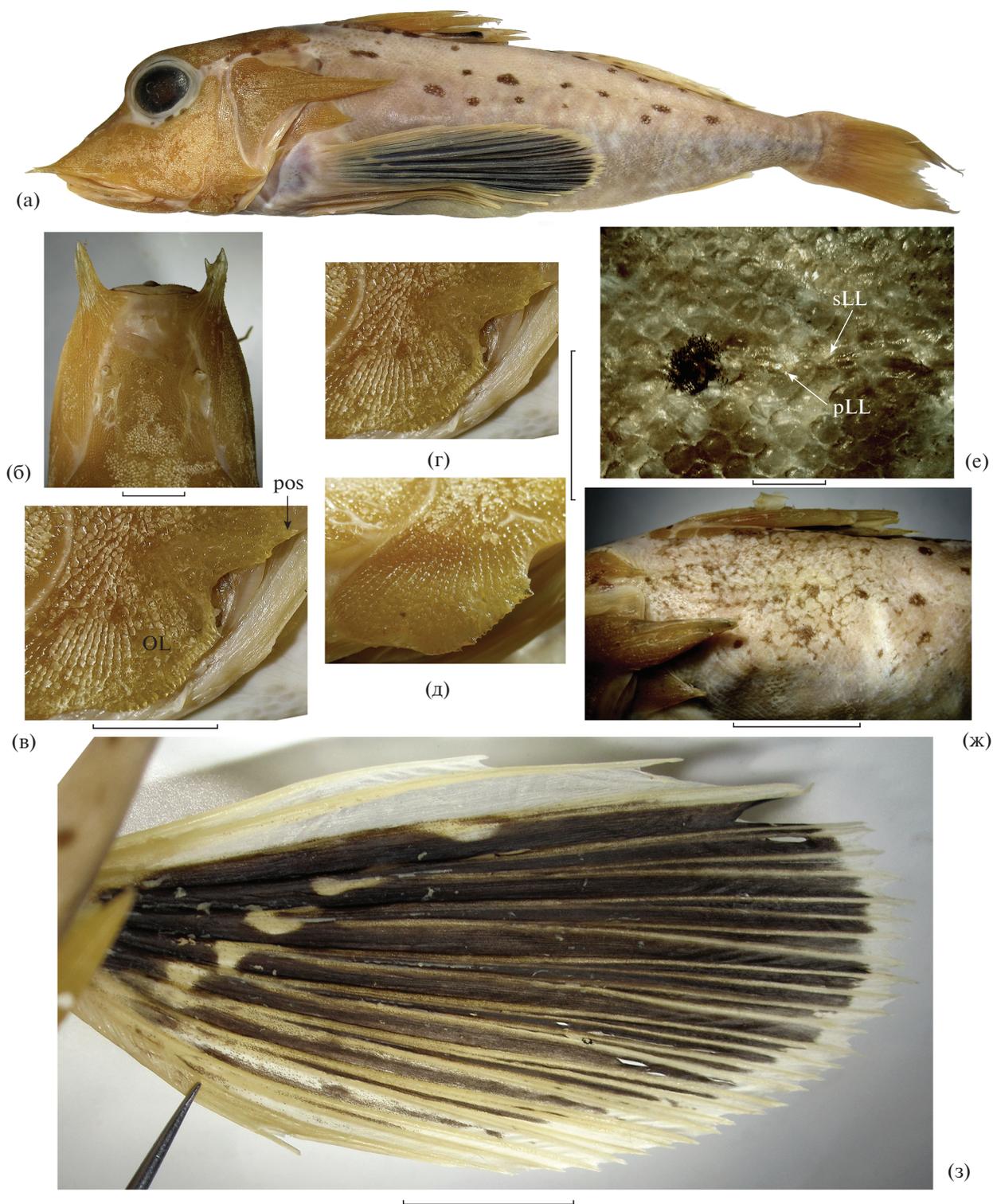


Рис. 1. *Pterygotrigla (Otohime) hemisticta*: а – общий вид экз. SL 235 мм, б – роstralные шипы (левый – с дополнительным зубцом у вершины), в – ошипление предкрышки; г, д – варианты ошипления преоперкулярной лопасти, е – чешуйный покров боков на вертикали начала D_2 , ж – вариант пигментации боков тела, з – внутренняя сторона P . OL – преоперкулярная лопасть, pLL – отверстие трубочки боковой линии, pos – верхний преоперкулярный шип, sLL – чешуя боковой линии. Масштаб, мм: б–д – 10, е – 2, ж – 25, з – 15, линейка общая для г и д.

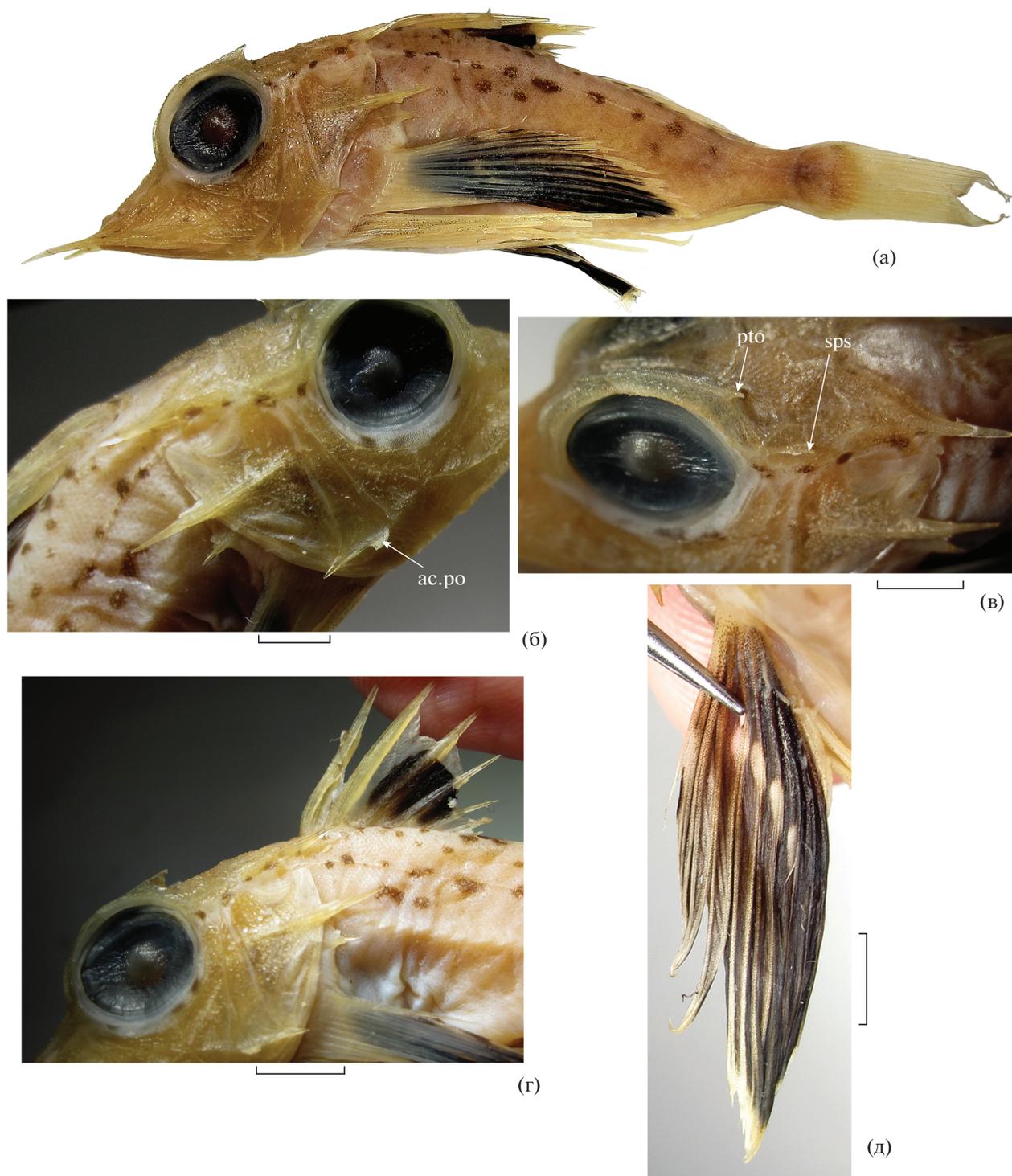


Рис. 2. *Pterygotrigla (Otohime) hemisticta*, малёк *SL* 62 мм: а – общий вид, б – верхний преоперкулярный шип, в – заглазничная часть крыши черепа дорсолатерально, г – D_1 , д – внутренняя сторона *P*; ac.po – дополнительный шип в основании верхнего преоперкулярного шипа, pto – постокулярный шип, sps – сфенотикальный шип. Масштаб, мм: б, в, д – 4, г – 5.

ник и нёбные кости без зубов. Язык короткий, массивный, треугольный, сзади широкий, а в передней части суженный, слабо обособлен. Жаберные тычинки уплощённые, наибольшие из

них короче жаберных лепестков, несут крошечные шипики. Ложножабра крупная, из 45–51 элемента. Хорошо развита щель позади четвертой жаберной дуги.

Перед основанием D_1 один непарный костный щиток, под основанием D_1 и в интердорсальном промежутке девять пар костных щитков, из которых только первые три (но у наибольшего экземпляра — также четвёртая) выступают из кожи; под основанием D_2 щитки отсутствуют, как и в боковой линии. Выступающие наружу щитки несут ямчато-бугорчатый орнамент (но у наибольшего экземпляра бугорки построены в отчётливые ряды), лишены шипов. Четвёртая колючка D_1 наиболее длинная и массивная; передний край первой колючки гладкий по всей длине. Первый луч D_2 и до шести передних лучей A неветвистые (первый луч A в виде тонкой колючки); последний луч в этих плавниках раздвоен до основания. S глубоко вырезан, его лопасти равной длины, заострены. P длинные, вершина соединённого P достигает передней трети длины основания A (его четвёртого—пятого луча) у экз. SL 225 и 235 мм, только немного заходит за начало A у экз. SL 295 мм (до второго луча). Наибольший (верхний) свободный луч P короче наибольших из соединённых лучей P , достигает вертикали начала A или слегка заходит за неё (до уровня основания второго луча) у рыб SL 225 и 235 мм, не достигает начала A у наибольшего экземпляра. Начало V под нижним концом основания P , вершины заметно не достигают или почти достигают ануса. Колючка V короче ветвистых лучей, второй—третий, третий или четвёртый ветвистые лучи — наибольшие. Анус расположен у начала A .

Чешуя очень мелкая, округлая, циклоидная, с ровным свободным краем (рис. 1е), слабо налегающая, на груди, перед и под D_1 выше LL и, если имеется на основании P , вросшая в кожу и разобщённая. Чешуя покрывает грудь и брюхо, но отсутствует на вершине истмуса, между основаниями V и позади основания P , на основании P чешуя обычно отсутствует, если имеется (иногда только с одной стороны), то единичная. Преддорсальная область не покрыта чешуёй. Чешуи боковой линии крупнее прочих чешуй на теле. Боковая линия практически прямая, идёт выше средней линии тела полого вниз, делая очень слабый изгиб у основания хвостового стебля, где она проходит по средней линии до основания лучей S . Трубочки боковой линии открываются назад и вниз.

Измерения, в % SL : lc 38.0–40.0, ao 15.8–16.9, oo 8.9–10.2, io 11.2–11.9, lr 3.4–5.1, so 8.4–8.5, H 22.6–25.4, IP 28.8–34.7, IP_f 25.8–30.7, IV 20.8–24.4.

Окраска фиксированных экземпляров розовато-бежевая, вентральная сторона белая; кости головы, дорсальные щитки и колючки D_1 желтоватые; верхнебоковая поверхность тела (выше боковой линии) в редко расположенных продолговатых чёрных пятнышках (иногда между ними могут присутствовать извилистые тонкие полос-

ки и мелкие пестринки, формирующие подобие сетчатого рисунка: рис. 1ж); ряд таких пятнышек присутствует по нижнему краю орбиты и между латеральным краем черепа и жаберным отверстием (плохо выражены у самой крупной рыбы). На интеррадиальной перепонке в задней части D_1 между четвёртой и шестой колючками (у двух из трёх рыб также на ограниченном участке перепонки перед четвёртой колючкой) имеется крупное, чётко отграниченное чёрное пятно; в остальном перепонка D_1 не пигментирована. На D_2 продольный медиальный ряд неярких тёмных пятен, расположенных только на плавниковых лучах. Внутренняя поверхность соединённого P чёрно-серого цвета (лучи светлые), в базальной трети более интенсивно чёрная (лучи не выделяются), с диагональным рядом удлинённых белых пятен (рис. 1з), иногда с нечётко выраженным дополнительным рядом плохо оформленных светлых пятнышек на границе чёрной и чёрно-серой пигментации; перепонка между первым—третьим и десятым—двенадцатым соединёнными лучами белая; дистальный край соединённого P со светлой каймой. Свободные лучи P чисто белые. A , V и S не окрашены. Ротожаберная полость светлая. Прижизненная окраска не документирована.

Малёк SL 62 мм (рис. 2а–2д). Все шипы головы заметно более тонкие, узкие и длинные, чем у взрослых рыб, островершинные. Роstralные шипы длинные, их вершины расходятся заметно сильнее, чем у взрослых рыб. Praeoperculum с четырьмя шипами, самый нижний расположен в угловой части, три нижних небольшие, треугольные, равновеликие и равнорасставленные, ориентированы назад и (особенно второй и третий) немного вниз; самый верхний шип (являющийся окончанием подглазничной опоры) оканчивается на вертикали заднего края черепа, направлен вершиной назад, в основании несёт сильный дополнительный шип (рис. 2б), загнутый назад (с левой стороны ещё и отклонённый наружу). Посттемпоральные шипы очень длинные, достигают уровня переднего края второй субдорсальной костной пластинки. Оперкулярный шип длинный, слегка заходит за вертикаль основания третьей колючки D_1 ; клейтральный шип оканчивается чуть позади уровня вершины оперкулярного шипа, его длина составляет около половины длины оперкулярного шипа без гребня (т.е. на отрезке от заднего края operculum до вершины шипа). Межглазничный промежуток глубоко вогнут. Надглазничные гребни хорошо развиты, оканчиваются сильным острым шипом с широким треугольным основанием, направленным назад. Заглазничной борозды нет. Гребень sphenoticum шельфовидный, оканчивается острым шипом (рис. 2в). Челюсти почти равной длины, зубы более тонкие, чем у взрослых рыб, щетинковидные; на сошнике поперечная, полулунно изогнутая полоска мел-

ких зубов; нёбные кости без зубов. Развитые жаберные тычинки длинные и тонкие (длина наибольших из них немного превышает длину наибольших жаберных лепестков), вооружены мелкими шипиками. Ложножабра из 29 элементов.

Только непарный предорсальный и первые три из девяти пар субдорсальных щитков выступают из кожи; выступающие наружу щитки несут бугорки (непарный щиток) или тонкие продольные гребешки без шипов. Передний край первой колючки D_1 очень мелко и слабо зазубрен только в базальной половине. Первые два луча D_2 и передние пять лучей A неветвистые (пятый луч A с зачатком ветвления на вершине); последний луч в этих плавниках раздвоен до основания. S глубоко вырезан, его лопасти равной длины и слабо удлинены. P очень длинные, вершина соединённого P достигает середины длины последней трети основания A (до вертикали основания его девятого луча). Наибольший (верхний) свободный луч P короче наибольших из соединённых лучей P , немного не достигает вертикали середины длины основания A (его шестого луча). Конец V едва заходит за начало A , наиболее длинные лучи V со второго по четвёртый (ветвистые). Чешуя покрывает грудь и брюхо, но отсутствует на основании P , между основаниями P и V ; между основаниями V и в предорсальной области; в передней половине тела, включая грудь и брюхо, сильно вросшая в кожу, в задней — слабо налегающая.

Измерения, в % SL : lc 46.8, ao 19.8, oo 14.5, io 12.9, lr 10.5, so 8.1, H 25.8, IP 40.3, IP_1 35.5, IV 27.4.

Окраска принципиально не отличается от таковой у взрослых рыб, но на спинных плавниках меланофорная пигментация более интенсивная. Верхнебоковая поверхность тела в не крупных разноразмерных округлых и удлинённых тёмных пятнышках, в целом более малочисленных, чем у взрослых рыб, но также расположенных преимущественно выше LL и непосредственно на ней; последние, как и несколько пятнышек сразу под LL на уровне основания D_1 , несколько более крупные; между пятнами имеется меланофорный крап, не различимый невооружённым глазом; ряд тёмных пятнышек присутствует по нижнему краю орбиты и между латеральным краем черепа и жаберным отверстием. В задней части D_1 имеется крупное, чётко отграниченное округлое чёрное пятно (рис. 2г), занимающее промежуток от задней половины третьей интеррадиальной мембраны до переднего края шестой колючки. Скопления меланофоров (плохо заметные невооружённым глазом) присутствуют также на первой и второй интеррадиальных мембранах, у дистального края третьей интеррадиальной мембраны и в основании перепонки между двумя последними колючками. На D_2 продольный медиальный ряд довольно крупных черноватых пятен,

расположенных только на плавниковых лучах. Внутренняя поверхность соединённого P чёрно-серого цвета (лучи светлее перепонки между ними) с ярко-чёрным пятном в нижней части и диагональным рядом удлинённых белых пятен (рис. 2д); дистальный край соединённого P со светлой каймой. Свободные лучи P светлые, с меланофорным крапом, более густым в основаниях лучей.

З а м е ч а н и я. Изученные экземпляры полностью соответствуют признакам вида (Richards et al., 2003). Вид широко распространён в Западной Пацифике от Японии до Австралии и в индоокеанских водах Западной Австралии; указания на поимки в водах Индии (Richards, 1984) и Красного моря (Khalaf et al., 1996) относятся к другим видам (Richards et al., 2003). В водах Вьетнама он ранее указывался только для Тонкинского залива (Nguyen, 1999). В заливе Нячанг, по-видимому, более редок, чем другой встречающийся здесь вид подрода *Otohime* (*P. tagala*), что нельзя объяснять особенностями батиметрического распределения, поскольку для *P. hemisticta* указывается очень широкий диапазон глубин обитания (20–420 м) (Richards et al., 2003). Крупные экземпляры *P. hemisticta* (из моей коллекции) были пойманы близнецовыми тралами на глубине 100–300 м в присваловой части побережья провинции Кханьхоа.

Pterygotrigla (Otohime) tagala (Herre et Kauffman, 1952)

(рис. 3)

М а т е р и а л. Всего 52 экз.: 36 экз. SL 51–92 мм, Вьетнам, Нячанг, рыбный рынок Бэ (Cho Ca Be), 24.05–19.06.2005 г.; 14 экз. SL 62–89 мм, там же, апрель–июнь 2007 г.; 2 экз. SL 72 и 82 мм, залив Нячанг, 12°10′–12°07′ с.ш. 109°25′–109°26′ в.д., глубина 91–95 м, трал № 1, время лова 09:25–10:45, 31.05.2006 г.

О п и с а н и е. D_1 VII, D_2 12½, A 12½, P 13 + 3, V 1 + 5; LL 55–67 (обычно ~ 60) ($n = 20$); *sp. br.* 1–2 + 1 + 8–10, кроме того, 0–1 бугорок на epibranchiale 1 и 4–6 на ceratobranchiale 1; элементов ложножабры 25–32 ($n = 15$).

Ростральные шипы длинные, узкие и плоские, острые, расходящиеся, слегка изогнуты и зазубрены по наружному краю (рис. 3а–3б). Носовые шипы отсутствуют. Праеоретскулум с тремя шипами: самый нижний расположен в угловой части, небольшой, но всегда хорошо выраженный, острый, кроме наиболее крупных экземпляров, у которых притуплён, треугольный, направлен вершиной назад; второй шип мал, расположен в основании верхнего (третьего шипа), треугольный, направлен назад и вниз, у наиболее крупных рыб развит плохо; самый верхний шип (являющийся окончанием подглазничной опоры) узкий, наиболее длинный, направлен вершиной назад, без

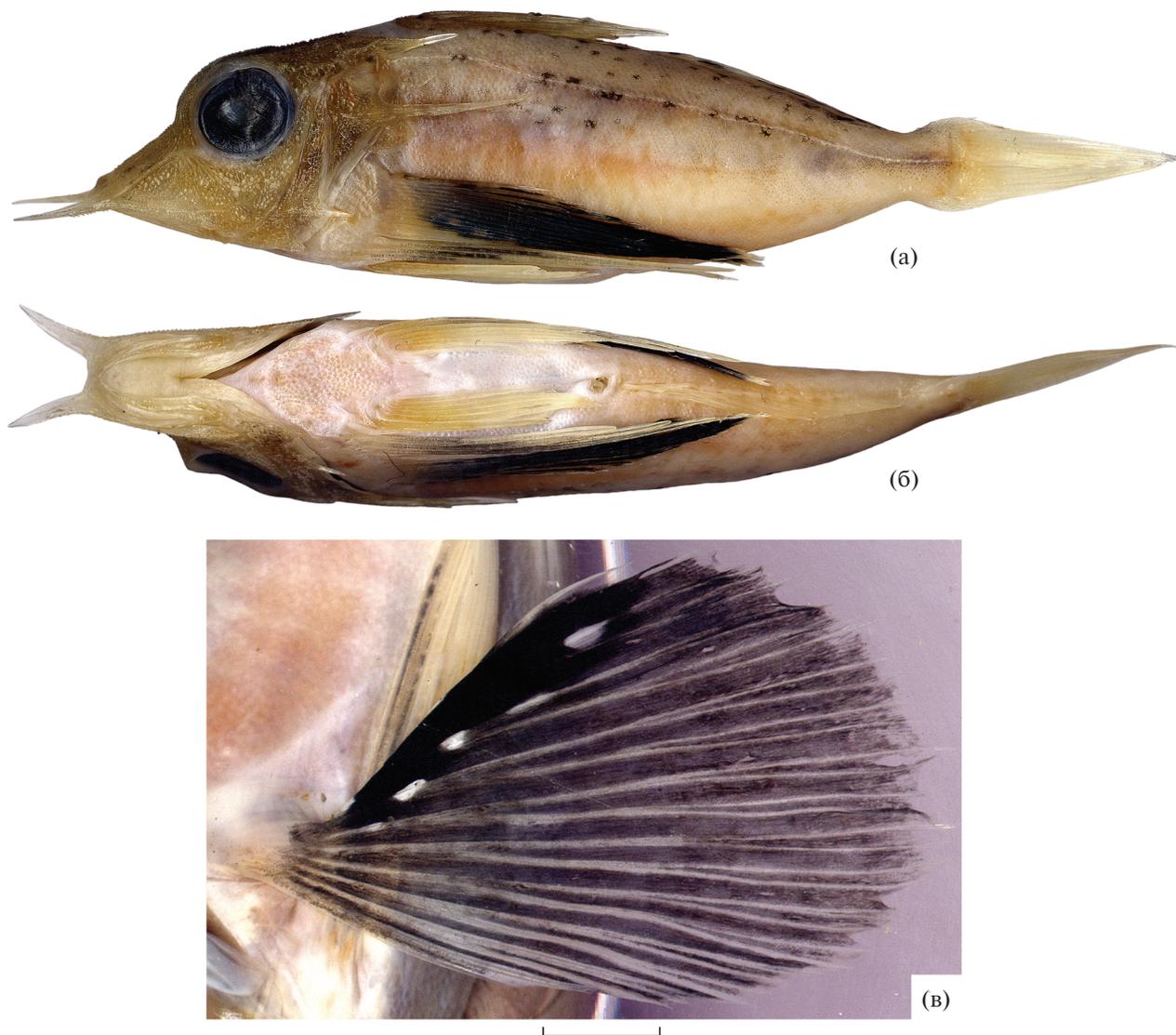


Рис. 3. *Pterygotrigla (Otohime) tagala* SL 92 мм: а, б – общий вид (а – сбоку, б – снизу), в – внутренняя сторона *P*. Масштаб: 5 мм.

дополнительного шипа в основании. Посттемпоральные шипы очень длинные, достигают или почти достигают вертикали заднего края первой субдорсальной костной пластинки. Оперкулярный шип исключительно длинный, оканчивается на уровне середины основания D_1 , узкий и острый. Клейтральный шип маленький, субтреугольный, отходит ниже оперкулярного шипа. Межглазничный промежуток вогнут, верхний край костной орбиты выступающий. Надглазничные гребни плохо выражены, до полного отсутствия у наиболее крупных экземпляров; когда имеются, расходящиеся, оканчиваются крошечным шипом, не развитым у более крупных рыб. Заглазничной борозды нет. Гребень sphenoticum оканчивается маленьким шипом, не выраженным у наибольшего из имеющихся экземпляра

(SL 92 мм). Покровные кости головы мелко гранулированы.

Нижняя челюсть немного короче верхней; maxillare несколько расширено в задней части, заходит за уровень переднего края глаза; на челюстях очень мелкие зубы полосками, озубление праemaxillaria видно снаружи при закрытом рте. На сошнике маленькое субтреугольное пятно очень мелких зубов; нёбные кости без зубов. Язык очень короткий, треугольный, в основании широкий, а в передней части суженный, едва обособлен. Развитые жаберные тычинки длинные и тонкие, вооружены очень мелкими, не частыми шипиками. Ложножабра крупная. Хорошо развита шель позади четвёртой жаберной дуги.

Перед основанием D_1 один непарный костный щиток и девять пар щитков под основанием D_1 и в интердорсальном промежутке; под основанием D_2 и в боковой линии щитков нет. В интердорсальном промежутке расположены последние четыре пары щитков. Щитки скульптурированы бугорками, без шипов. Третья колючка D_1 самая длинная и толстая; по переднему краю первой колючки сидят очень мелкие шипики. Первый луч D_2 и передние пять лучей A неветвистые (первый луч A очень жёсткий, у более крупных рыб — как тонкая колючка); последний луч D_2 часто расщеплён, но не до самого основания, тогда как последний луч A обычно раздвоен до основания и выглядит как два луча. S глубоко вырезан, его лопасти равной длины или нижняя несколько короче верхней, заострённые. P очень длинные, вершины соединённого P достигает уровня середины длины основания A . Наибольший (верхний) свободный луч P длинный, обычно немного короче наибольших из соединённых лучей P , но у части рыб почти равен им по длине. Начало V под основанием P , вершины достигают ануса или немного заходят за него, иногда достигая начала A . Колючка V короче ветвистых лучей, наиболее длинные ветвистые лучи — второй и третий. Анус расположен у начала A .

Чешуя очень мелкая, округлая, циклоидная, с мелковолнистым или гладким свободным краем, в передней половине тела не налегающая и сильно вросшая в кожу, а в задней — лучше выраженная, не врастающая и налегающая. Чешуя покрывает грудь (вперёд до вершины истмуса), основание P (иногда только частично) и брюхо, включая промежуток между основаниями V (рис. 3б), но отсутствует в преддорсальной области и позади основания P , непосредственно над ним и между основаниями P и V (иногда голые участки позади основания P и между основаниями P и V соединяются друг с другом, но чаще разделены рядом чешуек, доходящих почти до нижнего края основания P), у части особей может отсутствовать также между задней половиной оснований V и сразу за ними. У рыб с наименее развитым чешуйным покровом на вентральной стороне тела чешуйное пятно на груди может быть плохо различимо из-за вставания чешуй в кожу, оканчивается примерно у середины длины оснований V , отделено от чешуй брюха широким голым участком. Чешуи боковой линии несколько крупнее прочих чешуй на теле. Боковая линия делает очень слабый изгиб вверх над оперкулярным шипом, далее назад идёт выше средней линии тела полого вниз, вновь делая изгиб у основания хвостового стебля, где она проходит по средней линии до основания лучей S . Трубочки боковой линии открываются вниз или назад.

Измерения, в % SL ($n = 20$): lc 34.3–37.5, ao 17.1–19.4, oo 10.4–13.6, io 10.4–12.8(16.0), lr 7.9–9.7, so 8.3–11.0, H 25.7–27.3, IP (39.8)41.8–45.1(48.5), IP_f 38.5–39.0, IV 26.2–31.4(34.9).

Окраска фиксированных рыб бело-розовая или розовато-бежевая, вентральная сторона чисто белая; кости головы и дорсальные щитки желтоватые; на спине разбросаны мелкие чёрные пятнышки, организованные в продольные ряды под основанием спинных плавников и вдоль боковой линии и отдельно присутствующие между этими рядами и группой под боковой линией в передней половине тела; иногда тёмные пятнышки присутствуют на дорсальной поверхности головы и рыла, по нижнему краю глаза, на щеке и на жаберной крышке. У некоторых рыб чёрные пятнышки на спине очень малочисленные. D_1 прозрачный или имеются размытые участки тёмного пигмента на перепонках между первой и второй, второй и третьей и третьей и четвёртой колючками, а иногда и суббазально между второй и третьей, третьей и четвёртой, четвёртой и пятой колючками; интеррадиальная мембрана здесь, по крайней мере, затемнена, но никогда не бывает чётко оформленного тёмного пятна. На D_2 продольный ряд черновато-серых пятен. Внутренняя поверхность соединённого P чёрно-серого цвета (лучи светлее перепонки между ними) с ярко-чёрным пятном в нижней части, по краям которого расположены серии небольших округлых или продолговатых белых пятен (рис. 3в); дистальный край соединённого P со светлой каймой, не выраженной у отдельных экземпляров. Суббазальная часть свободных лучей P черновато-серая, остальная часть этих лучей светлая. V и S не окрашены. Ротовая полость светлая, жаберная полость с участками буроватого пигмента или большей частью желтовато-буроватого цвета. Прижизненная окраска сходна с описанной выше, но отличается более насыщенными красноватыми тонами.

З а м е ч а н и я. Вид считается эндемиком Южно-Китайского моря (Richards et al., 2003). Описан из вод Филиппин (Herre, Kauffman, 1952), позже обнаружен у китайского побережья Тонкинского залива, откуда был описан в качестве нового вида *P. spinosa* (Asano, Okamura, 1963), впоследствии синонимизированного с *P. tagala* (Eschmeyer, 1998; Richards et al., 2003). Для фауны Вьетнама отмечается впервые. Изученные экземпляры хорошо соответствуют характеристике этого вида (Richards et al., 2003), за исключением наличия у части особей голого участка между задними половинами и/или за основаниями V и тёмного пигмента на межлучевых перепонках D_1 . Учитывая, что разная степень выраженности вышеуказанных признаков отмечена у рыб, пойманных одним тралом, данные различия отражают не более чем индивидуальную изменчивость, при-

нимая её во внимание, следует отметить, что различия между *P. tagala* и описанным от северо-западных берегов Австралии видом *P. elicryste* Richards, Yato et Last, 2003 нуждаются в уточнении. Основные различия между этими видами связаны с наличием или отсутствием тёмного пигмента на D_1 (нет у *P. tagala*, но, как правило, имеется между первой—третьей и пятой—седьмой колючками D_1 у *P. elicryste*) и чешуи между основаниями V (есть у *P. tagala*, но нет у *P. elicryste*) (Richards et al., 2003). В то же время отсутствие чёрных пятен на D_1 у отдельных экземпляров *P. elicryste* и наличие чешуи между основаниями V у голотипа этого вида постулировалось уже в первоописании (Richards et al., 2003). Учитывая выявленную у вьетнамских рыб вариабельность указанных признаков, их диагностическая значимость представляется сомнительной. Однако рисунок белых пятен на внутренней поверхности соединённого P у *P. elicryste* (Richards et al., 2003. Fig. 7) несколько отличается от такового у *P. tagala*, включая описанные здесь экземпляры (рис. 3в). Вопрос об отношениях *P. tagala* и *P. elicryste* требует специального исследования. Если окажется, что эти номинальные виды действительно конспецифичны, ареал *P. tagala* будет значительно расширен (от Южно-Китайского моря до Северо-Западной Австралии).

По данным траловых съёмок в 2005—2009 гг., в заливе Нячанг *P. tagala* является обычным и многочисленным видом в глубоководной части залива в летний период, в уловах отмечен с глубины от 70 м. В зимний сезон при тралениях < 100 м не встречался. Ранее был известен в диапазоне глубин 95—119 м (Richards et al., 2003).

***Pterygotrigla (Parapterygotrigla) multiocellata* (Matsubara, 1937)**

(рис. 4—6)

М а т е р и а л. Всего 5 экз.: 2 экз. SL 45 и 55 мм, Вьетнам, Нячанг—Няфу (Cang Ca Vinh Luong), май—июнь 2009 г.; 3 экз. SL 207—220 мм, там же, близнецовые тралы, апрель—июнь 2012 г.

О п и с а н и е. D_1 VIII, D_2 11½, A 12½, P 12 + 3, V I + 5; LL ~ 60—70; *sp. br.* 0—1 + 1 + 7—8, кроме того, один бугорок на еpibranchiale 1 и пять — в нижней части ceratobranchiale 1.

В з р о с л ы е р ы б ы SL 207—220 мм (рис. 4). Ростральные шипы очень длинные, соизмеримы с суммарной величиной диаметра орбиты и длины посторбитальной части головы, прямые, плоские, на всем протяжении равномерно широкие и лишь у самой вершины резко сужены и приострены (у экз. SL 207 мм с левой стороны вершина широкая и оканчивается несколькими разнообразными зубцами, возможно, это результат прижизненного повреждения на более ранней стадии онтогенеза). У латерального края ро-

стрального шипа в его основании имеется сильный дополнительный шип, направленный вперёд и вверх (рис. 4б). Носовые шипы (одна пара) хорошо развиты. Наружный гребень подглазничной опоры на инфраорбитальных костях не выражен, на праеорегскулум — отчётливый, завершается хорошо развитым верхним преоперкулярным шипом, длина которого равна или немного превышает длину оперкулярного шипа. Вершина верхнего преоперкулярного шипа достигает заднего края бранхиостегальной мембраны. У экз. SL 212 мм под верхним преоперкулярным шипом хорошо развит небольшой (вдвое короче верхнего) островершинный дополнительный шип, у двух других экземпляров он редуцирован до крошечного выступа или совершенно не развит. Угловая часть праеорегскулум образует плоский треугольный шип или угловатую лопасть, несущую несколько шипиков, отделена от верхнего преоперкулярного шипа пологой выемкой. Постемпоральные шипы очень длинные, достигают переднего края — середины длины второй субдорсальной костной пластинки. Оперкулярный шип короткий, острый, оканчивается перед вертикалью заднего конца оперкулярной лопасти или на одной вертикали с ним. Клейтральный шип очень длинный, узкий и острый, отходит почти на уровне оперкулярного шипа, оканчивается на уровне основания четвертой—пятой колючки D_1 . Межглазничный промежуток отчётливо вогнут, верхний край костной орбиты сильно приподнят. Надглазничные гребни не выражены, но у заднего конца приподнятого верхнего края костной орбиты развит маленький крепкий шипик (постокулярный), направленный вверх и назад (рис. 4в), за основанием которого прослеживается слабое вдавление. Гребень sphenoticum слабо намечен, но оканчивается маленьким острым шипиком (рис. 4г), едва прослеживаемым у наибольшего экземпляра, но отчётливым с обеих сторон у двух других. Покровные кости головы мелко гранулированы, в межглазничном промежутке и на ростральных шипах бугорки образуют продольные гребни, тогда как на крышечных и подглазничных костях формируют ячеистый орнамент. На ростральных шипах и колючках D_1 наблюдаются начальные явления гиперостоза.

Челюсти почти равной длины; maxillare слабо расширено в задней части, оканчивается перед вертикалью переднего края глаза; на челюстях мелкие зубы полосками, озубление праemaxillaria полностью видно снаружи при закрытом рте. На сошнике маленькое треугольное пятно мелких зубов, нёбные кости без зубов. Язык короткий, массивный, широко закруглённый на вершине, слабо обособлен. Жаберные тычинки несут очень мелкие шипики по внутреннему краю. Ложножабра очень крупная, из 52—55 элементов. Хорошо развита щель позади четвертой жаберной дуги.

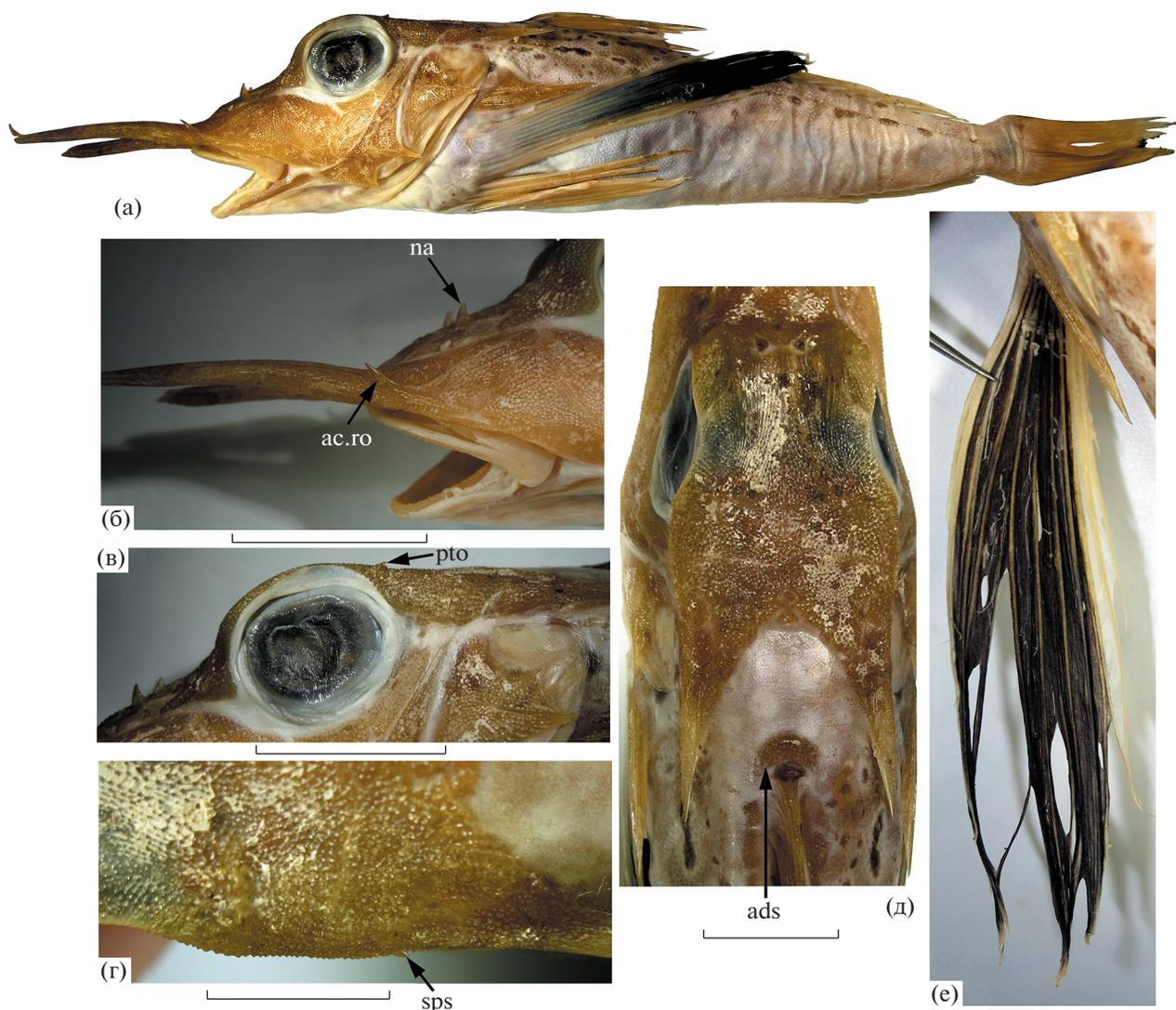


Рис. 4. *Pterygotrigla (Parapterygotrigla) multiocellata* SL 220 мм: а – общий вид, б – носовые (на) и ростральные шипы (ас.го – дополнительный шип в основании рострального шипа), в – постокулярный шип, г – сфенотикальный шип, д – предорсальная область (ads – непарная пластинка перед основанием D_1), е – внутренняя сторона P ; ост. обозначения см. на рис. 2. Масштаб, мм: б, в, е – 20; г – 10, д – 15.



Рис. 5. *Pterygotrigla (Parapterygotrigla) multiocellata*: а – SL 45 мм, б – SL 55 мм.

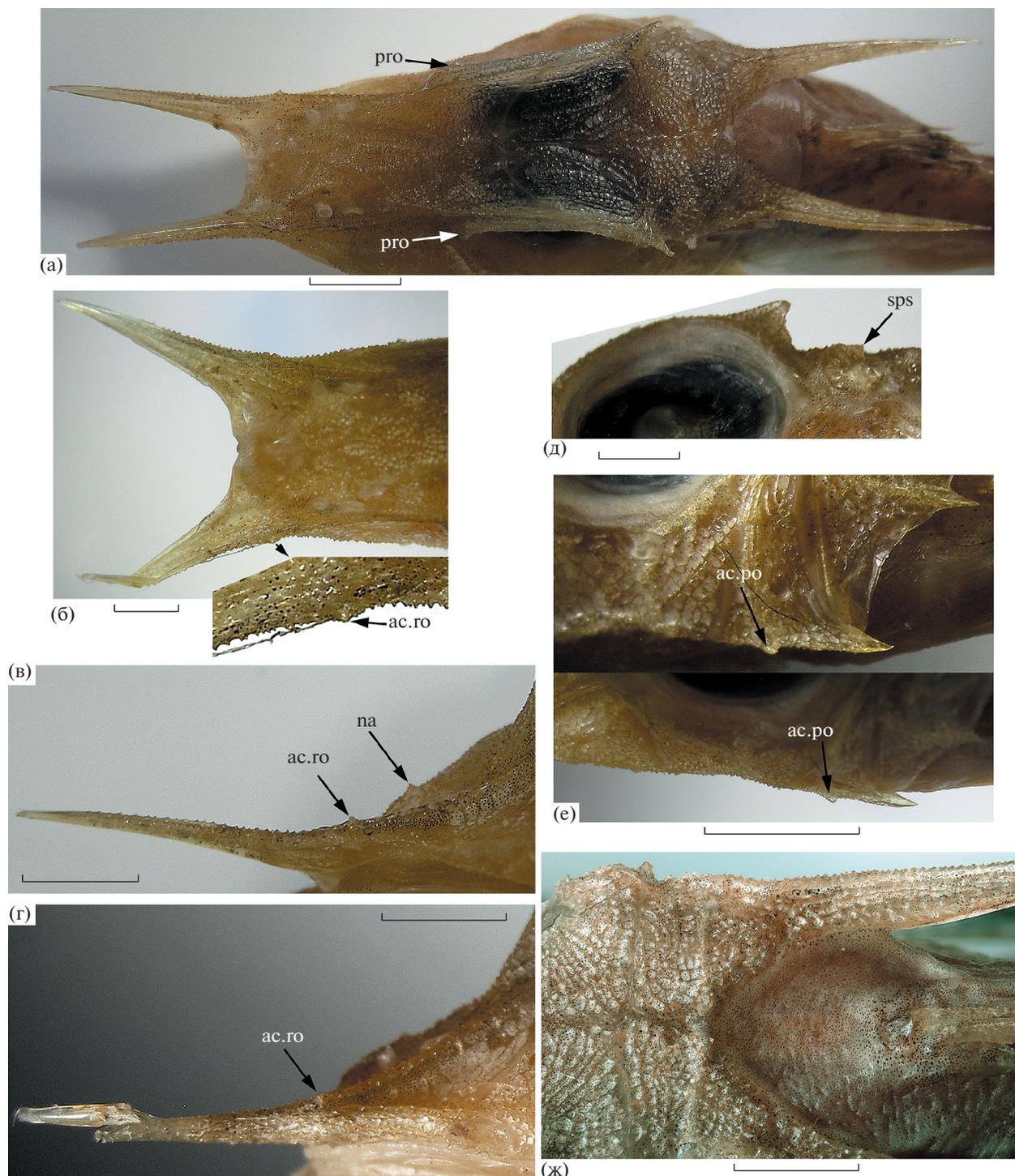


Рис. 6. *Pterygotrigla* (*Parapterygotrigla*) *multiocellata*: а – голова SL 45 мм, вид сверху (pro – преорбитальный шип), б–г – роstralные и носовые шипы (б – SL 55 мм, вид сверху; в, г – соответственно SL 55 и 45 мм, вид сбоку); д – заглазничная часть крыши черепа (SL 55 мм, вид сбоку), е – верхний преоперкулярный шип (вверху – SL 55 мм, внизу – SL 45 мм), ж – SL 55 мм, предорсальная область; ост. обозначения см. на рис. 2, 4. Масштаб: 2 мм (а – 4 мм).

Перед основанием D_1 один небольшой непарный костный щиток полулунной формы (рис. 4д), ширина которого вдвое превышает ширину основания первой колючки D_1 ; под основанием D_1 во-

семь пар узких костных щитков и девятый маленький непарный треугольный щиток, расположенный в интердорсальном промежутке; все щитки полностью выступают из кожи, покрыты мелки-

ми бугорками и/или рёбрышками, не несут шипов. Под основанием D_2 , как и в боковой линии, щитки отсутствуют. Третья колючка D_1 наибольшая; основные две трети переднего края первой и второй колючки с зубчиками. Первые два луча D_2 и передние четыре—шесть лучей A неветвистые (первый луч A очень жёсткий); последний луч в этих плавниках раздвоен до основания. C глубоко вырезан, его лопасти приострены, верхняя немного длиннее нижней. P длинные, вершина соединённого P достигает начала последней трети основания A (его восьмого—десятого луча). Наибольший (верхний) свободный луч P значительно короче наибольших из соединённых лучей P , достигает только начала A . Начало V под нижним концом основания P , вершины достигают начала A . Колючка V короче ветвистых лучей, третий ветвистый луч самый длинный (но незначительно длиннее второго и четвёртого). Анус расположен вблизи начала A .

Чешуя очень мелкая, округлая, циклоидная, с гладким свободным краем, в наиболее передней части туловища (до уровня шестой колючки D_1) и под основаниями D_1 и D_2 выше LL не налегающая, частично вросшая в кожу, в остальных отделах налегающая. В предорсальной области (рис. 4д), под основанием D_1 выше LL до уровня второй—четвёртой пары субдорсальных щитков, на горле, груди, на основании P , между основаниями P и V , между основаниями V и сразу позади них и на узкой полосе по среднебрюшной линии до ануса чешуя полностью отсутствует. Чешуи боковой линии крупнее прочих чешуй на теле. Боковая линия практически прямая, идёт полого вниз от верхнего края жаберного отверстия до начала хвостового стебля, где делает слабый изгиб и продолжается посередине хвостового стебля до основания C . Трубочки боковой линии открываются частью назад, частью назад и вниз (в задней половине LL в большинстве случаев только назад).

Измерения, в % SL : lc 45.3–46.9, ao 27.3–29.0, oo 8.7–9.1, io 8.6–9.2, lr 17.5–19.3, so 6.8–7.3, H 16.4–18.9, IP 37.3–39.2, IP_f 21.4–22.2, IV 21.3–22.2.

Окраска фиксированных экземпляров розовато-бежевая, очень светлая, вентральная сторона чисто белая; покровные кости желтоватые; верхнебоковая поверхность тела (выше LL) в некрупных разноразмерных округлых тёмных пятнышках, ниже LL такие пятнышки единичны, непосредственно на LL они обычно частично сливаются в короткие продольные полоски. Мелкие округлые пятнышки присутствуют в межглазничном промежутке и на голом участке между вершиной ргаеорескулум и боковым краем черепа непосредственно за глазом. Перепонка D_1 по дистальному краю черноватая, следы чёрного пигмента прослеживаются также по дистальному

краю D_2 и (более отчётливо) C (при увеличении на лучах D_2 по всей их длине обнаруживается очень мелкий рассеянный меланофорный крап); в остальном непарные плавники не окрашены. Внутренняя поверхность перепонки между вторым—девятым соединёнными лучами P черноватая, однотонная, без белых пятен; сами лучи светлые; перепонка между первым и вторым и между самыми нижними лучами P чисто белая (рис. 4е); дистальный край соединённого P со светлой каймой. Свободные лучи P светлые; V не окрашены. Ротожаберная полость светлая. Прижизненная окраска не документирована.

Мальки SL 45 (рис. 5а, б) и 55 мм (рис. 5б, в). Все шипы заметно более тонкие и узкие, островершинные; роstralные шипы короче, а посттемпоральные, напротив, более длинные, чем у взрослых рыб (рис. 5, ба). Роstralные шипы расходящиеся, в большей степени у малька SL 55 мм. Носовые шипы и дополнительный шип в основании роstralного шипа присутствуют, но развиты очень слабо; бугорковидные, незначительно крупнее окружающих бугорков орнамента костей (у малька SL 55 мм носовые шипы едва заметны, но дополнительный шип развит столь же хорошо, как у малька SL 45 мм) (рис. 6б–6г). У переднего края орбиты в начале её утолщённого дорсального края имеется слабый, но вполне отчётливый выступ, который можно посчитать зачаточным преорбитальным шипом (лучше выражен у малька SL 55 мм). Постокулярные шипы крупные, треугольные, продолжают вперёд в виде короткого слабого гребешка по утолщённому и приподнятому верхнему краю орбиты, вперёд достигают вертикали заднего края зрачка. Гребень *sphenoticum* в виде короткого, но широкого треугольного или прямоугольного выступа, оканчивающегося коротким шипиком (рис. 6а, бд). На пластинке ргаеорескулум в промежутке между верхним шипом (являющимся окончанием суборбитальной опоры) и угловой лопастью прослеживаются три слабо расходящихся гребешка, самый верхний из которых выступает за задний край пластинки в виде очень слабого шипа. В основании верхнего преоперкулярного шипа хорошо развит дополнительный шипик (рис. 6е). Посттемпоральные шипы у малька SL 55 мм достигают конца основания D_1 , а у малька SL 45 мм промежутка между первым и вторым лучами D_2 . В основании клейтрального шипа имеется широкий лопастевидный выступ. Элементов ложножабры 25–28. Пластинчатые расширения птеригофоров в основании D_1 полностью покрыты кожей, непарная предорсальная пластинка очень маленькая. На челюстях полоски мелких щетинковидных зубов, на сошнике поперечная полоска таких же зубов, нёбные кости без зубов. Вершина P достигает пятого луча A , первый свободный луч

P оканчивается на одной вертикали с вершиной *V*, достигает ануса. Брюхо целиком голое у обоих мальков, но у малька *SL* 55 мм вросшая чешуя покрывает предорсальную область (рис. 6ж) (у малька *SL* 45 мм предорсальная область и участок под началом *D*₁ выше *LL* голые, как и у взрослых рыб).

Измерения, в % *SL*¹: *lc* 51.1 (47.3), *ao* 26.7 (26.4), *oo* 12.2 (10.0), *io* 12.2 (11.8), *lr* 12.7 (14.6), *so* 8.6 (9.1), *H* 13.3 (17.3), *IP* 31.1 (30.9), *IP_f* 23.3 (22.7), *IV* 23.3 (22.7).

О к р а с к а. Бока тела выше уровня клейтрального шипа и покровные кости верхней и боковой поверхности головы в рассеянном меланофорном крапе, местами на боках группирующемся в пятнышки; по ходу *LL* имеются немногочисленные, чётко оформленные продолговатые пятна. Перепонка *D*₁ густо испещрена крупными черноватыми меланофорами, по дистальному краю сливающимися; *D*₂ с субдистальной чёрной полоской; дистальный край *C* черноватый; перепонка между вторым и седьмым лучами соединённого *P* с внутренней стороны чёрная; в остальном плавники не окрашены.

З а м е ч а н и я. Малёк *SL* 55 мм отличается от других исследованных рыб (включая малька *SL* 45 мм) наличием вросших в кожу чешуй в предорсальной области (рис. 6ж), а также (по сравнению с мальком *SL* 45 мм) более короткими рostrальными и менее развитыми носовыми шипами, но более длинными посттемпоральными и заметно более расходящимися рostrальными шипами. Различия в ошиплении головы без особых возражений можно связать с индивидуальной изменчивостью, однако присутствие вросших чешуй вызывает некоторые сомнения в идентификации этого малька. В пределах подрода *Parapterygotrigla* чешуя в предорсальной области отмечена у видов *P. hoplites* (Fowler, 1938) и *P. megalops* (Fowler, 1938), однако наличие дополнительного шипика в основании рostrальных шипов у малька *SL* 55 мм исключает его отождествление с перечисленными видами. Последний признак среди всех известных триглид характерен только для *P. multiocellata*. Возможно, присутствие чешуй в предорсальной области у малька *SL* 55 мм является следствием случайной рекапитуляции этого признака, однако для окончательного суждения необходимы дополнительные материалы. В остальном исследованные рыбы хорошо соответствуют характеристике этого вида (Richards, Yato, 2014).

Вид *P. multiocellata* впервые отмечен для фауны Вьетнама. Он был описан из вод Японии, позже найден у о. Сайпан (Марианские о-ва), у западного и восточного побережья Австралии (Rich-

ards, Yato, 2014). В Южно-Китайском море ранее был известен из вод южной оконечности о. Тайвань (Shao et al., 2008).

Pterygotrigla (s. str.) *ryukyuensis* Kamohara, 1958

(рис. 7)

М а т е р и а л. 1 экз. *SL* 126 мм, Вьетнам, Нячанг–Няфу (Cang Ca Vinh Luong), близнецовые тралы, май–июнь 2009 г.

О п и с а н и е. *D*₁ IX (последняя колючка очень короткая, неподвижно соединена с костной пластинкой и выглядит как шип в центре пластинки), *D*₂ 11½, *A* 12½, *P* 12 + 3, *V* I + 5; *LL* ~ 60; *sp. br.* 0 + 1 + 7, кроме того, два бугорка на epibranchiale 1 и пять – в нижней части ceratobranchiale 1; элементов ложножабры 50.

Рostrальные шипы длинные, в основании широко треугольные, а к вершине узкие, плоские, острые, расходящиеся, очень слабо изогнутые, в основании мелкобугорчатые по наружному краю. Носовые шипы отсутствуют. Подглазничная опора маркирована слабым, но отчётливым гребнем, протягивающимся от основания рostrального шипа до верхнего преоперкулярного шипа. Praeoperculum с крупным острым верхним шипом, длина которого (с гребнем) равняется таковой оперкулярного шипа; ниже его расположен маленький шип, отделённый пологой выемкой от слабо шиповидного выступа вершины преоперкулярной лопасти. Посттемпоральные шипы очень длинные, достигают середины длины второй субдорсальной костной пластинки. Оперкулярный шип короткий, оканчивается на вертикали заднего конца оперкулярной лопасти, острый. Клейтральный шип очень длинный, узкий и острый, отходит почти на уровне оперкулярного шипа, оканчивается на вертикали основания пятой колючки *D*₁ (рис. 7а). Межглазничный промежуток отчётливо вогнут, верхний край костной орбиты сильно приподнят. Надглазничные гребни не выражены, но у заднего конца приподнятого верхнего края костной орбиты развит маленький крепкий шипик, направленный вверх и назад (рис. 7б), позади которого имеется маленькое углубление (но признаков заглазничной борозды нет). Гребень sphenoticum шельфовидный, оканчивается острым шипиком (рис. 7в). Покровные кости головы мелко гранулированы, бугорки на костях крыши черепа организованы в ряды, тогда как на оперкулярных и подглазничных костях формируют ячеистый орнамент.

Челюсти почти равной длины; maxillare слабо расширено в задней части, оканчивается перед вертикалью переднего края глаза; на челюстях мелкие зубы полосками, озубление praemaxillaria видно снаружи при закрытом рте. На сошнике поперечная полоска мелких зубов; нёбные кости

¹ Первыми приведены измерения экземпляра *SL* 45 мм, за ними в скобках – экземпляра *SL* 55 мм.

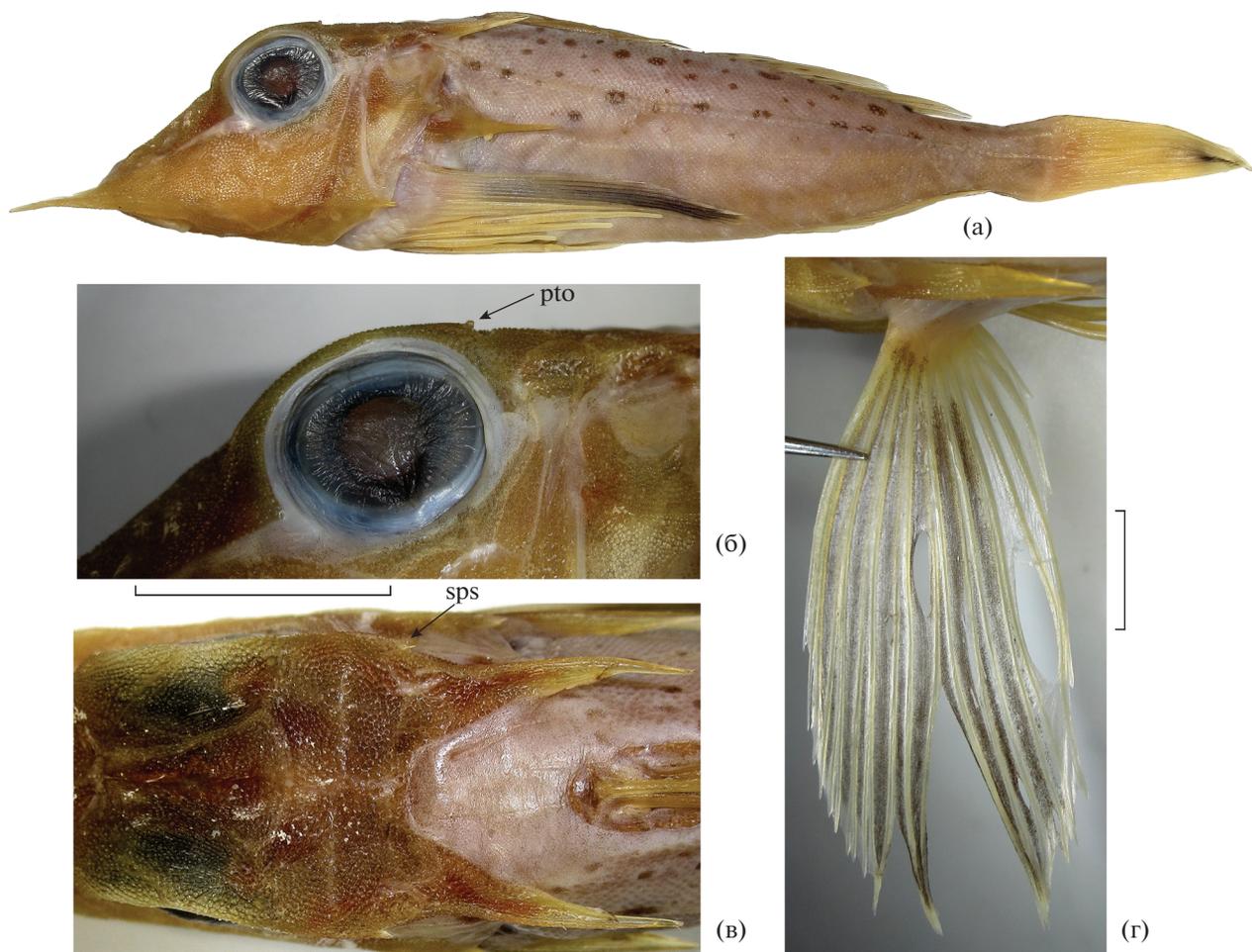


Рис. 7. *Pterygotrigla* (s. str.) *ryukyensis* SL 126 мм: а – общий вид, б – постокулярный шип, в – заглазничная часть крыши черепа и посттемпоральные шипы (вид сверху) (линейка общая для б и в), г – внутренняя сторона *P*; обозначения см. на рис. 2. Масштаб, мм: б, в – 15, г – 8.

без зубов. Язык короткий, широкий, массивный, слабо обособлен. Пять верхних развитых жаберных тычинок длинные и очень тонкие, далее последовательно укорачиваются и становятся более уплощёнными и расширенными в основаниях; по внутреннему краю несут мелкие шипики. Ложножабра очень крупная. Хорошо развита щель позади четвертой жаберной дуги.

Перед основанием D_1 один очень маленький непарный костный щиток, ширина которого не превышает ширины основания первой колючки D_1 ; под основанием D_1 и в интердорсальном промежутке девять пар костных щитков (очень узкие, последние две пары слиты, девятая расположена в интердорсальном промежутке), все полностью выступают из кожи, покрыты мелкими бугорками, не несут шипов. Под основанием D_2 , как и в боковой линии, щитки отсутствуют. Третья колючка D_1 наиболее массивная и, по-видимому, была наиболее длинная (но у изученного экзем-

пляра она была обломана ещё при жизни); передний край первой колючки в базальной половине со слабо развитыми зубчиками. Первый луч D_2 и передние пять лучей A неветвистые (первый луч A отчётливо колючий); последний луч в этих плавниках раздвоен до основания. S глубоко вырезан, его лопасти приострены, верхняя чуть длиннее нижней. P длинные, вершина соединённого P достигает середины длины основания A (его шестого луча). Наибольший (верхний) свободный луч P короче наибольших из соединённых лучей P , немного заходит за начало A (до уровня основания его второго луча). Начало V под нижним концом основания P , вершины достигают ануса. Колючка V короче ветвистых лучей, второй ветвистый луч самый длинный (но едва длиннее первого и третьего). Анус расположен вблизи начала A .

Чешуя очень мелкая, округлая, циклоидная, с гладким свободным краем, в передней половине тела (до уровня четвертого луча D_2) выше LL , а

также вблизи границы с голыми участками между основаниями *P* и *V* вросшая в кожу, в остальных отделах налегающая. В предорсальной области, на горле, груди, на основании *P*, между основаниями *P* и *V*, между основаниями *V* и сразу позади них чешуя полностью отсутствует. Чешуи боковой линии делает очень слабый изгиб книзу под основанием *D*₁, идёт полого вниз от верхнего края жаберного отверстия до середины основания *C*. Трубочки боковой линии открываются назад и вниз.

Измерения, в % *SL*: *lc* 42.1, *ao* 20.6, *oo* 10.3, *io* 12.3, *lr* 10.7, *so* 9.9, *H* 22.2, *IP* 31.8, *IP*_f 24.6, *IV* 22.2.

Окраска фиксированного экземпляра розовато-бежевая, очень светлая, вентральная сторона чисто белая; покровные кости желтоватые; верхнебоковая поверхность тела (выше уровня клейтрального шипа) в некрупных разноразмерных округлых тёмных пятнышках (большинство пятен — выше боковой линии); на голове пестрины отсутствуют. Перепонка *D*₁ с разлитой точечной меланофорной пигментацией, не различимой невооружённым глазом; на *D*₂ продольный медиальный ряд удлинённых черноватых пятен, расположенных только на плавниковых лучах. Внутренняя поверхность перепонки между первым—восьмым соединёнными лучами *P* черноватая, однотонная, без белых пятен; сами лучи светлые; перепонка между последующими лучами чисто белая (рис. 7г); дистальный край соединённого *P* со светлой каймой. Свободные лучи *P* светлые, с единичным очень мелким меланофорным крапом, не различимым невооружённым глазом. *A*, *V* и *C* не окрашены. Ротожаберная полость светлая. Прижизненная окраска не документирована.

Замечания. Описанный экземпляр не отличается от ранее известных представителей вида (Richards, Yato, 2012). Распространён от Южной Японии через Южно-Китайское море и моря Индонезии до Северо-Западной Австралии. Во Вьетнаме ранее указывался только для Тонкинского залива (Nguyen, 1999). В заливе Нячанг, по видимому, очень редок, что, возможно, объясняется относительной глубоководностью этого вида. Экземпляры, приведённые в работе (Richards, Yato, 2012), были пойманы на глубинах 205–330 м.

Оントгенетическая изменчивость видов рода *Pterygotrigla*

При сравнении малька *P. hemisticta* *SL* 62 мм со взрослыми рыбами *SL* 225–295 мм бросается в глаза ряд структурных различий в ошиплении головы, на которые ранее в литературе не обращали специального внимания. Все шипы на голове у малька гораздо уже и тоньше, чем у взрослых рыб, хотя относительная длина большинства шипов

(за исключением ростральных и посттемпоральных) у них соизмерима. Межглазничный промежуток у малька вогнут заметно сильнее (соответственно верхний край орбит сильнее приподнят), и, в отличие от взрослых рыб, имеются отчётливый супраорбитальный гребень, оканчивающийся хорошо развитым постокулярным шипом, и развитый гребень sphenoticum, оканчивающийся шипом. Посттемпоральные шипы у малька помимо того, что значительно длиннее, чем у взрослых рыб (достигают уровня второй пары субдорсальных пластинок, тогда как у взрослых не заходят за непарную предорсальную пластинку), отчётливо отклонены назад и вбок (прижаты к телу у взрослых рыб). Ошипление праеорперкулум у малька выражено гораздо лучше, чем у взрослых, угловая часть праеорперкулум образует отчётливый шип, в основании наиболее развитого (верхнего) шипа, являющегося окончанием суборбитальной опоры, имеется сильный дополнительный (accessory) шип; между ними в пологий выемке расположены два равнорасставленных треугольных шипа. У взрослых рыб никаких признаков дополнительного шипа в основании верхнего (основного) преоперкулярного шипа нет, в выемке между верхним шипом и угловатой преоперкулярной лопастью нижний шип утрачивается, а верхний оказывается сближенным с основным шипом (т.е. терминальным шипом суборбитальной опоры) (рис. 1в). Помимо различий в ошиплении для малька также характерны более длинные *P* (до середины длины основания *A*, тогда как у взрослых — до конца передней трети его длины), более развитая диффузная пигментация межрадиальной перепонки колючей части *D* и более сгущённые пятнышки на теле.

Второй имеющийся в изученном материале вид подрода *Otohime* — *P. tagala* — представлен серией экземпляров *SL* 51–92 мм. Все они характеризуются дефинитивным ошиплением головы, вариации которого незначительны, при том что наименьшие исследованные экземпляры (*SL* 51 мм) заметно мельче вышеописанного малька *P. hemisticta* (*SL* 62 мм). Однако вид *P. tagala* имеет гораздо меньшие абсолютные размеры, чем *P. hemisticta* (наибольшие из известных рыб не превышают *SL* 98 мм (Richards et al., 2003), тогда как *P. hemisticta* достигает *SL* 300 мм (Ochiai, Yato, 1985; Yamada, 2002)). Надо полагать, что дефинитивное ошипление головы формируется у *P. tagala* при гораздо меньших абсолютных размерах, чем у *P. hemisticta*, и экземпляры *P. tagala* *SL* > 50 мм уже утрачивают ювенильные черты строения.

Подрод *Parapterygotrigla* представлен в изученном материале видом *P. multiozellata*. Мальки этого вида *SL* 45–55 мм по отношению ко взрослым рыбам *SL* 207–220 мм характеризуются теми же структурными различиями, что описаны выше

для *P. hemisticta*, за исключением того, что при меньших абсолютных размерах шипы на праеоперкулум у мальков *P. multiocellata* редуцированы в большей степени. Ростральные шипы у обоих мальков короче, чем у взрослых рыб, это, вероятно, видоспецифическая особенность, так как для молодых других видов подрода *Parapterygotrigla* описаны очень длинные ростральные шипы (Richards, Yato, 2014). Характерные для подрода носовые шипы, а также дополнительный шип в основании рострального шипа при *SL* 45 мм уже вполне сформированы, но ещё очень малы. Повидимому, у разных видов подрода *Parapterygotrigla* последовательность формирования шипов может сильно различаться. Так в опубликованной ранее работе (Richards, Yato, 2014. Figs. 8, 9) для личинки *SL* 10.2 мм из вод Северо-Западной Австралии с ещё не сформированными ростральными шипами изображены хорошо развитые носовой шип и дополнительный шип суборбитальной опоры, тогда как у личинки *SL* 14.5 мм из Тиморского моря они ещё не выражены. В отличие от других видов подрода у исследованных мальков *P. multiocellata* соединённый *P* заметно короче, чем у взрослых рыб. Как и у малька *P. hemisticta*, у мальков *P. multiocellata* гораздо лучше, чем у взрослых рыб, выражена меланофорная пигментация на перепонке D_1 , но число пятнышек на теле меньше; в общих чертах пигментация молодых этого вида при *SL* 45 мм соответствует таковой у взрослых рыб.

К сожалению, я не располагаю экземплярами *P. ryukuensis* мальковых стадий из вод Вьетнама, и в литературе они не описаны. Однако для сравнения была изучена возрастная серия вида *P. picta* из юго-восточной части Тихого океана (рис. 8), также принадлежащего к номинотипическому подроду, которая представлена особями *SL* 17–350 мм. Наименьший экземпляр в данной серии, имеющий *SL* 17 мм (рис. 8а–8в), по степени развития сопоставим с личинкой *Pterygotrigla* sp. *SL* 10.2 мм, изображённой в работе (Richards, Yato, 2014. Fig. 8). У него имеются короткие, но вполне развитые ростральный и оперкулярный шипы; зубчатые, очень длинные, слегка заходящие концами за начало D_2 посттемпоральные шипы; клейтральный шип отсутствует; *P* веерообразной формы, оканчивается на уровне передней трети *A*, свободных лучей в нём ещё нет. Межглазничный промежуток вогнут, а кроме того, имеется углубление заглазничной части крыши черепа перед основаниями посттемпоральных шипов. Верхний край орбит сильно приподнят и образует массивный треугольный шиповидный выступ, расположенный на уровне середины глаза. Обособленный гребень sphenoticum отсутствует, боковой край черепа образует сплошной утолщённый валик от заднего края орбиты до основания посттемпорального шипа. Праеоперкулум с

пятью шипами, мало различающимися по величине, в основании самого верхнего из них имеется массивный, направленный вбок дополнительный шип (соизмеримый по величине с другими) (рис. 8в). Пигментация этого малька не сохранилась. При *SL* 32–39 мм ростральные шипы остаются короткими, но посттемпоральные очень длинные, достигают середины длины основания D_1 ; клейтральный шип сформирован (рис. 8г). Верхний преоперкулярный шип длинный, у его основания имеется шельфовидный дополнительный выступ (рис. 8д), но шипы заднего края праеоперкулум в промежутке между верхним шипом и угловой лопастью этой кости уже полностью редуцированы (как вариация, непосредственно под верхним преоперкулярным шипом может присутствовать небольшой добавочный шип). В данной размерной группе отчётливо прослеживается редукция постоперкулярных шипов, которые у малька *SL* 32.5 мм представлены небольшими треугольными выступами, продолжающимися вперёд в виде короткого слабого гребня в задней части утолщённого приподнятого верхнего края орбиты. При *SL* 37.5 мм сохраняется только очень слабый гребень без шипа (рис. 8г), а при *SL* 39 мм и он уже утрачен. Малёк *SL* 55 мм по степени развития шипов уже вполне сопоставим со взрослыми рыбами (рис. 8е, 8ж), за исключением того, что ростральные шипы у него короче, а посттемпоральные – длиннее; в дальнейшем в онтогенезе наблюдается увеличение длины ростральных шипов и уменьшение посттемпоральных. У наиболее крупного из исследованных экземпляра (*SL* 350 мм) наблюдаются явления пахиостоза. У мальков *SL* 32–55 мм соединённый *P* достигает середины длины основания *A*, свободные лучи *P* полностью обособлены, самый верхний из них немного короче наибольших лучей соединённого *P*. У рыб *SL* > 100 мм соединённые лучи *P* достигают или почти достигают конца основания *A*, а свободные остаются короткими, самый длинный из них (верхний) не достигает середины длины основания *A*. Пигментация мальков вполне соответствует таковой у более крупных рыб, за исключением того, что разлитая тёмная меланофорная пигментация межлучевой перепонки D_1 отчётливо выражена, по меньшей мере, до *SL* 55 мм (у взрослых рыб перепонка прозрачная).

Подводя итог, следует отметить, что общей чертой молодых *Pterygotrigla* является наличие у неё развитых постоперкулярных шипов, дополнительного шипа на подглазничной опоре в основании верхнего преоперкулярного шипа и в той или иной степени выраженное сохранение личиночного ошипления праеоперкулум (но первая и последняя особенности быстро исчезают у молодых *P. picta*), а также более интенсивная меланофорная пигментация межлучевой перепонки D_1 . В дефинитивном состоянии все эти признаки утрачива-

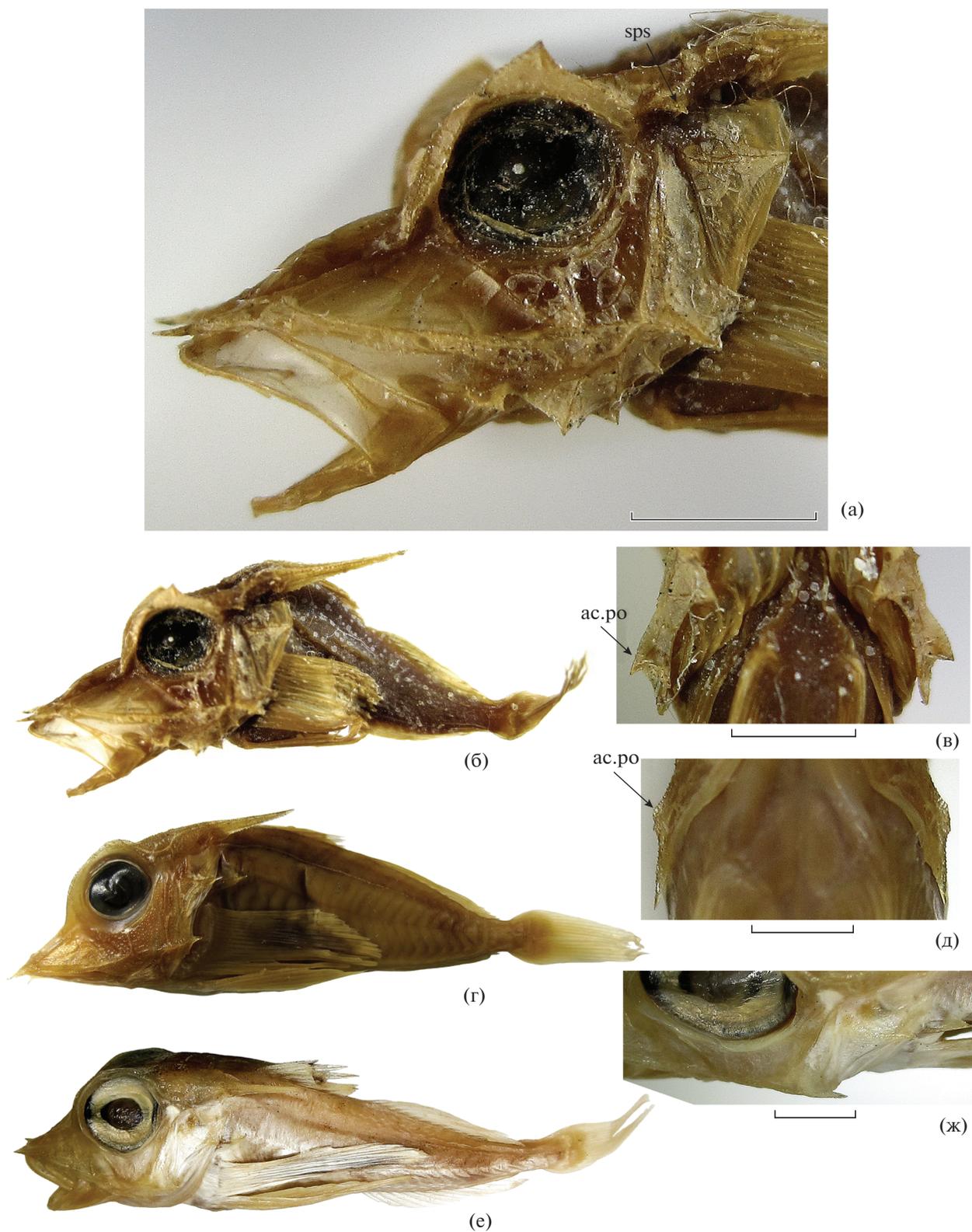


Рис. 8. *Pterygotrigla* (s. str.) *picta*, юго-восточная часть Тихого океана: а – голова (вид сбоку); б, г, е – общий вид; в, д, ж – верхний преоперкулярный шип (в, д – вентрально; ж – дорсолатерально); а–в – экз. *SL* 17 мм; г, д – экз. *SL* 37.5 мм; е, ж – экз. *SL* 55 мм. Обозначения см. на рис. 2. Масштаб: 1 мм (а – 2.5 мм).

ются. Для оценки степени метаморфоза, очевидно, наиболее подходят особенности ошипления головы, при этом следует иметь в виду, что у разных видов преобразование этого признака в онтогенезе идёт, по-видимому, с разной скоростью. Если у *P. picta* утрата постокулярных и добавочных оперкулярных шипов наблюдается уже при *SL* 37–39 мм, то у *P. hemisticta* при *SL* 62 мм они хорошо развиты (максимальные размеры этих видов сходные). Онтогенетические преобразования могут быть видоспецифичными, например, у *P. picta* и *P. multiocellata* длина роstralных шипов и длина соединённого *P* с ростом увеличивается, тогда как у *P. hemisticta*, по-видимому, наоборот. Однако для других видов подрода *Parapterygotrigla* на ранних стадиях отмечены более длинные роstralные шипы и соединённый *P*, чем у взрослых рыб (Whitley, 1952; Richards, Yato, 2014), поэтому ни один из выявленных признаков нельзя считать специфичным на уровне подродов. Можно лишь отметить, что гребень sphenoticum и его шип, в изученном материале хорошо развитые у молоди *P. hemisticta* (подрод *Otohime*) и *P. multiocellata* (подрод *Parapterygotrigla*), совершенно отсутствуют у соразмерной молоди *P. picta* (номинальный подрод), однако без сравнительных данных по другим видам связывать это различие с подродовой классификацией представляется преждевременным. Характерные для подрода *Parapterygotrigla* носовые шипы появляются уже на самых ранних стадиях онтогенеза (Richards, Yato, 2014. Fig. 8).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PTERYGOTRIGLA* ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ

- 1(2)** Носовые шипы имеются (подрод *Parapterygotrigla*) **3**
2(1) Носовые шипы отсутствуют **9**
3(4) В основании роstralного шипа имеется дополнительный шип (рис. 4б) *P. (P.) multiocellata*
 (Япония, Тайвань, Вьетнам, Марианские о-ва, тропическая Западная и Восточная Австралия)
4(3) В основании роstralного шипа нет дополнительного шипа **5**
5(6) Нет шипов при основании лучей *D*₂; длина рыла (без роstralных шипов) >26% длины головы *P. (P.) macrorhynchus*
 (Япония, Тайвань, Вьетнам, Филиппины, северное и западное побережье Австралии, Индия, Мальдивские о-ва, Мадагаскар, Восточная Африка (Мозамбик))
6(5) Ряд направленных вперёд шипов с каждой стороны у основания лучей *D*₂; длина рыла (без роstralных шипов) < 20% длины головы **7**

- 7(8)** Непарная костная пластинка перед началом *D*₁ имеется *P. (P.) megalops*
 (Южная Япония, Филиппины, Марианские о-ва, Австралия (Квинсленд))
8(7) Перед началом *D*₁ нет костной пластинки *P. (P.) hoplites*
 (Филиппины, Северная и Западная Австралия)
9(10) Клейтральный шип значительно длиннее оперкулярного (подрод *Pterygotrigla* s. str.) *P. (s. str.) ryukyuensis*
 (От Южной Японии через Южно-Китайское море и моря Индонезии до Северо-Западной Австралии)
10(9) Клейтральный шип значительно короче оперкулярного (подрод *Otohime*) **11**
11(12) В соединённой части *P* 12 лучей; чешуйный покров на груди, если имеется, не заходит за интервентральную линию; *D*₁ с чётко оформленным крупным чёрным пятном *P. (O.) hemisticta*
 (Западная часть Тихого океана от Японии до Австралии)
12(11) В соединённой части *P* 13 лучей; чешуйный покров на груди всегда имеется и заходит за интервентральную линию (рис. 3б); *D*₁ не пигментирован или с разлитой тёмной пигментацией *P. (O.) tagala*
 (Южно-Китайское море у берегов Китая, Вьетнама и Филиппин (о. Лусон))

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование ихтиофауны Вьетнама и морфологический анализ выполнялись в рамках тем государственного задания соответственно № 0109-2019-005 и 0149-2018-0009; изучение онтогенетической изменчивости поддержано Российским научным фондом, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Asano H., Okamura O. 1963. A new gurnard of the genus *Pterygotrigla* from Tonking Bay // Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. № 4. P. 49–52.
 Eschmeyer W.N. (Ed.). 1998. Catalog of Fishes. V. 1–3. San Francisco: Calif. Acad. Sci., 2905 p.
 Gomon M.F., Kawai T. 2018. A review of Indonesia's Indian Ocean species of *Lepidotrigla* gurnards (Teleostei: Scorpaeniformes: Triglidae) with descriptions of three new species from southern coastal waters // Raffles Bull. Zool. V. 66. P. 624–651.
 Herre A.W.C.T., Kauffman D.E. 1952. New and little known Philippine triglids // Proc. Biol. Soc. Wash. V. 65. P. 27–30.
 Khalaf M.A., Disi A.M., Krupp F. 1996. Four new records of fishes from the Red Sea // Fauna of Saudi Arabia. V. 15. P. 402–406.

- Nguyen H.P.* 1999. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. 5. Hochiminh: Agricult. Publ. House, 305 p.
- Ochiai A., Yato T.* 1985. Family Triglidae gurnards // The fishes of the Japanese Archipelago. Pt. 1 / Eds. Masuda H. et al. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 333–334.
- 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.
- Richards W.J.* 1984. Triglidae // FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. Western Indian Ocean, Fishing area 51. V. 5 / Eds. Fischer W., Bianchi G. Rome: FAO, pag. var.
- Richards W.J., Jones D.L.* 2002. Preliminary classification of the gurnards (Triglidae: Scorpaeniformes) // Mar. Freshwat. Res. V. 53. № 2. P. 274–282.
<https://doi.org/10.1071/MF01128>
- Richards W.J., Saksena V.P.* 1977. Systematics of the gurnards, genus *Lepidotrigla* (Pisces, Triglidae) from the Indian Ocean // Bull. Mar. Sci. V. 27. № 2. P. 208–222.
- Richards W.J., Yato T.* 2012. The tropical species of the subgenus *Pterygotrigla* (Pisces: Triglidae: *Pterygotrigla*) with description of a new species // Zootaxa. V. 3484. № 1. P. 53–64.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3484.1.3>
- Richards W.J., Yato T.* 2014. Revision of the subgenus *Parapterygotrigla* (Pisces: Triglidae: *Pterygotrigla*) // Ibid. V. 3768. № 1. P. 23–42.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3768.1.2>
- Richards W.J., Yato T., Last P.R.* 2003. Revision of the gurnard fish subgenus *Otohime* (Triglidae, *Pterygotrigla*) // Smithiana Bull. V. 2. P. 1–18.
- Shao K.-T., Ho H.-C., Lin P.-L. et al.* 2008. A checklist of the fishes of southern Taiwan, northern South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 19. P. 233–271.
- Whitley G.P.* 1952. Some noteworthy fishes from eastern Australia // Proc. R. Soc. N.S.W., 1950–1951. P. 27–32.
- Yamada U.* 2002. Triglidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 604–609.
- Yato T., Heemstra E.* 2019. A new deepwater gurnard of the genus *Pterygotrigla* (Scorpaeniformes: Triglidae) from the southwestern Indian Ocean // Zootaxa. V. 4706. № 1. P. 189–200.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4706.1.8>

УДК 597.5.591.9

**АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ИХТИОФАУНЫ
ВНУТРЕННИХ И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ОСТРОВА САХАЛИН.
4. СЕМЕЙСТВА TRIGLIDAE—AGONIDAE[#]**

© 2022 г. Ю. В. Дылдин^{1, *}, А. М. Орлов^{1, 2, 3, 4, 5, 6}

¹Томский государственный университет, Томск, Россия

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

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

⁵Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

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

*E-mail: yurydyldin@gmail.com

Поступила в редакцию 18.12.2020 г.

После доработки 25.12.2020 г.

Принята к публикации 25.12.2020 г.

В четвёртой части работы приводится продолжение аннотированного списка видов рыб, встречающихся в морских (в пределах 200-мильной зоны), солоноватых и пресных водах Сахалина – 113 видов из одного отряда, трёх подотрядов, девяти семейств и 53 родов.

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

DOI: 10.31857/S0042875222010040

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.5.574.583

ИХТИОПЛАНКТОН НЕРИТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ В ИЮНЕ 2018 Г.

© 2022 г. С. С. Григорьев¹, *, Н. А. Седова²

¹Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного
отделения РАН – КФ ТИГ РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия

²Камчатский государственный технический университет – КамчатГТУ,
Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: sgri@inbox.ru

Поступила в редакцию 17.12.2020 г.

После доработки 12.01.2021 г.

Принята к публикации 14.01.2021 г.

По материалам съёмки, проведённой 05–09.06.2018 г. вблизи западного побережья Камчатки над глубинами 5–25 м, описан видовой состав иктиопланктона. Идентифицированы икринки и личинки восьми видов рыб, принадлежащих к четырём отрядам и пяти семействам. По численности преобладают икринки хоботной камбалы *Limanda proboscidea*, звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus* и малорота Стеллера *Glyptocephalus stelleri*. Более половины всех икринок приходится на долю хоботной камбалы, их плотность была максимальной – 246 шт/м². Плотности икринок звёздчатой камбалы и малорота Стеллера в местах скопления составляли 105 шт/м². Личинки мойвы *Mallotus villosus*, минтая *Gadus chalcogrammus*, многоусой лисички *Podothecus accipenserinus*, полосатого липариса *Liparis latifrons*, охотоморской палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* и хоботной камбалы отмечены единично.

Ключевые слова: иктиопланктон, икринки, личинки, видовой состав, стадии развития, распределение, приустьевые участки, Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875222010076

Исследования морской фауны у берегов Западной Камчатки были начаты в XVIII в. (Крашенинников, 1948). Тем не менее сообщества гидробионтов верхних отделов шельфа изучены недостаточно: несмотря на многочисленные рыбопромысловые исследования восточной части Охотского моря, наиболее продуктивная мелководная часть шельфа до последнего времени оставалась вне поля зрения исследователей. Многообразие биотопов, характерное для эстуариев рек западного побережья Камчатки, во многом определяет высокую продуктивность всего западнокамчатского шельфа. Получение детальных сведений о видовом составе, количественном распределении и динамике прибрежных мелководных биоценозов особенно важно в связи с усилившимся в последнее время освоением шельфа, которое вызывает существенные изменения структуры морских экосистем. Изменениям в первую очередь подвержены биоценозы гидробионтов, обитающих на мелководье. Важной составной частью прибрежных мелководных биоценозов является меропланктон – организмы на ранних стадиях, развитие которых проходит в пелагиали. В хозяйственном отношении наибольшее значение

среди таких организмов имеет иктиопланктон – икринки и личинки рыб. Данные о сезонной динамике численности иктиопланктона и его пространственном распределении необходимы для понимания биологии рыб.

Первой работой по иктиопланктону морских вод у западного побережья Камчатки была статья Расса и Желтенковой (1948), положившая начало систематическому изучению иктиопланктона восточной части Охотского моря (Полутов, Трипольская, 1954; Перцева-Остроумова, 1961; Сафронов, 1981; Сафронов, Токранов, 1984; Золотов и др., 1990; Балькин и др., 1991; Григорьев, 1997, 2003, 2004а, 2005а, 2005б, 2011; Токранов, Сафронов, 2004; Наумова, Коломейцев, 2015).

Иктиопланктонные исследования выполняли в основном для нужд промысла: в связи с изучением раннего морского периода жизни тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и при оценке численности нерестовой части популяции минтая. При этом самая мелководная продуктивная прибрежная часть шельфа, находящаяся под влиянием речного стока, оставалась неизученной из-за невозможности работы там исследовательских судов.

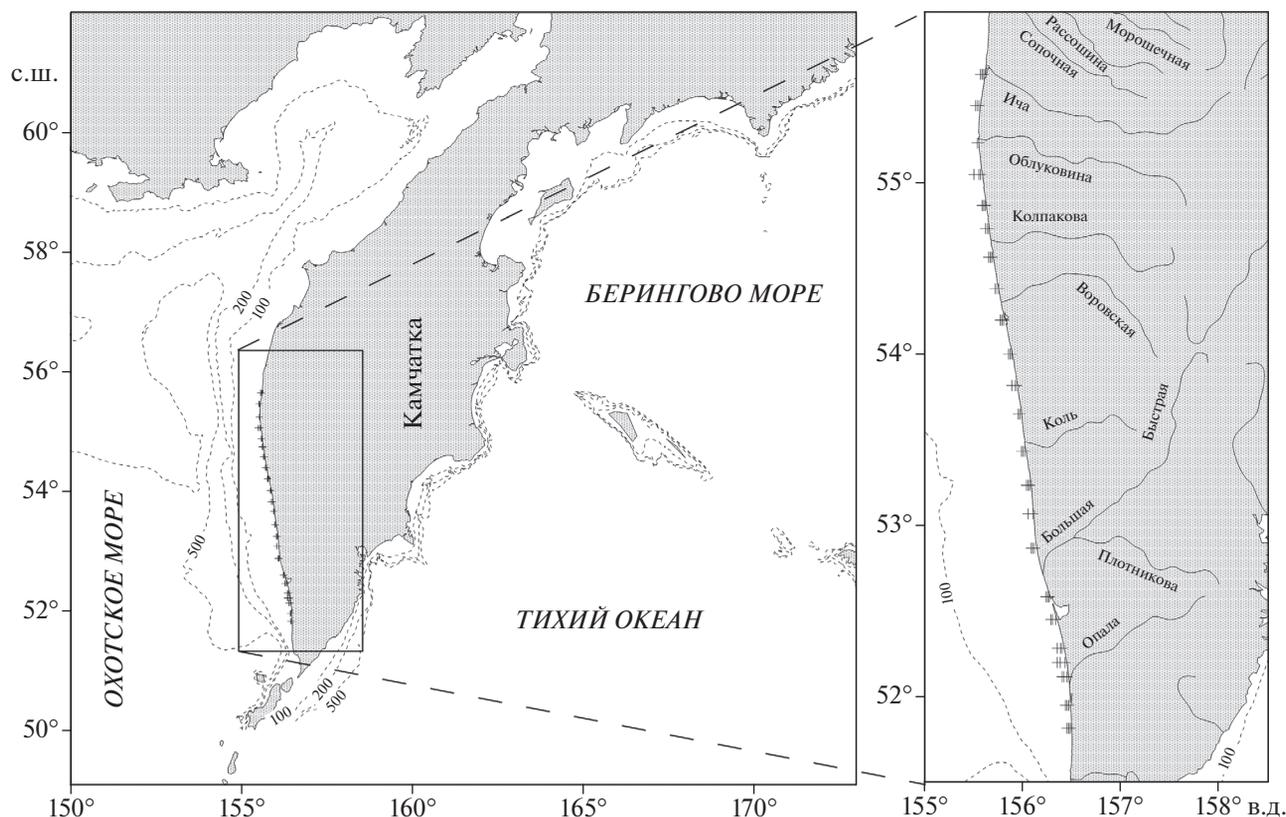


Рис. 1. Карта-схема расположения станций (+) гидробиологической съёмки, проведённой у западного побережья Камчатки 05–09.06.2018 г.; (---) — изобаты.

Цель данной работы — изучить видовой состав ихтиопланктона в неритической зоне прикамчатских вод, находящихся под влиянием стока рек западного побережья Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в ходе проведения КамчатНИРО комплексных исследований условий среды раннего морского периода жизни западнокамчатских популяций лососёвых рыб. Гидрологическая и гидробиологическая съёмки проведены 05–09.06.2018 г. на маломерных судах типа МРС (малый рыболовный сейнер) в виде серии коротких мелководных (на изобатах 5–25 м) разрезов вдоль западного побережья Камчатки (рис. 1), приуроченных преимущественно к устьевым участкам рек, в которых нерестится горбуша. На каждом разрезе выполнено по три станции. На каждой станции сетью Джеди (диаметр входного отверстия 27 см, шаг ячеи фильтрующего конуса 100 мкм) сделан один вертикальный лов от дна до поверхности. Собрано 69 проб планктона. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Гидрологические параметры (температура и солёность воды, содержание и насыщение кислородом, концентрация хлорофилла *a*) измеряли с использова-

нием зондирующего комплекса AAQ–Rinko (“JFE Advantech Co., Ltd.”, Япония). Результаты гидрологических и гидробиологических наблюдений по этим материалам опубликованы ранее (Лепская и др., 2019).

В лаборатории из планктонных проб выбирали икринки и личинок рыб, видовую идентификацию которых осуществляли с использованием определителей ранних стадий развития рыб северной части Тихого океана (Matarese et al., 1989; Григорьев, 2007). Видовые названия приведены с учётом современных ихтиологических баз данных (Froese, Pauly, 2020; WoRMS, 2021). Длину (*NL*) личинок рыб измеряли от переднего края рыла до конца хорды. При обсуждении результатов приводится также стандартная длина (*SL*) — от переднего края рыла до начала основания центральных лучей хвостового плавника. Икринки разделяли по четырём стадиям развития (Расс, 1949): I — от осеменения до начала формирования зародышевой полоски, II — от начала формирования зародышевой полоски до начала обособления зачатка хвоста, III — от начала обособления зачатка хвоста до начала пигментации глаз, IV — от эмбриона с пигментированными глазами до

вылупления. Виды рассматриваются в порядке их значимости в планктоне.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические условия в период выполнения работ были благоприятными для развития рыб ранних стадий. Насыщение кислородом на каждой станции не менее 100% даже в придонных слоях. Поверхностная температура воды на полигоне в начале июня составила в среднем 4.5 (3.8–6.2)°С и на большинстве разрезов сохранялась выше средней. В диапазоне глубин дно–0 м средняя температура воды составляла 3.7 (2.8–4.5)°С, солёность – 31.1 (30.0–32.3)‰.

В планктонных пробах идентифицированы восемь видов рыб, принадлежащих к четырём отрядам и пяти семействам (таблица). По численности доминировали (95%) икринки и личинки рыб семейства камбаловых (Pleuronectidae). Из этого семейства отмечены четыре вида: хоботная камбала *Limanda proboscidea* (52%), малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri* (21%), охотоморская (узкозубая) палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* (2%) и звёздчатая камбала *Platichthys stellatus* (20%).

Икринки хоботной камбалы мелкие, диаметром 0.85–1.05 мм. Жировая капля отсутствует. Желток бесцветный. Перивителлиновое пространство небольшое, ~10% диаметра икринки. Оболочка тонкая, гладкая, без пигмента. Эмбрион слабо пигментирован. Пигментация эмбриона проявляется лишь на II стадии развития. Икринки хоботной камбалы от сходных икринок желтопёрой *L. aspera* и сахалинской камбал отличаются наличием на спине эмбриона среднего ряда из нескольких меланофоров. В пробах преобладали икринки I стадии – 89.3% (рис. 2). В большинстве случаев икринки хоботной, желтопёрой и сахалинской камбал невозможно различить на I стадии развития. Обнаруженные икринки I стадии развития, тем не менее, были отнесены к *L. proboscidea*, так как они были отмечены вместе с более поздними икринками, идентификация которых не вызывает сомнения, и личинкой этого вида. Икринки пойманы над глубинами от 5 до 25 м. Максимальные уловы икринок отмечены на средних и северных разрезах (рис. 3а) над глубинами 15–25 м. Наибольшая плотность (под 1 м² поверхности моря) икринок составила 246 шт/м².

В центральной части района над глубинами 13, 15 и 25 м пойманы три только что вылупившиеся предличинки хоботной камбалы *NL* 2.6–2.8 мм. Антеанальное расстояние (*aA*) составляет 35% *NL*. Предличинки имеют двойной ряд меланофоров по нижнему краю тела в постанальной части и характерное пятно на спине в задней трети тела. По

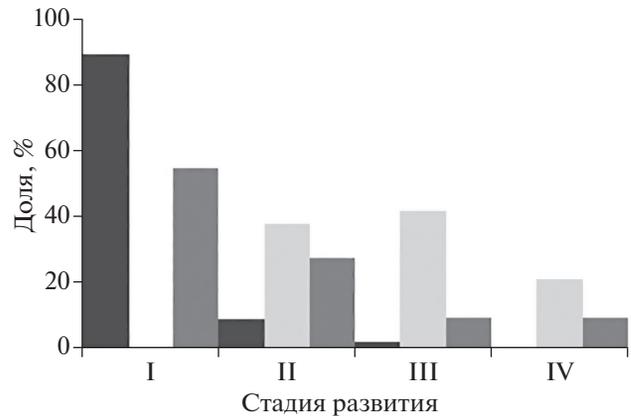


Рис. 2. Доля икринок хоботной камбалы *Limanda proboscidea* (■), малорота Стеллера *Glyptocephalus stelleri* (■) и звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus* (■) на разных стадиях развития в неритической зоне вблизи приустьевых участков рек западного побережья Камчатки 05–09.06.2018 г.

этим признакам их легко отличить от предличинки *L. aspera* и *L. sakhalinensis* (Григорьев, 2004б).

Икринки малорота Стеллера отмечены над глубинами 5–25 м. Наибольшее число икринок поймано на южных разрезах (рис. 3б) над глубиной 15 м южнее участка, на котором располагается продуктивная зона, сформированная под влиянием стока р. Большая. В этом районе плотность икринок составила 105 шт/м², а их диаметр – 1.4–1.5 мм. Икринки прозрачные, крупные, имеют толстую оболочку с большим количеством складок. Перивителлиновое пространство узкое, ~8–9% диаметра икринки. Икринки II и III стадий развития находятся примерно в равном соотношении, а икринок IV стадии развития в два раза меньше (рис. 2). Пигментные клетки на теле эмбриона сгруппированы в виде отдельных мелких рассеянных точек. Важная особенность морфологии икринок этого вида – эмбрион лежит на одной стороне желтка и не охватывает желток по периметру.

Икринки звёздчатой камбалы разных стадий развития (рис. 2) пойманы почти на всех станциях (рис. 3в) над глубинами 7.5–18.0 м. Диаметр икринок 1.0–1.3 мм. Оболочка тонкая, гладкая, при фиксации в формалине приобретает розоватый оттенок. Перивителлиновое пространство небольшое, ~10% диаметра икринки. Пигментация раннего эмбриона в виде рассеянных точек. Ближе к вылуплению слабый пигмент в задней части эмбриона образует два ряда мелких меланофоров, расположенных латерально параллельно хорде. Икринки попадались единично, преимущественно в северной и центральной частях района съёмки, их максимальное скопление отмечено на юге (105 шт/м²).

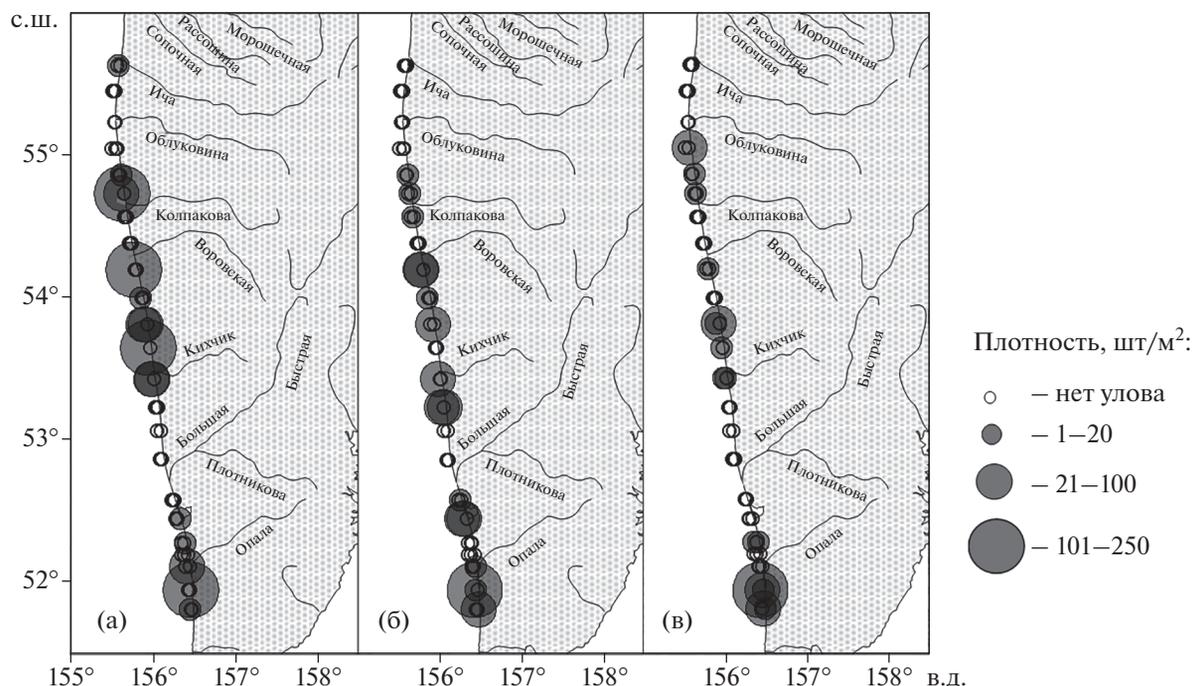


Рис. 3. Распределение икринок хоботной камбалы *Limanda proboscidea* (а), малороты Стеллера *Glyptocephalus stelleri* (б) и звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus* (в) в неритической зоне вблизи приустьевых участков рек западного побережья Камчатки 05–09.06.2018 г.

Одна икринка охотоморской палтусовидной камбалы, близкая к вылуплению, была поймана на севере района исследования, над глубиной 15 м при температуре воды на поверхности 4.5°C и солёности 31.5‰. Икринки охотоморской палтусовидной камбалы легко идентифицировать. Икринки крупные (2.75–3.75 мм), прозрачные, оболочка тонкая, большое перивителлиновое пространство (~30% диаметра икринки). На хвосте эмбриона имеются характерные пигментные пояски. При вылуплении *NL* эмбриона 5.3–6.9 мм (Перцева-Остроумова, 1961; Григорьев, 2007). Пойманная икринка имеет характерные признаки этого вида.

Одна предличинка охотоморской палтусовидной камбалы *NL* 5.5 мм поймана на крайней северной точке района исследования над глубиной 7 м при температуре воды на поверхности 3.5°C и солёности 31.5‰. Тело предличинки окружено широкой плавниковой складкой, суживающейся к хвосту. Предличинка имеет три постанальных слабо заметных пигментных пояска, пигментные пятна на нижнем крае плавниковой складки, пигмент по верхнему, нижнему и заднему краям уростила (вокруг конца уростила). У пойманного экземпляра заметен желточный мешок овальной формы длиной ~ 1 мм; *aA* ~ 30% *NL*.

Личинки мойвы отмечены на трёх станциях в центральной части района исследования над глубинами 15–18 м (рис. 4). Две ранние личинки *NL* 6.0 и 9.5 мм пойманы над глубиной 15 м. Одна

поздняя личинка *NL* 15.0 мм обнаружена на станции с глубиной 18 м. Все личинки имеют характерное тонкое, удлинённое тело, большое *aA* (77–78% *NL*). Пигментация личинок в виде одиночных рядов меланофоров вдоль средней линии брюха и по нижнему краю хвостового стебля.

В северной части района съёмки над глубиной 15 м поймана единственная личинка минтая *NL* 4.5 мм, которая имеет все характерные признаки личинок этого вида: *aA* 40% *NL*, число туловищных миомеров 20, хвостовых 31, всего 51. Желточный мешок полностью резорбирован. Зачатки лучей в плавниках отсутствуют. Имеется пигмент на голове и брюшной стороне тела. Два характерных для личинок минтая пигментных пояска на хвосте хорошо выражены. На нижней стороне кишечника и в основании зачатков анального плавника присутствует ряд мелких рассеянных меланофоров. По всем морфологическим признакам личинка соответствует имеющимся описаниям (Matarese et al., 1989; Григорьев, 2007).

На севере полигона над глубиной 9.5 м поймана единственная личинка многоусой лисички *Podothecus accipenserinus* *NL* 9.0 мм. Основным отличительным признаком ранних личинок этого вида служит пигмент в области нижней челюсти (Busby, 1998; Григорьев, 2007). Тело личинки окружено плавниковой каймой, расширяющейся в области спинных и анального плавников, *aA* 47% *NL*, число туловищных миомеров 12, хво-

Таксономический состав ихтиопланктона в неритической зоне вблизи приустьевых участков рек западного побережья Камчатки 05–09.06.2018 г.

Таксон	Икринки			Личинки		Глубина моря, м
	число, шт.	стадия развития	диаметр, мм	число, экз.	длина (NL), мм	
I. Отряд Osmeriformes						
1. Семейство Osmeridae						
1. <i>Mallotus villosus</i>				3	6.0–15.0	15.0–18.0
II. Отряд Gadiformes						
2. Семейство Gadidae						
2. <i>Gadus chalcogrammus</i>				1	4.5	15.0
III. Отряд Scorpaeniformes						
3. Семейство Agonidae						
3. <i>Podothecus accipenserinus</i>				1	9.0	9.5
4. Семейство Liparidae						
4. <i>Liparis latifrons</i>				1	4.0	10.7
IV. Отряд Pleuronectiformes						
5. Семейство Pleuronectidae						
5. <i>Glyptocephalus stelleri</i>	24	II–IV	1.40–1.50			5.0–25.0
6. <i>Hippoglossoides elassodon</i>	1	IV	3.55	1	5.5	7.0–15.0
7. <i>Limanda proboscidea</i>	56	I–III	0.85–1.05	3	2.6–2.8	5.0–25.0
8. <i>Platichthys stellatus</i>	22	I–IV	1.10–1.30			7.5–18.0
Всего	103			10		

стовых 28, всего 40. Профиль брюшка состоит из двух частей. Лучи плавников не развиты. В спинном, анальном и хвостовом плавниках заметны зачатки лучей. Пигментация средней интенсивности. Заметны мелкие меланофоры на нижней челюсти и в области жаберных крышек, на боках в области кишечника, на основании грудного плавника и в постанальной части тела от ануса до хвостового стебля с распространением на анальную плавниковую кайму.

В центральной части района над глубиной 10.7 м поймана одна личинка NL 4.0 мм из семейства Liparidae, которая была идентифицирована как полосатый липарис *Liparis latifrons*. Личинки большинства видов этого семейства, обитающих у западного побережья Камчатки, не описаны, тем не менее ряд признаков совпадает с имеющимся описанием данного вида (Соколовский, Соколовская, 2003). В пользу правильности идентификации свидетельствует также широкое распространение и частая встречаемость этого вида у западного побережья Камчатки (Шейко, Федоров, 2000). Тело короткое, низкое, головастиковидное, заостряющееся к заднему концу, aA 35% NL. Голова выпуклая. Диаметр глаза составляет 3.4% NL или ~ 30% длины головы. Основание грудного плавника широкое, ограничено плавниковой каймой. Число миомеров: туловищных 12, хвостовых 38, всего 50. Личинка ранняя, зачатки лучей в

плавниках едва заметны. Брюшной присасывательный диск зачаточный. Пигментация слабая в виде мелких рассеянных штрихов и точек.

ОБСУЖДЕНИЕ

В прибрежной мелководной эстуарной зоне в планктонных пробах были представлены икринки и личинки массовых видов рыб, распространённых у западного побережья Камчатки. Основную долю ихтиопланктона составляли икринки и личинки камбал. Прочие виды встречались единично. Ниже представлены обобщённые сведения о раннем развитии восьми видов рыб в восточной части Охотского моря с учётом новых данных по прибрежной мелководной зоне.

Наиболее массовым видом в планктонных пробах из прибрежного мелководья была хоботная камбала. Этот вид широко распространён и часто составляет большую численность в уловах. Хоботная камбала обычно держится на незначительной глубине, встречается в опреснённых участках моря вблизи устьев рек. Андрияшев (1954) указывал, что эта камбала приближается к берегу для нереста раньше других камбал и после нереста отходит от берегов позднее них. Нерестится над небольшими глубинами, где рыболовные суда работают редко. Отчасти это обстоятельство объясняет недостаток данных по нересту и ранне-

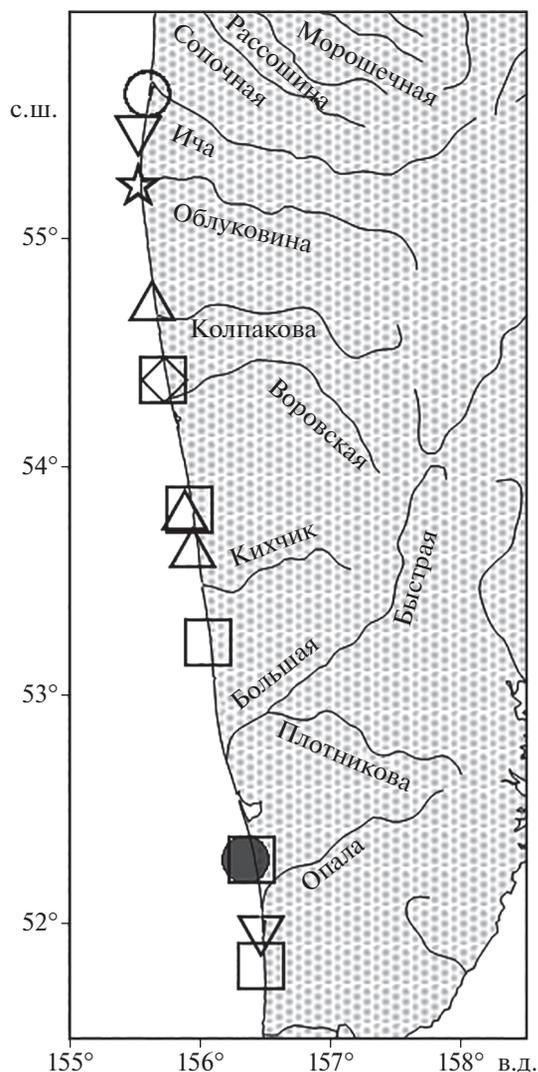


Рис. 4. Места единичных поимок икринок и личинок рыб в неритической зоне вблизи приустьевых участков рек западного побережья Камчатки 05–09.06.2018 г.; икринки: (●) – охотоморская палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon*; личинки: (○) – *H. elassodon*, (□) – мойва *Mallotus villosus*, (▽) – хоботная камбала *Limanda proboscidea*, (△) – минтай *Gadus chalcogrammus*, (◇) – многоусая лисичка *Podothecus accipenserinus*, (☆) – полосатый липарис *Liparis latifrons*.

му развитию этого вида. Нерест хоботной камбалы проходит в прибрежных водах, более мелководных, чем у других камбал, во всех районах её обитания. В Охотском море нерест длится с июня по сентябрь (Перцева-Остроумова, 1961; Григорьев, 2004б).

Существуют некоторые трудности видовой идентификации икринок хоботной камбалы, поскольку они очень сходны по морфологии и размеру с икринками близких видов камбал – желтопёрой и сахалинской, районы и сроки воспроиз-

водства которых перекрываются. Икринки этих видов имеют одинаковый диаметр и сходную раннюю морфологию. Попытка выявить отличительные особенности икринок этих трёх видов была предпринята Николотовой (1970) на основе инкубации искусственно осеменённой икры. В этой работе взрослые особи сахалинской камбалы ошибочно идентифицированы как колючая камбала (А.В. Четвергов, КамчатНИРО, личное сообщение), что вполне вероятно, так как колючая камбала – очень редкий вид у побережья Камчатки. Несмотря на подробное описание и рисунки развивающихся икринок этих видов, надёжных признаков для видового разделения икринок выявлено не было. Наиболее полные сведения по размножению и раннему развитию хоботной камбалы приведены в публикациях Перцевой-Остроумовой (1961) и Григорьева (2004б, 2007). В настоящей работе принято, что сходные по раннему развитию виды желтопёрой и сахалинской камбал обитают и нерестятся дальше от берегов, и их икра, вероятно, распределяется вне зоны влияния эстуариев. Это обстоятельство в сочетании с некоторыми, хоть и не очень чёткими, морфологическими признаками послужило в пользу отнесения обнаруженных в пробах мелких икринок к виду хоботной камбалы.

Ранее икринки хоботной камбалы у побережья Западной Камчатки были обнаружены в июне 1999, 2001 и 2002 г. над глубиной 30–60 м в небольшом количестве (до 30 шт./м²) (Григорьев, 2011), что, вероятно, связано с тем, что основные места развития икринок этого вида находились ближе к берегу, где съёмку не проводили. Личинки этой камбалы с июля встречались уже практически по всему шельфу Западной Камчатки (кроме самой южной его части). Наибольшие скопления личинок (~30 экз/м²) были отмечены в июне 2001 г. над глубиной 40 м в местах, совпадающих с расположением наиболее активных круговоротов водных масс, известных для шельфа Западной Камчатки и определяющих зоны повышенной продуктивности (Григорьев, 2011). Моисеев (1953) предполагал, что нерест хоботной камбалы у западного побережья Камчатки проходит с 1 июля по 5 августа. Наши данные показывают, что нерест в этом районе может начинаться значительно раньше – в конце мая–начале июня.

Малорот Стеллера – умеренно-бореальный вид, в небольшом количестве встречающийся у западных берегов Камчатки. Основной район его обитания находится южнее (Токранов, 2008). Весной для нереста малорот Стеллера подходит к берегам на глубину 20–50 м (Моисеев, 1953, Дехник, 1959). Известны случаи единичных поимок икринок и личинок малорота Стеллера в весенне-летний период (Расс, Желтенкова, 1948; Перцева-Остроумова, 1961; Григорьев, 2011). Большин-

ство икринок этого вида ранее было поймано над глубинами менее 50 м. В первых числах июля там же отмечены личинки малорота Стеллера *NL* ~ 6 мм (Расс, Желтенкова, 1948; Перцева-Остроумова, 1961). Незначительные сведения по ранним стадиям развития малорота Стеллера связаны, видимо, с тем, что основная часть икринок и личинок развивается над небольшими глубинами, где суда, выполняющие планктонные съёмки, обычно не работают.

Перцева-Остроумова (1961) подробно описала эмбриональное развитие малорота Стеллера в искусственных условиях. Длительность инкубации при средней температуре 13.6°C составила 6 сут (~55 градусо-дней); вычисленный температурный порог развития — ~4.9°C. Учитывая более низкую температуру воды при развитии икринок этой камбалы у побережья Западной Камчатки (в среднем 4.5°C), длительность эмбрионального периода должна быть больше (12–14 сут), а порог развития — ниже. По предположению Перцевой-Остроумовой (1961), основанному на эмпирических данных, массовый нерест малорота Стеллера у западного побережья Камчатки проходит во второй половине июня на глубине ~50 м. Принимая во внимание поимки икры II–IV стадий развития 05–09.06.2018 г., пик нереста малорота Стеллера у западного побережья Камчатки должен приходиться на конец мая, а массовое вылупление — на середину июня.

Звёздчатая камбала — одна из наиболее распространённых и многочисленных камбал прибрежных вод северо-востока России. Держится в прибрежной полосе, заходит в эстуарии. Нерест проходит с апреля по июль в прибрежной мелководной зоне на глубинах менее 30 м (Перцева-Остроумова, 1961; Григорьев, 2007). Ранее (1999, 2001 и 2002 гг.) развивающихся икринок и ранних личинок звёздчатой камбалы у западного побережья Камчатки ловили в июле над глубиной 15–20 м (Григорьев, 2011). Число градусо-дней для инкубации икринок — 51 (Перцева-Остроумова, 1961). Длительность эмбрионального периода звёздчатой камбалы вблизи западного побережья Камчатки составит в этом случае ~12–13 сут. Перцева-Остроумова (1961) предположила, что пик нереста звёздчатой камбалы у западного побережья Камчатки проходит во второй половине мая, а нерест может быть растянут на 2–3 мес. Учитывая срок поимки и стадии развития икры в 2018 г., пик нереста звёздчатой камбалы в этой зоне должен приходиться на конец мая, а массовое вылупление — на середину июня.

Палтусовидные камбалы рода *Hippoglossoides* — многочисленные представители весеннего ихтиопланктона, но летом встречаются значительно реже, так как их массовый нерест проходит весной. По результатам предыдущих исследова-

ний (Григорьев, 2011, 2013), в июне–июле 1999, 2001 и 2002 гг. икринки охотоморской палтусовидной камбалы встречались единично в средней и северной частях западнокамчатского шельфа в поверхностном слое над глубинами 50–200 м. Концентрация икринок на широте эстуария р. Большая в 1984 г. достигала 450 шт/м² над глубиной 45 м и 740 шт/м² над глубиной 200 м. Уловы развивающейся икры ихтиопланктонной сетью имели место с марта по июль. Наибольшие уловы отмечены в мае. Встречались икринки всех стадий развития в примерно равном соотношении. Основная масса икринок локализована над глубинами 70–90 м. Ранее отмечена одна икринка этого вида на той же широте в июле над глубиной 55 м на стадии развития, близкой к вылуплению.

Личинки охотоморской палтусовидной камбалы *NL* 6–15 мм ранее встречались в планктоне с июля, были довольно широко распространены, отмечены по всему району съёмок, проводимых вдоль западного побережья Камчатки над глубинами от 20 до 200 м. Численность обычно не превышала 5 экз/м², максимальная (~50 экз/м²) зафиксирована на 53°30' с.ш. над глубиной 120 м (Григорьев, 2011, 2013). Поимка поздней икринки и ранней личинки охотоморской палтусовидной камбалы на станциях северного и южного разрезов съёмки 2018 г. показывает, что в июне эмбриональный период всё ещё продолжается по всему шельфу, но уже вступает в завершающую фазу. Поскольку основная масса икринок и личинок охотоморской палтусовидной камбалы в весенний период распределяется над значительными глубинами, единичные поимки икринок и личинок в прибрежной эстуарной зоне западного побережья Камчатки можно рассматривать как случайный занос, вызванный интенсивной циклонической активностью водных масс в этой части Охотского моря.

Мойва широко распространена как в Северной Атлантике, так и в северной части Тихого океана. Вдоль азиатского побережья она обитает от о-ва Хоккайдо до Чукотского моря. Тихоокеанская мойва нерестится в прибойной зоне на песчано-галечном грунте на глубине до 3–4 м. Нерест проходит в июне, вылупление личинок — в июне–июле (Савичева, 1982). Икринки мойвы демерсальные, слабосклеивающиеся, в планктоне не встречаются. На ранних стадиях личинки мойвы очень похожи на личинок корюшек (речной малоротой *Hypomesus olidus*, морской малоротой *H. japonicus* и зубастой *Osmerus dentex*), а также на личинок тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, широко распространённых и многочисленных у западного побережья Камчатки. Нерест корюшек проходит в более ранние сроки, и их личинки на Камчатке развиваются в пресной воде, а личинки сельди отличаются большим антеанальным рас-

стоянием (>80% *NL*) (Григорьев, 2007). Личинки мойвы вблизи берегов Западной Камчатки часто образуют большие скопления (>300 экз/м² над глубинами 15–40 м) (Григорьев, 2003). Молодь этого вида развивается у поверхности, разносится течениями. Поимка личинок мойвы в мелководной прибрежной зоне подтверждает известные сведения о сроках нереста и раннего развития этого вида у западного побережья Камчатки и показывает широкий разнос течениями развивающихся в планктоне личинок.

Минтай – самая многочисленная тресковая рыба в Тихом океане, обитает в толще воды, но для нереста часто подходит к берегам, на мелководья до 50–100 м. Массовый нерест проходит весной, хотя известно, что нерест длится с января по август (Горбунова, 1954). Замечено, что интенсивность нереста минтая и число его икринок в планктоне в конце мая–июне резко падает, но возрастает численность личинок. Однако есть сведения и о массовом нересте минтая вблизи юго-западного побережья Камчатки в мае (Фадеев, 1981).

Основные нерестилища этого вида находятся вблизи западного побережья Камчатки. Нерестовые скопления минтая бывают очень плотными; численность вымётываемой плавучей икры на нерестилищах может достигать 30 тыс. шт/м². Личинки развиваются в толще воды и переносятся течениями. Ранее (1988, 1999, 2001 и 2002 гг.) икринки и личинки минтая на шельфе Западной Камчатки попадали в планктонные пробы в июне практически над всем шельфом (15–200 м), но наибольшие плотности приходились на глубины ~100 м (Григорьев, 2005а). Поимка личинки минтая в июне 2018 г. в прибрежной эстуарной зоне, скорее всего, вызвана большой численностью личинок, их широким распределением и разносом течениями в результате активной циркуляции водных масс вблизи западного побережья Камчатки. Поимка личинки минтая подтверждает наличие нереста минтая вблизи западного побережья Камчатки в конце мая–начале июня.

Многоусая лисичка – широко распространённый вид в северной части Тихого океана, включая шельф Западной Камчатки. Взрослые особи отмечены на глубинах 18–300 м над мягким субстратом. Места и сроки нереста неизвестны. Икринки демерсальные, клейкие. Личинки пелагические (Busby, 1998). О распространении личинок сведений мало. В водах Аляски личинки многоусой лисички *SL* 7–19 мм присутствуют в планктонных сборах с апреля по июнь при максимальной численности 8 экз/10 м². Личинки редки, в планктонных пробах встречаются в менее чем 5% проб за год (Matarese et al., 2003). В шельфовых водах Западной Камчатки личинки ранее встречались единично в планктонных пробах в июле 2001 г. над глубинами 15–20 м (Григорьев, 2013).

Поимка личинки многоусой лисички в прибрежной мелководной зоне подтверждает распространение этого вида ранних стадий развития в восточной части Охотского моря.

Полосатый липарис – вид, широко распространённый в восточной части Охотского моря. Всего липаровых рыб описано около 20 родов и более 150 видов (Burke, 1930; Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Красюкова, 1987). В российских водах северной части Тихого океана обитают 55 видов семейства Liparidae, из них 16 относят к роду *Liparis* (Шейко, Федоров, 2000). Этот род представляет собой конгломерат таксонов, описания которых скудны и часто несопоставимы. Многие таксоны известны только из первоописаний. В последние годы обоснованность двух десятков видов рода *Liparis* была поставлена под сомнение (Chernova, 2008). Взрослые особи этого рода встречаются от приливной зоны до абиссальных глубин. Большинство видов ведут придонный образ жизни. Большой биомассы липарисы обычно не образуют, что, отчасти, служит причиной их недостаточной изученности. В умеренных и холодных водах рыбы семейства Liparidae составляют значительную долю ихтиофауны. При проведении учётных траловых съёмки на участке материкового склона уловы липаровых рыб достигают 3 т/ч траления (Токранов, 2000). В Охотском море общая биомасса липаровых рыб превышает 50 тыс. т, а доля видов рода *Liparis* составляет >20% (Фадеев, 2005).

Сведений о раннем развитии липарисов очень мало. Описания личинок доступны лишь для некоторых видов (Able et al., 1984; Kido, Kitagawa, 1986; Григорьев, 2002; Соколовский, Соколовская, 2003; Большакова и др., 2018). Известно, что нерест проходит в прибрежной зоне на скальных грунтах. Икринки клейкие, прикреплённые к грунту. У большинства видов вылупляются развитые личинки. Личинки пелагические или придонные. В американских водах идентифицированы личинки 18 видов рода *Liparis*. Личинки *SL* 3–15 мм (большинство *SL* < 10 мм) зарегистрированы в весенне-летний период с наибольшей численностью в июне, встречались редко – в небольшом количестве в течение менее половины лет исследований (Matarese et al., 2003).

В прикамчатских водах, как вблизи западного, так и восточного побережий, личинки рода *Liparis* нередко встречаются в планктонных пробах. В восточной части Охотского моря личинки ранее встречались единично в июле–августе (Григорьев, 2004а). Данные по распространению полосатого липариса в сочетании с известными морфологическими признаками личинок позволяют надеяться на правильность видовой идентификации личинки, несмотря на отсутствие описания раннего развития многих видов этого рода. По-

имка личинки полосатого липариса в мелководной прибрежной части шельфа может свидетельствовать о весенне-летнем нересте этого вида и широком распространении его личинок в прибрежной зоне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В прибрежной мелководной зоне, находящейся под влиянием стока рек, в планктонных пробах были представлены массовые виды рыб ранних стадии развития, распространённые у западного побережья Камчатки. По численности преобладали икринки камбал: хоботной, звёздчатой и малорота Стеллера. Доля икринок хоботной камбалы составляла более половины всех отловленных икринок. Наибольшая расчётная плотность икринок хоботной камбалы составила 246 шт/м², звёздчатой камбалы и малорота Стеллера — 105 шт/м². Личинки мойвы, минтая, многоусой лисички, полосатого липариса, охотоморской палтусовидной камбалы и хоботной камбалы встречались единично. Районы массового развития икринок и личинок рыб находятся вблизи двух антициклонических круговоротов: у юго-западного побережья Камчатки и севернее, над впадиной ТИНРО. На периферии этих круговоротов происходит выход глубинных вод, богатых биогенными веществами, которые оказывают влияние на продуктивность прибрежной эстуарной зоны.

Собранный в 2018 г. материал, к сожалению, не позволяет достоверно оценить реальную численность ихтиопланктона на полигоне съёмки, так как использованное орудие лова с небольшим диаметром входного отверстия рассчитано на лов мелких массовых и малоподвижных планктонных организмов: фитопланктона и зоопланктона. Наиболее репрезентативными данными можно считать результаты подсчёта численности икринок хоботной камбалы. Для более полного представления об ихтиопланктоне мелководных участков прибрежной зоны необходимо применение специальных орудий лова и выполнение траллирующих (косых) ловов.

Результаты выполненных исследований позволили уточнить сроки нереста и раннего развития массовых видов камбал. Полученные данные показывают, что нерест хоботной камбалы вблизи западного побережья Камчатки может начинаться в конце мая—начале июня. Пик нереста малорота Стеллера и звёздчатой камбалы у западного побережья Камчатки, по расчётам, приходится на конец мая, а массовое вылупление — на середину июня. Эмбриональный период охотоморской палтусовидной камбалы в июне всё ещё продолжается по всему шельфу, но уже вступает в завершающую фазу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам КамчатНИРО: А.П. Лозовому и А.В. Кожевникову — за сбор материала, Е.В. Лепской — за любезно предоставленные планктонные пробы. Мы признательны А.М. Токранову (КФ ТИГ ДВО РАН) за критические замечания и рекомендации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Балькин П.А., Винников А.В., Максименков В.В. 1991. Ихтиопланктон восточной части Охотского моря в мае—июне 1987 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 1. С. 158—161.
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А., Гордеева Н.В. и др. 2018. Ихтиопланктон арктических морей России. 2. Морфология личинок морских слизней рода *Liparis* (Liparidae) // Там же. Т. 58. № 6. С. 635—672. <https://doi.org/10.1134/S0042875218060036>
- Горбунова Н.Н. 1954. Размножение и развитие минтая // Тр. ИО АН СССР. Т. 11. С. 132—196.
- Григорьев С.С. 1997. Летний ихтиопланктон восточной части Охотского моря // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 15.
- Григорьев С.С. 2002. Описание личинок и мальков двух видов липаровых рыб — *Nectoliparis pelagicus* и *Polypera greeni* из прикамчатских вод // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 215—220.
- Григорьев С.С. 2003. Распределение личинок мойвы над шельфом Западной Камчатки летом 2001 г. // Матер. IV науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 191—194.
- Григорьев С.С. 2004а. Летний ихтиопланктон прикамчатских вод Охотского моря // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. V. С. 37—46
- Григорьев С.С. 2004б. Описание личинок хоботной камбалы *Limanda proboscidea* (Pleuronectidae) из Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 2. С. 232—238.
- Григорьев С.С. 2005а. Летнее распределение икринок и личинок минтая на шельфе Западной Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 6. № 4 (24). С. 653—666.
- Григорьев С.С. 2005б. Летнее распределение икринок и личинок камбал в восточной части Охотского моря // Матер. Всерос. конф. “Наука Северо-Востока России — начало века”. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН. С. 376—379.
- Григорьев С.С. 2007. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы). Атлас-определитель. Владивосток: Дальнаука, 331 с.
- Григорьев С.С. 2011. Распределение икринок и личинок камбал (Pisces: Pleuronectidae) на шельфе Западной Камчатки в летний период // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 20. С. 12—22.
- Григорьев С.С. 2013. Раннее развитие морских рыб северо-востока России. Морфобиологическая характе-

- ристика, особенности распределения. Saarbrücken: LAP Lambert Acad. Publ., 348 с.
- Дехник Т.В. 1959. Материалы по размножению и развитию некоторых дальневосточных камбал // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 6. М.: Изд-во АН СССР. С. 109–131.
- Золотов О.Г., Максименков В.В., Николотова Л.А. 1990. Состав личинок рыб в восточной части Охотского моря и их питание // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 58–66.
- Крашенинников С.П. 1948. Описание земли Камчатки. М.: ОГИЗ, 292 с.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В., Сушкевич А.С. и др. 2019. Условия среды в морском прибрежье основных бассейнов воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 53. С. 22–33.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 40. 288 с.
- Наумова Т.Н., Коломейцев В.В. 2015. Некоторые данные о биологии и распределении личинок мойвы (*Mallotus villosus catervarius*) на шельфе Западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 38. С. 84–92.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.38.84-92>
- Николотова Л.А. 1970. Материалы по эмбриональному развитию некоторых видов камбал // Тр. ТИНРО. Т. 74. С. 22–42.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 484 с.
- Полутов И.А., Трипольская В.Н. 1954. Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 295–308.
- Расс Т.С. 1949. Икринки и личинки рыб Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 17. С. 37–38.
- Расс Т.С., Желтенкова М.В. 1948. Некоторые данные об иктиопланктоне Западной Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 139–150.
- Савичева Э.А. 1982. Эмбриональное развитие дальневосточной мойвы *Mallotus villosus socialis* (Pallas) (Osteiidae) восточной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 2. С. 253–258.
- Сафронов С.Г. 1981. О нейстоне прикамчатских вод Охотского моря // Биология моря. № 4. С. 73–74.
- Сафронов С.Г., Токранов А.М. 1984. Результаты исследований иктиопланктона приповерхностного слоя восточной части Охотского моря // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Природная среда и проблемы изучения, освоения и охраны биологии ресурсов морей СССР и Мирового океана”. Л.: Геогр. о-во СССР. С. 157–158.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2003. Личинки и мальки рыб рода *Liparis* (Pisces, Liparidae) из северо-западной части Японского моря // Биология моря. Т. 29. № 5. С. 339–350.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5, 576 с.
- Токранов А.М. 2000. Видовой состав и пространственное распределение липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 176–186.
- Токранов А.М. 2008. Особенности распределения и некоторые черты биологии малоротого Стеллера *Glyptocephalus stelleri* (Pleuronectidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Там же. Т. 48. № 6. С. 790–801.
- Токранов А.М., Сафронов С.Г. 2004. Ихтионейстон прикамчатских вод Охотского моря // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. 5. С. 273–285.
- Фадеев Н.С. 1981. Сроки размножения и нерестовых подходов минтая // Экология запасов и промысел минтая. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 3–18.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holosephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Able K.W., Markle D.F., Fahay M.P. 1984. Cyclopteridae: Development // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 428–437.
- Burke V. 1930. Revision of the fishes of the family Liparidae // Bull. US Nat. Mus. № 150. 204 p.
- Busby M.S. 1998. Guide to the identification of larval and early juvenile poachers (Scorpaeniformes: Agonidae) from the Northeastern Pacific Ocean and Bering Sea // US Dept. Comm. NOAA Tech. Rept. NMFS 137. 88 p.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2020. FishBase. World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org>. Version 12/2020)
- Chernova N.V. 2008. Systematics and phylogeny of fish of the genus *Liparis* (Liparidae, Scorpaeniformes) // J. Ichthyol. V. 48. № 10. P. 831–852.
<https://doi.org/10.1134/S0032945208100020>
- Kido K., Kitagawa D. 1986. Development of larvae and juveniles of *Rhinoliparis barbifer* (Liparidae) // Indo-Pacific Fish Biology / Eds. Uyeno T. et al. Tokyo: Ichthyol. Soc. Jpn. P. 697–702.
- Matarese A.C., Kendall A.W. Jr., Blood D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes // US Dept. Comm. NOAA Tech. Rept. NMFS 80. 652 p.
- Matarese A.C., Blood D.M., Picquelle S.J., Benson J.L. 2003. Atlas of abundance and distribution patterns of ichthyoplankton from the Northeast Pacific Ocean and Bering Sea ecosystems based on research conducted by the Alaska Fisheries Science Center (1972–1996) // NOAA Prof. Pap. NMFS 1. 288 p.
- WoRMS Editorial Board. 2021. World Register of Marine Species.
<https://doi.org/10.14284/170>

УДК 597.58.591.5

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О *ADELOSEBASTES LATENS* (SEBASTIDAE) ИЗ РАЙОНА ПОДВОДНЫХ ПОДНЯТИЙ ИМПЕРАТОРСКОГО ХРЕБТА (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ТИХОГО ОКЕАНА)

© 2022 г. Ю. К. Курбанов¹, *, Е. А. Михалюгин¹

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

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

Поступила в редакцию 30.09.2020 г.

После доработки 27.10.2020 г.

Принята к публикации 27.10.2020 г.

По материалам, собранным в районе Императорского подводного хребта в ходе ярусного промысла, впервые приводятся данные о встречаемости, распределении, некоторых особенностях биологии и экологии *Adelosebastes latens*. Этот сравнительно редкий представитель морских окуней отмечен в свальной области гор Джингу, Оджин, Лира и Коко на глубинах от 512 до 1068 м. В уловах исследуемый вид был представлен особями длиной 24–39 см, массой 180–1085 г в возрасте 15–30 лет. Выявлены различия в сроках полового созревания самцов и самок. Предполагается, что *A. latens* является икротечущим видом с внутренним оплодотворением, нерест которого происходит весной.

Ключевые слова: *Adelosebastes latens*, Sebastidae, биология, ярусный промысел, уловы, гайоты, Императорский хребет.

DOI: 10.31857/S0042875221060102

Ихтиофауна Императорского подводного хребта – одного из крупнейших в северо-западной части Тихого океана – является уникальной по своему составу и в настоящий момент остаётся слабо изученной. Списки рыб, обитающих на гайотах этой горной цепи, как и сведения об особенностях их жизненного цикла, до сих пор имеют предварительный или отрывочный характер (Новиков и др., 1981; Humphreys et al., 1984; Борец, 1986а; Куликов, Кодолов, 1991; Парин, Пахоруков, 2003; Belyaev, Darnirsky, 2005; Mundy, 2005; Пахоруков, 2005; Сомов и др., 2019). Исключение составляют низкотелый берикс *Beryx splendens* и кабан-рыба *Pseudopentaceros wheeleri*, активную добычу которых вели в 1960–1980-х гг. (Sasaki, 1974; Борец, 1975, 1977, 1979, 1986б; Федосова, 1976; Дарницкий и др., 1984; Humphreys et al., 1984; Boehlert, Sasaki, 1988; Yanagimoto, 2004; Nishida et al., 2016), а также морской монах *Erilepis zonifer*, ставший с начала 2000-х гг. почти на 10 лет целевым объектом ограниченного ярусного лова в данном районе (Байталюк и др., 2010; Золотов, Спирин, 2012; Золотов и др., 2014).

Достоверно известно об обитании пяти видов семейства Sebastidae в акватории Императорского хребта. В их число входят: беспузырники кинмейский *Helicolenus fedorovi* и необычный *H. avius*, гайотский хоцук *Hozukius guyotensis*, вспылчивый

окунь *Sebastes iracundus*, а также *Adelosebastes latens*¹ (Капаяма, 1981; Новиков и др., 1981; Борец, Барсуков, 1983; Борец, 1986а; Снытко, 2001; Nakabo, 2002; Барсуков, 2003; Mundy, 2005; Pride, 2017). Последний из перечисленных считается редким представителем морских окуней в данном районе. Сведения о нём ограничиваются в основном местами поимок, глубинами обитания, максимальными размерами и особенностями его внешней морфологии (Eschmeyer et al., 1979; Барсуков и др., 1983; Orr et al., 2000; Mecklenburg et al., 2002; Love et al., 2005; Mundy, 2005; Maslenikov et al., 2013).

Цель работы – охарактеризовать встречаемость, распределение и некоторые особенности биологии и экологии *A. latens* на подводных горах Императорского хребта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные, полученные в ходе донного ярусного промысла морского монаха в южной части Императорского хребта на подводных возвышенностях Нинтоку, Джингу, Оджин, Лира и Коко (рис. 1) летом 2009 г. на судах типа

¹ Русское название *A. latens* отсутствует, мы предлагаем использовать перевод одного из английских вариантов (Emperor rockfish) – императорский окунь.

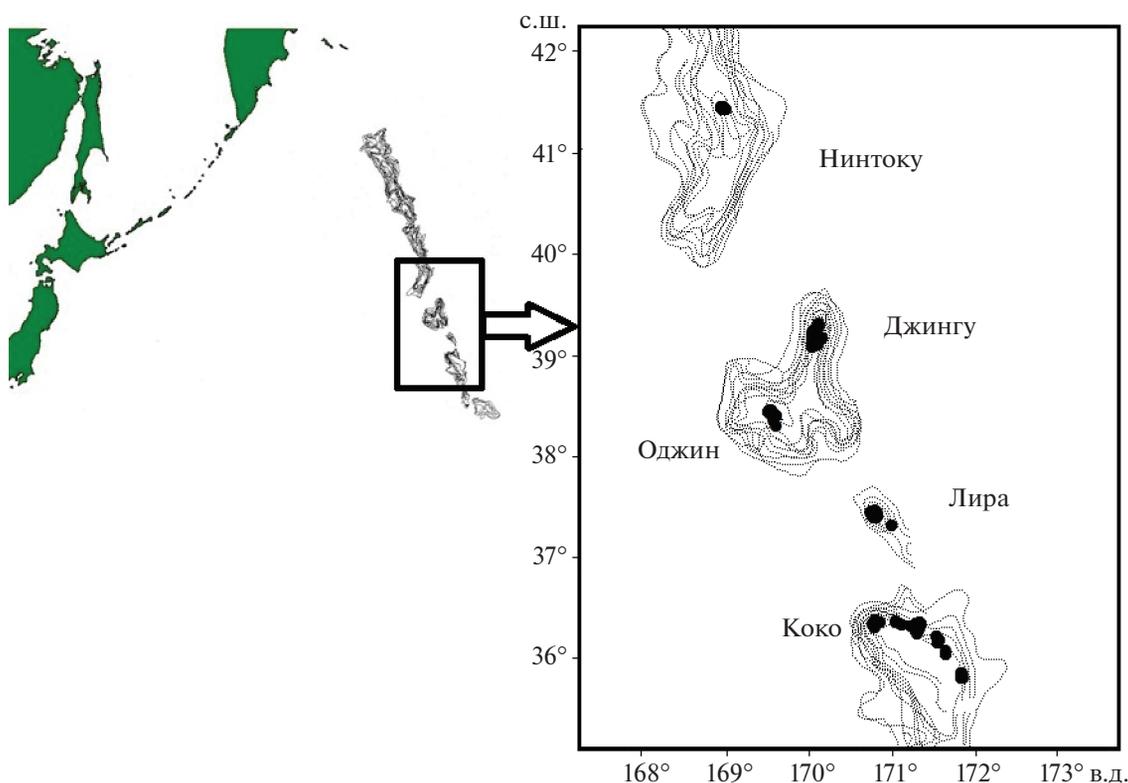


Рис. 1. Места проведения ярусных работ (●) на подводных возвышенностях Императорского хребта летом 2009 г.

средний ярусник морозильный (СЯМ) – “Аланетт” и “Антиас”, оснащённых ярусно-крючковыми линиями Автолайн (“Mustad”, Норвегия). Линии состояли из наживочной и выборочной машин, сепаратора крючков и системы хранения ярусных порядков. Скорость судов во время постановок составляла в среднем 5.5 узлов. Работы вели круглосуточно. Время застоя варьировало от 1 ч 40 мин до 23 ч 10 мин. В качестве наживы использована мороженая сельдь. Всего выполнено 412 ярусно-постановок на глубинах от 371 до 1197 м.

Пространственное распределение уловов *A. latens* строили с помощью программы ArcView GIS 3.3. Частоту встречаемости вида оценивали числом результативных ярусно-постановок (% общего числа), в уловах которых он наблюдался. Всего отловили 91 экз. *A. latens*. Из них 90 экз. подвергли биологическому анализу, в ходе которого измеряли абсолютную длину рыб (*TL*) от кончика рыла до конца лучей хвостового плавника, определяли массу (общую и без внутренностей) и пол особей. Возраст определили у 75 экз. по обожжённым поперечным слоям отолитов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вид впервые был описан в 1979 г. по одному экземпляру, пойманному в районе гайотов Импе-

раторского хребта (Eschmeyer et al., 1979). Авторы отмечали ряд внешних черт, которые сближали данный вид с представителями рода *Sebastolobus*: хорошо развитые шипы верхней части головы, наличие острого гребня на подглазничной опоре, разделение грудного плавника на две лопасти, отсутствие плавательного пузыря и другие (рис. 2). Тем не менее по своим морфологическим признакам он занимал промежуточное положение между другими таксонами семейства Sebastidae, что в дальнейшем и определило его включение в отдельный род *Adelosebastes*, который в настоящее время является монотипичным (Барсуков и др., 1983; Ishida, 1994). Последующие находки *A. latens* располагались между подводными поднятиями Суйко и Коко, и до определённого времени его считали эндемиком Императорского хребта (Kanayama, 1981; Новиков и др., 1981; Барсуков и др., 1983; Amaoka, 1984; Humphreys et al., 1984; Борец, 1986a; Ishida, 1994). Позднее этот вид был обнаружен с тихоокеанской стороны Алеутского архипелага южнее о-вов Илак и Амля (Ogg, Baker, 1996; Maslenikov et al., 2013). Таким образом, императорский окунь имеет амфиокеанский (превращённый) ареал в северной части Тихого океана.

Во время проведения ярусного лова морского монаха в районе гайотов Императорского хребта летом 2009 г. *A. latens* оказался сравнительно ред-

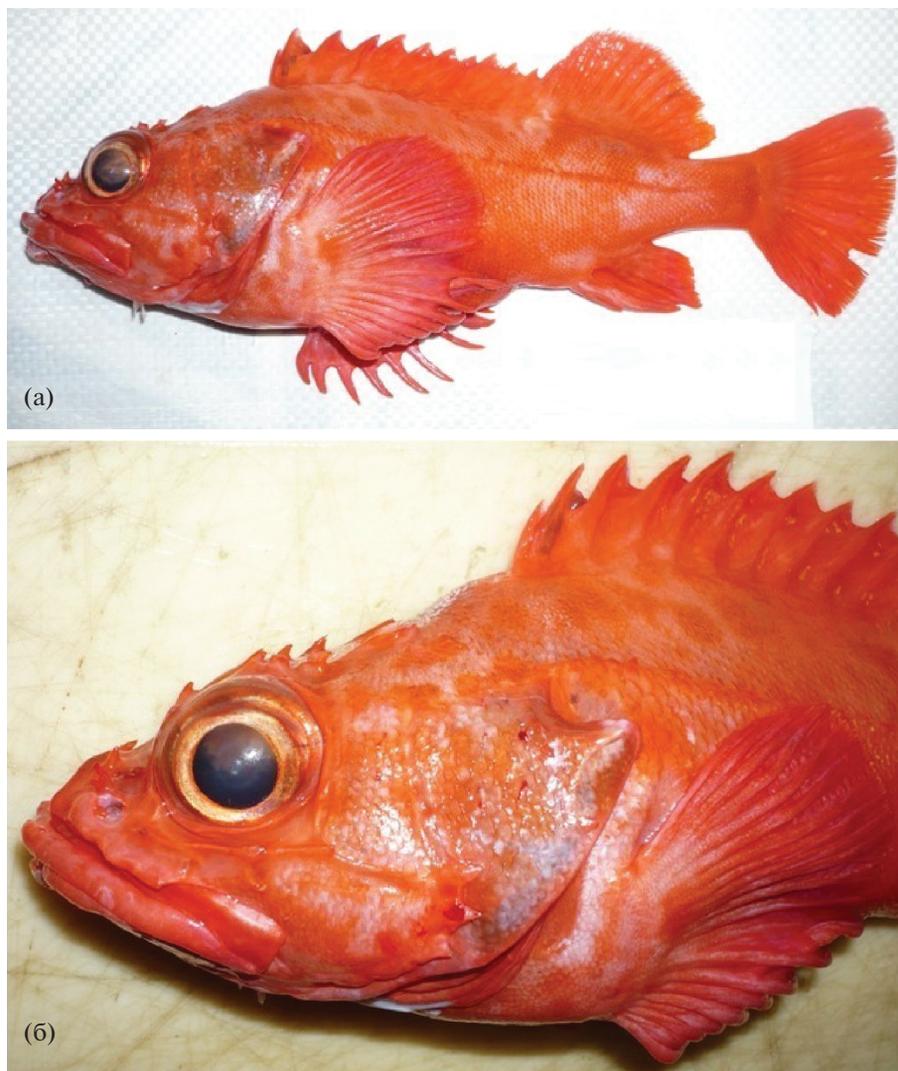


Рис. 2. *Adelsebastes latens*: а – общий вид, б – голова с хорошо развитыми шипами и острым гребнем на подглазничной опоре.

ким видом – встречаемость составила 11.4% общего числа постановок. Данный вид был отмечен на возвышенностях и в свальной области гор Оджин, Лира, Коко и Джингу. Юго-западный свал последнего из перечисленных участков оказался наиболее продуктивным – уловы в некоторых случаях достигали 18 экз/1000 крючков (рис. 3а). На склонах гор Оджин, Лира и Коко окунь был отмечен единичными поимками – до 5 экз/1000 крючков (рис. 3б–3г); в северной части района исследований (гора Нинтоку) не встречался.

Согласно современным представлениям, императорский окунь характеризуется как батибентальный вид, обитающий на глубинах от 352 до 1200 м (Orr et al., 2000; Mecklenburg et al., 2002; Maslenikov et al., 2013). Летом 2009 г. он встречался в довольно широком батиметрическом диапазоне – 512–1068 м; повышенные концентрации

отмечены на глубинах >700 м, максимальные уловы (25.2%) – 801–900 м (рис. 4). Следует подчеркнуть, что подобные особенности вертикального распределения уловов императорского окуня связаны в основном с глубиной нахождения ярусных порядков, так как они различались в зависимости от батиметрии и крутизны подводных гор, а также удобством их постановки. Соответственно не стоит исключать, что *A. latens* может образовывать повышенные концентрации и в других диапазонах глубин. Также, по указаниям некоторых исследователей (Roden et al., 1982; Курносова, Наревич, 2019; Сомов и др., 2019), в данном районе на глубинах 500–1000 м температура придонных вод составляет 3–5°C, а солёность – 34.0–34.3‰. Вероятнее всего, эти гидрологические показатели следует рассматривать как

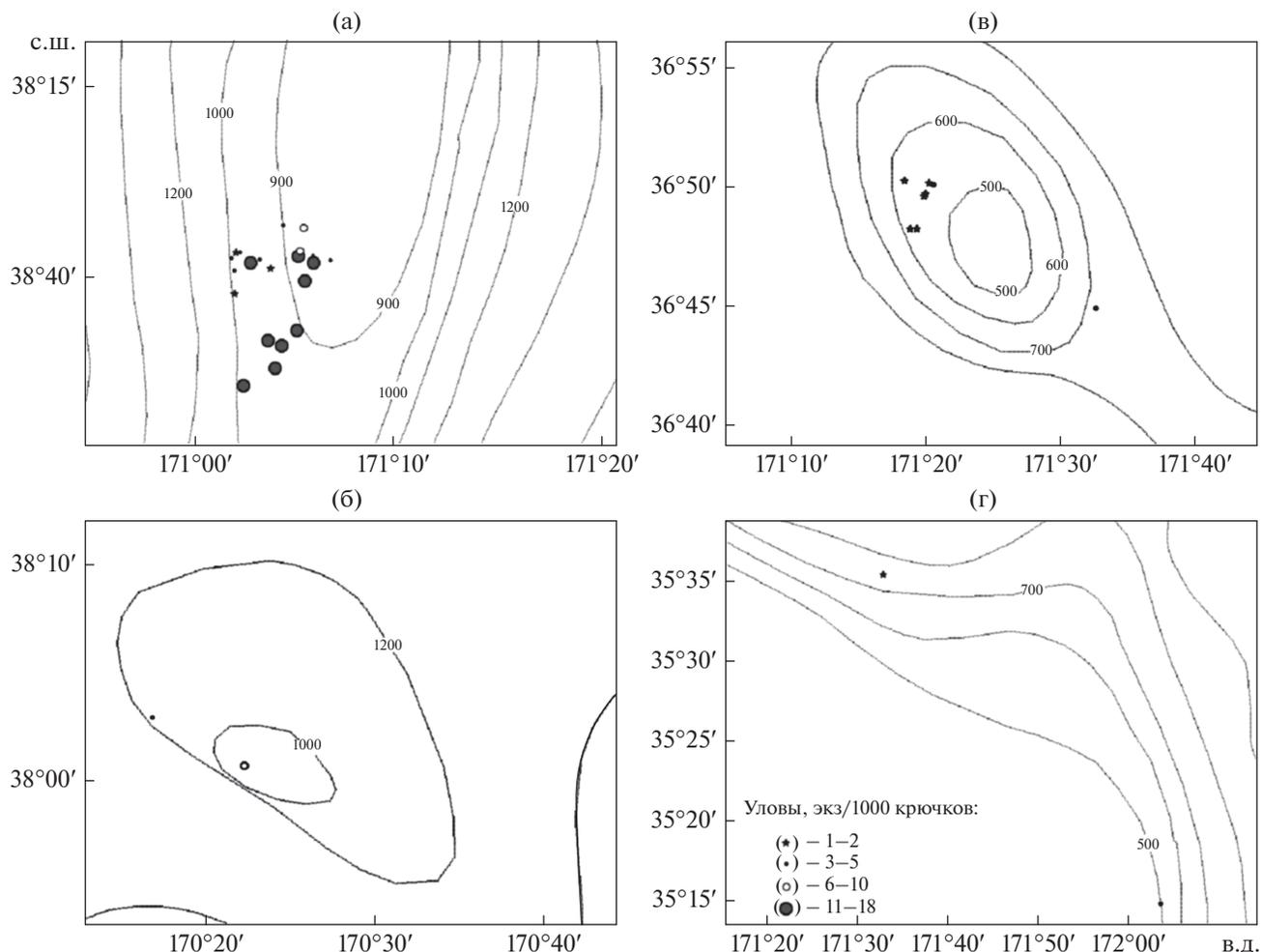


Рис. 3. Пространственное распределение уловов *Adelsebastes latens* (экз/1000 крючков) в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.: (а) – Джингу, (б) – Оджин, (в) – Лира, (г) – Коко; (—) – изобаты.

наиболее подходящие условия для обитания императорского окуня.

В уловах совместно с *A. latens* встречались 19 видов рыб из 13 семейств; наибольшее их число

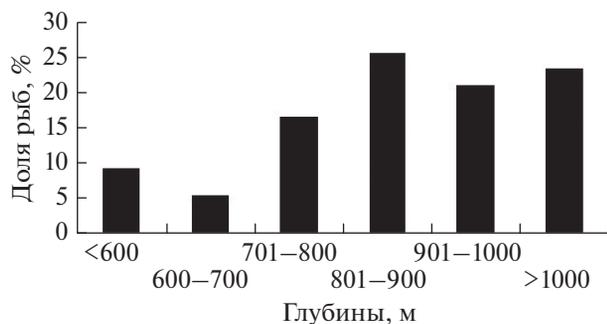


Рис. 4. Батиметрическое распределение *Adelsebastes latens* в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.

отмечено в диапазоне 800–900 м (табл. 1). На всех глубинах императорскому окуню сопутствовали два вида – морской монах и чёрная собачья акула *Centroscyllium excelsum*, а также группа видов морских рыб рода *Lepidion*². Для сравнения: у о-ва Илак Алеутской гряды в уловах с *A. latens* были отмечены угольная рыба *Anoplopoma fimbria*, аляскинский шипощёк *Sebastes alascanus*, северный морской окунь *Sebastes borealis*, синекорый палтус *Reinhardtius hippoglossoides* и некоторые представители семейств Rajidae и Macrouridae (Org, Baker, 1996). Однако подобные отличия обусловлены региональными особенностями ихтиофауны в разных акваториях северной части Тихого океана.

² В настоящее время в районе Императорского хребта отмечены два вида рода *Lepidion* – *L. schmidt* и *L. inosimae*. Они имеют схожие особенности внешней морфологии, поэтому отличить их друг от друга в условиях промыслового судна практически невозможно.

Таблица 1. Видовой состав и частота встречаемости рыб, отмеченных в ярусных уловах совместно с *Adelosebastes latens* в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г., %

Вид	Глубины, м					
	<600	600–700	701–800	801–900	901–1000	>1000
I. Carcharhinidae						
1. <i>Prionace glauca</i>				10.5	21.4	
II. Scyliorhinidae						
2. <i>Apristurus fedorovi</i>				5.3		
III. Etmopteridae						
3. <i>Centroscyllium excelsum</i>	66.7	25.0	100.0	89.5	78.6	100.0
4. <i>Etmopterus cf. pusillus</i>	50.0	25.0	100.0			
IV. Squalidae						
5. <i>Squalus</i> sp.		25.0				
V. Chimaeridae						
6. <i>Hydrolagus purpureescens</i>	16.7		50.0	15.8	21.4	50.0
VI. Synaphobranchidae						
7. <i>Synaphobranchus kaupii</i>				15.8	14.3	50.0
VII. Nemichthyidae						
8. <i>Nemichthys scolopaceus</i>				5.3		
VIII. Alepisauridae						
9. <i>Alepisaurus ferox</i>					7.1	
IX. Macrouridae						
10. <i>Albatrossia pectoralis</i>					7.1	
11. <i>Coelorhynchus gilberti</i>				36.8		50.0
12. <i>C. matsubarai</i>	16.7		50.0			
13. <i>Coryphaenoides acrolepis</i>					35.7	100.0
X. Moridae						
14. <i>Antimora microlepis</i>				15.8	42.9	100.0
15. <i>Lepidion</i> spp.	83.3	100.0	100.0	52.6	85.7	100.0
16. <i>Physiculus japonicus</i>		25.0				
XI. Oreosomatidae						
17. <i>Allocyttus folletti</i>				5.3	7.1	
XII. Sebastidae						
18. <i>Hozukius guyotensis</i>	50.0	50.0		15.8		
XIII. Anoplopomatidae						
19. <i>Erilepis zonifer</i>	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	50.0

Обращают на себя внимание поимки пурпурного гидролага *Hydrolagus purpureescens* и акулы *C. excelsum* на глубинах < 800 м, что не характерно для этих хрящевых рыб. Как известно, первый вид обитает в батиметрическом диапазоне 800–1950 м (Новиков и др., 1981; Nakaya, 1984; Chave, Mundy, 1994; Compagno, 2005; Mundy 2005; Полтев, Шейко, 2007; Weigmann, 2016), а второй – 800–1000 м (Shirai, Nakaya, 1990; Hatooka, 2002). Наши данные существенно расширяют верхние границы вертикального распространения *H. purpureescens* (596 м) и *C. excelsum* (570 м).

Информация о биологической характеристике императорского окуня в литературе ограничивается только его максимальными размерами. Известно, что это сравнительно мелкий вид семейства Sebastidae, который может достигать *TL* 41 см (Orr et al., 2000; Love et al., 2005). В ярусных уловах на исследуемой акватории его длина варьировала в пределах 24–39 см (рис. 5а), масса – 180–1085 г (рис. 5б). В нашей выборке преобладали самцы (61.1%), которые характеризовались большими размерами, чем самки. Среди самцов в уловах доминировали особи *TL* 31–34 см массой 500–700 г,

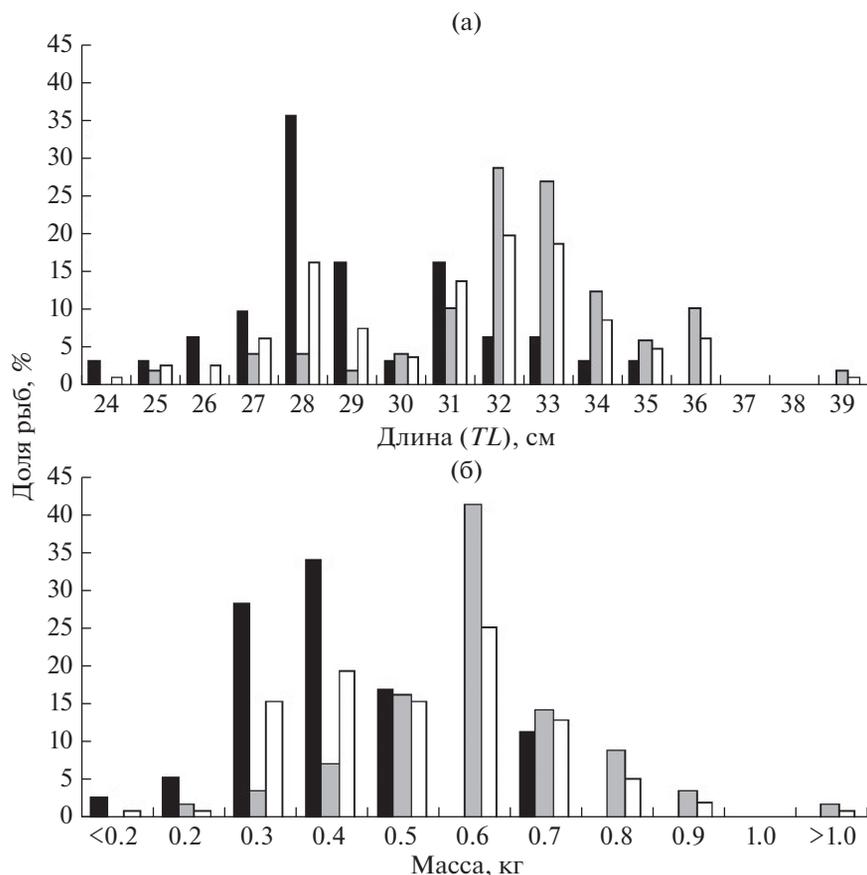


Рис. 5. Размерный (а) и весовой (б) состав *Adelosebastes latens* в ярусных уловах в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.: (■) – самки ($M = 29.11$ см, 0.41 кг, $n = 35$ экз.), (▒) – самцы ($M = 32.44$ см, 0.61 кг, $n = 55$ экз.), (□) – оба пола ($M = 31.14$ см, 0.53 кг, $n = 91$ экз.).

среди самок – 27–29 см и 300–400 г. Однако утверждать о наличии полового диморфизма по размерно-весовым характеристикам у исследуемого вида пока рано из-за малого объёма исследованного материала.

У императорского окуня между длиной (TL , см) и массой тела (W , г) отмечена тесная связь, которая аппроксимируется степенной функцией: $W = 0.0044 TL^{3.3897}$, $R^2 = 0.9565$. Линия регрессии хорошо отражает эмпирические данные (рис. 6). Отметим, что показатель степени, равный 3.3897, указывает на возрастание упитанности рыб с увеличением их размеров.

Императорский окунь, как и многие представители семейства Sebastidae, является долгоживущим видом: в ярусных уловах присутствовали рыбы в возрасте 15–30 лет (рис. 7). Среди самцов преобладали особи 20–24, а самок – 19–23 лет. По нашим данным, исследуемый вид характеризуется низким темпом роста (табл. 2). Годовой прирост у рыб старше 15 лет варьирует в пределах 0.5–1.5 см. Некоторое уменьшение средней длины и массы с возрастом объясняется малым чис-

лом проанализированных особей. Следует подчеркнуть, что возрастные характеристики были получены для рыб TL 25–36 см; мы не располагаем регистрирующими структурами более крупных особей. Однако, учитывая низкий темп линейного роста и максимальную длину, которую достигает *A. latens* (41 см), можно предположить, что продолжительность его жизни составляет 35–37 лет.

Среди тихоокеанских рыб семейства Sebastidae императорский окунь по своим биологическим показателям наиболее близок к длиннопёрому шипошёку *Sebastolobus macrochir*, который характеризуется тугорослостью и относительно небольшими размерами. Его предельная длина составляет 46 см, масса – 1.5 кг, а максимальный возраст по разным оценкам – от 30–35 до 42 лет (Новиков, 1974; Орлов, 1996; Володин, 2000; Токранов, 2000; Антонов, 2011).

Собранные летом 2009 г. материалы в районе подводных поднятий Императорского хребта свидетельствуют о различиях в сроках полового созревания самцов и самок (рис. 8). Это свойственно многим видам морских окуней (Нови-

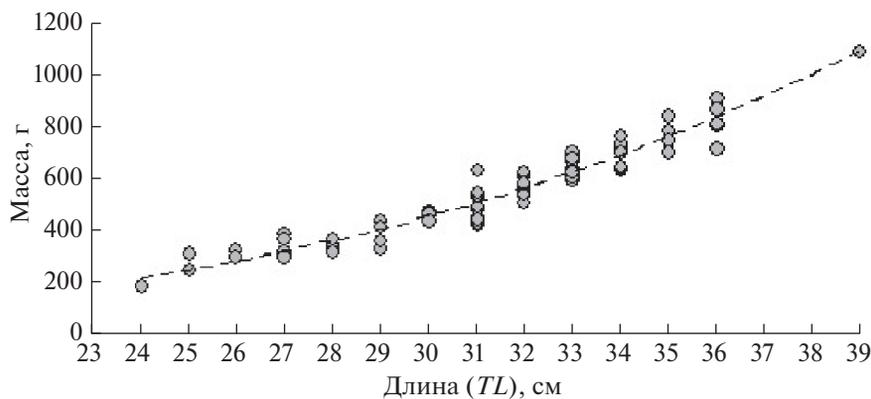


Рис. 6. Зависимость длина–масса *Adelosebastes latens* в районе подводных гор Императорского хребта.

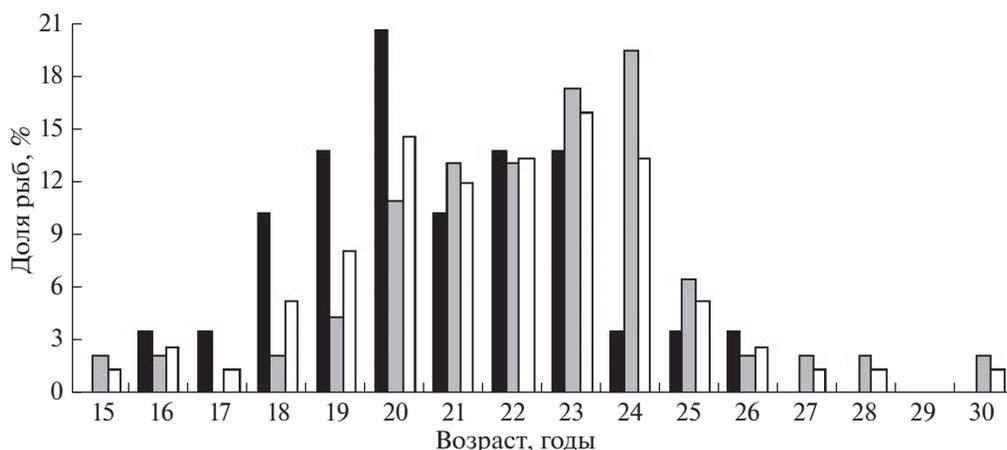


Рис. 7. Возрастной состав *Adelosebastes latens* в ярусных уловах в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.: самки – $M = 20.7$ года, $n = 29$ экз., самцы – $M = 22.4$ года, $n = 46$ экз., оба пола – $M = 21.8$ года, $n = 75$ экз.; обозначения см. на рис. 5.

ков, 1974; Снытко, 2001). Среди самок *A. latens* преобладали особи с посленерестовыми гонадами VI (20.0%) и VI–II (42.9%) стадий зрелости и впервые созревающие II–III (25.7%). Среди самцов доминировали (63.6%) особи с семенниками III стадии зрелости; помимо них отмечены рыбы в преднерестовом состоянии (IV стадия). Отсутствие в уловах одновременно текущих особей обоих полов и посленерестовых самцов позволяет предположить, что императорский окунь является икромечущим видом с внутренним оплодотворением. Исходя из времени проведения работ (июнь–июль) и наличия самок с гонадами, проходящими периоды выбоя и покоя, вероятно, вымет икринок происходит весной.

Судя по данным табл. 3, императорский окунь созревает при TL 24–25 см, а массово — при 28–33 см. Однако, учитывая отсутствие в наших уловах особей $TL < 24$ см, нельзя исключать более ранние сроки достижения половой зрелости.

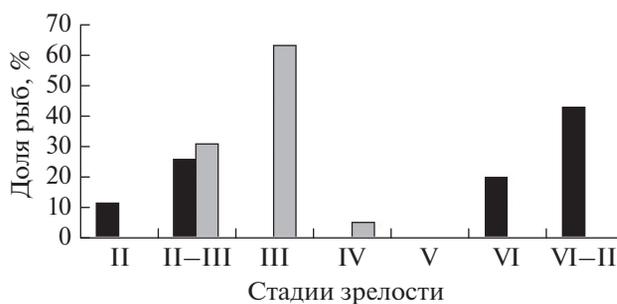


Рис. 8. Стадии зрелости гонад *Adelosebastes latens* в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.; обозначения см. на рис. 5.

По типу питания *A. latens*, вероятно, относится к хищно-бентосоядным рыбам: в желудках отмечены крабы и креветки. В связи с тем, что подъём с больших глубин вызвал в более чем 80% случаев опорожнение желудков, об этом можно судить

Таблица 2. Показатели длины и массы особей *Adelosebastes latens* разного возраста в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.

Возраст, годы	Длина (TL), см		Масса, г		Число рыб, экз.
	min–max	M	min–max	M	
15		27.00		385.0	1
16	26.5–27.0	26.75	295–360	327.5	2
17		25.00		310.0	1
18	26.5–31.5	28.38	290–555	378.8	4
19	27.5–32.5	29.08	320–605	397.5	6
20	27.5–33.0	30.04	315–625	455.5	11
21	27.5–33.0	30.56	360–675	516.7	9
22	25.0–33.5	30.05	245–660	486.5	10
23	30.0–35.5	32.17	420–835	585.0	12
24	31.0–36.0	32.85	475–810	632.0	10
25	28.0–34.0	31.75	365–760	606.3	4
26	34.0–35.0	34.50	735–745	740.0	2
27		33.50		695.0	1
28		33.50		635.0	1
29					
30		33.00		635.0	1

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

Таблица 3. Соотношение особей *Adelosebastes latens* с гонадами разных стадий зрелости в разных размерных группах в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.

Пол	Стадия зрелости	Размерная группа (TL), см							
		24–25	26–27	28–29	30–31	32–33	34–35	36–37	38–39
Самцы	II–III		100.0	100.0		37.0	22.2		
	III	100.0			100.0	59.3	77.8	60.0	100.0
	IV					3.7		40.0	
Самки	II	50.0		6.3	16.7		50.0		
	II–III		20.0	18.8	33.3	50.0	50.0		
	VI			37.5		25.0			
	VI–II	50.0	80.0	37.5	50.0	25.0			

лишь косвенно. Поэтому спектр питания императорского окуня, несомненно, намного шире.

ВЫВОДЫ

1. На подводных поднятиях Императорского хребта *A. latens* является сравнительно редким видом семейства Sebastidae. Он отмечался на возвышенностях и в свальной области гор Оджин, Лира, Коко и наиболее часто Джингу. Основные скопления приурочены к глубинам >700 м, с максимальными уловами на 801–900 м.

2. В уловах *A. latens* был представлен особями TL 24–39 см массой 180–1085 г в возрасте 15–30 лет,

т.е. данный вид характеризуется низким темпом линейного роста и большой продолжительностью жизни.

3. Выявлены различия в сроках полового созревания самцов и самок, а внешний вид самих гонад, вероятно, может говорить о том, что *A. latens* является икромечущим видом с внутренним оплодотворением, у которого вымет икринок происходит весной.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны И.Ю. Спирину (КамчатНИРО), участвовавшему в экспедиции на Им-

ператорский хребет и собравшему значительную часть первичного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: Изд-во ВНИРО, 244 с.
- Байталюк А.А., Карякин К.А., Орлов А.М. 2010. Ресурсы талассобатиали Императорского подводного хребта: освоение, состояние запасов и возможность экспедиционного промысла // Вопр. рыболовства. Т. 11. № 4 (44). С. 801–816.
- Барсуков В.В. 2003. Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // Тр. ЗИН РАН. Т. 295. 320 с.
- Барсуков В.В., Борец Л.А., Кодолов Л.С., Снытко В.А. 1983. Новые данные об *Adelosebastes latens* Eschmeyer, Abe et Nakano, 1979 (Scorpaenidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 4. С. 538–543.
- Борец Л.А. 1975. Итоги исследований биологии кабан-рыбы (*Pentaceros richardsoni* Smith) // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 6. С. 82–90.
- Борец Л.А. 1977. Динамика размерно-возрастного состава уловов кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* (Smith) // Там же. Вып. 8. С. 65–69.
- Борец Л.А. 1979. Популяционная структура кабан-рыбы Императорских гор и Гавайского подводного хребта // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 3. С. 402–407.
- Борец Л.А. 1986а. Ихтиофауна северо-западного и Гавайского подводных хребтов // Там же. Т. 26. Вып. 2. С. 208–220.
- Борец Л.А. 1986б. Кабан-рыба // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 273–281.
- Борец Л.А., Барсуков В.В. 1983. Новые данные о кинмейском беспузырнике *Helicolenus fedorovi* Barsukov (Sebastinae, Scorpaenidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 2. С. 179–185.
- Володин А.В. 2000. Возраст и рост длиннопёрого шипощёка *Sebastolobus macrochir* тихоокеанской стороны северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 120–129.
- Дарницкий В.Б., Болдырев В.З., Волков А.Ф. 1984. Условия обитания и некоторые особенности экологии рыб подводных гор северо-центральной части Тихого океана // Условия образования промысловых скоплений рыб. М.: Изд-во ВНИРО. С. 64–77.
- Золотов О.Г., Спиринов И.Ю. 2012. О промысле и численности эрилеписа (*Eriolepis zonifer*) в районе подводного Императорского хребта (северо-западная часть Тихого океана) // Изв. ТИНРО. Т. 168. С. 79–88.
- Золотов О.Г., Спиринов И.Ю., Зудина С.М. 2014. Новые данные об ареале, биологии и численности эрилеписа *Eriolepis zonifer* (Anoplomatidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 288–302.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214020179>
- Куликов М.Ю., Кодолов Л.С. 1991. Об ихтиофауне подводных поднятий Тихого океана // Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 168–177.
- Курносова А.С., Наревич И.С. 2019. Океанологические и гидрохимические исследования на поднятиях Императорского хребта в весенне-летний сезон 2019 г. // Матер. VII науч.-практ. конф. “Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 225–227.
- Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. промышленность, 308 с.
- Новиков Н.П., Кодолов Л.С., Гаврилов Г.М. 1981. Предварительный список рыб Императорского подводного хребта // Рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 32–35.
- Орлов А.М. 1996. Пространственное распределение и размерный состав наиболее массовых скорпеновых (Scorpaenidae, Pisces) мезобентали северных Курильских о-вов // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 149–177.
- Парин Н.В., Пахоруков Н.П. 2003. Типичная классификация ассоциированных с дном рыб, обитающих в талассной эпимезобентали Мирового океана (по данным наблюдений из подводных обитаемых аппаратов) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 21–33.
- Пахоруков Н.П. 2005. Поведение и распределение донных и придонных рыб на Императорском подводном хребте (Тихий океан) // Там же. Т. 45. № 1. С. 109–116.
- Полтев Ю.Н., Шейко Б.А. 2007. Поимка гидролага *Hydrolagus cf. purpureus* (Gilbert, 1905) (Chimeriformes: Chimaeridae) у юго-восточного Сахалина // Там же. Т. 47. № 5. С. 648–656.
- Снытко В.А. 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 468 с.
- Сомов А.А., Канзепарова А.Н., Вазюва А.С. и др. 2019. Некоторые предварительные результаты исследований на Императорском хребте в апреле 2019 г. // Тр. ВНИРО. Т. 175. С. 208–219.
- Токранов А.М. 2000. Распределение и размерно-возрастной состав морских окуней рода *Sebastolobus* в верхней батиали Юго-Восточной Камчатки // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 90–96.
- Федосова Р.А. 1976. Некоторые данные о питании кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* Smith на банках Гавайского хребта // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 7. С. 29–36.
- Amaoka K. 1984. *Adelosebastes latens* // The fishes of the Japanese Archipelago / Eds. Masuda H. et al. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 315.
- Belyaev V.A., Darnitskiy V.B. 2005. Features of oceanography and ichthyofauna composition on the Emperor Ridge // Deep Sea 2003: Conference governance and management of deep-sea fisheries. Pt. 1 / Ed. Shotton R. Queenstown, New Zealand: FAO. P. 107–124.
- Boehlert G.W., Sasaki T. 1988. Pelagic biogeography of the armorhead, *Pseudopentaceros wheeleri*, and recruitment to isolated seamounts in the North Pacific Ocean // Fish. Bull. US. V. 86. P. 453–465.

- Chave E.H., Mundy B.C.* 1994. Deep-sea benthic fish of the Hawaiian Archipelago, Cross Seamount, and Johnston Atoll // *Pac. Sci.* V. 48 № 4. P. 367–409.
- Compagno L.J.V.* 2005. Checklist of living Chondrichthyes // Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes – sharks, batoids and chimaeras / Ed. Hamlett W.C. *Enfield: Sci. Publ.* P. 503–548.
- Eschmeyer W.N., Abe T., Nakano S.* 1979. *Adelosebastes latens*, a new genus and species of scorpionfish from the North Pacific Ocean (Pisces, Scorpaenidae) // *Uo (Jpn. Soc. Ichthyol.)*. № 30. P. 77–84.
- Hatooka K.* 2002. Etmopteridae // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species* / Ed. Nakabo T. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 144–146, 1443–1444.
- Humphreys R.L., Tagami D.T., Seki M.P.* 1984. Seamount fishery resources within the southern Emperor-northern Hawaiian Ridge area // *Proc. Res. Invest. Northwest. Hawaiian Islands*. V. 1. Sea Grant Miscellaneous Rept. UNIH-SEAGRANT-MR-84-01. P. 283–327.
- Ishida M.* 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaenoidei (Pisces: Scorpaeniformes) // *Bull. Nansei Nat. Fish. Res. Inst.* V. 27. P. 1–112.
- Kanayama T.* 1981. Scorpaenid fishes from the Emperor Seamount chain // *Res. Inst. N. Pacif. Fish. Hokkaido Univ. Spec. Vol.* P. 119–129.
- Love M.S., Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2005. Resource inventory of marine and estuarine fishes of the West Coast and Alaska. OCS Study MMS 2005-030 and USGS/NBII 2005-001. 276 p.
- Maslenikov K.P., Orr J.W., Stevenson D.E.* 2013. Range extensions and significant distributional records for eighty-two species of fishes in Alaskan marine waters // *Northwest. Naturalist*. V. 94. P. 1–21.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2002. *Fishes of Alaska*. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Mundy B.C.* 2005. *Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago*. Honolulu: Bishop Museum Press, 704 p.
- Nakabo T.* 2002. Scorpaenidae // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*. V. 2 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 565–595, 1519–1522.
- Nakaya K.* 1984. Family Chimaeridae–Ratfishes // *The fishes of the Japanese Archipelago* / Eds. Masuda H. et al. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 17.
- Nishida K., Murakami C., Yonezaki S. et al.* 2016. Prey use by three deep-sea fishes in the Emperor Seamount waters, North Pacific Ocean, as revealed by stomach contents and stable isotope analyses // *Environ. Biol. Fish.* V. 99. № 4. P. 325–333.
<https://doi.org/10.1007/s10641-016-0477-x>
- Orr J.W., Baker D.C.* 1996. New North American records of the northeast Pacific scorpaenids *Adelosebastes latens* and *Sebastes glaucus* // *Alaska Fish. Res. Bull.* V. 3. P. 94–102.
- Orr J.W., Brown M.A., Baker D.C.* 2000. Guide to rockfishes (Scorpaenidae) of the genera *Sebastes*, *Sebastolobus*, and *Adelosebastes* of the northeast Pacific Ocean // *US. Dept. Commr. NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-117*. 47 p.
- Pride I.G.* 2017. *Deep-Sea fishes: biology, diversity, ecology and fisheries*. Cambridge: Camb. Univ. Press, 492 p.
<https://doi.org/10.1017/9781316018330>
- Roden G.I., Taft B.A., Ebbesmeyer C.C.* 1982. Oceanographic aspects of the Emperor Seamounts region // *J. Geophys. Res.* V. 87. № C12. P. 9537–9552.
- Sasaki T.* 1974. The pelagic armorhead, *Pentaceros richardsoni* Smith, in the North Pacific // *Bull. Jpn. Soc. Fish. Ocean.* V. 24. P. 156–65.
- Shirai S., Nakaya K.* 1990. A new squalid species of the genus *Centroscyllium* from the Emperor Seamount Chain // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 36. № 4. P. 391–398.
- Weigmann S.* 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity // *J. Fish Biol.* V. 88. № 3. P. 837–1037.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12874>
- Yanagimoto T.* 2004. Groundfish fisheries and the biological properties of alfonsino, *Beryx splendens* Lowe in the Emperor Seamounts // *Fish. Biol. Ocean. Kuroshio*. V. 5. P. 99–109.

УДК 597.556.35.591.5

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ЖЕЛТОПЁРОЙ *LIMANDA ASPERA* И САХАЛИНСКОЙ *L. SAKHALINENSIS* КАМБАЛ (PLEURONECTIDAE) В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ КАМЧАТКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 2016–2020 ГГ.

© 2022 г. Р. Т. Овчеренко^{1, 2, *}, Ю. К. Курбанов¹

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

²Камчатский государственный технический университет – КамчатГТУ,
Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: madimarova.r.m@kamniro.ru

Поступила в редакцию 29.01.2021 г.

После доработки 23.03.2021 г.

Принята к публикации 26.03.2021 г.

По материалам 2016–2020 гг. выявлено, что желтопёрая *Limanda aspera* и сахалинская *L. sakhalinensis* камбалы образуют основные скопления в Авачинском (преимущественно в северной части) и Кроноцком заливах. Причём значительные скопления *L. aspera* отмечены в верхних участках шельфа, а *L. sakhalinensis* преимущественно в нижних. Мелкоразмерные особи желтопёрой камбалы (средняя длина 21.3 см) встречаются в верхних районах шельфа на глубинах < 40 м, более крупные (27.0 см) – в диапазоне 81–100 м. Мелкие особи сахалинской камбалы (17.7 см) отмечены в диапазоне 40–80 м, более крупные рыбы (22.5 см) – на глубинах 121–140 м. Динамики запасов обоих видов в период исследований носят разнонаправленный характер с тенденцией к снижению. Значения биомассы исследуемых камбал близки к показателям, полученным в 1981–1985 гг.

Ключевые слова: желтопёрая камбала *Limanda aspera*, сахалинская камбала *L. sakhalinensis*, пространственное распределение, размерный состав, состояние запасов, донный трал, тихоокеанские воды Камчатки.

DOI: 10.31857/S0042875222010118

Шельф у тихоокеанского побережья Камчатки является одним из районов обитания представителей семейства камбаловых (Pleuronectidae), имеющих важное промысловое значение. По итогам донных траловых съёмок 2016–2020 гг. средняя биомасса всех камбал в этом районе составила 17.6% от общей биомассы донных и придонных рыб. В водах у юго-восточного побережья Камчатки с 2003 по 2017 гг. вылов камбаловых варьировал от 2.7 до 13.2 тыс. т, при этом основным объектом промысла являлась северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxustra* (Овчеренко, 2019). Остальные виды встречаются не в столь значительных количествах, но их вклад в общий вылов весьма существен, в том числе и желтопёрой камбалы *Limanda aspera* (Орлов, 1998; Золотов, Захаров, 2008; Антонов, 2011). В свою очередь сахалинская камбала *L. sakhalinensis* из-за небольших размеров (≤36 см) практически не используется промыслом и является видом прилова (Линдберг, Фёдоров, 1993; Фадеев, 2005; Орлов и др., 2011).

Распределению *L. aspera* и *L. sakhalinensis* в различных рыбопромысловых районах посвящено немало работ: на шельфе у Западной (Моисеев, 1953; Дьяков, 2002, 2006, 2011; Токранов, 2018) и Северо-Восточной (Фадеев, 1987; Золотов, 2011) Камчатки, а также в юго-восточной (Фадеев, 1965, 1987) и северо-западной (Датский, Андронов, 2007) частях Берингова моря. Однако об особенностях распределения этих видов у юго-восточного побережья Камчатки информация крайне ограничена и фрагментарна, имеются лишь общие сведения (Легеза, 1959; Токранов, Полутов, 1984; Абрамова, 1990; Токранов, 1990; Дьяков и др., 1995; Орлов, 1998, 2010; Дьяков, 2006, 2007; Антонов, 2011; Орлов и др., 2011; Орлов, Токранов, 2014). Проведённое нами исследование позволяет понять, как распределяются эти виды в акватории тихоокеанских вод, и восполнить информационный пробел в их биологии.

Цель работы – изучить пространственное распределение желтопёрой и сахалинской камбал на шельфе у Юго-Восточной Камчатки, оценить их

численность и биомассу, описать размерный состав, а также рассмотреть видовой состав сопутствующих рыб в уловах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в июне–сентябре 2016–2020 гг. во время донных траловых съёмок (379 тралений) КамчатНИРО на судах МРТК “Инженер Мартынов” и РС “МРТК-316” на шельфе тихоокеанских вод Камчатки: в акватории Кроноцкого и Авачинского заливов, а также у юго-восточной оконечности п-ова. Траления осуществляли донным тралом ДТ 18.8/28.5 с вертикальным раскрытием 3.5 м и горизонтальным 16 м, за исключением 2018 г., когда использовали трал ДТ 14.3/24.2 с параметрами соответственно 3 и 12 м. Траления продолжительностью 5–30 мин выполняли только в светлое время суток в диапазоне глубин 18–250 м при средней скорости судна 3 узла.

Для построения карт распределения камбал использовали программу “ArcView 3.3”. Характер распределения рыб по акватории тихоокеанского шельфа отображён на карте растровым методом в виде небольших однотипных смежных ячеек, что обеспечивает сопоставимость значений, описывающих стандартные полигоны осреднения для исследования пространственного распределения видов (Атлас..., 2003). Плотность распределения (экз/км² и кг/км²) рассчитывали по уловам, в зависимости от протраленной площади, учитывая коэффициент уловистости, по формуле:

$$P = \frac{m}{1.852 \cdot avtk \cdot 0.001},$$

где P – плотность распределения вида, экз/км² или кг/км²; m – улов, экз. или кг; v – скорость траления, узлы; t – время траления, ч; a – горизонтальное раскрытие трала, м; k – коэффициент уловистости; 1.852 – коэффициент перевода длины, выраженной в морских милях, в километры; 0.001 – коэффициент перевода метров в километры (Аксютин, 1968; Лапко, 2002; Савин, 2012). Затем проводили осреднение данного показателя по глубинам. По отношению к рассматриваемым видам приняты коэффициенты уловистости: 0.5 для *L. aspera* и 0.4 для *L. sakhalinensis*, которые ранее были использованы в работах других исследователей (Борец, 1997; Ильинский, 2007; Савин и др., 2011).

Распределение двух видов камбал по глубинам анализировали по доле их среднего улова за 1 ч траления на определённой глубине в % суммы средних уловов за 1 ч траления на всех глубинах (Токранов, Полутов, 1984). Встречаемость (%) рассчитывали как отношение числа уловов, в которых присутствовал вид, к общему числу уловов. Длину рыб по Смитту (FL) измеряли от кончика рыла до конца средних лучей хвостового плавни-

ка с точностью до 1 мм. Всего промерено 2099 экз. *L. aspera* и 1791 экз. *L. sakhalinensis*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Встречаемость, широтное и меридиональное распределение

Желтопёрная камбала широко распространена в северной части Тихого океана. Её ареал простирается вдоль азиатского побережья от япономорских вод у п-ова Корея и с тихоокеанской стороны о-ва Хоккайдо до Британской Колумбии (о-ва Королевы Шарлотты) в северо-восточном секторе Пацифики, включая акваторию Охотского моря (за исключением Шантарских овов и средней части Курильской гряды) и Алеутского архипелага. Также отмечается в прилегающих районах Арктики, таких как восточная часть Чукотского моря и море Бофорта у м. Барроу (Моисеев, 1953; Quast, Hall, 1972; Линдберг, Фёдоров, 1993; Фадеев, 2005; Mecklenburg et al., 2007).

На столь значительном ареале желтопёрная камбала распределена неравномерно и в отдельных, порой изолированных друг от друга акваториях образует большие скопления, используемые промыслом, а в остальных случаях отмечается в виде прилова (Фадеев, 1970). К одному из районов с низкой численностью данного вида относятся воды у тихоокеанского побережья Камчатки. Несмотря на то что в период исследований частота встречаемости желтопёрой камбалы варьировала от 42.5 до 53.8%, её доля по массе в уловах уступала другим камбаловым, составляя ~5.9%. Отметим, что, по данным Полутова (1967), в начале 1950-х гг. желтопёрная камбала являлась доминирующим видом в этой акватории.

Мы отметили прерывистый характер распределения желтопёрой камбалы у тихоокеанского побережья Камчатки (рис. 1а). Основные скопления (до 95 кг/км²) были сосредоточены в Авачинском и Кроноцком заливах. Между ними, в акватории, прилегающей к м. Шипунский, плотности скоплений были незначительными и редко достигали 10 кг/км². Можно заключить, что в исследуемом районе обитает несколько самостоятельных, обособленных друг от друга группировок данного вида с наибольшей плотностью распределения в Кроноцком заливе. В пользу этого предположения может служить тот факт, что из-за слабо развитой шельфовой зоны у юго-восточного побережья желтопёрная камбала не совершает протяжённых миграций в меридиональном направлении, как это выражено, например, у Западной Камчатки (Полутов, Пашкеев, 1967). В связи с этим основные её скопления в исследуемом районе приурочены к глубоководным каньонам, расположенным в акватории вдающихся в полуостров заливов, в пределах которых камбала про-

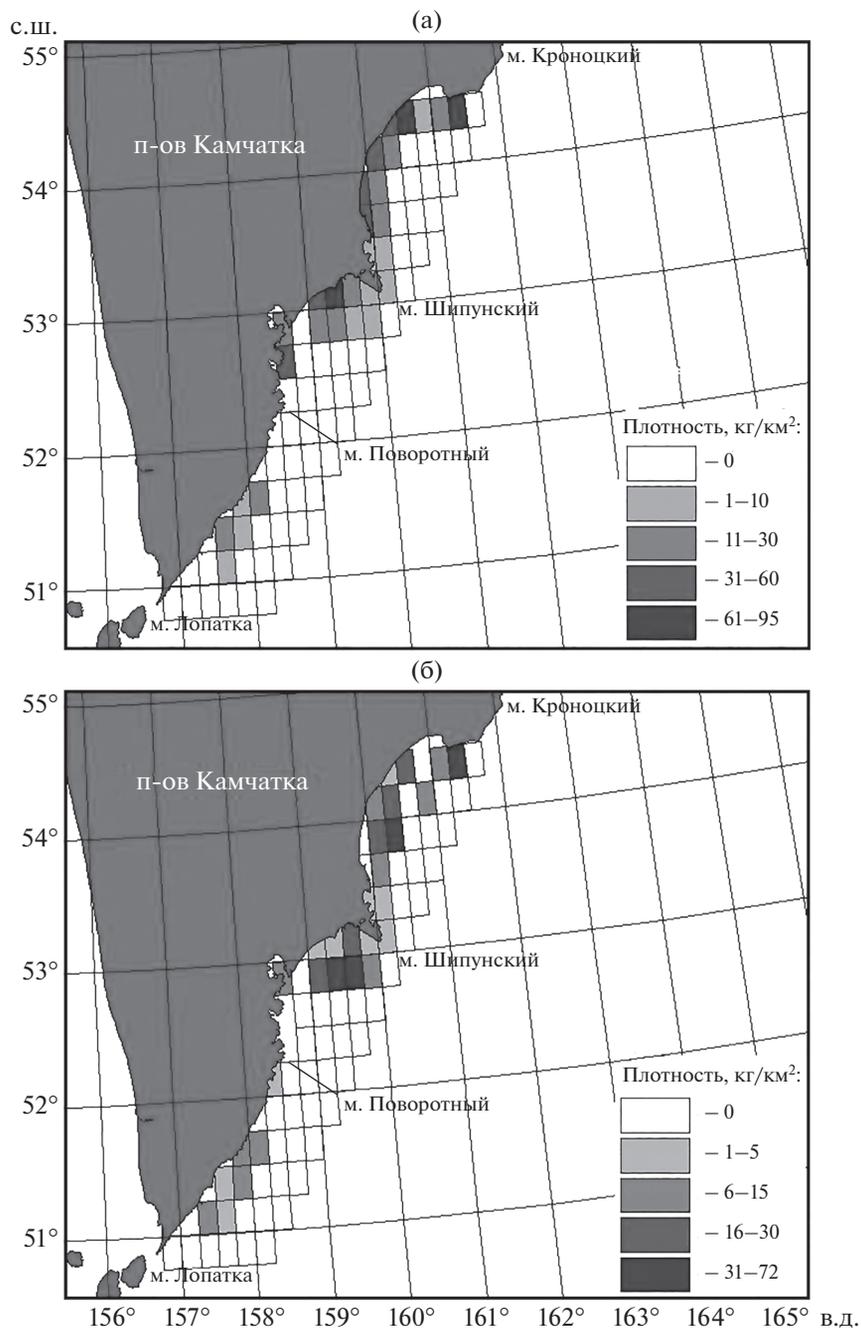


Рис. 1. Распределение желтопёрой *Limanda aspera* (а) и сахалинской *Limanda sakhalinensis* (б) камбал у Юго-Восточной Камчатки в летний период 2016–2020 гг.

водит зиму. Отметим, что поимки желтопёрой камбалы у юго-восточной оконечности Камчатки, где её плотности были не столь существенны (до 30 кг/км²), имели не случайный характер. Ранее было показано (Орлов, Токранов, 2014), что в этом районе обитает локальная группировка, особи из которой непрерывно встречались в уловах в южном направлении вплоть до Второго Курильского пролива. Наиболее многочисленные

скопления отмечены у м. Лопатка, о-вов Шумшу и Парамушир, где средняя плотность распределения, по данным Орлова (2010), составляла 22.5 кг/милю² (6.56 кг/км²).

В отличие от желтопёрой камбалы ареал сахалинской менее обширен и приурочен к северо-западной части Тихого океана: от зал. Петра Великого в Японском море на юге до Берингова пролива на севере. Изредка она встречается в юго-

Таблица 1. Средние уловы и средняя плотность распределения желтопёрой *Limanda aspera* и сахалинской *L. sakhalinensis* камбал по диапазонам глубин у Юго-Восточной Камчатки в летний период 2016–2020 гг.

Глубины, м	<i>L. aspera</i>				<i>L. sakhalinensis</i>			
	Улов за 1 ч траления		Плотность		Улов за 1 ч траления		Плотность	
	экз.	%	экз/км ²	кг/км ²	экз.	%	экз/км ²	кг/км ²
<40	391.1	38.2	9182	1220	167.3	8.1	4781	303
40–60	312.7	30.0	7107	1700	281.3	13.7	8380	483
61–80	81.9	7.9	1668	436	175.8	8.5	4987	227
81–100	144.2	13.9	3084	873	330.2	16.1	9332	680
101–120	52.5	5.0	1085	462	395.7	19.2	11303	1026
121–140	50.0	4.8	1127	342	456.5	22.2	12843	1480
141–160					79.9	3.9	2247	299
161–180					166.0	8.1	4668	659
181–200					4.0	0.2	112	15
>200	2.0	0.2	45	16				
Всего	1034.4	100	23298	5049	2056.7	100	58653	5172

восточной части Чукотского моря у п-ова Аляска. В Охотском море этот вид является одним из доминирующих среди камбал (Борец, 1997; Фадеев, 2005, Дьяков, 2007; Савин и др., 2011).

В акваториях Кроноцкого и Авачинского заливов, а также у юго-восточной оконечности Камчатки в период исследований частота встречаемости *L. sakhalinensis* нередко превышала таковую *L. aspera*, варьируя от 46.8 до 61.6%. *L. sakhalinensis* считается многочисленным видом (Шейко, Фёдоров, 2000), однако её доля в уловах по массе была меньше, чем у *L. aspera*, и составила в среднем 4.7%, что, по нашему мнению, обусловлено её малыми размерами.

Характер распределения *L. sakhalinensis* у юго-восточного побережья Камчатки был схож с таковым *L. aspera*. Летом основные скопления сахалинской камбалы отмечены в Кроноцком заливе и на севере Авачинского залива (рис. 1б). При этом скопления повышенной плотности (до 71.7 кг/км²) отмечены не вблизи берега, как у желтопёрой камбалы (рис. 1а), а на более мористых участках. Отсутствие сахалинской камбалы в южной части Авачинского залива вплоть до м. Поворотный, а также низкие плотностные показатели у юго-восточной оконечности Камчатки (до 15 кг/км²), вероятно, подтверждают правильность мнения Орлова и Токранова (2014) о проникновении сахалинской камбалы, обнаруженной на участке между 51° и 52° с.ш., из Охотского моря через мелководные Первый и Второй Курильский проливы.

Батиметрическое распределение

Желтопёрая камбала является представителем элиторального ихтиоценоза, обитает на глубинах до

796 м в соответствии с сезонами года и районом обитания, образуя плотные скопления в основном на шельфе и прилегающих участках материкового склона (Шейко, Фёдоров, 2000; Фадеев, 2005; Дьяков, 2006; Орлов, Токранов, 2014; Парин и др., 2014). По данным съёмки, проведённых в 2016–2020 гг. в летний период, этот вид отмечался в диапазоне 27–202 м, где значительные уловы рыб были приурочены к мелководным зонам до глубины 60 м (68.2%) (табл. 1). Отметим, что, по данным Токранова (1990), *L. aspera* ранее являлась наиболее часто встречаемым видом в прибрежной зоне Кроноцкого заповедника. Подобный характер распределения обусловлен миграцией камбал в это время на хорошо прогретый шельф к местам нагула и нереста (Моисеев, 1953; Полутов, Пашкеев, 1967). Поимки, зарегистрированные на глубинах > 200 м, носили единичный характер.

Наибольшие значения средней плотности распределения отмечены на глубинах < 40 м и достигли 9182 экз/км² (1220.1 кг/км²) (табл. 1). В диапазоне 40–60 м плотностные показатели желтопёрой камбалы также были высоки и составляли 7107 экз/км² (1699.6 кг/км²). Подчеркнём, что образование плотных скоплений в верхних районах шельфа в летний период на глубинах <60–70 м свойственно желтопёрой камбале на значительной части ареала (Моисеев, 1953; Борец, 1997; Тарасюк, 1997; Иванкова, 2000; Ким, 2003; Дьяков, Дьякова, 2009; Золотов, 2011).

Известно (Шейко, Фёдоров, 2000; Фадеев, 2005; Парин и др., 2014), что *L. sakhalinensis* менее глубоководна по сравнению с желтопёрой камбалой и обитает на глубинах 10–360 м. У юго-восточного побережья Камчатки в период исследо-

ваний, несмотря на постепенное увеличение уловов с глубиной, сахалинская камбала была широко представлена во всех батиметрических диапазонах от 28 до 190 м (табл. 1). Основные скопления отмечены на глубинах 81–140 м (57.5%). Максимальные значения средней плотности распределения зарегистрированы на 101–120 и 121–140 м. Отметим, что в других частях ареала, например, у о-ва Сахалин и у западного побережья Камчатки, данный вид в летний период концентрируется в верхних участках шельфа на глубинах до 100 м (Сафронов, Тарасюк, 1989; Дьяков, Дьякова, 2009; Асеева, 2010).

Сопутствующие виды в уловах

Видовой состав уловов с желтопёрой и сахалинской камбалами в целом был сходен и представлен рыбами разных экологических группировок, которые преимущественно являются постоянными обитателями восточнокамчатского шельфа, такими как, например: треска *Gadus macrocephalus*, шлемоносцы *Gymnocanthus* spp., получешуйники *Hemilepidotus* spp., минтай *Gadus chalcogrammus*, северная двухлинейная камбала. При этом желтопёрая и сахалинская камбалы одновременно в уловах встречались непостоянно, что обусловлено особенностями их батиметрического распределения в летний период (табл. 1). Это же отразилось и на частоте встречаемости сопутствующих им видов (табл. 2).

Желтопёрой камбале по сравнению с сахалинской наиболее часто сопутствовали представители сублиторального ихтиоценоза: нитчатый шлемоносец *G. pistilliger*, звёздчатая *Platichthys stellatus* и хоботная *Myxopsetta proboscidea* камбалы. Среди элиторальных видов, имеющих относительно широкий батиметрический диапазон обитания, но чей жизненный цикл в основном проходит в верхних районах шельфа, наибольшая частота встречаемости отмечена у керчака-яока *Myoxocephalus jaok*, тихоокеанской песчанки *Ammodytes hexapterus* и обыкновенного волосозуба *Trichodon trichodon*.

В уловах с сахалинской камбалой отмечено увеличение частоты встречаемости мезобентальных видов, использующих нижние районы шельфа в качестве мест нагула в летний период. К ним относятся, например, группа скатов рода *Bathyrja* и азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni*. К числу элиторальных рыб, которых чаще отмечали с сахалинской камбалой, можно отнести северного колющего ицела *Icelus spiniger*, японскую лисичку *Percis japonica*, вильчатохвостого триглопса *Triglops forficatus*, ликода *Lycodes* cf. *brashnikovi* и другие виды (табл. 2). Этим рыбам в тёплый период года свойственно обитание в смежных с сахалинской камбалой экологических

нишах – в нижней части шельфа и прилегающих участках материкового склона.

Размерный состав

Как известно, желтопёрая камбала среди представителей рода *Limanda* является наиболее крупным видом, достигая длины 49 см, однако в уловах она мельче прочих представителей камбаловых, обитающих в тихоокеанских водах Камчатки (Фадеев, 2005). По результатам работ, проведённых в 2016–2020 гг. у юго-восточного побережья Камчатки, размерные показатели этого вида составляли 12–41 см. При этом установлена закономерность в изменении этого показателя в зависимости от глубины обитания – с увеличением последней повышалась доля средних и крупных рыб в уловах (рис. 2). Так, на глубине < 40 м основу уловов (53.8%) составляли особи *FL* 17–22 (в среднем 21.3) см. В диапазоне 40–60 м более 60% камбал в уловах были представлены особями *FL* 24–32 (26.6) см. В батиметрическом диапазоне 61–80 м незначительно снизился средний размер камбал (25.3 см), а основу уловов составляли особи *FL* 21–23 см (33.9%). А на глубинах 81–100 м их средняя длина составила 27.0 см, несмотря на доминирование рыб модальной группы 24–28 см. Так как период проведения учётных работ на тихоокеанском шельфе юго-восточной части Камчатки совпадал с нерестовым периодом желтопёрой камбалы, можно заключить, что в это время исследованиями были охвачены почти все размерные группы.

Так же, как и у *L. aspera*, у *L. sakhalinensis* юго-восточного побережья Камчатки отмечены изменения размерного состава в зависимости от батиметрического диапазона (рис. 3). На глубинах 40–80 м доминировали мелкие рыбы *FL* 13–21 (17.7) см. По мере увеличения глубины в уловах стали преобладать средне- и крупноразмерные особи. Так, в батиметрических диапазонах 81–100 м и 121–140 м основу уловов составляли особи соответственно *FL* 18–23 (21.0) см (62.9%) и 20–25 (22.5) см (77.0%). Подобные изменения в размерных характеристиках, по нашему мнению, объясняются следующим образом. Известно, что по мере роста у сахалинской камбалы происходит изменение типа питания – вторичный переход с бентосного на планктонное (Напазаков, 2015). Вследствие этого вид в массовом количестве часто встречается в пелагиали (Борец, 2000; Фадеев, 2005). Вероятно, по этой же причине значительные уловы сахалинской камбалы в районе исследований были отмечены в широком батиметрическом диапазоне (табл. 1).

Таблица 2. Видовой состав уловов с желтопёрой *Limanda aspera* и сахалинской *L. sakhalinensis* камбалами у Юго-Восточной Камчатки в летний период 2016–2020 гг.

Семейство, вид	Частота встречаемости, %	
	<i>L. aspera</i>	<i>L. sakhalinensis</i>
Arynchobatidae		
<i>Bathyraja aleutica</i>	10.2	16.4
<i>B. maculata</i>	+	5.6
<i>B. parmifera</i>	50.8	54.5
<i>B. violacea</i>	26.7	42.3
Osmeridae		
<i>Mallotus villosus</i>	28.3	23.0
Gadidae		
<i>Gadus macrocephalus</i>	95.2	89.7
<i>G. chalcogrammus</i>	97.9	99.5
Hexagrammidae		
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	36.4	32.9
Cottidae		
<i>Arteidiellus camchaticus</i>	32.6	38.5
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	78.1	90.1
<i>G. galeatus</i>	53.5	51.6
<i>G. pistilliger</i>	16.0	12.7
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	38.0	40.4
<i>H. jordani</i>	69.5	70.4
<i>Icelus spiniger</i>	+	15.0
<i>Myoxocephalus jaok</i>	28.3	15.5
<i>M. polyacanthocephalus</i>	75.4	81.7
<i>Triglops forficatus</i>	11.8	21.6
<i>T. pingelii</i>	24.1	23.9
<i>T. scepticus</i>	+	6.6
Psychrolutidae		
<i>Dasycottus setiger</i>	5.3	9.4
Agonidae		
<i>Aspidophoroides monopterygius</i>	5.9	9.4
<i>Percis japonica</i>	+	11.3
<i>Podothecus veternus</i>	70.1	60.1
<i>Sarritor frenatus</i>	10.2	11.3
<i>S. leptorhynchus</i>	27.3	30.0
Liparidae		
<i>Careproctus furcellus</i>	13.4	17.4
<i>Liparis ochotensis</i>	13.4	20.7
Bathymasteridae		
<i>Bathymaster signatus</i>	+	7.0
Zoarcidae		
<i>Lycodes cf. brashnikovi</i>	11.8	28.6
Trichodontidae		
<i>Trichodon trichodon</i>	9.1	+
Ammodytidae		
<i>Ammodytes hexapterus</i>	8.0	+

Таблица 2. Окончание

Семейство, вид	Частота встречаемости, %	
	<i>L. aspera</i>	<i>L. sakhalinensis</i>
Pleuronectidae		
<i>Atheresthes evermanni</i>	42.2	51.2
<i>A. stomias</i>	21.4	23.5
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	84.5	92.5
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	50.3	37.6
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	94.4	92.5
<i>Limanda aspera</i>	100	67.6
<i>L. sakhalinensis</i>	77.0	100
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	9.1	5.2
<i>Platichthys stellatus</i>	19.3	6.1
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	90.9	89.2

Примечание. “+” – <5%.

Таблица 3. Численность, биомасса *Limanda aspera* и *L. sakhalinensis* и их доля по биомассе среди всех видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки в летний период 2016–2020 гг.

Показатель	2016	2017	2018	2019	2020	В среднем
	<i>L. aspera</i>					
Численность, млн экз.	10.17	13.64	21.41	9.64	4.48	11.87
Биомасса, тыс. т	1.905	2.907	5.861	2.476	1.089	2.847
Доля, % биомассы всех видов камбал	4.5	4.2	6.5	7.6	6.8	5.9
	<i>L. sakhalinensis</i>					
Численность, млн экз.	41.59	43.69	44.45	12.57	6.42	29.74
Биомасса, тыс. т	3.200	3.371	3.422	1.118	0.640	2.350
Доля, % биомассы всех видов камбал	7.6	4.9	3.8	3.4	4.0	4.7

Состояние запасов

Информация о динамике численности и биомассы желтопёрой и сахалинской камбал в исследуемой акватории крайне ограничена. Имеется лишь оценка их биомассы по результатам донных траловых съёмок, выполненных в 1999 и 2002 гг. (Коростелев, Василец, 2004), а также информация о вкладе исследуемых видов в учтённую биомассу всех камбал в акватории тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских островов (Антонов, 2011; Золотов, Дубинина, 2013). Так, согласно первой из упомянутых публикаций суммарная биомасса желтопёрой камбалы в акваториях Авачинского, Кроноцкого и Камчатского заливов в 1999 г. составила 1.387, сахалинской – 0.723 тыс. т. В 2002 г. этот показатель был равен соответственно 0.688 и 0.717 тыс. т.

По результатам учётных работ в период исследований наблюдается разнонаправленный характер динамики численности и биомассы двух ви-

дов камбал (табл. 3). Так, у *L. aspera* отмечено увеличение значений этих показателей к 2018 г. с последующим спадом, при этом её доля по биомассе показывает относительный рост. Вместе с тем с 2018 по 2020 гг. зафиксировано резкое снижение запасов сахалинской камбалы, при этом она доминировала по численности над желтопёрой и уступала ей по биомассе.

Подобная тенденция динамики запасов *L. aspera* и *L. sakhalinensis* в тихоокеанских водах Камчатки, вероятно, обусловлена не столько промысловым воздействием, что может быть наиболее применимо к желтопёрой камбале в целом, сколько отражением естественных процессов формирования численности и биомассы рыб (Золотов, Дубинина, 2013). Раскрытие механизмов этих процессов является одной из задач будущих исследований. Обратим внимание, что осреднённая доля рассматриваемых видов среди биомассы всех камбал в прошедшее пятилетие

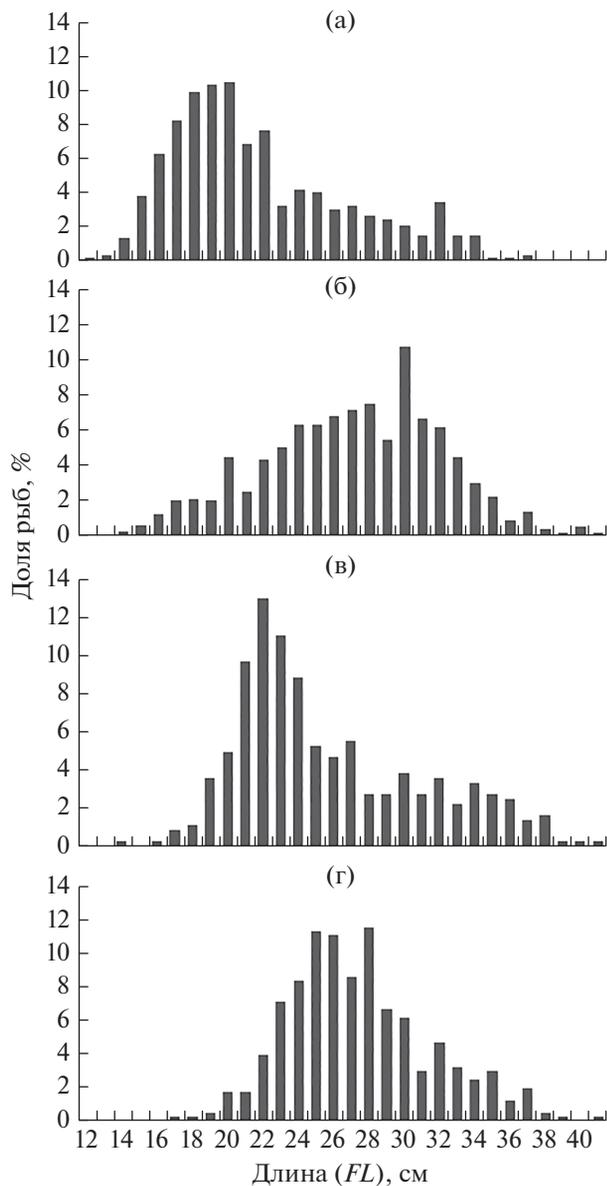


Рис. 2. Размерный состав желтопёрой камбалы *Litanda aspera* на различных глубинах у Юго-Восточной Камчатки в летний период 2016–2020 гг.: а – $< 40\text{ м}$ ($M = 21.3 \pm 0.12\text{ см}$; $n = 520$ экз.); б – $40\text{–}60\text{ м}$ ($M = 26.6 \pm 0.09\text{ см}$; $n = 814$ экз.); в – $61\text{–}80\text{ м}$ ($M = 25.3 \pm 0.11\text{ см}$; $n = 360$ экз.); г – $81\text{–}100\text{ м}$ ($M = 27.0 \pm 0.08\text{ см}$; $n = 405$ экз.).

наиболее близка к показателям первой половины 1980-х гг. (Золотов, Дубинина, 2013), где они для *L. aspera* составили 5.85, а для *L. sakhalinensis* 3.65%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В тихоокеанских водах Камчатки основные скопления желтопёрой и сахалинской камбал отмечены в Кроноцком и Авачинском заливах и представлены отдельными обособленными друг

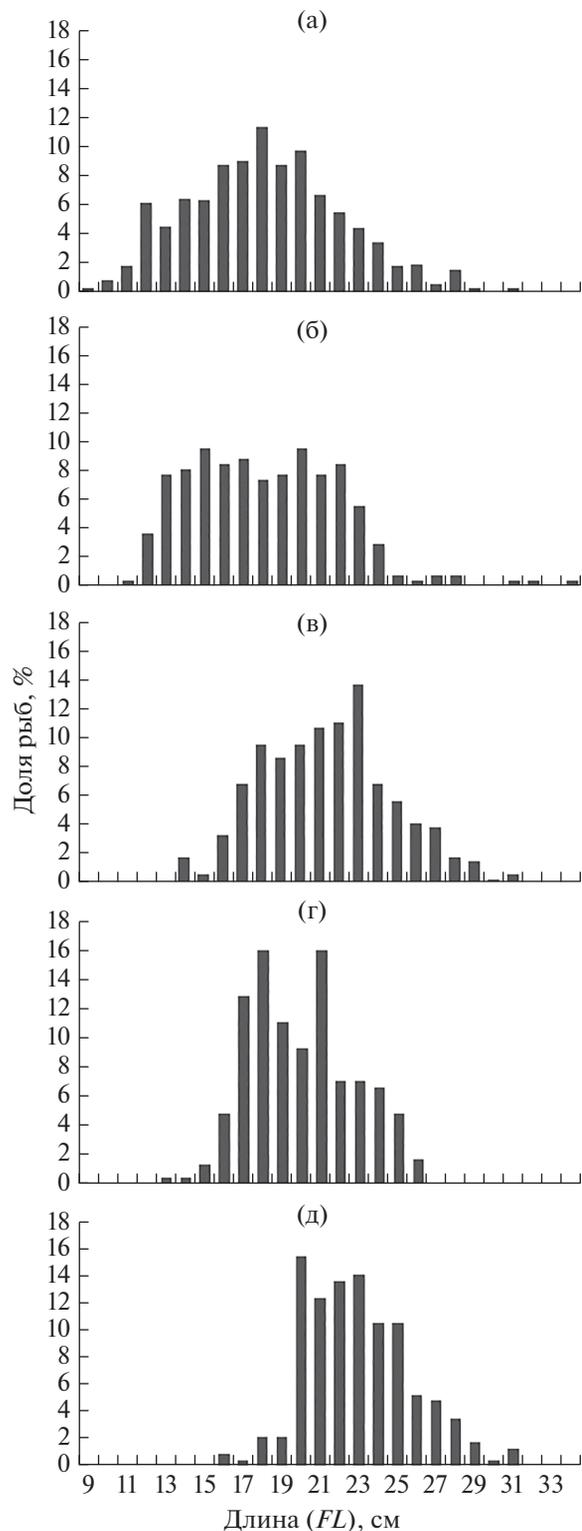


Рис. 3. Размерный состав сахалинской камбалы *Litanda sakhalinensis* на различных глубинах у Юго-Восточной Камчатки в летний период 2016–2020 гг.: а – $40\text{–}60\text{ м}$ ($M = 17.7 \pm 0.09\text{ см}$; $n = 732$ экз.); б – $61\text{–}80\text{ м}$ ($M = 17.7 \pm 0.10\text{ см}$; $n = 271$ экз.); в – $81\text{–}100\text{ м}$ ($M = 21.0 \pm 0.07\text{ см}$; $n = 337$ экз.); г – $101\text{–}120\text{ м}$ ($M = 19.5 \pm 0.06\text{ см}$; $n = 225$ экз.); д – $121\text{–}140\text{ м}$ ($M = 22.5 \pm 0.06\text{ см}$; $n = 226$ экз.).

от друга группировками. При этом распределение этих видов дифференцировано как в широтном и меридиональном направлениях, так и по глубине. Желтопёрая камбала в летний период концентрируется в прибрежных районах на глубинах <60 м, а сахалинская — на более мористых участках в диапазоне 81–140 м.

Из-за особенностей вертикального распределения отмечены различия в частоте встречаемости сопутствующих с ними в уловах видов рыб, несмотря на их сходный видовой состав. На тихоокеанском шельфе Камчатки желтопёрой и сахалинской камбалам в уловах чаще всего сопутствовали треска, минтай, шлемоносцы, получешуйники и северная двухлинейная камбала.

Как у *L. aspera*, так и у *L. sakhalinensis*, в тихоокеанских водах Камчатки отмечены изменения размерного состава с увеличением батиметрического диапазона. Мелкоразмерные особи (средняя *FL* 21.3 см) желтопёрой камбалы встречаются в верхних районах шельфа на глубинах <40 м, а более крупные (*FL* 27.0 см) — в диапазоне 81–100 м, что подразумевает, вероятно, отсутствие пищевой конкуренцией внутри вида. Мелкие особи (средняя *FL* 17.7 см) сахалинской камбалы отмечены в диапазоне 40–80 м, более крупные рыбы (22.5 см) встречены на глубинах 121–140 м. Подобная дифференциация разноразмерных особей по глубине обитания объясняется переходом рыб с бентосного типа питания на планктонное по мере роста, соответственно, данный вид часто встречается в пелагиали. По этой же причине значительные уловы *L. sakhalinensis* в районе исследований были отмечены в более широком батиметрическом диапазоне по сравнению с желтопёрой камбалой.

Анализ динамики запасов обоих видов в рассматриваемое пятилетие показал её разнонаправленный характер с тенденцией к снижению, а также близость вклада их биомассы в общую биомассу камбал к показателям, полученным в 1981–1985 гг. В то же время *L. sakhalinensis* по численности доминировала над *L. aspera*, но уступала ей по биомассе. Несмотря на это, сахалинскую камбалу можно считать наиболее многочисленным видом рода *Limanda* в акваториях Кроноцкого и Авачинского заливов, а также в водах у юго-восточной оконечности Камчатки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова С.В. 1990. Состав и структура донных ихтиоценов Кроноцкого залива // Биология моря. № 4. С. 51–56.

Аксюткина З.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.

Асеева Н.П. 2010. Запасы и распределение трёх массовых видов камбал побережья западной Камчатки в 1997 и 2007 гг. // Науч. тр. Дальрыбвтуза. № 22. С. 3–10.

Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море. 2003 / Под ред. Шунтова В.П., Бочарова Л.Н. М.: Нац. рыб. ресурсы, 1040 с.

Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: Изд-во ВНИРО, 244 с.

Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.

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

Датский А.В., Андронов П.Ю. 2007. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 261 с.

Дьяков Ю.П. 2002. Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 954–1000.

Дьяков Ю.П. 2006. Батитермическое распределение и миграции камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) в дальневосточных морях России // Исследования вод. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 8. С. 54–84.

Дьяков Ю.П. 2007. Распространение и зоогеографическая характеристика камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России // Там же. № 9. С. 205–229.

Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 428 с.

Дьяков Ю.П., Дьякова Н.П. 2009. О распределении промысловых видов камбал в водах западной Камчатки // Вестн. КамчатГТУ. № 9. С. 42–54.

Дьяков Ю.П., Полотов В.И., Куприянов С.В. 1995. Особенности распределения массовых видов камбал (Pleuronectidae) камчатского шельфа // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 3. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 134–138.

Золотов А.О. 2011. Распределение и сезонные миграции камбал Карагинского и Олюторского заливов // Исследования вод. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 21. С. 73–100.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. 2013. Состав и многолетняя динамика биомассы донных рыб тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 46–66.

Золотов А.О., Захаров Д.В. 2008. Камбалы тихоокеанского побережья Камчатки: запасы и промысел // Рыб. хоз-во. № 3. С. 44–47.

Иванкова З.Г. 2000. Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. 1. Желтопёрая и малоротая камбалы // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 188–202.

Ильинский Е.Н. 2007. Динамика состава и структуры донного ихтиоцена западнокамчатского шельфа // Там же. Т. 150. С. 48–55.

- Ким Л.Н. 2003. Некоторые данные по динамике распределения промысловых видов камбал Уссурийского залива // Там же. Т. 132. С. 249–263.
- Коростелев С.Г., Василец П.М. 2004. Изменения в составе донных ихтиоценов на шельфе Авачинского, Кроноцкого и Камчатского заливов под влиянием промыслового пресса // Там же. Т. 137. С. 253–261.
- Ланко В.В. 2002. Результаты исследований nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря // Там же. Т. 130. С. 929–939.
- Лебеза М.И. 1959. Некоторые данные о распределении камбаловых рыб в районе Северных Курильских островов // Тр. ИО АН СССР. Т. 36. С. 275–281.
- Линдберг Г.У., Фёдоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Часть 6. СПб.: Наука, 272 с.
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 40. С. 1–288.
- Напазаков В.В. 2015. Питание и трофический статус сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* (Pleuronectidae) на западнокамчатском шельфе в летний период // Вопр. ихтиологии Т. 54. № 4. С. 439–445. <https://doi.org/10.7868/S0042875215010154>
- Овчеренко Р.Т. 2019. Обзор промысла камбал семейства Pleuronectidae в тихоокеанских водах Камчатки // Исследования вод. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 52. С. 79–88. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.52.79-88>
- Орлов А.М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального nekтона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1775.3040>
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2014. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов желтопёрой, четырехбугорчатой, сахалинской и колючей камбал в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вестник АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 29–51.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Тарасюк С.Н. 2011. Новые данные по биологии четырёх видов камбал в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Матер. II Всерос. науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 211–214.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Полутов И.А. 1967. Запасы камбаловых и донных рыб в водах Камчатки и развитие активного рыболовства // Изв. ТИНРО. Т. 57. С. 98–121.
- Полутов И.А., Пашкев Е.И. 1967. Миграции камбал в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 7. № 3. С. 529–539.
- Савин А.Б. 2012. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Там же. Т. 52. № 4. С. 432–445.
- Савин А.Б., Ильинский Е.Н., Асеева Н.Л. 2011. Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 149–165.
- Сафронов С.Н., Тарасюк С.Н. 1989. Морфоэкологическая характеристика и таксономический статус сахалинской лиманды *Limanda sakhalinensis* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 4. С. 539–549.
- Тарасюк С.Н. 1997. Биология и динамика численности основных промысловых видов камбал Сахалина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 22 с.
- Токранов А.М. 1990. К познанию морской ихтиофауны Кроноцкого заповедника // Вопр. географии Камчатки. Вып. 10. С. 173–178.
- Токранов А.М. 2018. Потенциальные объекты прибрежного рыболовства прикамчатских вод Охотского моря и проблемы использования их ресурсов // Вестн. КамчатГТУ. Вып. 44. С. 109–113. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2018-44-109-113>
- Токранов А.М., Полутов В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журнал. Т. 63. № 9. С. 1363–1373.
- Фадеев Н.С. 1965. Сравнительный очерк биологии камбал юго-восточной части Берингова моря и состояние их запасов // Тр. ВНИРО. Т. 58. Вып. IV. С. 121–138.
- Фадеев Н.С. 1970. Закономерности распространения желтопёрой камбалы (*Limanda aspera* Pal.) в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 3–21.
- Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология). М.: Агропромиздат, 175 с.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 365 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holosephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Mecklenburg C.W., Stein D.L., Sheiko B.A. et al. 2007. Russian-American long-term census of the Arctic: benthic fishes trawled in the Chukchi Sea and Bering Strait, August 2004 // Northwest Nat. № 88. P. 168–187.
- Quast J.C., Hall E.L. 1972. List of the fishes of Alaska and adjacent waters with a guide to some of their literature // US Dept. Comm. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-658. 47 p.

УДК 597.58.591.5

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ И ПИТАНИЕ ОХОТСКОГО ЛИПАРИСА *LIPARIS OCHOTENSIS* (LIPARIDAE) В ВОДАХ ПРИМОРЬЯ (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2022 г. В. В. Панченко¹, *, О. И. Пушина²

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

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

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

Поступила в редакцию 17.12.2020 г.

После доработки 28.12.2020 г.

Принята к публикации 28.12.2020 г.

В водах Приморья в весенне-летний период охотский липарис *Liparis ochotensis* распределяется в диапазоне глубин от 50 (минимальная проанализированная) до 741 м; предпочитает верхнюю часть материкового склона (200–500 м). Весной молодь в большей степени, чем взрослые рыбы, тяготеет к шельфовым водам, а летом обитает в основном на материковом склоне. В оба сезона охотский липарис предпочитает температуру выше 0.3°C: в зал. Петра Великого в основном до 1.2°C, в водах Северного Приморья до 2.0°C. Достигает длины 82 см и массы 7.2 кг. Наиболее крупные рыбы встречаются в летний период на юге района, в зал. Петра Великого. По характеру питания является нектобентоихтиофагом: в рационе доминируют десятиногие ракообразные (74.6%), преимущественно креветки, второстепенную роль играют рыбы, мизиды и эвфаузииды. По мере роста липариса суточный рацион снижается с 4.5 до 1.6% и в среднем у особей длиной 11–70 см составляет 2.0% массы тела. Сезонная динамика интенсивности питания выражена слабо, что обусловлено обитанием в относительно стабильных абиотических условиях.

Ключевые слова: охотский липарис *Liparis ochotensis*, распределение, глубина, плотность, размеры, концентрации, состав пищи, суточный рацион, Японское море, Северное Приморье, зал. Петра Великого.

DOI: 10.31857/S004287522201012X

Охотский липарис *Liparis ochotensis* – широкобореальный приазиатский вид, обитает в Беринговом, Охотском и Японском морях, а также в тихоокеанских водах Камчатки, Курильских о-вов и Хоккайдо (Линдберг, Красюкова, 1987; Kido, 1988; Питрук, 1990; Mecklenburg et al., 2002; Nakabo, 2002; Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014). Целенаправленные исследования его биологии проводили только в тихоокеанских водах юго-восточной части Камчатки и северных Курильских о-вов (Токранов 2000а, 2000б, 2000в, 2017) и у побережья Южной Кореи (Yang et al., 2010). Опубликованные сведения о биологии и экологии охотского липариса в северо-западной части Японского моря немногочисленны и отрывочны (Новиков и др., 2002; Соколовский, Соколовская, 2003; Соколовский и др., 2007; Соломатов, 2008; Пушина, Соломатов, 2010; Вдовин и др., 2015).

Цель настоящей работы – охарактеризовать распределение, размерную структуру и питание

охотского липариса в водах Приморья в весенне-летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы, собранные в ходе донных траловых съёмок морской акватории Приморья, проведённых в III декаде марта–первой половине сентября 2004–2016 гг. на судах ТИНРО (большой частью при непосредственном участии одного из авторов). Данные за март–май отнесены к весеннему периоду, за июнь–сентябрь – к летнему (по гидрологическим характеристикам вод Приморья сентябрь является летним месяцем (Зуенко, 1994, 2008)). Весной вдоль всего побережья Приморья было выполнено семь съёмок, а летом 11 съёмок охватывали зал. Петра Великого и три – расположенные выше воды Северного Приморья, от м. Поворотный до м. Золотой (рис. 1).

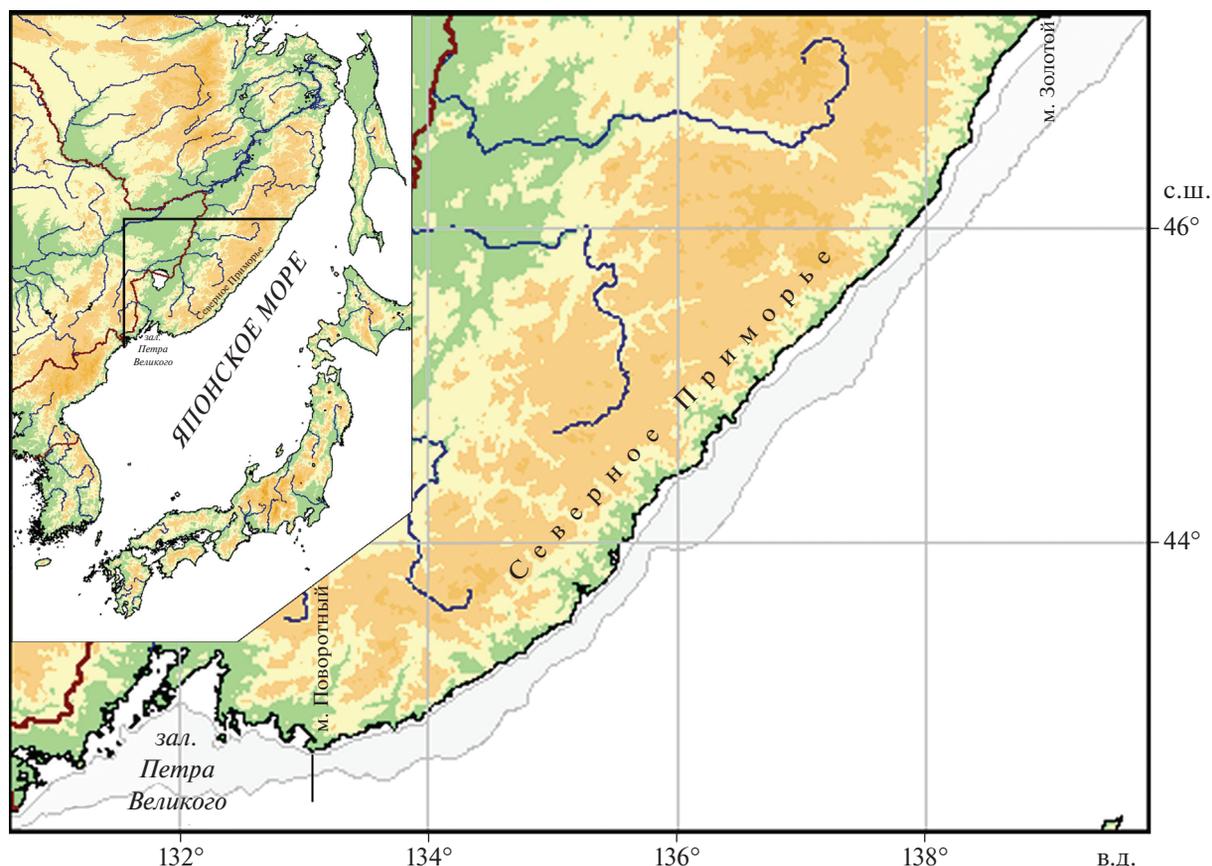


Рис. 1. Карта района работ: (□) – исследованные акватории, (|) – граница между зал. Петра Великого и водами Северного Приморья.

Работы вели в светлое время суток тралами ДТ/ТВ с длиной верхней подборы 23.2 и 27.1 м (горизонтальное раскрытие соответственно 13 и 16 м) с ячей в кутце 10 × 10 мм. Для получения сравнимых результатов при использовании разных тралов уловы рыб пересчитывали на плотность (удельную биомассу) по формуле: $P = B/S$, где P – плотность, кг/км²; B – улов, кг; S – площадь траления, км². Так как вопрос о коэффициентах уловистости рыб остаётся дискуссионным, данный показатель при пересчёте на плотность не вводили. Частоту встречаемости (ЧВ, %) определяли как отношение числа результативных тралений к общему их числу в определённом батиметрическом интервале. В водах Северного Приморья съёмки выполняли на глубинах 20–935 м, в зал. Петра Великого – 10–750 м. Необходимо отметить, что на внутреннем шельфе района исследованый обычный охотского липариса по внешним признакам липарис Агассица *L. agassizii* (Соколовский, Соколовская, 2001; Новиков и др., 2002). При больших уловах гидробионтов в прибрежной зоне не всегда имелась возможность для тщательного дифференцирования этих видов, поэтому во избежание использования недо-

верной информации материалы, полученные на глубинах <50 м, были исключены из анализа. Всего на глубинах 50–935 м проанализированы данные 2280 тралений, из них 1789 сопровождалось измерением придонной температуры воды при помощи гидрологического зонда SBE 19 plus. В уловах у рыб измеряли длину по Смитту (FL), которая у охотского липариса соответствует общей длине (TL). Промерено 1806 особей этого вида, у 630 проведено индивидуальное взвешивание. Объём собранного на разных глубинах материала приведён в табл. 1.

Проанализировано содержимое желудков 173 особей липариса, пойманных на глубинах 50–740 м в апреле–сентябре. 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 исследован-

Таблица 1. Объём собранного материала в водах Приморья в весенний и летний периоды 2004–2016 гг.

Глубины, м	Зал. Петра Великого				Северное Приморье			
	Весна		Лето		Весна		Лето	
	Число тралений	<i>n</i> , экз.	Число тралений	<i>n</i> , экз.	Число тралений	<i>n</i> , экз.	Число тралений	<i>n</i> , экз.
50–100	101	46	419	127	223	152	88	51
101–200	62	24	95	52	181	75	86	86
201–300	40	29	58	122	146	89	69	75
301–400	41	67	34	126	116	112	46	88
401–500	37	48	20	16	99	129	40	88
501–600	30	37	14	5	78	49	32	32
601–750	14	14	5	4	78	52	16	11
751–935	0	0	0	0	12	0	0	0

Примечание. *n* – число исследованных особей охотского липариса *Liparis ochotensis*.

ных размерных групп и их вклада в общее потребление.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным литературы, охотский липарис обитает на глубинах 0–761 м (Федоров и др., 2003). В наших ловах в весенне-летний период он был отмечен от минимальных проанализированных глубин (50 м) до 741 м (рис. 2). Несмотря на довольно высокую частоту встречаемости на части глубин, в более 50% тралений, в которых отмечался охотский липарис, он был представлен единичными особями. Это позволяет охарактеризовать его как обычный, но немногочисленный в водах Приморья вид.

В пределах ареала охотский липарис предпочитает батиметрический диапазон 50–200 м (Kido, 1988; Токранов, 2000а; Nakabo, 2002; Савельев и др., 2019) или 50–300 м (Mecklenburg et al., 2002; Парин и др., 2014). При ранжировании ихтиофауны Приморья этот вид относят к элиторально-сублиторальной группировке, представители которой распространены в пределах всего шельфа, но предпочитают его нижнюю часть и верхний отдел свала глубин (до 300 м), эпизодически встречаясь до 500 м (Соломатов и др., 2008). По нашим данным, в водах Приморья такие батиметрические предпочтения в весенне-летний период характерны для охотского липариса лишь отчасти.

Весной основная масса его особей обитала на материковом склоне, образуя относительно высокие плотности в водах Северного Приморья в диапазоне 301–500 м (рис. 2б), а в зал. Петра Великого – 201–600 м (рис. 2а). Нижняя (101–200 м) и особенно средняя часть шельфа (50–100 м) были заселены липарисом слабо. Тенденции изменения его частоты встречаемости были сходны с таковыми плотности. В зал. Петра Великого отличие между изменениями этих показателей за-

ключалось в том, что максимальные значения ЧВ липариса по сравнению с таковыми плотности его скопления наблюдались на меньших глубинах – 301–400 против 401–600 м (рис. 2а). В водах Северного Приморья диапазоны максимальных значений этих показателей совпадают (401–500 м); при этом ЧВ липариса на разных глубинах обитания варьирует незначительно, тогда как плотность его скоплений в диапазоне 301–500 м существенно выше, чем на больших и меньших глубинах (рис. 2б).

Летом встречаемость охотского липариса выше 100-метровой изобаты уменьшилась (рис. 2в, 2г), тогда как нижняя часть шельфа использовалась им в большей степени, чем весной. В обоих районах на глубинах 101–200 м значительно возросла ЧВ липариса (а в водах Северного Приморья – и плотность), хотя основная его масса и в летний период обитала на материковом склоне. В водах Северного Приморья удельная биомасса и ЧВ были наибольшими в диапазоне 301–500 м (рис. 2г). В зал. Петра Великого в данном диапазоне плотность скоплений также была высокой, но максимум наблюдался на глубинах 201–300 м, а наибольшая ЧВ – в диапазоне 301–400 м (рис. 2в).

Наши уловы были представлены особями *TL* 10–82 см массой 10–7200 г (отсутствие молоди *TL* < 10 см связано, очевидно, с её низкой уловистостью тралами, несмотря на использование мелкой ячейной вставки). В южной части Японского моря липарис достигает *TL* 90.7 см (Yang et al., 2010), тогда как в Охотском море – лишь 66.0 см (Kulik, Gerasimov, 2016), а в близких в широтном направлении тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов – 74.0 см (Токранов, 2000б). Судя по представленным данным, в пределах ареала размеры охотского липариса возрастают в направлении от северных районов его обитания к южным.

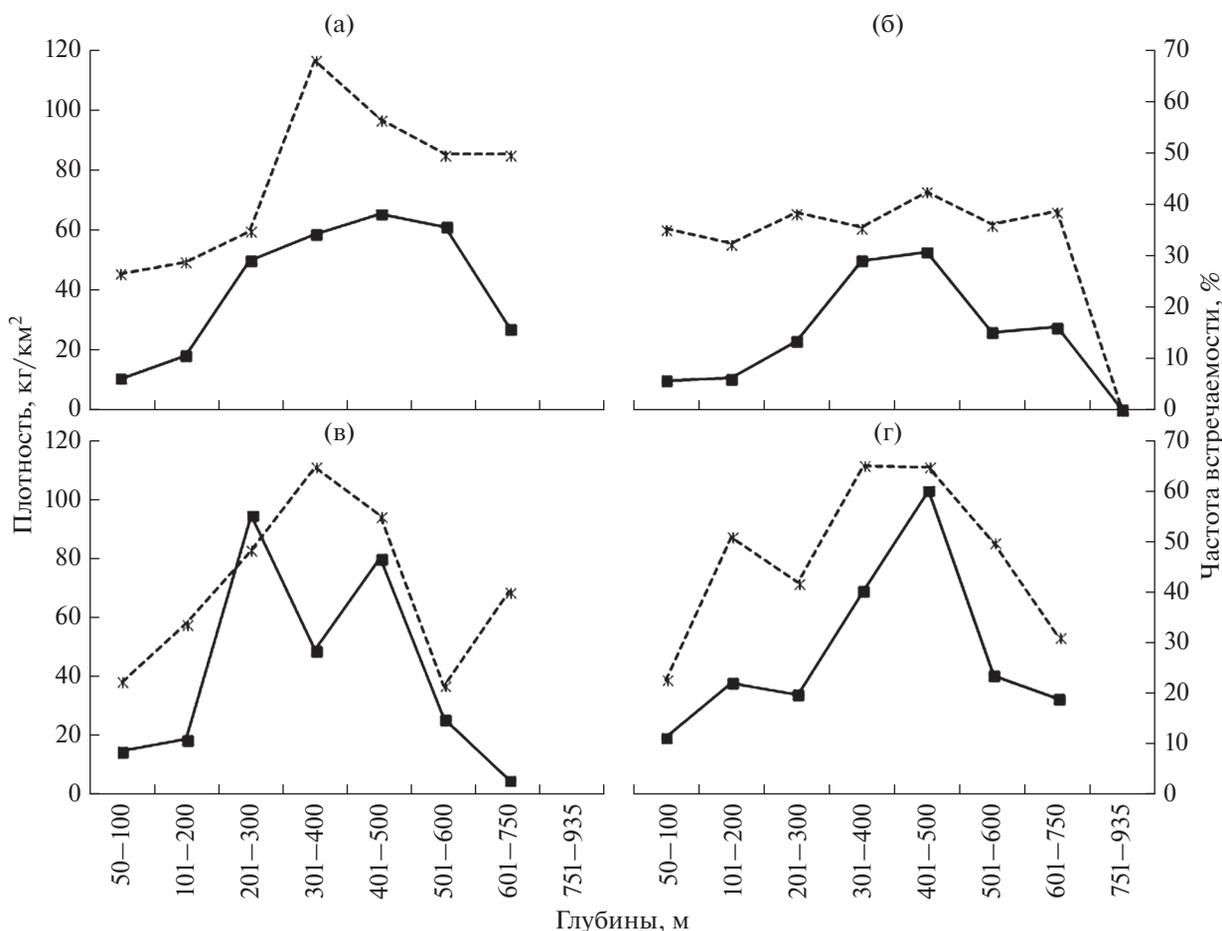


Рис. 2. Средняя плотность (—■—) и частота встречаемости (—×—) охотского липариса *Liparis ochotensis* в разных диапазонах глубин зал. Петра Великого (а, в) и Северного Приморья (б, г) в весенний (а, б) и летний (в, г) периоды.

Выведенная нами аллометрическая зависимость массы (W , г) от длины (TL , см) липариса в водах Приморья имеет вид: $W = 0.0122TL^{3.0304}$ ($R^2 = 0.991$), тогда как в водах Охотского моря — $W = 0.01291TL^{3.05}$ (Kulik, Gerasimov, 2016), что свидетельствует о несколько большей массе одноразмерных особей липариса в северной части ареала.

В весенне-летний период у побережья Приморья молодь и взрослые особи липариса встречались практически во всех отмеченных для вида батиметрических диапазонах (рис. 3). Известно, что самки охотского липариса достигают меньших размеров, чем самцы (Yang et al., 2010; Токранов, 2017). На юге Японского моря они начинают созревать при $TL > 50$ см; при $TL 55.8$ см половозрелыми являются 50% самок, а при $TL 63$ см — 100% (Yang et al., 2010). В наших водах предельные размеры липариса меньше, поэтому его половая зрелость, вероятно, наступает при меньшей длине.

Максимальные размеры охотского липариса в уловах летом были больше, чем весной. В водах Северного Приморья различия были невелики:

максимальная TL 68 см в марте—мае (рис. 3б) и 71 см в июне—сентябре (рис. 3г). В зал. Петра Великого наблюдались более значительные различия предельных размеров: TL 65 см весной против 82 см летом (рис. 3а, 3в). На наш взгляд, столь заметная разница может быть следствием летней нагульной миграции липариса в залив из расположенных южнее районов, где, как уже говорилось, он достигает большей длины. Не исключено также, что в связи с особенностями поведения уловистость охотского липариса, включая крупных особей, в летний период возрастает. Этот вид обладает довольно крупной присоской (диском), позволяющей ему, используя рельеф дна, прикрепляться к субстрату, что может затруднять отлов тралящими орудиями лова. В случае более частого его нахождения в летний период в отрыве от грунта (и, соответственно, доступности трала) объясняется повышение в этот сезон учтенной плотности рыб в большинстве батиметрических диапазонов как в заливе, так и в водах Северного Приморья (рис. 2).

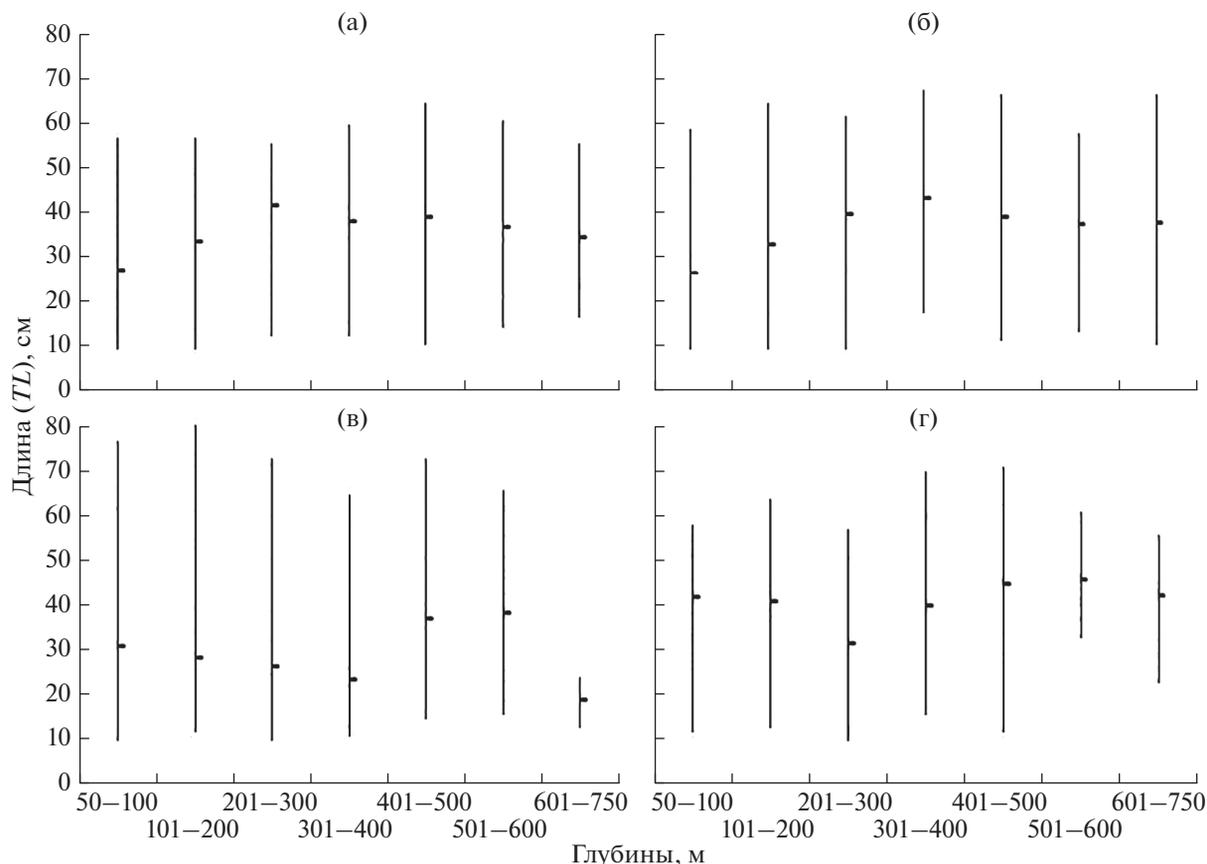


Рис. 3. Размерный состав охотского липариса *Liparis ochotensis* в разных диапазонах глубин зал. Петра Великого (а, в) и Северного Приморья (б, г) в весенний (а, б) и летний (в, г) периоды: (—) — среднее значение, (|) — пределы варьирования показателя.

Весной минимальная средняя длина липариса в обоих районах была отмечена в диапазоне 50–100 м вследствие большего предпочтения молодью (по сравнению с взрослыми рыбами) шельфовых вод (рис. 3а, 3б). С глубиной этот показатель до определённого момента увеличивается, в интервале 201–500 м он выше, чем на смежных глубинах. Здесь же (401–500 м в заливе и 301–400 м в Северном Приморье) были зарегистрированы и самые крупные из встреченных весной особи. Максимальная средняя длина липариса в зал. Петра Великого зарегистрирована на глубине 201–300 м (рис. 3а), а в водах Северного Приморья — 301–400 м (рис. 3б).

Летом в водах Северного Приморья средняя длина липариса в верхнем отделе материкового склона (201–400 м) по сравнению с весной понизилась, наименьшее значение отмечено в диапазоне 201–300 м (рис. 3г). В шельфовой же зоне, в особенности в диапазоне 50–100 м, а также на глубинах > 400 м, напротив, наблюдалось повышение его средней длины, что обусловлено в ос-

новном уменьшением доли молоди. Следовательно, снижение размеров рыб в диапазоне 201–400 м можно объяснить подходом молоди как с меньших, так и с больших глубин.

На шельфе зал. Петра Великого в диапазоне 50–100 м летом также было отмечено некоторое увеличение средней длины липариса (рис. 3в), хотя и не столь значительное, как в водах Северного Приморья. Уменьшение же этого показателя в заливе проявилось уже с 101–200 м и на 201–400 м было более выражено, чем в Северном Приморье. Летом именно в этом интервале глубин (особенно на 301–400 м) в заливе была зафиксирована основная часть молоди липариса. На больших глубинах (401–600 м) существенные сезонные различия в размерном составе липариса не выявлены. Резкое уменьшение максимальных и средних размеров ниже 600-метровой изобаты, где были отмечены всего четыре особи липариса TL 13–24 см, скорее всего, обусловлено малым объёмом выборки.

На всех исследованных глубинах охотский липарис весной встречался при температуре воды у дна от -0.9 до $+3.4^{\circ}\text{C}$, летом — от 0.3 до 4.4°C ; при этом значения температуры в период проведения съёмки весной варьировали в пределах от -1.2 до 3.6°C , летом — от 0.3 до 12.7°C . Поскольку глубины <50 м были исключены из анализа, выявить полный температурный диапазон обитания вида не удалось, однако, судя по слабой заселённости липарисом смежных с 50-метровой изобатой глубин, предпочитаемый им батиметрический диапазон всё же оказался охвачен, что позволяет судить и о предпочитаемом температурном фоне. Весной частота встречаемости охотского липариса при отрицательных значениях температуры воды была высокой: 40% в зал. Петра Великого и $>50\%$ в водах Северного Приморья (рис. 4а). При температуре менее 0°C , характерной лишь для шельфовых вод, в уловах присутствовали только особи $TL \leq 42$ см. При температуре $0-0.3^{\circ}\text{C}$ встречаемость липариса была заметно ниже — $\sim 20\%$ в обоих районах. Стабильно высокая ЧВ весной наблюдалась при температуре $> 0.3^{\circ}\text{C}$: в основном до 1.2 в заливе и до 2.0°C в водах Северного Приморья. В летний период наибольшая ЧВ липариса была отмечена при сходном температурном фоне (рис. 4б), что связано с его предпочтением в оба сезона верхней части материкового склона и внешнего шельфа (табл. 1) с довольно стабильным в течение года температурным режимом (Зуенко, 2008). В тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов охотский липарис в весенне-летний период предпочитает близкие значения температуры: $0.5-1.0^{\circ}\text{C}$ (Токранов, 2000а).

Сведения по трофологии охотского липариса весьма ограничены. Табунков и Чернышева (1985) без указания размеров исследованных рыб сообщают о питании липариса в зал. Терпения исключительно зоопланктоном, в основном эвфаузидами (Euphausiacea). По данным Токранова (2000в), в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов липарис $TL > 27$ см является бентоихтиофагом, почти полностью его рацион составляют десятиногие раки (Decapoda) (68.2%), главным образом молодёжь обыкновенного краба-стригуна *Chionoecetes opilio*, и рыбы (31.0%), преимущественно мелкие виды рогатковых (Cottidae). Близкое соотношение указанных групп (соответственно 56.0 и 38.8%) в желудках липариса из этого района указывают также Полтев и Немчинова (2000).

По нашим наблюдениям, в водах Приморья пищевой спектр охотского липариса более разнообразен и подвешен значительной разновозрастной изменчивости (табл. 2). Основным кормом молоди $TL 11-20$ см служит зоопланктон (эвфаузииды *Thysanoessa inermis*) и мелкие рыбы (крючкорог Дыдымова *Artediellus dydymovi*, бы-

чок-голец *Cottiusculus gonz*), второстепенным — бентосные и нектобентосные ракообразные: амфиподы (Amphipoda), мизиды (Mysidacea) и декаподы, преимущественно креветки (Hippolytidae). При $TL 21-30$ см доля эвфаузиид и амфипод в желудках молоди резко сокращается, но увеличивается количество декапод (в основном двукогитостого эвалуса *Eualus biunguis* и молоди краба-стригуна) и рыб. В рационе особей $TL 31-50$ см значение декапод, главным образом креветок (северной *Pandalus borealis*, гренландской *Lebbeus groenlandicus*) и шримсов (Crangonidae), ещё больше возрастает, а рыбы становятся второстепенной пищей. Из других кормовых организмов существенную роль в питании этих особей играют только мизиды *Inusitatomysis insolita*. Преобладание декапод сохраняется и в пище крупных липарисов $TL 51-70$ см, однако с увеличением размеров доля креветок, шримсов и в целом декапод неуклонно снижается вследствие роста потребления молоди краба-стригуна и рыб.

Наши данные характеризуют охотского липариса как нектобентоихтиофага: в его рационе доминируют десятиногие ракообразные (в среднем 74.6%), а рыбы, мизиды и эвфаузииды, входящие в число основных компонентов корма отдельных размерных групп, в целом имеют второстепенное значение (соответственно 17.2, 5.1 и 1.9%) (табл. 2). При сравнении пищевых спектров наиболее массовых в уловах особей $TL 31-60$ см выявляются значительные региональные отличия в соотношении и составе потребляемых групп гидробионтов. Если в зал. Петра Великого 54.5% рациона липариса в летний период приходится на декапод (главным образом креветок и шримсов с преобладанием шримса-медвежонка *Sclerocrangon salebrosa*) и 38.9% — на рыб (преимущественно *A. dydymovi*, *C. gonz*) (рис. 5а), то в водах Северного Приморья доля декапод в пище достигает 79.2% (в основном северная и гренландская креветки), а рыбы составляют всего 10.9% (рис. 5б). Отмеченные различия, очевидно, обусловлены разным уровнем обилия жертв липариса в кормовой базе. В зал. Петра Великого удельная биомасса мелких видов рогатковых, формирующих основу рыбной части рациона липариса, превышает таковую в водах Северного Приморья в три раза (Калчугин и др., 2006), а шримса-медвежонка — почти в 400 раз, тогда как биомасса северной и гренландской креветок ниже соответственно в 4.4 и 4.0 раза (Колпаков и др., 2018). В то же время, несмотря на гораздо меньшую (в 3.4 раза), чем в заливе, удельную биомассу краба-стригуна в водах Северного Приморья (Колпаков и др., 2018), доля его молоди в пище липариса в обоих районах находится на одном уровне (9.3 и 9.1%), что может свидетельствовать об избирательном питании этим видом.

У охотского липариса наблюдается сезонная изменчивость пищевого спектра, обусловленная

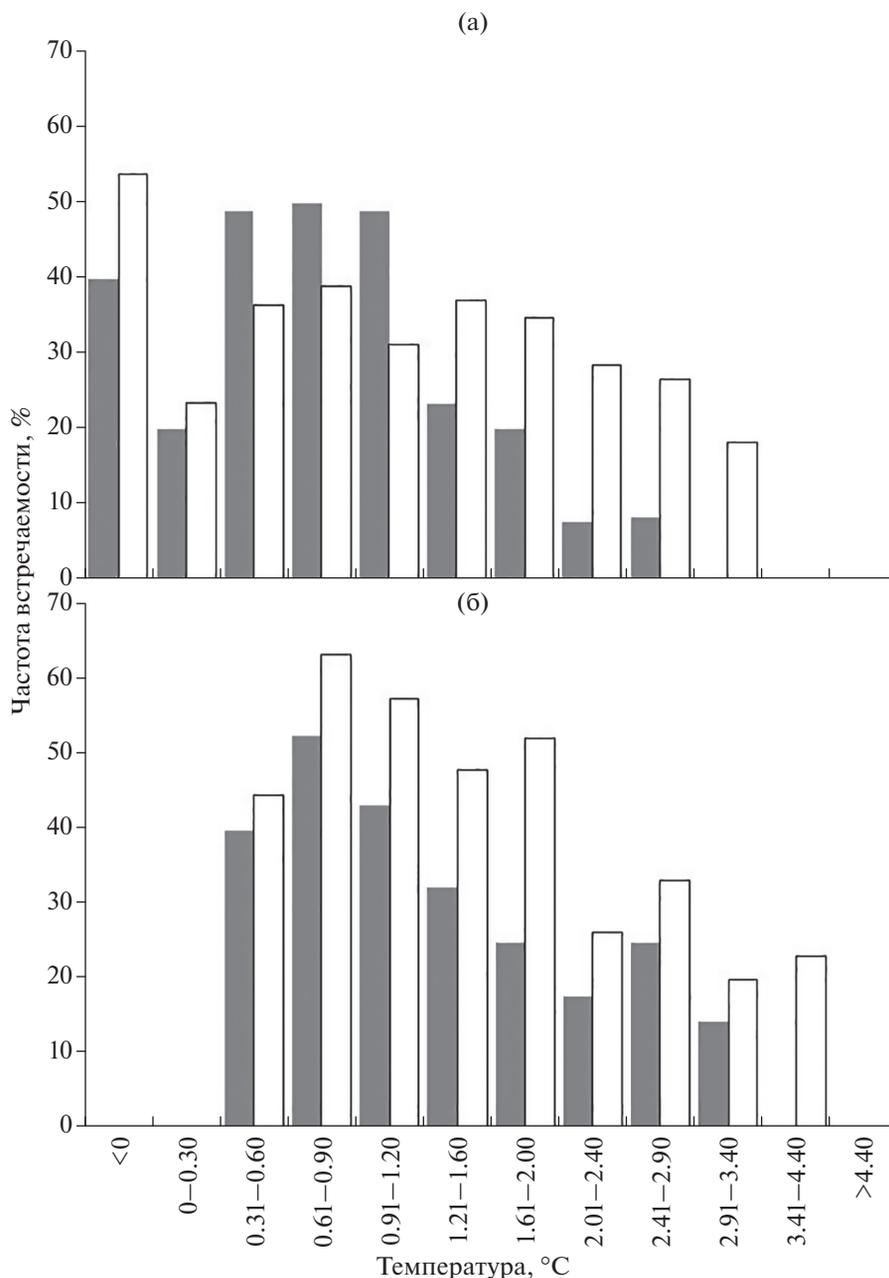


Рис. 4. Частота встречаемости охотского липариса *Liparis ochotensis* в зал. Петра Великого (■) и водах Северного Приморья (□) в зависимости от придонной температуры в весенний (а) и летний (б) периоды.

сменой биотопа частью его особей при сезонной миграции с материкового склона на внешний шельф. Так, в водах Северного Приморья в результате роста потребления мизид в летние месяцы (до 9.3%) значение декапод в питании липариса *TL* 31–60 см от весны к лету снижается с 90.0 до 79.2%, при этом в два раза сокращается доля глубоководных креветок и шримсов (в основном за счёт *E. biunguis* и *Pandalopsis japonica*) и возрастает доля шельфовых видов (преимущественно *L. groenlandicus*) (рис. 5б, 5в). В потреблении мо-

лоди краба-стригуна и рыб существенные сезонные различия не выявлены.

По нашим расчётам, суточный рацион по мере роста липариса снижается с 4.5 до 1.6% и в среднем у особей *TL* 11–70 см составляет 2.0% массы тела (табл. 2). Судя по величине этого показателя у особей *TL* 31–60 см в апреле–мае (2.1%) и в июле–августе (1.8%), сезонные изменения интенсивности питания выражены слабо, что, по-видимому, обусловлено обитанием в относительно стабильных

Таблица 2. Состав пищи охотского липариса *Liparis ochotensis* в водах Приморья (апрель–сентябрь), % массы

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см						В среднем
	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	
Amphipoda:	12.3	4.7	0.1	0.4	+	–	1.1
<i>Rhachotropis oculata</i>	2.7	3.4	+	0.4	–	–	0.6
<i>Syrrhoe crenulata</i>	0.9	0.5	–	–	–	–	0.1
<i>Themisto japonica</i>	3.3	–	0.1	–	–	–	0.2
Amphipoda varia	5.4	0.8	–	–	–	–	0.2
Mysidacea:	5.7	6.6	23.2	0.6	0.1	–	5.1
<i>Inusitatomysis insolita</i>	2.6	5.7	23.2	0.6	0.1	–	4.9
<i>Meterythrops microphthalma</i>	3.1	0.9	–	–	–	–	0.2
Euphausiacea:	39.4	2.3	0.3	0.1	–	–	1.9
<i>Thysanoessa inermis</i>	39.4	–	–	0.1	–	–	1.7
Euphausiacea varia	–	2.3	0.3	–	–	–	0.2
Decapoda:	12.2	45.3	67.6	86.8	81.0	69.3	74.6
<i>Pandalus borealis</i>	–	2.4	25.1	23.1	24.1	2.7	19.5
<i>Pandalopsis japonica</i>	–	–	–	8.7	0.9	–	3.9
<i>Eualus biunguis</i>	–	26.4	15.4	3.5	1.1	–	6.6
<i>E. fabricii</i>	4.4	0.8	–	+	2.0	–	0.7
<i>E. middendorffi</i>	1.7	–	–	0.1	0.1	–	0.1
<i>E. townsendi</i>	–	–	–	3.2	0.2	1.4	1.5
<i>Lebbeus groenlandicus</i>	–	–	–	25.8	20.0	15.8	16.2
<i>Spirontocaris arcuata</i>	–	1.0	7.9	0.6	2.8	–	2.3
<i>S. brevidigitata</i>	–	–	–	4.8	0.6	2.1	2.3
<i>S. phippisii</i>	–	–	2.2	–	0.4	–	0.5
Hippolytidae varia	0.9	1.7	1.3	0.9	1.4	–	1.1
<i>Argis lar</i>	0.8	0.7	–	0.2	0.3	2.7	0.4
<i>A. toyamaensis</i>	–	–	6.6	7.4	3.5	–	5.0
<i>Crangon communis</i>	–	–	2.0	0.4	0.3	–	0.6
<i>Sclerocrangon boreas</i>	–	–	–	1.8	–	–	0.8
<i>S. salebrosa</i>	–	1.4	2.7	0.2	2.1	–	1.1
<i>Chionoecetes opilio</i>	4.4	10.7	2.3	6.1	21.0	44.6	11.6
Decapoda varia	–	0.2	2.1	–	0.2	–	0.4
Pisces:	29.4	40.9	8.5	12.1	18.5	30.7	17.2
<i>Arteidiellus dydymovi</i>	14.3	13.1	1.4	0.3	–	–	2.0
<i>Cottiusculus gonez</i>	14.1	22.3	4.0	–	0.6	–	3.2
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	1.0	–	–	+	2.0	–	0.5
<i>Icelus cataphractus</i>	–	–	–	2.2	1.4	–	1.2
Cottidae varia	–	3.2	0.5	6.9	2.6	–	3.8
<i>Malacocottus gibber</i>	–	–	–	–	–	22.2	1.7
<i>Bothrocarra hollandi</i>	–	–	–	0.5	–	3.5	0.5
<i>Lumpenella longirostris</i>	–	–	–	0.6	6.9	–	1.6
<i>Lumpenus sagitta</i>	–	1.1	1.6	0.3	–	–	0.5
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	–	–	0.6	–	0.1
Pisces varia	–	1.2	1.0	1.3	4.4	5.0	2.1
Прочие	1.0	0.2	0.3	–	0.4	–	0.1
Средний суточный рацион, % массы тела	4.5	3.2	2.0	1.8	1.8	1.6	2.0
Число желудков, шт.	30	35	31	45	27	5	173
Доля пустых желудков, %	10.0	8.6	3.2	–	–	20.0	4.6

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

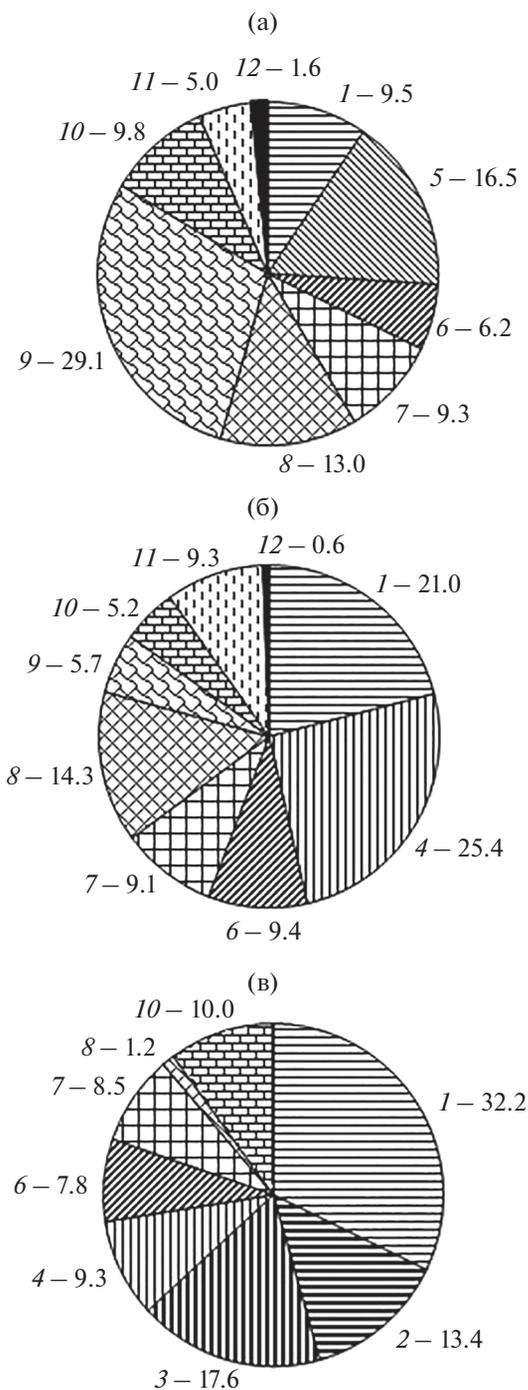


Рис. 5. Состав пищи (% массы) охотского липариса *Liparis ochotensis* TL 31–60 см в зал. Петра Великого (а) и водах Северного Приморья (б, в): а, б – летний, в – весенний периоды: 1 – *Pandalus borealis*, 2 – *Pandalopsis japonica*, 3 – *Eualus biunguis*, 4 – *Lebbeus groenlandicus*, 5 – *Sclerocrangon salebrosa*, 6 – *Crangonida varia*, 7 – *Chionoecetes opilio*, 8 – Decapoda varia, 9 – Cottidae, 10 – Pisces varia, 11 – Mysidacea, 12 – прочие.

абиотических условиях материкового склона и прилегающей к нему нижней части шельфа.

ВЫВОДЫ

1. В водах Приморья охотский липарис является обычным, но немногочисленным видом. В весенне-летний период обитает в диапазоне глубин от 50 (минимальная проанализированная) до 741 м; предпочитает материковый склон на глубинах 200–500 м. Весной молодь в большей степени, чем взрослые рыбы, тяготеет к шельфовым водам, а летом концентрируется на материковом склоне.

2. На акватории Приморья охотский липарис достигает TL 82 см и массы 7.2 кг. Наиболее крупные особи отмечены летом в зал. Петра Великого, что может быть связано с их миграцией из южных вод, где вид достигает больших размеров.

3. Охотский липарис весной встречается при температуре воды у дна от -0.9 до $+3.4^{\circ}\text{C}$, летом – от 0.3 до 4.4°C . В оба сезона предпочитает в основном температуру $> 0.3^{\circ}\text{C}$: в зал. Петра Великого – до 1.2 , в Северном Приморье – до 2.0°C . При отрицательной температуре, отмечаемой лишь в шельфовых водах, встречаются только особи $TL \leq 42$ см.

4. По характеру питания охотский липарис является нектобентоихтиофагом: в рационе доминируют десятиногие ракообразные (74.6%), преимущественно креветки, а рыбы, мизиды и эвфаузииды, входящие в число основных компонентов корма отдельных размерных групп, в целом играют второстепенную роль. Региональная и сезонная изменчивость пищевого спектра этого вида обусловлена особенностями кормовой базы. По мере роста суточный рацион липариса снижается с 4.5 до 1.6% и в среднем у особей TL 11–70 см составляет 2.0% массы тела. Сезонная динамика интенсивности питания особей TL 31–60 см выражена слабо, что, по-видимому, обусловлено обитанием в относительно стабильных абиотических условиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность П.В. Калчугину, С.Ф. Соломатову, М.И. Бойко и Д.В. Антоненко (ТИНРО) за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вдовин А.Н., Пущина О.И., Дробязин Е.Н., Федотов П.А. 2015. Выедание рыбами обыкновенного краба-стригуна *Chionoecetes opilio* и шримса-медвежонка *Sclerocrangon salebrosa* в заливе Петра Великого (Японское море) в летний период // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 2. С. 220–232.

Зуенко Ю.И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследова-

- ния 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., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. и др. 2006. Состав и биомасса донного ихтиоценоза у материкового побережья северо-западной части Японского моря в летний период // *Вопр. рыболовства*. Т. 7. № 3 (27). С. 464–480.
- Колпаков Н.В., Корнейчук И.А., Надточий В.А. 2018. Современные данные по составу и распределению тралового 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.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Питрук Д.Л. 1990. Предварительный список видового состава и распространение рыб семейства Liparidae в Охотском море // *Тр. ЗИН АН СССР*. Т. 213. С. 35–45.
- Полтев Ю.И., Немчинова И.А. 2000. О питании трески *Gadus morhua macrocephalus* и ее месте в трофической структуре сообществ в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки в поздний осенний период 1994 г. // *Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прибрежных районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.* М.: Изд-во ВНИРО. С. 142–153.
- Пущина О.И., Соломатов С.Ф. 2010. Трофические связи хищных рыб зал. Петра Великого в летний период // *Матер. междунар. науч.-тех. конф. “Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана”*. Ч. 1. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз. С. 91–95.
- Савельев П.А., Метелёв Е.А., Сергеев А.С., Данилов В.С. 2019. Видовой состав и распределение донных рыб в элиторали северо-западной части Охотского моря в летний период // *Вопр. ихтиологии*. Т. 59. № 4. С. 405–415. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040179>
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2001. Особенности биологии и личиночное развитие липариса Агассица *Liparis agassizii* (Liparidae) из залива Петра Великого Японского моря // *Там же*. Т. 41. № 5. С. 646–650.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2003. Личинки и мальки рыб рода *Liparis* (Pisces, Liparidae) из северо-западной части Японского моря // *Биология моря*. Т. 29. № 5. С. 339–350.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соломатов С.Ф. 2008. Состав и многолетняя динамика донных ихтиоценозов северного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Табунков В.Д., Чернышева Э.Р. 1985. Питание непромысловых видов рыб в заливе Терпения // *Изв. ТИНРО*. Т. 110. С. 98–104.
- Токранов А.М. 2000а. Видовой состав и пространственное распределение липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 40. № 3. С. 347–352.
- Токранов А.М. 2000б. Размерно-возрастной состав липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // *Там же*. Т. 40. № 2. С. 176–186.
- Токранов А.М. 2000в. Питание липаровых рыб (Liparidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // *Там же*. Т. 40. № 4. С. 530–536.
- Токранов А.М. 2017. Размерно-половая структура некоторых видов липаровых рыб (Liparidae, Pisces) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // *Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Трёхниковские чтения 2017. Современная географическая картина мира и технологии географического образования”*. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 175–177.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Чучукало В.И., 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.
- Kido K. 1988. Phylogeny of the family Liparidae, with the taxonomy of the species found around Japan // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* V. 35. № 2. P. 125–256.
- Kulik V.V., Gerasimov N.N. 2016. Length–weight and length–length relationships of 11 fish species from the Sea of Okhotsk // *J. Appl. Ichthyol.* V. 32. № 6. P. 1326–1328. <https://doi.org/10.1111/jai.13225>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Nakabo T. (ed.). 2002. Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1749 p.
- Yang J.H., Lee S.I., Yoon S.C. et al. 2010. Maturity and spawning of snailfish, *Liparis ochotensis* (Schmidt), in the East Sea // *Fish. Aquat. Sci.* V. 13. № 4. P. 332–339.

УДК 597.585.1.591.134.

ВОЗРАСТ, РОСТ, СОЗРЕВАНИЕ И СМЕРТНОСТЬ БЫЧКА-ТРАВЯНИКА *ZOSTERISESSOR OPHIOCEPHALUS* (GOBIIDAE) КАРКИНИТСКОГО ЗАЛИВА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2022 г. Д. Н. Куцын¹, *, И. И. Чеснокова¹, О. Н. Данилюк¹,
С. В. Статкевич¹, Э. Р. Аблязов¹, Р. Е. Белогурова¹

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

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 10.09.2020 г.

После доработки 05.10.2020 г.

Принята к публикации 15.10.2020 г.

Рассматривается половая и размерно-возрастная структура, рост, созревание и смертность бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* Каркинитского залива Чёрного моря. Соотношение самцов и самок в уловах 1.00 : 0.57; максимальная общая длина самок 23.1 см, возраст 5 лет, самцов – 24.4 см, 6 лет. Межполовые различия в росте не выявлены. Рассчитаны значения параметров уравнения Бергаланфи: для обоих полов предельная длина составляет 28.7 см, масса – 199.9 г, коэффициент роста – 0.30 год⁻¹; 50% самок созревают при длине 12.26 см, самцов – 12.99 см в возрасте 1+. Коэффициенты общей, естественной и промысловой смертности составляют соответственно 0.91, 0.61 и 0.30 год⁻¹. *Z. ophiocephalus* Каркинитского залива отличается от средиземноморских популяций более высоким темпом роста, большими предельными размерами, более ранними сроками созревания.

Ключевые слова: бычок-травяник *Zosterisessor ophiocephalus*, рост, возраст, смертность, созревание, Каркинитский залив, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875221060114

Бычок-травяник *Zosterisessor ophiocephalus* – эвригалинный демерсальный вид семейства бычковых (Gobiidae); представитель монотипического рода. Распространён в Средиземном море и прилегающих частях Атлантического океана. В Чёрном море зарегистрирован у берегов Крыма, Кавказа, Болгарии, Румынии и Турции, в северо-западной части моря, в Егорлыцком заливе, Тилигульском, Сухом и Днепровском лиманах, дельте Дуная, Варненском и Бургасском озерах, в западной части Азовского моря и Сиваше. В пресных водах не встречается. Средой обитания служат скопления морских трав, преимущественно рода *Zostera*. В Сиваше и Каркинитском заливе достигает высокой численности и является объектом местного промысла (Световидов, 1964).

Биологические особенности вида изучены слабо. Известны работы, посвящённые изучению влияния загрязнения на некоторые биохимические и морфофизиологические показатели *Z. ophiocephalus* из акватории Туниса (Mabrouk et al., 2014; Louiz et al., 2017) и Венецианской лагуны (Адриатическое море) (Livingstone et al., 1995). Авторы указывают, что *Z. ophiocephalus* может служить видом-индикатором состояния окружающей среды в связи с оседлым образом жизни и

высокой чувствительностью биохимических параметров к загрязнению. Имеются данные по размерно-возрастной структуре популяции, росту и воспроизводству бычка-травяника Измирского залива и северной части Эгейского моря (Akyol, 2003; Gurkan et al., 2010), Новиградского моря (Восточная Адриатика) (Đodo et al., 2013, 2020), зал. Габес (Центральное Средиземноморье) (Hajji et al., 2013). При этом возраст, рост, созревание и смертность *Z. ophiocephalus* Чёрного моря остаются неизученными.

В Каркинитском заливе бычок-травяник достигает высокой численности (Прищепина и др., 2018), в значительном количестве регистрируется в качестве прилова при промысле креветок *Palaemon*, но его специализированный промысел не ведётся в связи с отсутствием сведений о биологических особенностях вида. Без этих знаний невозможно рациональное промысловое использование *Z. ophiocephalus*, они необходимы также и для понимания экологических закономерностей изменчивости вида, его адаптации к условиям северо-западной части Чёрного моря, что особенно актуально в условиях глобальных климатических изменений.

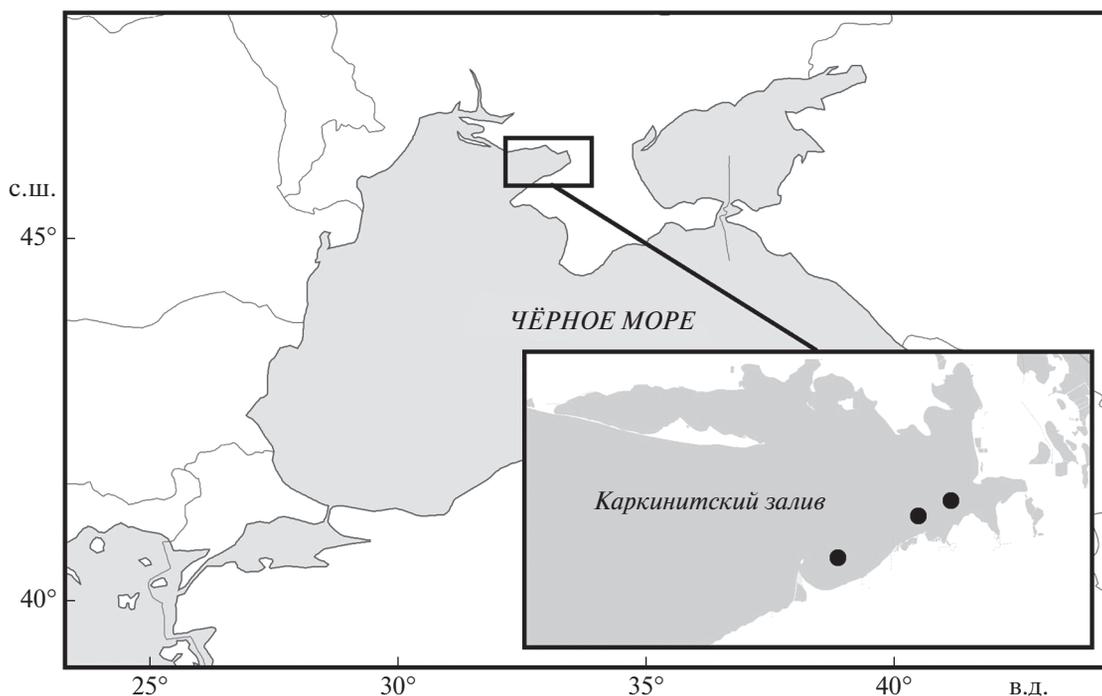


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) – места отбора проб.

Цель данной работы – изучить половую и размерно-возрастную структуру, рост, созревание и смертность *Z. ophiocephalus* Каркинитского залива, проанализировать эколого-географическую изменчивость биологических особенностей вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в июне 2018 г. в юго-восточной части Каркинитского залива в районе сёл Аврора (45°47'32" с.ш. 33°15'16" в.д.), Портовое (45°53'27" с.ш. 33°27'37" в.д.) и Кумово (45°54'58" с.ш. 33°36'9" в.д.) (рис. 1). В качестве орудий лова использовали вентеря с размером ячеи 7.5 мм, глубина постановки 1.0–1.5 м. Объём исследованного материала составил 375 экз.

Биологический анализ включал измерение общей длины (TL) с точностью 0.1 см, общей массы тела (W) с точностью 0.1 г. Определяли пол и стадию зрелости гонад по 5-балльной шкале (Правдин, 1966). Экземпляр считали половозрелым, если его гонады находились на III стадии зрелости и выше. Возраст определяли по отолитам. После очистки и просушки их просматривали в отражённом свете на тёмном фоне при 20-кратном увеличении. Годовым кольцом считали границу между внешним краем опаковой зоны и внутренним краем транслюцентной зоны, начинающейся формироваться вскоре после сезона размножения (Granzotto et al., 2003). Радиус отолита (OR) определяли как прямую, соединяющую ядро ото-

лита и постростральный край (рис. 2). Обратные расчисления проводили по формуле Фрейзера–Ли (Lee, 1920): $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$, где S_i – радиус годового кольца, соответствующий возрасту i ; L_c – TL рыбы при поимке, S_c – радиус отолита (OR) при поимке, c – интерсепт линейной регрессии TL – OR . Для описания линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Рикер, 1979; Мина, Клевезаль, 1976): $L = L_\infty[1 - e^{-k(t-t_0)}]$ и $W = W_\infty[1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$, где L_∞ и W_∞ – асимптотическая длина и масса; k – константа, характеризующая скорость приближения к L_∞ или W_∞ ; t_0 – возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой модели равна 0; b – показатель степени зависимости между длиной и массой ($W = aTL^b$); рассчитывали индекс роста для длины и массы (Pauly et al., 1988): $\phi' = \lg k + 2\lg L_\infty$ и $\phi = \lg k + (2\lg W_\infty)/3$. Параметры уравнений Берталанфи рассчитывали в программе Statistica 12 методом наименьших квадратов.

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

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



Рис. 2. Отолит трехгодовалой самки бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* TL 17.4 см: (●) – годовые кольца, (—) – радиус отолита.

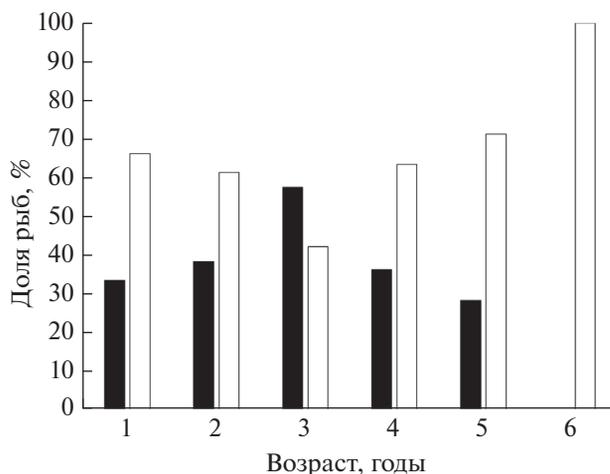


Рис. 3. Соотношение самок (■) и самцов (□) в разных возрастных группах бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* Каркинитского залива.

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

При анализе полового состава применяли критерий χ^2 ; для оценки различий между полами по длине, массе и возрасту использовали непараметрический U -критерий Манна–Уитни. Статистический анализ выполнен с помощью программных пакетов MS Excel и Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение полов (рис. 3) в уловах бычка-травяника заметно смещено в сторону самцов – 1.00 : 0.57; отличия от 1 : 1 статистически значимые ($\chi^2 = 26.7$, $df = 1$, $p < 0.05$). Преобладание самцов наблюдается среди годовиков ($\chi^2 = 23.2$, $df = 1$, $p = 0.005$) и 2-годовиков ($\chi^2 = 4.85$, $df = 1$, $p = 0.028$). Отличия от соотношения 1 : 1 в старших возрастных группах не являются статистически значимыми: 3-годовики – $\chi^2 = 0.62$, $df = 1$, $p = 0.430$; 4-годовики – $\chi^2 = 3.57$, $df = 1$, $p = 0.058$; 5-годовики – $\chi^2 = 3$, $df = 1$, $p = 0.080$; 6-годовики – $\chi^2 = 1$, $df = 1$, $p = 0.320$.

Размерно-возрастная структура. Длина самок варьировала в пределах 7.2–23.1 (в среднем 11.8 ± 0.3) см, самцов – 6.7–24.4 (11.7 ± 0.3) см (рис. 4а). Межполовые различия распределения по длине статистически не значимы (U -критерий, $n_f = 128$, $n_m = 225$, $p = 0.45$). Для обоих полов средняя длина составила 11.8 ± 0.2 см ($n = 353$).

Масса самок варьировала в пределах 3.0–115.2 (19.0 ± 1.7) г, самцов – 2.5–138.2 (19.5 ± 1.4) г (рис. 4б). Межполовые различия распределения по массе не достоверны (U -критерий, $n_f = 128$, $n_m = 225$, $p = 0.94$). Для обоих полов средняя масса равна 19.3 ± 1 г ($n = 353$).

Максимальный возраст самок составляет 5 лет, самцов – 6 лет (рис. 4в); средний возраст соответственно – 1.60 ± 0.07 и 1.55 ± 0.06 года. Межполовые различия распределения по возрасту также не достоверны (U -критерий, $n_f = 128$, $n_m = 225$, $p = 0.27$). Для обоих полов средний возраст составил 1.57 ± 0.05 года.

Размерно-возрастной ключ составлен по результатам определения возраста у 375 особей; в связи с отсутствием достоверных различий в размерно-возрастной структуре самок и самцов данные для обоих полов объединены (табл. 1).

Темп роста и половое созревание. Наибольший абсолютный прирост длины *Z. ophiocephalus* наблюдается до полового созревания: к концу 1-го года жизни самки и самцы достигают TL 9.3 и 9.6 см (табл. 2). Половое созревание самок описывается уравнением $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-1.53(TL - 12.26)}]$ (рис. 5а), самцов – $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-0.79(TL - 12.99)}]$ (рис. 5б); межполовые различия в динамике созревания выражены слабо. Созревание как самок, так и самцов начинается при TL 10 см в возрасте 1+ и заканчивается при TL 16 см в возрасте 3+; у самок $TL_{50} = 12.26 \pm 0.20$ см, у самцов – 12.99 ± 0.30 см. После полового созревания темп роста закономерно замедляется; на 2-м году жизни прирост составляет 4.0–4.5 см, на 3–6-м снижается с 2.7 до 1.5 см.

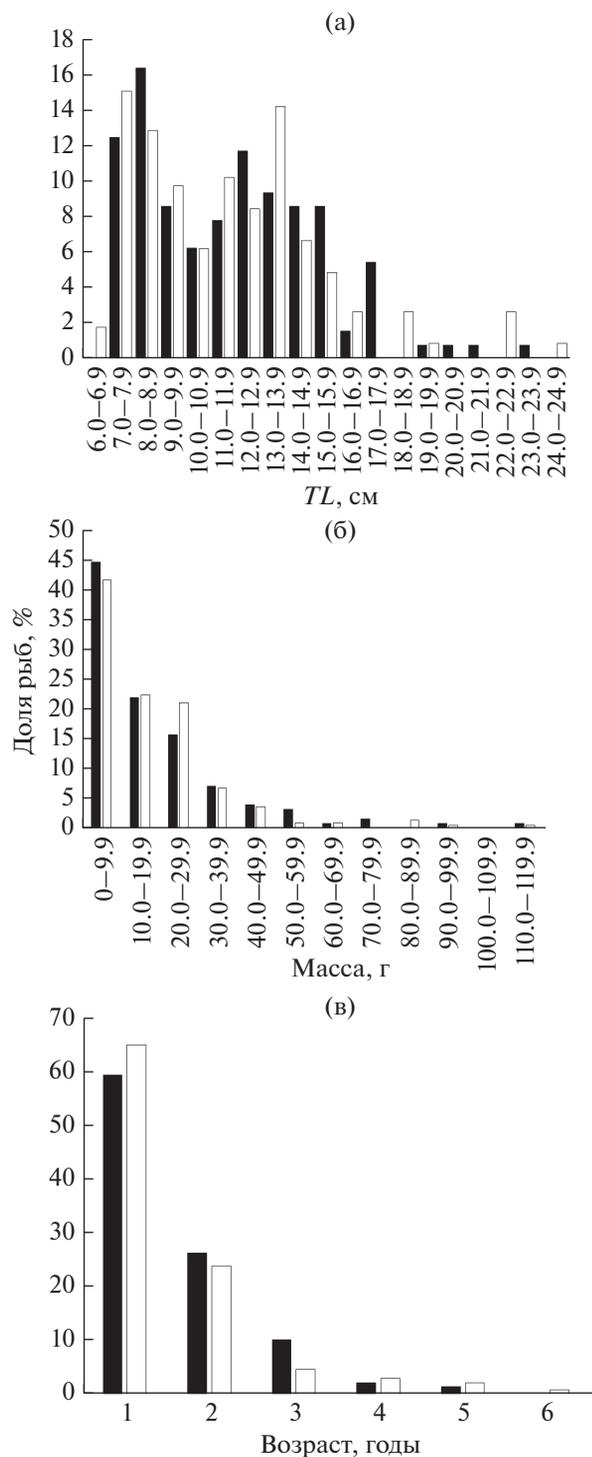


Рис. 4. Размерно-возрастной состав самок и самцов бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* в уловах в Каркинитском заливе: а – длина (TL), б – масса, в – возраст; обозначения см. на рис. 3.

Наибольшие ежегодные приросты массы тела (до 30–38 г) наблюдаются в возрасте 3–5 лет. Уравнения зависимости массы (W , г) от длины (TL , см) у самок, самцов и у обоих полов имеют

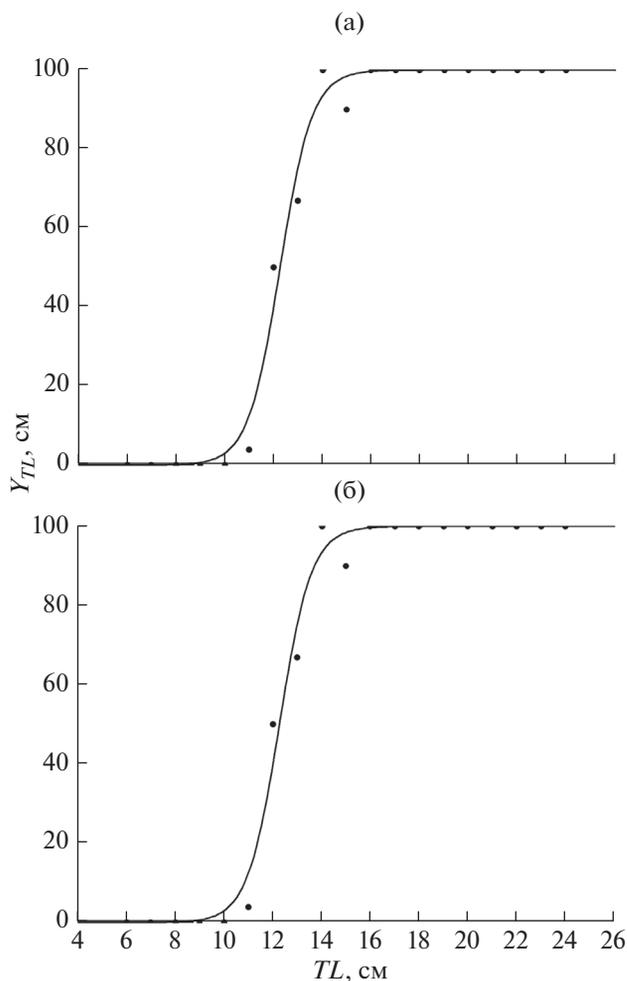


Рис. 5. Доля половозрелых (Y_{TL}) самок (а) и самцов (б) бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* в зависимости от длины (TL) в Каркинитском заливе.

вид соответственно: $W = 0.01 TL^{2.93}$ ($R^2 = 0.91$), $W = 0.01 TL^{2.89}$ ($R^2 = 0.97$), $W = 0.01 TL^{2.95}$ ($R^2 = 0.95$). Из уравнений следует, что весовой рост *Z. ophiocephalus* близок к изометрическому ($b = 2.95$, пропорции тела не меняются с увеличением размеров) (Рикер, 1979). Межполовые различия не выражены.

Обратные расчисления. Рост возраст-регистрационных структур пропорционален увеличению размеров тела (Рикер, 1979). Это свойство позволяет использовать их для обратных расчислений длины рыбы. Связь общей длины тела (TL , см) с радиусом отолита (OR , мм) у *Z. ophiocephalus* описывается линейной регрессией: $TL = 7.66OR - 2.34$ ($R^2 = 0.87$, $n = 223$). Из табл. 3 следует, что результаты обратных расчислений в значительной степени соответствуют наблюдаемым данным: во всех возрастных группах различия общей длины не достоверны (U -критерий, $p > 0.20$).

Таблица 1. Размерно-возрастной ключ бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* Каркинитского залива (объединены оба пола)

Длина (<i>TL</i>), см	Возраст, годы						Число рыб, экз.
	1	2	3	4	5	6	
6.0–6.9	4						4
7.0–7.9	55						55
8.0–8.9	58						58
9.0–9.9	39						39
10.0–10.9	26						26
11.0–11.9	28	7					35
12.0–12.9	21	14					35
13.0–13.9	2	37					39
14.0–14.9	1	23	2				26
15.0–15.9	1	12	10				23
16.0–16.9		2	7				9
17.0–17.9		1	5				6
18.0–18.9			2	4			6
19.0–19.9				3			3
20.0–20.9				1			1
21.0–21.9					1		1
22.0–22.9				1	5		6
23.0–23.9					1		1
24.0–24.9						2	2

Таблица 2. Длина и масса ($M \pm SE$) самцов и самок бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* разного возраста в уловах в Каркинитском заливе

Возраст, годы	Самки			Самцы		
	Длина (<i>TL</i>), см	Масса, г	<i>n</i> , экз.	Длина (<i>TL</i>), см	Масса, г	<i>n</i> , экз.
1	9.3 ± 0.2	8.1 ± 0.6	81	9.6 ± 0.2	5.35 ± 0.5	152
2	13.9 ± 0.2	22.5 ± 1.2	36	13.7 ± 0.2	25.7 ± 1.8	56
3	16.3 ± 0.3	43.9 ± 3.8	14	16.5 ± 0.4	36.6 ± 5.8	11
4	19.0 ± 0.7	67.2 ± 6.6	3	19.4 ± 0.6	65.3 ± 5.8	7
5	22.2 ± 0.9	104.6 ± 10.7	2	22.8 ± 0.1	96.5 ± 16.4	5
6				24.3 ± 0.1	127.5 ± 8.3	2

Примечание. Здесь и в табл. 3: $M \pm SE$ – среднее значение и стандартная ошибка.

Таблица 3. Эмпирические и расчисленные значения длины (*TL*) бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* Каркинитского залива (оба пола)

Возраст, годы	Эмпирические данные		Обратные расчисления	
	<i>TL</i> , см	<i>n</i> , экз.	<i>TL</i> , см	<i>n</i> , экз.
1	9.49 ± 0.12	237	9.45 ± 0.13	222
2	13.80 ± 0.12	94	13.90 ± 0.15	86
3	16.36 ± 0.24	25	16.98 ± 0.56	15
4	19.30 ± 0.45	10	21.65 ± 0.38	3
5	22.60 ± 0.24	7	22.90 ± 0.28	3
6	24.33 ± 0.10	2	24.23	1

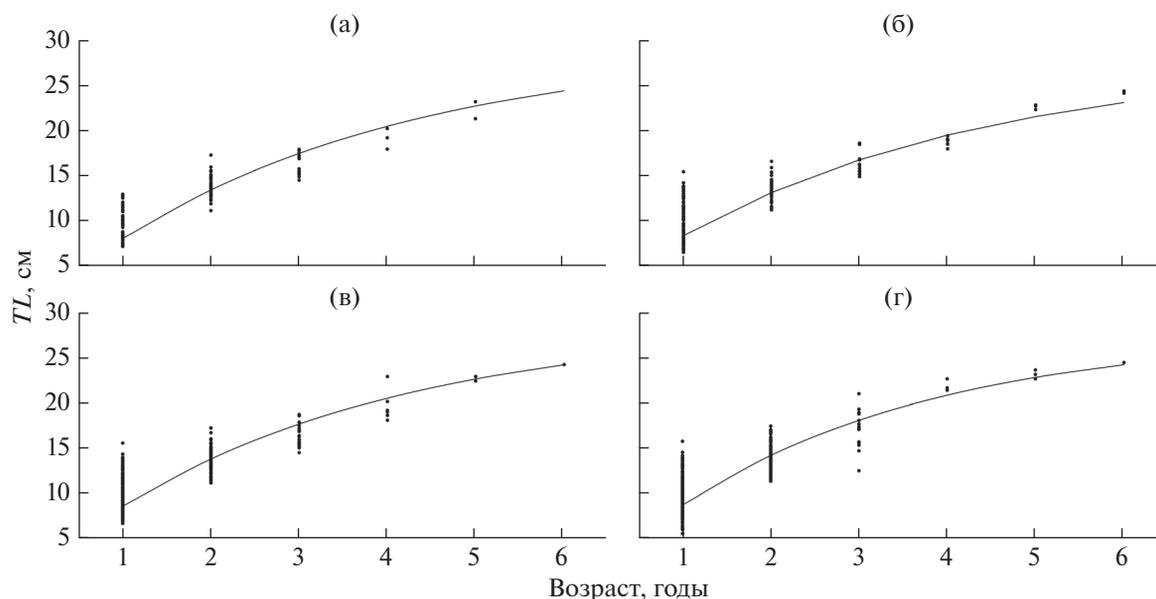


Рис. 6. Кривые линейного роста (TL) бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* Каркинитского залива, описываемые уравнением Бергаланфи: а – самки, б – самцы; в, г – оба пола (в – по наблюдаемым данным, г – по данным обратных расчислений).

Моделирование роста. Уравнения Бергаланфи, описывающие линейный и весовой рост *Z. ophiocephalus* Каркинитского залива, имеют следующий вид: самки – $TL = 29.3[1 - e^{-0.29(t + 0.11)}]$ и $W = 218.2[1 - e^{-0.29(t + 0.11)}]^{2.93}$, самцы – $TL = 28.0[1 - e^{-0.28(t + 0.29)}]$ и $W = 167.4[1 - e^{-0.28(t + 0.29)}]^{2.89}$, оба пола по наблюдаемым данным – $TL = 28.7[1 - e^{-0.30(t + 0.18)}]$ и $W = 199.9[1 - e^{-0.30(t + 0.18)}]^{2.95}$, оба пола по результатам обратных расчислений – $TL = 27.4[1 - e^{-0.34(t + 0.09)}]$ и $W = 174.9[1 - e^{-0.34(t + 0.18)}]^{2.95}$. Из результатов моделирования следует, что разница в линейном росте самок и самцов не выражена (рис. 6а, 6б). Значения параметров уравнений, рассчитанных по наблюдаемым данным, соответствуют величинам, полученным в результате обратных расчислений (рис. 6в, 6г). Высокие значения коэффициента k (0.30 год^{-1} для обоих полов) свидетельствуют о быстром достижении предельных размеров, что характерно для видов с коротким жизненным циклом: 50% L_{∞} (14.4 см) *Z. ophiocephalus* достигает уже к концу 2-го года жизни.

Смертность. Коэффициент общей смертности обоих полов *Z. ophiocephalus* в Каркинитском заливе составляет 0.91 год^{-1} , самок – 0.93 год^{-1} , самцов – 0.83 год^{-1} . Коэффициент естественной смертности зависит от темпа роста и предельных размеров; межполовые различия этих показателей у *Z. ophiocephalus* практически отсутствуют, поэтому значения M у самок и самцов близки – соответственно 0.60 и 0.61 год^{-1} ; для обоих полов – 0.61 год^{-1} . Коэффициент промыс-

ловой смертности для обоих полов, самок и самцов равен соответственно 0.30 , 0.34 и 0.23 год^{-1} .

ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастная и половая структура популяции, рост, созревание и смертность являются ключевыми параметрами, характеризующими жизненный цикл рыб. Этим показателям свойственна определённая пластичность в связи с условиями обитания (Никольский, 1974). Поэтому анализ их эколого-географической изменчивости представляет интерес для понимания закономерностей эволюционного процесса.

По нашим и опубликованным данным (Akyol, 2003; Gurkan et al., 2010; Dođo et al., 2013, 2020; Najji et al., 2013), половой диморфизм у *Z. ophiocephalus* на всём протяжении ареала вида практически не выражен. При этом в третичном соотношении полов преобладают самцы (со значимым отличием от 1 : 1): зал. Габес – 1 : 0.74 ($\chi^2 = 17.5$, $df = 1$, $p < 0.05$) (Najji et al., 2013), зал. Измир – 1 : 0.71 ($\chi^2 = 21.9$, $df = 1$, $p < 0.05$) (Akyol, 2003), Каркинитский залив – 1 : 0.57 ($\chi^2 = 26.7$, $df = 1$, $p < 0.05$) (наши данные). Преобладание самцов может быть следствием дифференциальной смертности молоди или селективности орудий лова по отношению к полу (например, в связи с этологическими различиями). Вероятно, асимметрия полового состава связана со сложной тактикой размножения и заботой самцов о потомстве. Как правило, строительством гнезда и охраной кладки занимается крупный самец ($TL > 15$ см, старше 3 лет).

Таблица 4. Параметры уравнений Бергаланфи и индексы роста бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* из разных частей ареала

Район (источник информации)	Пол	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	W_{∞} , г	a	b	t_0 , год	ϕ'	ϕ
Чёрное море, Каркинитский залив (наши данные)	Самки	29.3	0.29	218.2	0.011	2.93	-0.11	2.40	1.02
	Самцы	28.0	0.28	167.4	0.011	2.89	-0.29	2.34	0.93
	Оба пола	28.7	0.30	199.9	0.010	2.95	-0.18	2.39	1.04
Эгейское море, зал. Измир (Akyol, 2003)	Оба пола	27.4	0.17		0.009	3.06	-2.12	2.11	
Средиземное море, зал. Габес (Hajji et al., 2013)	Самки	24.1	0.20	157.8	0.020	2.73	-0.80	2.07	0.77
	Самцы	24.8	0.19	150.9	0.025	2.81	-0.91	2.07	0.73
	Оба пола	24.5	0.20	155.6	0.020	2.81	-0.81	2.08	0.76

При этом в оплодотворении кладки принимают участие от двух до шести мелких самцов, не строящих гнёзд самостоятельно, но характеризующихся более высоким качеством половых продуктов (Mazzoldi et al., 2000; Pastres et al., 2002). Таким образом, в процессе нереста у *Z. ophiocephalus* принимают участие две функционально и морфологически различные группы самцов. С одной стороны, такая стратегия обеспечивает высокую выживаемость потомства, с другой — увеличивается рекомбинация генетического материала и эволюционная пластичность. В связи с этим асимметрия в третичном половом составе обеспечивает оптимальное соотношение самцов разных функциональных групп, носит адаптивный характер и закрепляется отбором. Однако для установления действительной причины преобладания самцов необходимы дополнительные исследования.

Рост пойкилотермных животных как проявление метаболизма тесно связан с температурой окружающей среды. В пределах ареала вида снижение средней температуры воды в высокоширотном направлении в большинстве случаев сопровождается увеличением предельной длины L_{∞} , максимального возраста и индексов роста ϕ' и ϕ . При этом коэффициент k , пропорциональный скорости катаболизма в модели Бергаланфи, как правило, снижается (Pauly, 1981). В результате наблюдается снижение темпа роста при увеличении максимальных и средних размеров, сроков созревания и продолжительности жизни в направлении к высокоширотным границам ареала. Параметры роста *Z. ophiocephalus* отчасти согласуются с общими закономерностями: в северном направлении закономерно увеличиваются значения L_{∞} и W_{∞} (табл. 4). Однако величина коэффициента k в Каркинитском заливе, вопреки ожидаемому снижению, выше, чем у южных границ ареала, в зал. Габес (0.30 против 0.20 год⁻¹), т.е. увеличение максимальных размеров сопровождается не снижением темпа линейного роста, а увеличением.

Это находит отражение в индексах линейного и весового роста, значения которых наибольшие в Каркинитском заливе. Продолжительность жизни при этом на всех рассматриваемых участках ареала остаётся в пределах 5–6 лет (Akyol, 2003; Hajji et al., 2013).

Высокий темп роста *Z. ophiocephalus* в Каркинитском заливе по сравнению с более южными популяциями сопровождается сокращением сроков созревания. В зал. Габес возраст полового созревания бычка-травяника составляет 2.9–3.5 лет при TL 12.7–13.9 см (Hajji et al., 2013), в то время как в Каркинитском заливе он массово созревает в возрасте 1+ при той же длине, что способствует увеличению популяционной плодовитости.

Высокие значения k и высокий темп роста *Z. ophiocephalus* Каркинитского залива указывают на факторы, влияние которых обратно направлено температуре. В качестве одного из них следует указать высокую продуктивность этого района, определяющую состояние кормовой базы. Так, среднегодовая первичная продукция мелководного и прогреваемого Каркинитского залива в 1998–2007 гг. составляла в среднем 188 г С/м² в год (Финенко и др., 2010). При этом объём первичной продукции в Эгейском море в 1998–2001 гг. варьировал в пределах 125–144, а в районе зал. Габес — 158–164 г С/м² в год (Bosc et al., 2004). Нельзя исключать влияние солёности на рост *Z. ophiocephalus*: в Чёрном море она в два раза ниже, чем Средиземном (15–18 против 36–38‰). Снижение солёности до 8–20‰ способствует увеличению темпа роста морских видов рыб. Чаще всего это связано с уменьшением энергетических затрат на осморегуляцию (Voeuf, Rayan, 2001).

В контексте глобального потепления вероятно преобразование биологических особенностей *Z. ophiocephalus* Каркинитского залива. Тренд изменения средней температуры поверхности Чёрного моря составляет 0.06°C в год (Sakalli, Başusta, 2018). В связи с аридизацией возможно снижение

объёма пресноводного стока и осолонение Чёрного моря. Предполагается, что условия обитания в Чёрном море станут в большей степени соответствовать современному средиземноморскому. В таком случае вектор изменения биологических особенностей *Z. ophiocephalus* будет направлен в сторону снижения предельных размеров, массы и темпа линейного и весового роста.

Результаты исследования свидетельствуют, что *Z. ophiocephalus* Каркинитского залива отличается от средиземноморских популяций более высоким темпом роста, большими максимальными размерами и массой, ранними сроками созревания. По всей видимости, это связано с температурными условиями и продуктивностью исследуемого района. Представленные в работе сведения расширяют представления о закономерностях адаптации средиземноморских мигрантов к условиям Чёрного моря и могут послужить отправной точкой в мониторинге состояния популяции *Z. ophiocephalus*, что особенно важно в условиях глобальных климатических изменений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена по темам государственного задания ИнБЮМ: “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” (№ АААА-А18-118020890074-2) и “Фундаментальные исследования популяционной биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия” (№ АААА-А19-119060690014-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 391 с.
- Прищепина Р.Е., Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2018. Разнообразии бычковых рыб (Perciformes: Gobiidae) Каркинитского залива (Черноморское побережье Крымского полуострова) // Матер. междунар. науч.-практ. конф. “Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование”. Симферополь: Ариал. С. 259–265.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я. 2010. Оценка продуктивности фитопланктона Черного моря по спутниковым данным // ДАН. Т. 432. № 6. С. 845–848.
- Akyol O. 2003. Age, growth and reproduction period of grass goby (*Zosterisessor ophiocephalus* Pallas 1811) in the Bay of Izmir (Aegean Sea) // Arch. Fish. Mar. Res. V. 50. № 2. P. 220–224.
- Bertalanffy L., von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // Human Biol. V. 10. P. 181–213.
- Boeuf G., Payan P. 2001. How should salinity influence fish growth? // Comp. Biochem. Physiol. Pt. C: Toxicol. Pharmacol. V. 130. № 4. P. 411–423. [https://doi.org/10.1016/S1532-0456\(01\)00268-X](https://doi.org/10.1016/S1532-0456(01)00268-X)
- Bosc E., Bricaud A., Antoine D. 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations // Global Biogeochem. Cycles. V. 18. № 1. P. 1–17. <https://doi.org/10.1029/2003GB002034>
- Cadima E.L. 2003. Fish stock assessment manual // FAO Fish. Tech. Paper № 393. 161 p.
- Đođo Ž., Dulčić J., Antolović N. 2013. Age and growth determination of the grass goby (*Zosterisessor ophiocephalus* Pallas, 1814) in the Novigrad Sea (Adriatic) // 48 Hrvatskii Međunarodni Simpozij Agronoma. Dubrovnik. P. 629–632.
- Đođo Ž., Antolović N., Glavić N., Šprem J.S. 2020. Length-weight relationship of grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* from Novigrad Sea-eastern Adriatic Sea // 55-th Croatian and 15-th Int. Symp. Agriculture. Vodice. P. 362.
- Granzotto A., Franceschini G., Malavasi S. et al. 2003. Marginal increment analysis and Sr/Ca ratio in otoliths of the grass goby, *Zosterisessor ophiocephalus* // Ital. J. Zool. V. 70. № 1. P. 5–11. <https://doi.org/10.1080/11250000309356489>
- Gurkan S., Bayhan B., Akcinar S.C., Taskavak E. 2010. Length-weight relationship of fish from shallow waters of Candarli Bay (North Aegean Sea, Turkey) // Pakistan J. Zool. V. 42. № 4. P. 495–498.
- Hajji F., Ouannes-Ghorbel A., Ghorbel M., Jarboui O. 2013. Age and growth of the grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* Pallas, 1811 in the Gulf of Gabes (Tunisia, central Mediterranean) // Acta Adriatica. V. 54. № 1. P. 27–39.
- Lee R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // Fish. Invest. London. Ser. II. V. 4. P. 1–35.
- Livingstone D.R., Lemaire P., Matthews A. et al. 1995. Assessment of the impact of organic pollutants on goby (*Zosterisessor ophiocephalus*) and mussel (*Mytilus galloprovincialis*) from the Venice Lagoon, Italy: biochemical studies // Mar. Environ. Res. V. 39. P. 235–240.
- Louiz I., Hassine O., Palluel O. et al. 2017. Seasonal rhythm of physiological indexes, liver protein level, and biotransformation biomarkers in *Zosterisessor ophiocephalus* and *Gobius niger* from a low contaminated lagoon (Ghar El Melh lagoon, Tunisia) // Biol. Rhythm Res. V. 48. № 6. P. 963–977. <https://doi.org/10.1080/09291016.2017.1333187>
- Mabrouk L., Guarred T., Hamza A. et al. 2014. Fluctuating asymmetry in grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* Pallas, 1811 inhabiting polluted and unpolluted area in Tunisia // Mar. Pollut. Bull. V. 85. № 1. P. 248–251.

- Mazzoldi C., Scaggiante M., Ambrosin E., Rsoito M.B.* 2000. Mating system and alternative male mating tactics in the grass goby *Zosterisessor ophiocephalus* (Teleostei: Gobiidae) // *Mar. Biol.* V. 137. P. 1041–1048.
<https://doi.org/10.1007/S002270000417>
- Pastres R., Pranovi F., Libralato S. et al.* 2002. “Birthday effect” on the adoption of alternative mating tactics in *Zosterisessor ophiocephalus*: evidence from a growth mode // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* V. 82. № 2. P. 333–337.
<https://doi.org/10.1017/S0025315402005520>
- Pauly D.* 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks // *J. Cons. Int. Explor. Mer.* V. 39. № 2. P. 175–192.
- Pauly D.* 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy’s theory of growth // *Meeresforschung.* V. 28. № 4. P. 251–282.
- Pauly D., Moreau J., Prein M.* 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // *ICLARM Conf. Proc.* V. 15. P. 469–479.
- Sakalli A., Başusta N.* 2018. Sea surface temperature change in the Black Sea under climate change: a simulation of the sea surface temperature up to 2100 // *Int. J. Climat.* V. 38. № 13. P. 4687–4698.
<https://doi.org/10.1002/joc.5688>
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al.* 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrostoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu // *Jpn. Agric. Res. Quarterly.* V. 44. № 2. P. 197–206.
<https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>

УДК 597.554.3.591.5

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ВЫРЕЗУБА *RUTILUS FRISII* ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И РАЗНООБРАЗИЕ ЕГО ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ В ДОНСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2022 г. В. С. Болдырев¹, *, Д. А. Вехов², Е. В. Випхло¹

¹Волгоградский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ВолгоградНИРО, Волгоград, Россия

²Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – АзНИИРХ, Ростов-на-Дону, Россия

*E-mail: neogobius@yahoo.com

Поступила в редакцию 26.02.2021 г.

После доработки 11.05.2021 г.

Принята к публикации 12.05.2021 г.

Изучены размерно-возрастной состав, рост, пространственное распределение, особенности миграции и воспроизводства вырезуба *Rutilus frisii* Цимлянское водохранилище и смежного верхнего участка р. Дон. Описаны три формы с разными типами жизненной стратегии. До 1990-х гг. в водохранилище обитала мигрантная-1 форма, характеризующаяся нерестовыми миграциями половозрелых особей в возрасте 4+–5 лет протяжённостью ~ 300 км в донской приток р. Медведица и последующим их скатом. С начала 2000-х гг. производители стали задерживаться в реке, нерестовое стадо пополняется за счёт миграции из водохранилища 4-годовиков, созревающих на следующий год (мигрантная-2 форма). Смена жизненной стратегии предположительно вызвана удлинением нерестовых миграций до 300–700 км. Обе формы характеризует скат сеголеток в водохранилище. Третья, речная резидентная форма, издавна известная в реках Быстрая Сосна, Красивая Меча и прилегающем участке Дона, характеризуется совместным обитанием на одних локальностях всех возрастных групп. Эта форма пополняется мигрантами из водохранилища, а до зарегулирования Дона – из Азовского моря. Обитающий в Азово-Донском районе вырезуб относится к мигрантной-2 форме, нерестилища которой расположены в низовьях р. Северский Донец. Со времени зарегулирования Дона в 1950-е гг. в его нижнем течении на межплотинном участке Николаевского и Константиновского гидроузлов сформировалась речная резидентная форма.

Ключевые слова: вырезуб *Rutilus frisii*, жизненная стратегия, экологическая форма, миграция, естественное воспроизводство, историческое распространение, Цимлянское водохранилище, Донской бассейн.

DOI: 10.31857/S0042875222010015

Вырезуб *Rutilus frisii* (Cyprinidae) в бассейнах Чёрного, Азовского и Мраморного морей рассматривается в статусе самостоятельного вида (Дирипаско и др., 2011) или подвида *R. frisii frisii* (Васильева, Лужняк, 2013). В зависимости от критериев, лежащих в основе экологической классификации, относится к проходным (Kotlik et al., 2008) или полупроходным рыбам (Kottelat, Freyhof, 2007). Может образовывать жилые формы.

В последние десятилетия много внимания уделяется изучению разнообразия жизненной стратегии сложноорганизованных видов и характера взаимоотношений их отдельных группировок (Савваитова и др., 2007; Павлов, Савваитова, 2008; Есин, 2017; Кузищин и др., 2020). Понимание этих процессов необходимо для прогнозирования изменений структуры их популяций и биологических особенностей, происходящих под воздей-

ствием антропогенной деятельности и глобального изменения климата, а также для разработки оптимальной стратегии сохранения вида и эксплуатации его запасов. В этом отношении вырезуб представляет интерес как один из представителей проходных карповых рыб со сложной внутривидовой структурой, исчезнувший за последнее столетие на большей части своего ареала, сведения по биологии которого очень ограничены.

Цель работы – представить данные по биологии вырезуба Цимлянское водохранилища и оценить разнообразие жизненной стратегии вида в Донском бассейне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2001–2021 гг. в Цимлянском водохранилище и на участке Донского бас-

сейна в границах Ростовской, Волгоградской, Воронежской и Саратовской областей. В водохранилище рыб отлавливали в ходе траловых и мальковых съёмок по всей акватории (Вехов и др., 2014) и отбирали из неводных уловов на Некрасовской тоне, расположенной в верхней части водоёма — в 20 км выше г. Калач-на-Дону. Из донских притоков наиболее системные наблюдения проводили в реках Медведица и Иловля. Уловы разбирали по видовому, количественному и размерно-весовому составу. Измеряли стандартную длину (*SL*). Возраст определяли по спилам грудных плавников.

В разные сезоны 2016–2021 гг. лов плавными сетями с шагом ячеи 26–90 мм проводили в русле Дона близ станицы Сиротинская, хутора Хованский и села Урыв-Покровка, расположенных выше по течению от Некрасовской тони соответственно на 100, 270 и 800 км. В общей сложности на этих участках проанализированы уловы >1000 сетей.

На р. Медведица помимо мальковых съёмок в 2012–2015 гг. проводили лов ставными сетями с ячейей 20–60 мм на участке между с. Орехово и х. Красный. Разобраны уловы 255 сетей. Кроме того, использован материал по размерно-весовому составу вырезуба, заготавливаемого (2007–2011 гг.) в этом же районе для рыбоводных целей силами Медведицкого экспериментального рыбоборозводного завода.

При учёте молоди рыб (всех видов) в 2001–2021 гг. в Цимлянском водохранилище и донских притоках орудием лова служили мальковые волокуши длиной 5–30 м с ячейей 4 мм; на каждой станции фиксировали площадь облова. В траловых съёмках использовали донные тралы (ширина раскрытия 11–18 м, ячея 30–45 мм), средняя площадь облова станции составляла 3–4 га. Протяжённость Некрасовской тони 1.5 км, длина невода 400–600 м (ячея 30–45 мм), площадь облова 30–45 га. В мае 2018 г. из-за высокого уровня воды в водохранилище неводной лов приостанавливался. В 2020 и октябре–ноябре 2021 г. материал на тоневом участке не собирали.

Использовали фондовые материалы ВолгоградНИРО (фонды ВФ) и отчёты о деятельности Цимлянскрыбвода за период 1960–1990-е гг., а также сведения, полученные в ходе опроса рыбаков-любителей и сотрудников органов рыбоохраны. Данные по динамике уровня воды в р. Медведица у Красноярской малой гидроэлектростанции (МГЭС) получены на её гидропосте.

Цимлянское водохранилище по морфологическим критериям подразделяется на четыре плёса (Лапицкий, 1970): нижние три представляют собой озёровидную часть водоёма и составляют ~88% всей его площади; четвёртый (Верхний) плёс отличается тем, что в нём частично сохраняется речной режим. При максимальном наполнении

водохранилища подпор распространяется до устья р. Иловля, принимаемого за верхнюю границу водоёма. К верхнему Дону относится участок выше устья р. Воронеж (Иванчев и др., 2013), к нижнему — ниже Цимлянского гидроузла.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вырезуб в бассейне Дона выше Цимлянского гидроузла

Темп роста. Цимлянская популяция вырезуба представлена длинным возрастным рядом. Самая крупная зарегистрированная особь — 13-летняя самка *SL* 70.5 см и массой 6.3 кг — была выловлена в сентябре 1989 г. Для вида характерно позднее созревание: основная масса впервые нерестящихся особей — 5-годовики. Темп роста самок и самцов сходен (табл. 1). Соотношение полов в младших возрастных группах (1–4+) примерно одинаковое, при незначительном преобладании самцов. Среди особей 6-го года жизни (5–5+) самок несколько больше; среди 6-годовиков и старше встречаются только самки. Судя по размерам двухлеток в уловах на разных участках водоёма, по мере роста они уходят с прибрежного мелководья на открытую акваторию. Соотношение длина–масса аппроксимируется степенным уравнением: $W = 0.018 SL^{3.009}$, $R^2 = 0.988$ ($n = 646$ экз.).

Воспроизводство. Вырезуб нагуливается в Цимлянском водохранилище, а на нерест поднимается в донские притоки (рис. 1). В бассейне водохранилища его сеголетки не обнаружены. Воспроизводство этого вида происходит в р. Медведица, впадающей в Дон в 200 км выше водохранилища (Красная книга ..., 2017). Плотины Красноярской МГЭС, расположенная в 288 км от устья Медведицы, создаёт подпор в 5 м над межженным горизонтом. На ней с 2003 г. функционирует рыбоход лестничного типа. Вырезуб способен преодолевать плотину и на пике паводка, когда разница между уровнями в нижнем и верхнем бьефе составляет < 1 м (личное сообщение А.Е. Ващинникова, НПЦ “Эквос”), но такие условия складываются далеко не ежегодно. Так за 13-летний период (2003–2015) было только 7 лет, когда в марте–апреле на протяжении от 18 до 36 сут имелась теоретическая возможность для форсирования плотины производителями.

В апреле–августе 2001–2005 гг. в нижнем течении Медведицы молодь вырезуба в уловах волокуши отсутствовала. Обловы в мае–ноябре 2011 (обловлена 31 локальность, учтено 16 тыс. экз. всех видов рыб) и 2013 г. (16 локальностей, 13 тыс. экз.) на участке реки ниже плотины между с. Орехово и х. Красный показали, что скат сеголеток с постепенным нарастанием численности начинается в октябре. Так, в 2011 г. 6 октября их концентрация составила 0.5, 25 октября — 2.1, 8 ноября — 5.6,

Таблица 1. Длина и масса самок и самцов вырезуба *Rutilus frisii* разного возраста в Цимлянском водохранилище и р. Медведица (по материалам 1989–2016 гг.)

Возраст, годы	Место сбора	n, экз.	Длина (SL), см		Масса, г	
			min–max	$M \pm m$	min–max	M
Молодь						
0+*	PM	96	3.9–7.0	5.2 ± 0.59	1.3–8.3	2.8
1+*	ЦВ	28	6.5–12.1	9.2 ± 1.13	5.2–29.1	15
Самки						
1+	ЦВ	63	14.0–27.9	21.2 ± 2.68	49–394	172
2–2+	То же	72	22.5–35.0	28.5 ± 2.48	206–778	419
3–3+	»	78	26.4–44.0	35.7 ± 3.77	333–1549	825
4–4+	»	42	35.0–54.5	44.5 ± 5.46	778–2950	1605
5–5+	ЦВ, PM	17	43.5–58.0	51.5 ± 4.40	1495–3558	2485
6–6+	То же	5	47.9–58.7	53.3 ± 4.06	2001–3688	2753
7+	»	2	55.6–55.8	55.7	3420–4100	3760
8+	PM	1		57.0		3400
12+	То же	1		70.5		6300
Самцы						
1+	ЦВ	60	14.2–29.8	21.2 ± 2.89	52–480	173
2–2+	То же	73	24.8–35.0	28.8 ± 2.29	276–778	433
3–3+	»	105	26.8–44.7	36.1 ± 3.80	349–1625	851
4–4+	»	61	38.0–53.5	46.4 ± 4.13	997–2790	1823
5–5+	ЦВ, PM	13	48.5–56.7	52.6 ± 2.63	2077–3323	2648

Примечание. n – число изученных особей, min–max – пределы варьирования показателя, $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; PM – р. Медведица, ЦВ – Цимлянское водохранилище; * из уловов волокуши (июль–ноябрь), остальные выборки – из сетных, траловых и неводных уловов.

а в конце октября 2013 г. – 1.8 экз/100 м². Из этого сделан вывод об эффективности нереста вырезуба в эти годы на участке реки только выше плотины. В 2014 г. (25 локальностей, 6 тыс. экз.) в ходе съёмки, проведённой до начала ската (3–5 сентября), впервые сеголетки вырезуба были отмечены одновременно на участках протяжённостью 150 км выше и 100 км ниже гидроузла (соответственно 1.4 и 0.6 экз/100 м²). Объясняется это, видимо, маловодной весной и коротким периодом пика паводка, когда производители могли преодолеть плотину, поэтому часть производителей была вынуждена отнереститься ниже её. Длина сеголеток в 2011 г. варьировала в пределах 43–66 (в среднем 52.3) мм (83 экз.), в 2013 г. – 43–63 (51.4) мм (74 экз.), в 2014 г. – 39–70 (52.3) мм (30 экз.).

Миграции и пространственное распределение. При обследовании реки в апреле–мае 1951 г. в районе будущего Цимлянского водохранилища было учтено 10 неполовозрелых особей вырезуба: один 3-годовалик SL 31 см и девять 4–5-годоваликов SL ≤ 45 см и массой ≤ 1.6 кг (фонды ВФ). В 1950-х гг. в Дону в границах Воронежской области этот вид встречался единично (Фёдоров, 1960). В нижней части Цимлянского водохрани-

лища его мальки впервые были отмечены в 1955 г. (Гинзбург, 1958).

По данным неводных уловов, в Верхнем плёсе Цимлянского водохранилища в 2010-е гг. выявлены три пика хода вырезуба (рис. 2). Первый, слабо выраженный и заметный только в годы раннего открытия лова, отмечался сразу после схода льда и продолжался в течение 1–3 недель. Только в это время в уловах встречались единичные половозрелые особи массой > 1.5 кг и возрастом старше 4 лет, преимущественно поднимающиеся на нерест 5-годовики. Второй, самый большой, обычно приходился на май. Третий пик, отмечаемый в сентябре–октябре, характеризовался доминированием, как и в мае, особей массой 0.5–0.8 кг. Летом в уловах невода вырезуб обычно малочислен, хотя в отдельные годы заметны незначительные по продолжительности усиления хода (2012 г. – июнь; 2013 г. – июль; 2015 г. – август) (рис. 2а). В этот период у всех рыб, в отличие от весны, присутствовала пища в кишечниках (фонды ВФ). В последние годы (2017, 2019, 2021) наблюдается снижение уловов (рис. 2б).

В размерно-возрастном составе вырезуба в неводных уловах Верхнего плёса просматриваются

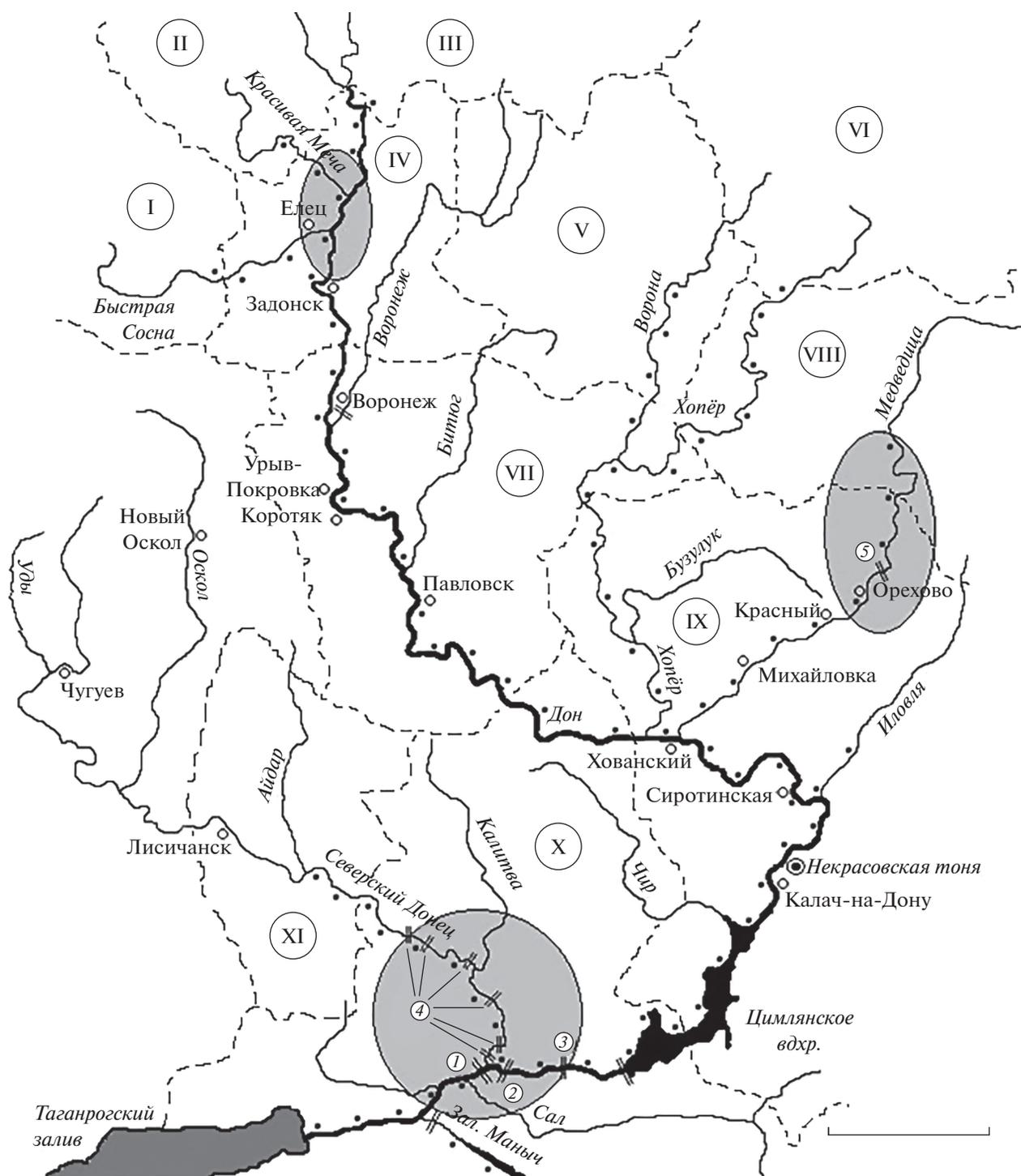


Рис. 1. Распространение вырезуба *Rutilus frisii* в Донском бассейне (●) и известные места его естественного воспроизводства (■), 1990–2010-е гг. Гидроузлы (|): 1 – Кочетовский, 2 – Константиновский, 3 – Николаевский, 4 – Северско-Донецкая шлюзованная система, 5 – Красноярская МГЭС. Области: I – Орловская, II – Тульская, III – Рязанская, IV – Липецкая, V – Тамбовская, VI – Пензенская, VII – Воронежская, VIII – Саратовская, IX – Волгоградская, X – Ростовская, XI – Луганская; (---) – административные границы. Масштаб: 100 км.

достаточно чёткие сезонные изменения. Так, например в 2017 г., в весенний период здесь были отмечены покидающие водохранилище 4-годовики $SL\ 37\text{--}42$ см и массой $0.9\text{--}1.3$ кг (рис. 3). Их

постепенно сменяли поднимающиеся снизу 3-годовики $SL\ 27\text{--}37$ см ($0.4\text{--}0.9$ кг), которые в мае–июне составляли значительную долю в уловах. Позже они исчезли, а появившиеся в мае–июне

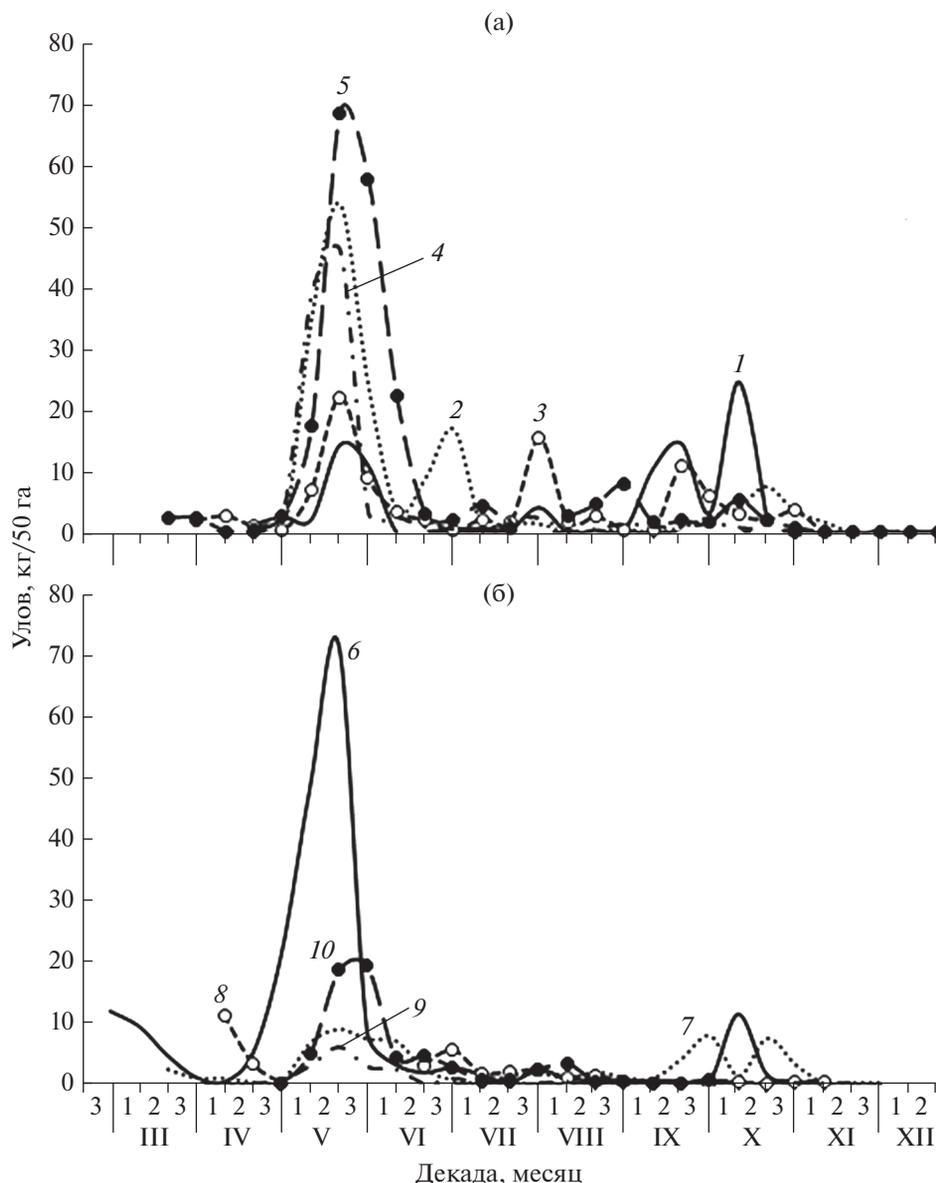


Рис. 2. Сезонная динамика неводных уловов вырезуба *Rutilus frisii* на Некрасовской тоне в 2011–2015 (а) и 2016–2019, 2021 (б) гг.: 1 – 2011, 2 – 2012, 3 – 2013, 4 – 2014, 5 – 2015, 6 – 2016, 7 – 2017, 8 – 2018, 9 – 2019, 10 – 2021.

2-годовики SL 21–25 см (0.2–0.3 кг) во втором полугодии (с июля – 2+) достигли SL 25–37 см (0.3–0.9 кг) и весь летне-осенний период составляли основу уловов вырезуба на этом участке водохранилища.

Сходная картина, но с двумя пиками хода в мае и сентябре–октябре, наблюдалась выше водохранилища на смежном участке Дона в районе ст-цы Сиротинская (здесь лов открывался позднее зарегистрированного на Некрасовской тоне ранневесеннего усиления хода). В уловах также преобладали особи массой до 1 кг.

В Дону в районе х. Хованский выше устья р. Медведица усиления хода неполовозрелых осо-

бей вырезуба возрастных классов 2–2+ и 3–3+, сходные с наблюдаемыми на Некрасовской тоне и в районе ст-цы Сиротинская, не выявлены. Особи массой < 1 кг встречались здесь редко. Это означает, что майские и осенние миграции в верхней части водохранилища носят возвратный характер, и подъём в реку, по-видимому, не превышает 100–150 км. Они напоминают небольшие по протяжённости перемещения молоди в хвосте нерестовых косяков некоторых других проходных видов рыб (Марти, 1930; Подушка, 2007). Чаше здесь встречаются вырезубы массой 1.0–1.5 кг (4–4+), очевидно, поднявшиеся из водохранилища, и крупные особи (>2 кг). Особенно часто поимки

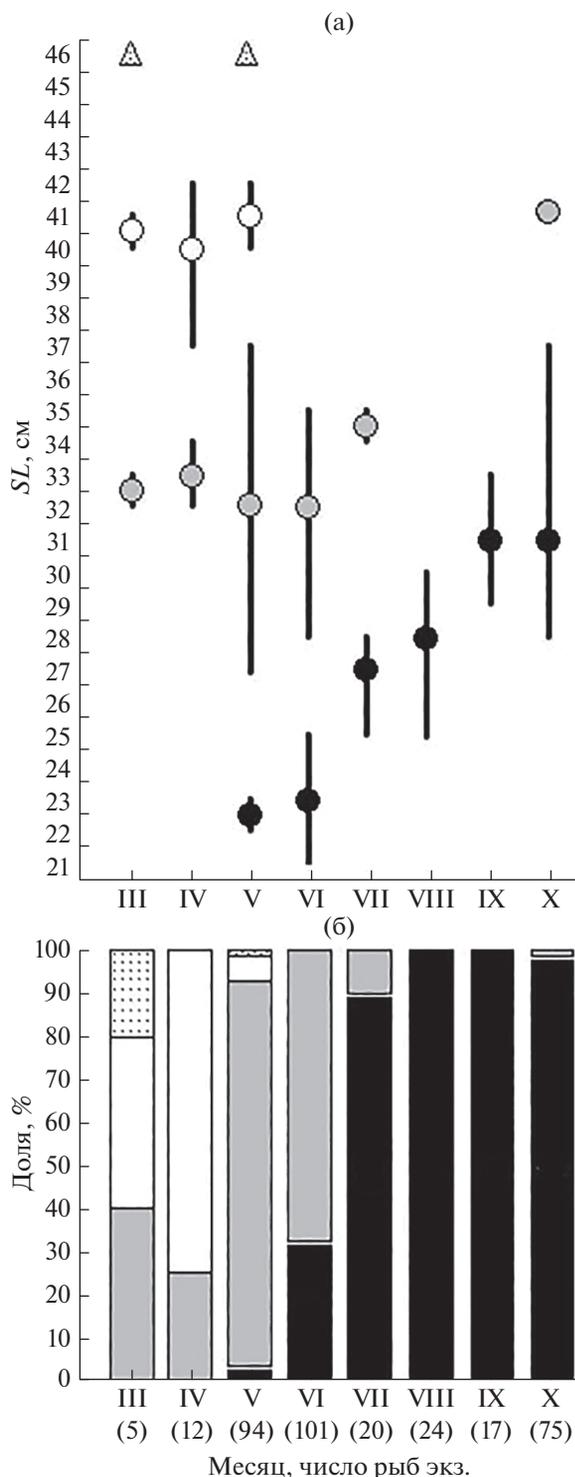


Рис. 3. Сезонные изменения длины (SL) вырезуба *Rutilus frisii* (а) и соотношение его разных возрастных групп (б) в неводных уловах на Некрасовской тоне в 2017 г. (348 экз.); (●) – средние значения, (|) – пределы варьирования показателя. Возрастные группы: (●, ■) – 2–2+, (●, ■) – 3–3+, (○, □) – 4, (△, ▲) – 5.

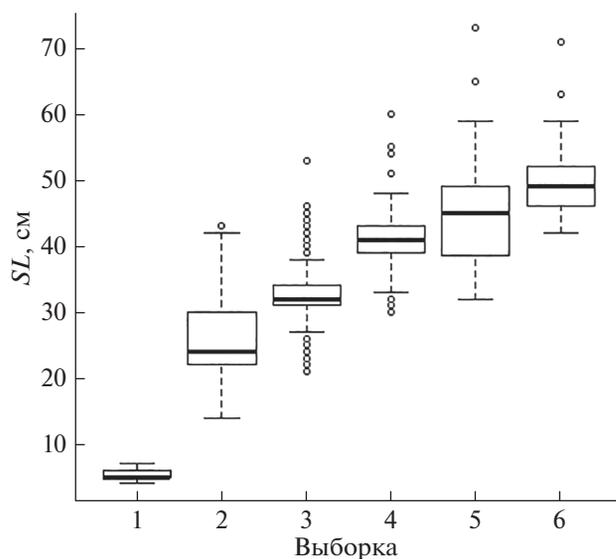


Рис. 4. Размеры (SL) вырезуба *Rutilus frisii* Донского бассейна. Выборки: 1 – р. Медведица, сентябрь–октябрь 2011, 2013–2014 гг., волокуша (187 экз., 0+); 2 – озёровидная часть Цимлянского водохранилища, 2014–2017 гг., трал (62 экз.); 3 – Верхний плёс Цимлянского водохранилища, 2008, 2011–2017 гг., невод (1283 экз.); 4 – р. Дон в границах Воронежской области, 2016–2020 гг., сети (63 экз.); 5 – Верхний плёс водохранилища, 1977–1998 гг., трал, невод (95 экз.); 6 – р. Медведица, 1986–2016 гг., сети (179 экз.). Каждый бокс включает 5 горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); (○) – значения за пределами 10 и 90% данных.

последних отмечались в июле–августе 2020 г., одного из самых маловодных за последние десятилетия, когда в уловах плавных сетей было учтено несколько десятков вырезубов массой 3–8 кг. Это, видимо, объясняется повышенным скатом производителей из Хопра и Медведицы в р. Дон в условиях маловодья.

Ещё выше по течению Дона, у с. Урыв-Покровка, как и у х. Хованский, доминировали особи массой 1.0–1.5 кг (SL 38–44 см); экземпляры 0.7–1.0 и 1.5–3.8 кг встречались единично (рис. 4). Подавляющее большинство рыб (90%) учтено в весенне-летний период.

В р. Медведица, в отличие от смежного участка р. Дон, встречались только производители и сеголетки вырезуба (рис. 4). Причём половозрелые особи отмечались круглый год, а молодь нагуливалась в районах нереста до октября и затем скатывалась в Дон и дальше в Цимлянское водохранилище.

В верхнем Дону, в реках Быстрая Сосна, Красивая Меча и на смежном с ними участке Дона, в последние десятилетия восстановилась группировка вырезуба, характеризующаяся присутствием на одних локальностях всех возрастных групп (Сарычев, 2007; Иванчев и др., 2013; Красная

книга ..., 2014; личные сообщения В.С. Сарычева, Воронежский государственный университет и В.П. Иванчева, Окский государственный заповедник). Сезонные миграции этих рыб, по-видимому, ограничены данным районом; их численность, судя по прослеживаемой от Верхнего плёса по всему среднему Дону размерной группы вырезуба 1.0–1.5 кг, пополняется мигрантами из Цимлянского водохранилища.

В р. Хопёр вырезуб отмечается до самых верховьев (Полумордвинов, 2016). В январе–феврале 1978 г. его доля в низовьях реки составляла 0.2% общего улова (фонды ВФ). В настоящее время вырезуб, по нашим наблюдениям, очень редок в Хопре (Красная книга ..., 2018; личное сообщение К.К. Гладких, Аздорьбвод). В низовьях реки отмечаются особи от 0.7–7.0 (чаще 1.0–1.5) кг, выше (Воронежская, Саратовская и Пензенская области) – преимущественно крупные особи массой ≥ 2 кг. При обловах волокушами нижнего 300-километрового руслового участка Хопра в летне-осенние периоды 2004–2016 гг. молодь вырезуба не была обнаружена (на 16 локальностях учтено 4 тыс. экз. всех видов рыб). Данных, подтверждающих эффективный нерест этого вида в реке или присутствие рыб в возрасте 0+–2, пока нет. По-видимому, отмечаемые здесь немногочисленные особи, попадающие в Хопёр не вследствие хоминга, а, как и в вышерасположенный участок Дона, в процессе расселения из водохранилища.

В р. Иловля осенью зарегистрированы регулярные заходы немногочисленных особей вырезуба массой > 1.2 кг на расстояние до 70 км от устья. Однако при обследовании реки в разные сезоны 2009–2013 гг. (40 локальностей, 22 тыс. экз. всех видов рыб) эффективного воспроизводства, подтверждённого поимкой сеголеток, ни разу не наблюдалось. Сведения о присутствии этого вида в других притоках среднего и верхнего Дона нам неизвестны (Красная книга ..., 2017, 2018).

Размерный состав вырезуба в Верхнем плёсе и озёровидной части Цимлянского водохранилища различается. В последней нагуливаются преимущественно особи в возрасте 1–3 лет, в Верхнем плёсе – 2–4 лет, поэтому средняя масса рыб в озёровидной части водоёма относительно ниже (табл. 2). В Верхнем плёсе в 1980–1990-е гг. этот показатель был существенно выше, чем в 2010-е гг. (1.5–1.7 против 0.6–0.7 кг). Во второй половине 1990-х гг. в осенний период в районе Некрасовской тони в сетях с шагом ячеи 60–80 мм ежедневные уловы вырезуба массой 1.1–4.8 кг составляли 5–10 (максимально до 100) кг/100 м сети (фонды ВФ). Сходная картина наблюдалась и в Дону выше водохранилища. Основу уловов вырезуба в 1985 г. на участке реки в границах Волгоградской области составляли особи массой 1.3–2.2 кг (Тюняков

и др., 1987). По данным Цимлянскрыбвода, средняя длина вырезуба в промысловых уловах в среднем Дону в границах Воронежской области в 1968–1972 гг. варьировала в пределах 50–54 см, масса – 2.3–2.9 кг; учтённые в 1974 г. 3 экз. имели массу 1.4–2.1 кг и возраст 5–7 лет. Это же подтверждают и опросные данные Сарычева (2007), в той части, что вырезубы в уловах рыбаков в верхнем Дону в 1990-е гг. были значительно крупнее, чем в 2000-е. Относительно высокая средняя масса вырезуба (0.6 кг) в озёровидной части водохранилища в 1990-х гг., на которые пришлись его максимальные уловы в водоёме, видимо, также объясняется присутствием значительного количества крупных особей на этом участке.

В 1989–1997 гг. в Верхнем плёсе основная масса многочисленных тогда крупных особей вырезуба в возрасте 4 лет и старше в осенний период имела гонады III стадии зрелости, а в ранневесенний – IV стадии, тогда как в период майского усиления хода гонады рыб всех возрастов находились на II стадии (фонды ВФ). В 2010-е гг. все особи в верхнем участке водохранилища, за исключением единичных производителей ранневесеннего хода со зрелыми половыми продуктами (IV стадия), были неполовозрелыми (II стадия).

Промысловое значение вырезуба в водохранилище всегда было невелико. Учитывать его в промысловой статистике стали с середины 1970-х гг. Максимальные уловы (26–34 т) пришлись на конец 1980-х и 1990-е гг. После внесения вырезуба в Красную книгу Российской Федерации (2001) учёт его вылова в водоёме прекратился. Даже на пике вылова его доля в общей добыче рыбы не превышала 0.3% массы. На Некрасовской тоне составляющая этого вида в годовых уловах невода в 2011–2019 гг. варьировала в пределах 0.02–0.90 (в среднем 0.30)%.

Жизненные стратегии вырезуба в Донском бассейне

Выделенные формы. Полученные данные позволяют охарактеризовать разнообразие жизненных стратегий (ЖС) вырезуба и направленность их трансформации в Донском бассейне выше Цимлянской плотины после зарегулирования реки.

До конца 1990-х гг. в осенний и ранневесенний периоды из водохранилища в Дон мигрировали впервые и повторно созревшие производители в возрасте от 5 лет и старше с гонадами III–IV стадии зрелости. Основная масса особей заходила в р. Медведица на нерест, после которого скатывались обратно в водоём (рис. 5а). Такую форму мы обозначаем как мигрантная-1 (М-1).

Начиная с 2000-х гг. возврат производителей в водохранилище почти прекратился: их перемещения стали ограничиваться районом нереста (рис. 5б). Водоём в весенний период покидают

Таблица 2. Уловы и средняя масса особей вырезуба *Rutilus frisii* в уловах в Цимлянском водохранилище в разные периоды

Годы	Площадь облова, га	Улов		Средняя масса особи, кг
		экз/1000 га	кг/1000 га	
Озёрвидная часть водохранилища, апрель–ноябрь (трал, невод)				
1960-е	10 102	0.3	0.1	0.3
1970-е	7 454	16.0	4.1	0.3
1990-е	5 542	101.0	60.6	0.6
2010–2017	202	16.4	3.6	0.2
Верхний плёс, апрель–ноябрь (трал, невод)				
1980-е				1.7
Верхний плёс, май (невод)				
1995–1998	1 077	79.0	119.0	1.5
2011–2015	5 040	829.9	512.9	0.6
2016, 2017, 2019	2 745	454.3	320.6	0.7

4-годовики (рис. 3б), которые будут нереститься только на следующий год. Такую форму мы обозначаем как мигрантная-2 (М-2).

Обе эти формы характеризуют протяжённые (несколько сотен километров) нерестовые миграции, скат сеголеток с нерестилищ в водохранилище, массовые возвратные миграции неполовозрелых рыб в Верхнем плёсе и смежном участке Дона в поздневесенний и осенний периоды, незначительные по числу особей миграции в Дон выше устья р. Медведица (рис. 5). Отмечаемые в последние годы ранней весной в Верхнем плёсе единичные зрелые особи, по-видимому, следует рассматривать как остаточное явление затухающей формы М-1. Смена ЖС привела к сокращению численности и перераспределению вырезуба в водохранилище через снижение концентрации в нижней и увеличение в верхней части водоёма

(табл. 2). Это, по-видимому, обусловлено значительно более массовым характером возвратных миграций формы М-2 по сравнению с М-1.

Третья, речная резидентная форма (РР), издавна существовавшая в бассейне верхнего Дона, характеризуется сравнительно мало удалёнными (≤ 100 км) от района нереста сезонными перемещениями как молоди, так и производителей. Некоторое пополнение её происходит за счёт мигрантов из Цимлянского водохранилища.

Историческое распространение вырезуба в Донском бассейне. Представляет интерес, как описанные выше формы были представлены в Дону в прошлом. Принимая во внимание, что в позднем голоцене биологические показатели рыб были относительно стабильны (Лебедев, 1960; Аськеев и др., 2013), определяющим для формы М-1 является присутствие производителей в возрасте от 5 лет

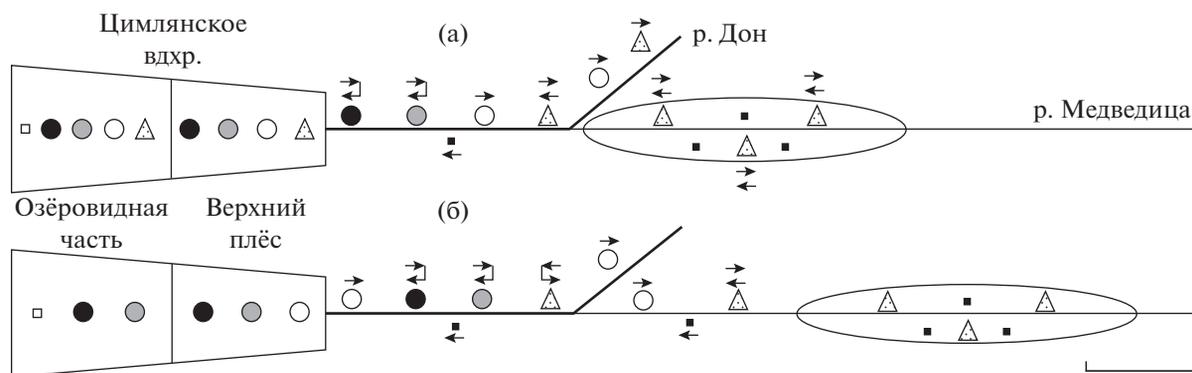


Рис. 5. Пространственное распределение и направление миграции (\rightarrow) разных возрастных групп вырезуба *Rutilus frisii* мигрантной-1 (а) и мигрантной-2 (б) форм между Цимлянским водохранилищем и нерестилищами в р. Медведица. Возрастные группы: (■) – 0–0+, (□) – 1–1+, (△) – 5–5+ и старше; обозначения остальных групп см. на рис. 3. Масштаб: 100 км.

$SL > 44$ см и массой > 1.5 кг как в опорном водоёме, так и на путях миграции. У формы М-2 производители держатся только в районе нереста, а на путях миграции преобладают особи в возрасте 4–4+ SL 37–44 см, массой 0.9–1.5 кг. У формы РР на одном участке реки присутствуют все размерно-возрастные группы вырезуба.

Находки костей вырезуба в низовьях реки известны как из раскопок городищ II в. д. н. э. – V в. н. э. (Цепкин, 1989; Васильева, 1999), так и более позднего периода – времён Хазарского каганата (VII–X вв.) (Мягков, 2017). Среди них преобладали крупные экземпляры длиной > 50 см. Можно только предположить, что в то время в Азово-Донском районе существовала форма М-1.

Основной нерестовой рекой проходных карповых рыб, заходящих из Азовского моря в р. Дон, издавна являлся Северский Донец (Донец) (Короткий, Харитонов, 1958), впадающий в Дон в 218 км от его устья. Помимо самого Донца вырезуб встречался и в отдельных его притоках. Так, на раскопках Донецкого городища (VIII–XIII вв.) на р. Уды обнаружены глоточные зубы двух крупных особей длиной 60 и 66 см (Цепкин, 1989). Обитал вырезуб и в р. Оскол: в 1780 г. его изображение было помещено на герб г. Новый Оскол, расположенного на этом крупнейшем притоке Донца. В XIX–начале XX вв. его производители в Донце ниже г. Лисичанск встречались только весной в период нереста. Этот участок реки характеризовался отсутствием мельничных плотин. Выше же по Донцу и в Осколе, где реки были сильно зарегулированы, вырезуб разного размера отмечался круглый год (Сабанеев, 1892; Мовчан, Смирнов, 1981); причём в Осколе он встречался чаще (Чернай, 1852). Верхней границей распространения этого вида по Донцу указан г. Чугуев (Мочульский, 1850). Из этого следует, что в то время в верховьях Донца и Осколе ещё существовала позже исчезнувшая форма РР.

Во второй половине прошлого века в среднем и нижнем течении Донца встречались только производители, сеголетки и единично двухлетки (Короткий, Харитонов, 1958; Денщик, 1994) предположительно формы М-2. Аргументом в пользу этой формы может служить средняя масса вырезуба в нижнедонских уловах во второй половине XIX в., составляющая 0.5–0.6 кг (Краснов, 1870). В случае существования формы М-1 этот показатель в силу присутствия на путях миграции между опорным водоёмом и нерестилищами крупных половозрелых рыб должен был быть значительно выше. В 1950-е гг. в Дону ниже Кочетовской плотины также отмечались только половозрелые особи вырезуба (Троицкий, Цунникова, 1988). Воспроизводство формы М-2 вырезуба в Донце сохранилось до настоящего времени: в октябре 2019 г. его сеголетки и двухлетки были обнаружены

в нижнем участке реки в районе городов Каменск-Шахтинский и Белая Калитва. Достоверные сведения о существовании в настоящее время устойчивой формы РР в Донце отсутствуют (Шандиков, Гончаров, 2008).

Как показывают исследования последних лет, в нижнем Дону после зарегулирования реки в 1952 г. Цимлянской плотиной и возведения здесь ещё трёх гидроузлов (Кочетовский (1920 г.), Константиновский (1982 г.), Николаевский (1974 г.)) (рис. 1) также произошли существенные изменения в экологической структуре вырезуба. В конце августа 2019 г. на нижнем участке реки от Цимлянска до устья были обнаружены сеголетки SL 4–7 см почти на всех станциях между Константиновской и Николаевской плотинами, а также ниже в районе ст-ц Багаевская и Раздорская. Пересаживаемый рыбоподъёмником Цимлянского ГУ в 2000-е гг. вырезуб был представлен всеми размерными группами – от молоди до крупных производителей $SL \sim 60$ см (личное сообщение И.Г. Лабузовой, Цимлянскрыбвод). На ихтиологической площадке рыбопропускного шлюза Кочетовского ГУ в последние годы также отмечаются особи всех размеров от 5 до 60 см (личное сообщение Я.В. Клименко, АЗНИИРХ). Эти данные позволяют сделать вывод о наличии в нижнем участке реки РР-формы, сформировавшейся за несколько десятилетий уже после зарегулирования Дона Цимлянской плотиной. В настоящее время вырезуб встречается по всему нижнему Дону, включая низовья р. Западный Маныч, и в восточной части Азовского моря (Дирипаско и др., 2011; Старцев, Савицкая, 2012; Жердев и др., 2020).

Издана вырезуб встречался и выше по течению Дона. О заходах его в р. Иловля было известно в конце XVIII в. (Лепёхин, 1795). Кости вырезуба присутствуют в кухонных остатках городищ IX–X вв. Борщёвское и Титчиха (Цепкин, 1989), расположенных в нескольких десятках километров ниже устья р. Воронеж. Размеры рыб, которым они принадлежали, варьировал в пределах 28–70 см. Наличие некрупных особей ($SL \leq 40$ см) подтверждает существование здесь РР-формы. Также кости вырезуба отмечены и выше по Дону при раскопке поселения X–XIII вв. у д. Замятино и в культурном слое XVI–XVII вв. в г. Елец на притоке Быстрая Сосна (Тропин, 2004, 2017). В таможенных книгах Курска есть сведения о поставке в этот город торговцем из Ельца в 1677–1678 гг. 42 экз. вырезуба (Раздорский, 2001). Имеются указания на присутствие вырезуба в верховьях Дона и в конце XVIII в. (Сарычев, 2007). В это же время он был известен как объект промысла в Дону в районе с. Коротояк и г. Павловск (Вейнберг, 1889), а также в р. Быстрая Сосна (Щекатов, 1804). По одним оценкам, верхней границей распространения вырезуба в Дону в конце XIX в. считалось устье р. Воронеж (Сабанеев, 1892), по

другим, он отмечался и значительно выше — в районе г. Лебедянь (Розанов, 1886).

Помимо Дона в бассейне Азовского моря существует малочисленная М-1-форма вырезуба, нерестящаяся в небольших реках Северного Приазовья (Лошаков, 1963). В 1950–1959 гг. производители в них заходили с марта по середину апреля. Нерестилища в реках Берда и Обиточная располагались примерно в 40–70 км от устья. В Сладкий лиман (устьевая часть р. Берды) в мае наблюдался заход (похожий на возвратные миграции) неполовозрелых особей вырезуба *SL* 17–40 см. Такая же форма, судя по крупным размерам рыб из раскопок Семибратнего городища (II в. д. н. э.–V в. н. э.) (Цепкин, 1995), существовала когда-то и в бассейне Кубани.

Факторы, определяющие формирование жизненной стратегии. Основой для формирования цимлянской популяции в первые годы существования водохранилища стали неполовозрелые мигранты из нижнего Дона, попадающие в водоём через рыбоподъёмник и судоходные шлюзы (Болдырев и др., 2021). В условиях крупного водоёма с замедленным водообменом происходила смена миграционной активности на задержку и созревание особей. Одновременно с этим в водохранилище формировалась форма М-1, производители которой в ходе нерестовых миграций вели поиск пригодных для нереста мест на смежном верхнем участке реки. И такие были найдены в р. Медведица. До конца 1990-х гг. отнерестившиеся особи скатывались обратно в водохранилище. С начала 2000-х гг. произошла смена ЖС на М-2, когда они стали задерживаться в межнерестовый период в Медведице и прилегающем участке Дона. С одной стороны, это могло быть вызвано естественной трансформацией характера миграции от первичной энергозатратной М-1, когда производителям каждый год приходится преодолевать большие расстояния между опорным водоёмом и местами нереста, ко вторичной М-2, когда имеются условия для нагула и зимовки производителей в районах расположения нерестилищ. С другой стороны, возможно, что толчком к смене форм послужили следующие обстоятельства. Помимо Красноярской МГЭС, р. Медведица в 1950-е гг. была зарегулирована в 100 км от устья у г. Михайловка схожим гидросооружением. На пике весенних паводков, обычно приходящихся на апрель, при незначительном перепаде уровней в створе плотин часть производителей имели возможность их форсировать. Эффективность естественного воспроизводства вырезуба на имеющихся каменистых россыпях на участках реки выше, ниже и между плотинами неизвестна. В начале 1990-х гг. нижняя Михайловская плотина была демонтирована. Возможно, вследствие этого произошло фактическое удлинение путей нерестовой миграции

на 200 км, что явилось причиной постепенной трансформации к 2000-м гг. М-1-формы в М-2.

Сопоставление расстояний между опорными водоёмами и местами нереста форм М-1 и М-2 вырезуба Азовского моря и Цимлянского водохранилища показывает, что каждой из них соответствует определённый диапазон протяжённости миграционных путей. Так, у М-1-формы он варьирует от нескольких десятков (Лошаков, 1963) до примерно 300 км, а М-2 — от 300 до 700 км. Расстояние, которое в условиях незарегулированного Дона преодолевали мигранты из Азовского моря, пополняющие РР-форму в Северском Донце и верхнем Дону, составляло 800–1500 км.

Несмотря на высокий уровень адаптационных возможностей вырезуба, распространение его форм М-2 и РР в Донском бассейне довольно ограничено. С одной стороны, очевидно, в силу относительно крупных размеров производителей (массой несколько килограмм), они заселяют сравнительно большие притоки. Анализ картографического материала и сравнение гидроморфологических параметров таких рек показывают, что вырезуб заселяет водотоки, ширина которых на значительной протяжённости составляет не менее 20–30 м, а расход воды в низовьях — >25–30 м³/с. Только при этих составляющих, видимо, формируются приемлемые условия для нагула взрослых особей этого вида в реках, в которых наличие больших плёсов с глубинами не менее 2 м сочетается с оптимальной проточностью. С другой стороны, как видно на примере р. Хопёр, не всегда даже в относительно крупных реках, где вырезуб способен закрепиться, имеются условия для его эффективного воспроизводства. Перечень донских притоков, в которых происходит успешное естественное воспроизводство двух других проходных видов карповых рыб относительно небольшого размера — рыбка *Vimba vimba* и азовской шемаи *Alburnus leobergi*, нерестящихся в сходных с вырезубом условиях, значительно шире (Троицкий, Цунникова, 1988; Красная книга..., 2017, 2018).

Таким образом, вырезуб в Донском бассейне характеризуется сложной внутривидовой организацией. Вариации его ЖС определяются конкретными условиями окружающей среды. Первична М-1-форма, места нагула и нереста которой сближены. При удлинении миграционных путей она способна трансформироваться в М-2-форму. Преодолению значительных расстояний способствует раннее, за год до нереста, начало движения неполовозрелых особей из опорных водоёмов вверх по рекам.

Этот вид характеризует высокая миграционная активность в Донском бассейне, направленная на расселение и поиск мест, пригодных для закрепления сравнительно неустойчивых и малочисленных группировок РР-формы. Их форми-

рование происходит при наличии подходящего комплекса условий, в первую очередь гидроморфологических параметров рек, определяющих размер жизненного пространства и условия для воспроизводства. Сильная зарегулированность донских притоков в XVIII–XIX вв. мельничными плотинами (Переверзев, 1788; Сабанеев, 1892) способствовала закреплению группировок РР-формы. Их состояние в верховьях Донца и Дона, по-видимому, во многом определялось численностью азово-донской М-2-формы, от которой к ним шёл постоянный приток мигрантов. В начале прошлого века низовья Донца были зарегулированы гидротехническими сооружениями Северско-Донецкой шлюзованной системы. Одновременно шло нарастание водопотребления и загрязнение реки, связанное с промышленным освоением Донбасса. За снижением в результате этого эффективности воспроизводства М-2-формы выреза в нижнем и среднем течении Донца, где располагались её основные нерестилища, и сокращением её численности последовало и угасание группировок РР-форм.

Очевидно, что возрождение в последние десятилетия почти исчезнувшего в верхнем Дону выреза стало следствием формирования и роста численности этого вида в Цимлянском водохранилище. В силу способности форм М-2 и РР выреза осваивать только относительно крупные водотоки, можно предположить, что помимо антропогенных факторов долговременное негативное воздействие на их состояние оказывает снижение водности всего Донского бассейна и отдельных его частей в результате глобальных климатических изменений (Георгиади, Милукова, 2007; Киреева и др., 2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за содействие в выполнении работы В.Н. Олисову (Медведицкий экспериментальный рыбопроизводный завод), В.П. Горелову, В.В. Хоружей и В.В. Самотеевой (ВолгоградНИРО), а также рыбакам В.Н. Васильеву, С.В. Степаненко, Н.А. Слюсареву, С.В. Пономарёву и М.Г. Коновалову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аськеев И.В., Галимова Д.Н., Аськеев О.В. 2013. Ихтиофауна позднего голоцена средневожского бассейна (по материалам археологических раскопок) // Зоол. журн. Т. 92. № 9. С. 1014–1030.
- Болдырев В.С., Вехов Д.А., Хоружая В.В. и др. 2021. Ихтиофауна Цимлянского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 36–45. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010057>
- Васильева А.В. 1999. Особенности рыбного промысла населения Недвиговского городища // Дон. археология. № 3–4. С. 68–71.
- Васильева Е.Д., Лужняк В.А. 2013. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 270 с.
- Вейнберг Л.Б. 1889. Материалы по истории Воронежской и соседних губерний. Воронеж: Типолитограф. Губ. правления, 203 с.
- Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах европейской части России. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 116–145. <https://doi.org/10.13140/2.1.2469.7289>
- Георгиади А.Г., Милукова И.П. 2007. Речной сток в бассейнах крупнейших рек южного склона Русской равнины в позднеатлантический оптимум голоцена // Изв. РАН. Сер. геогр. № 4. С. 113–124.
- Гинзбург Я.И. 1958. О биологии и урожайности молоди рыб в Цимлянском водохранилище // Изв. ВНИОРХ. Т. 45. С. 111–145.
- Денищук В.А. 1994. Современное состояние фауны рыб бассейна среднего течения Северского Донца: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: ИЗ НАН Украины, 24 с.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. 2011. Рыбы Азовского моря. Бердянск: НПК “Интер-М”, 288 с.
- Есин Е.В. 2017. Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из нерестовых рек вулканических районов // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 190–200. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010064>
- Жердев Н.А., Власенко Е.С., Гуськова О.С. 2020. Распределение молоди тарани *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama*, судака *Sander lucioperca* в Нижнем Дону в маловодный 2017 год // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 1. С. 42–53. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_1_42
- Иванчев В.П., Сарычев В.С., Иванчева Е.Ю. 2013. Миноги и рыбы бассейна Верхнего Дона // Тр. Окск. гос. природ. биосфер. заповедника. Вып. 28. 275 с.
- Киреева М.Б., Илич В.П., Гончаров А.В. и др. 2018. Влияние маловодья 2007–2015 гг. в бассейне р. Дон на состояние водных экосистем // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. № 5. С. 3–13.
- Короткий И.И., Харитонова Н.Н. 1958. Современное состояние рыбного хозяйства реки Сев. Донец и перспективы его развития // Тр. НИИ рыб. хоз-ва УАСХН. № 11. С. 231–250.
- Красная книга Волгоградской области. 2017. Т. 1. Животные. Волгоград: Издат-Принт, 216 с.
- Красная книга Воронежской области. 2018. Т. 2. Животные. Воронеж: Центр духовного возрождения Черноземного края, 448 с.
- Красная книга Липецкой области. 2014. Т. 2. Животные. Липецк: Веда социум, 484 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2001. М.: АСТ Астрель, 860 с.
- Краснов Н.И. 1870. Военное обозрение земли Донского Войска. СПб.: Воен. типогр., 299 с.
- Кузичкина К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А. и др. 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая изменчивость кам-

- чатской микижи *Parasalmo mikiss* в локальной популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 636–654. <https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>
- Ланицкий И.И. 1970. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ. Т. 4. 279 с.
- Лебедев В.Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 404 с.
- Лепёхин И.И. 1795. Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепёхина по разным провинциям Российского государства в 1768 и 1769 г. Ч. 1. Спб.: Импер. АН, 538 с.
- Лошаков А.С. 1963. Ихтиофауна рек Берды и Обиточной // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 2. С. 235–242.
- Марти В.Ю. 1930. Материалы по биологии и промыслу азово-кубанских рыба и шемаи // Тр. Азово-Черномор. науч. рыбохоз. ст. Вып. 4. С. 83–91.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1981. Фауна Украины. Т. 8. Риби. Вип. 2. Коропові. Ч. 1. Киев: Наук. думка, 425 с.
- Мочульский В.И. 1850. Военно-статистическое обозрение Российской Империи. Т. XII. Ч. 1. Харьковская губерния. СПб.: Департ. Генштаба, 464 с.
- Мягков Ю.Я. 2017. Фауна хазарских поселений // Успехи соврем. науки и образования. Т. 2. № 1. С. 88–90.
- Павлов Д.С., Саваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Переверзев И.А. 1788. Топографическое описание Харьковского наместничества. М.: Тип. Комп. типогр., 170 с.
- Подушка С.Б. 2007. Сводка данных по биологии, промыслу и воспроизводству азовской белуги // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. № 12. С. 16–73.
- Полумордвинов О.А. 2016. Первые находки вырезуба *Rutilus frisii* в реке Хопёр на территории Пензенской области // Матер. Всерос. науч. конф. “Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных”. Пенза: Изд-во ПГУ. С. 80.
- Раздорский А.И. 2001. Торговля Курска в XVII веке (по материалам таможенных и оброчных книг города. СПб.: Дмитрий Буланин, 762 с.
- Розанов М.Г. 1886. Журнал заседания комиссии 22 апреля 1886 года // Изв. Тамбов. уч. архив. комиссии. Вып. 9. 75 с.
- Сабанев Л.П. 1892. Рыбы России. Жизнь и ловля (уже-ные) наших пресноводных рыб. Т. 1. М.: Изд-во А.А. Карцева, 405 с.
- Саваитова К.А., Павлов Д.С., Кузицин К.В. и др. 2007. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Le-
thenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 296–302.
- Сарычев В.С. 2007. Рыбы и миноги Липецкой области. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ, 115 с.
- Старцев А.В., Савицкая С.С. 2012. Современный видовой состав ихтиофауны и его сезонная дифференциация в восточной части Таганрогского залива в водотоке дельты Дона – Свиное гирло // Матер. VII Междунар. конф. “Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона”. Керчь: ЮгНИРО. С. 89–94.
- Троицкий С.К., Цунникова Е.П. 1988. Рыбы бассейнов Нижнего Дона и Кубани. Ростов н/Д.: Кн. изд-во, 110 с.
- Тропин Н.А. 2004. Сельские поселения XII–XV веков южных территорий Рязанской земли. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ, 264 с.
- Тропин Н.А. 2017. Мир повседневных вещей зажиточного ельчанина второй половины XVII – начала XVIII веков // Верхнедон. археол. сб. Вып. 8. С. 245–254.
- Тюняков В.М., Рогачев В.П., Наумова Л.Ф. и др. 1987. Воздействие крупных водозаборов на состояние запасов рыб в среднем течении реки Дон // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 270. С. 105–122.
- Фёдоров А.В. 1960. Ихтиофауна бассейна Дона в Воронежской области // Рыбы и рыбное хозяйство Воронежской области. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ. С. 149–247.
- Цепкин Е.А. 1989. К истории промысловой ихтиофауны и рыболовства в бассейне Дона // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 5. С. 771–776.
- Цепкин Е.А. 1995. Изменение промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Там же. Т. 35. № 1. С. 3–17.
- Чернай А. 1852. Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест. Вып. 1. Фауна земноводных животных и рыб. Харьков: Унив. тип., 44 с.
- Шандиков Г.О., Гончаров Г.Л. 2008. Редкие виды рыб бассейна Северского Донца северо-восточной Украины // Вестн. Харьков. нац. ун-та. Сер. биол. Вып. 8. № 828. С. 65–90.
- Щекатов А.М. 1804. Словарь географический Российского государства. Ч. 2. М.: Унив. тип., 874 с.
- Kotlik P., Markova S., Choleva L. et al. 2008. Divergence with gene flow between Ponto-Caspian refugia in an anadromous cyprinid *Rutilus frisii* revealed by multiple gene phylogeography // Mol. Ecol. V. 17. № 4. P. 1076–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03638.x>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 646 p.

УДК 597.556.35.591.3.577.2

РАННЕЕ РАЗВИТИЕ *PARDACHIRUS PAVONINUS* (SOLEIDAE) ИЗ ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ВЬЕТНАМ), ИДЕНТИФИЦИРОВАННОГО С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА ДНК-БАРКОДИНГА

© 2022 г. А. М. Шадрин^{1, *}, А. В. Семенова^{1, 2, 3}, Нгуен Тхи Хай Тхань³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

³Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского научного
и технологического тропического центра, Нячанг, Вьетнам

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

Поступила в редакцию 15.12.2020 г.

После доработки 11.02.2021 г.

Принята к публикации 11.02.2021 г.

Представлено иллюстрированное морфологическое описание развития *Pardachirus pavoninus* от обособления хвостовой почки эмбриона до завершения перехода к бентосному образу жизни. Отслежен процесс становления сегментной формулы, формирования и редукции грудных плавников. Материал для исследования получен из ихтиопланктонных сборов и проинкубирован в лабораторных условиях при температуре ~24°C. Таксономическая идентификация проведена с помощью молекулярно-генетического метода ДНК-баркодинга на основании анализа нуклеотидной последовательности первой субъединицы гена цитохромоксидазы *COI* митохондриальной ДНК.

Ключевые слова: *Pardachirus pavoninus*, Soleidae, икра, личинки, раннее развитие, зачаток грудного плавника, ДНК-баркодинг, таксономическая идентификация.

DOI: 10.31857/S0042875222010155

Павлинья солея *Pardachirus pavoninus* распространена в водах восточной части Индийского океана и в Западной Пацифике: от Шри-Ланки на восток до Тонга, на север до Южной Японии, на юг до Онслоу (запад Австралии) и Новой Каледонии. Кроме *P. pavoninus* в состав рода входят ещё шесть видов: *P. balius*, *P. marmoratus* и *P. morrow* (западная часть Индийского океана), *P. hedleyi* (Австралия), *P. poropterus* (Индонезия, на восток до Новой Гвинеи, на север до Филиппин; Северная Австралия), *P. rautheri* (Австралия и Новая Гвинея) (Fricke et al., 2021). В Южно-Китайском море *P. pavoninus* является единственным представителем рода (Randall, Lim, 2000).

В состав семейства Soleidae входят примерно 175 видов, распределённых по 32 родам (Nelson et al., 2016). По данным Рэндалла и Лима (Randall, Lim, 2000), в Южно-Китайском море отмечены 33 вида, входящие в состав 13 родов. В результате проведённых позже исследований из списка исключены роды *Parachirus* и *Coryphillus*, добавлен *Dexillus* (Froese, Pauly, 2019). К числу родов, не отмеченных ранее в составе ихтиофауны Южно-Китайского моря, добавлен род *Typhlachirus* с тре-

мя видами, обитающими в этом регионе (Hui, Grinang, 2020). На основании данных, представленных в работе Ворониной с соавторами (Voronina et al., 2016), к списку видов добавлены ещё два вида родов *Soleichthys* и *Zebrias*. С учётом современных данных в фауну Южно-Китайского моря входят представители 13 родов: *Solea* (1 вид), *Brachirus* (11), *Synaptura* (1), *Aesopia* (1), *Aseraggodes* (6 видов, 1 из них ранее относили к роду *Coryphillus* и 1 – к роду *Parachirus*), *Heteromycteris* (3), *Liachirus* (1), *Pardachirus* (1), *Pseudaesopia* (1), *Soleichthys* (3), *Zebrias* (5), *Dexillus* (1 вид, который ранее относили к роду *Brachirus*) и *Typhlachirus* (3 вида).

Исследования раннего онтогенеза рыб – это главный инструмент для решения проблемы их таксономической идентификации на ранних стадиях развития, которая является важнейшим компонентом большинства комплексных исследований морских экосистем. Таксономическая идентификация также необходима при изучении жизненных циклов рыб, их миграций и зоогеографического распределения, при оценке состояния коралловых сообществ, экологическом мониторинге, прогнозировании численности хо-

зайственно важных видов и т.д. Дефицит данных о раннем развитии рыб особенно остро ощущается в регионах с наибольшим биоразнообразием ихтиофауны. Морфологические описания раннего развития выполнены лишь для небольшой доли из множества существующих на планете видов рыб. Менее чем для 50% видов Индо-Пацифики есть описание хотя бы одной личиночной стадии, лишь для очень немногих видов имеется более или менее полное описание развития. Заметно выше дефицит информации о самых ранних стадиях, так как определение видовой принадлежности икры и ранних личинок является более сложной задачей (Leis, 2015). Для большинства рыб неизвестно строение их яиц, для очень многих нет данных даже о типе нереста. Данные о морфологии ранних стадий развития представителей рода *Pardachirus* в литературе отсутствуют. Информация о некоторых периодах раннего онтогенеза имеется только для ~ 20 видов, принадлежащих к 13 родам: *Aesopia* (Ikeda, Mito, 1988), *Solea* (Thangaraja, Ramamoorthi, 1982; Devauchelle et al., 1987; Marinaro, 1991a; Strydom et al., 2015; Rodriguez et al., 2017), *Synaptura* (Brownell, 1979; Ramanathan, Natarajan, 1979; Thompson et al., 2007), *Synapturichthys* (Brownell, 1979), *Pegusa* (Дехник, 1973; Russell, 1976; Marinaro, 1991a), *Monochirus* (Olivar, Fortuño, 1991), *Zebrias* (Ikeda, Mito, 1988), *Austroglossus* (Brownell, 1979; Wood, 2000), *Heteromycteris* (Fraser, Smith, 1974; Brownell, 1979), *Barnardichthys* (Brownell, 1979), *Buglossidium* (Russell, 1976), *Dicologlossa* (Herrera et al., 2010), *Microchirus* (Russell, 1976; Marinaro, 1991b).

Из всех Soleidae Южно-Китайского моря только для трёх видов (*Solea ovata*, *Zebrias zebra* и *Aesopia cornuta*) имеются некоторые данные о морфологии ранних стадий. Также в научной литературе представлена информация, касающаяся раннего развития нескольких видов, не входящих в состав фауны Южно-Китайского моря, но принадлежащих к родам (*Aseraggodes*, *Heteromycteris*, *Synaptura*, *Solea*), имеющих в ней своих представителей.

Цель работы – описать морфологию раннего развития *P. pavoninus*, идентифицированного с помощью метода ДНК-баркодинга, и выделить значимые для таксономической идентификации морфологические признаки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При подготовке публикации использованы результаты исследований, проведённых в 1993–2020 гг. на базе Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского научного и технологического тропического центра. Пробы ихтиопланктона собирали в пределах акватории зал. Нячанг (Центральный Вьетнам), в проливах между островами Че и Мьеу, Че и Там, Че и Мот, а также между островами Мот и Мун. Ловы проводили утром (с 5 до

8 ч) в слое воды 0–5 м над глубинами 10–40 м стандартной планктонной сетью Джеди с диаметром входного отверстия 36 см с процеживающим конусом из мельничного сита № 23 (сторона ячейки 0.333 мм) посредством 30-минутной циркуляции. Объём прошедшей через сеть воды составлял ~ 142 м³. При каждом выходе в море выполняли три лова в разных точках залива. Во все годы работы проводили в зимне-весенний период (февраль–май); в 2004–2012 гг. – дополнительно в сезон дождей (октябрь–декабрь), в 1993 г. – в августе–октябре и в 2004 г. – в июне–июле. Продолжительность сезона работ составляла ~ 2 мес. В течение этого времени исследовали материалы, собранные в результате 15–20 выходов в море.

Пробы в термостатируемых ёмкостях доставляли в лабораторию, где из них извлекали живую икру рыб для последующей инкубации. Икру и личинок в течение первых 12–15 сут после вылупления содержали в пластиковых стаканах (диаметр дна ~ 6 см, высота столба воды ~ 7 см) в объёме воды ~ 170 мл. После этого их переводили в прямоугольные стеклянные аквариумы (дно 12 × 12 см, уровень воды 4–6 см) в объёме воды ~ 720 мл. В течение всего периода воду в используемых ёмкостях полностью заменяли два–три раза в сутки; температура воды в среднем составляла 24 (23.0–25.5)°С, солёность – 32–34‰. Личинок кормили науплиями артемии *Artemia salina* в марте–апреле 2020 г.

За весь период работ было поймано ~ 40 икринок *P. pavoninus*. Измерения и морфологические описания выполнены на живом материале: эмбриональное и личиночное развитие до перехода на внешнее питание на основе наблюдений за 16 экз., инкубированных в 1998, 2000, 2014, 2015, 2019 и 2020 гг.; после перехода на внешнее питание – 6 экз., исследованных в 2020 г., 4 экз. из них до перехода к бентосному образу жизни. Представленные в публикации фото выполнены в 2014–2020 гг. Молекулярно-генетический анализ проведён на одной особи из зафиксированных в этот же период.

Измерения яиц выполнены в разные сезоны всего периода проведения работ и представлены как выборочное среднее со стандартной ошибкой. У предличинок и личинок измеряли полную длину (*TL*), данные измерения 2–5 особей на соответствующей стадии представлены в виде диапазона значений.

Тотальную ДНК выделяли с помощью набора DiatomPrep 100 (“Изоген”, Россия) по протоколу производителя. Для видовой характеристики исследованного образца были получены нуклеотидные последовательности первой субъединицы митохондриального гена цитохромоксидазы С (*COI*). Для полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовали праймеры, специально разработанные

ные для амплификации *COI* рыб – FishF1 и FishR1 (Ward et al., 2005).

Амплификацию проводили в 10 мкл готовых смесей для ПЦР GenePak PCR Core (“Изоген”, Россия) с добавлением 5 мкл праймеров (конечная концентрация 0.5 мкМ) и 5 мкл ДНК. Режим амплификации: I – 2 мин при температуре 95°C; II – 30 с при 94°C, 45 с при 52 и 60 с при 72°C (35 циклов); III – 10 мин при температуре 72°C. Секвенирование ДНК проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer в ЦКП “Геном” ИМБ РАН.

Верификацию видовой идентификации проводили путём сравнения полученной нуклеотидной последовательности с гомологичными си-квенсами из базы GenBank (алгоритм BLAST) (NCBI), а также из базы BOLD (2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая идентификация объекта исследования. Для таксономической идентификации объекта исследования были получены нуклеотидные последовательности длиной 651 пара нуклеотидов (п.н.) *COI* мтДНК. Полученный си-квенс депонирован в GenBank (№ MW380722). Сравнение с гомологичными последовательностями из базы GenBank (NCBI) показало сходство > 99% с экземплярами *P. pavoninus*, описанными из Южно-Китайского моря (№ MK777670.1, MK777669.1 и др.) (Thu et al., 2019). Сравнительный анализ с данными, приведёнными на сайте BOLD, со 100%-ной вероятностью подтвердил принадлежность изучаемого вида к роду *Pardachirus* и с уровнем сходства > 99.8% определил его видовую принадлежность как *P. pavoninus*.

Встречаемость в пробах. Икра *P. pavoninus* встречалась в пробах, собранных в феврале–апреле, в небольшом количестве и не каждый год. Максимальное число пойманных яиц за сезон составляло 8 шт. В осенне-зимнее время в уловах они не встречались. Для ориентировочной оценки частоты встречаемости *P. pavoninus* в пробах общее число икры рыб, пойманной за сезон работ, составляло ~ 5–10 тыс. осенью и 15–45 тыс. в зимне-весенний период. Максимальные дневные уловы яиц *P. pavoninus* (на три пробы) составляли 5 шт. (22.03.2020 г.).

Морфологическое описание некоторых стадий раннего развития P. pavoninus. Яйца *P. pavoninus* сферической формы диаметром 1.50 ± 0.02 (1.40–1.60) мм ($n = 16$). Оболочка прозрачная, с гладкой, без выраженной структурированности внешней поверхностью. Желток гомогенный, прозрачный, несегментированный на гранулы, почти бесцветный, иногда с едва заметным желтоватым оттен-

ком, содержит большое количество (40–60) мелких, диаметром 0.04–0.08 мм бесцветных жировых капель, подавляющее большинство которых распределено под поверхностью желтка (рис. 1). При этом у всех исследованных яиц под поверхностью вентральной части желтка жировых капель было значительно меньше или они там отсутствовали. Ткани зародышей всегда прозрачны и бесцветны.

Икра *P. pavoninus* имеет хорошо выраженную положительную плавучесть. Яйцо с живым эмбрионом, находящееся на глубине 5–7 см при солёности воды 32–34‰ в отсутствие дополнительной турбулентности, занимает положение непосредственно под поверхностной плёнкой воды в течение примерно 8–12 с.

К моменту начала проведения работ в лаборатории зародыши всех исследованных яиц *P. pavoninus* находились на стадиях развития, близких к началу обособления хвостовой почки и дифференцировке в осевой мезодерме 20–24 пар сомитов.

Возраст ~ 27 ч до вылупления (д. в.) (рис. 1а, 1б). Обособление хвостовой почки уже началось. В боковых закладках осевой мезодермы выделилось 22 пары сомитов. Передние сомиты имеют V-образную (шевронообразную) форму. В обонятельных и слуховых плакодах дифференцировались полости, сформировались глазные бокалы, внутри которых начали образовываться хрусталики. Формируется плавниковая складка. Под задней частью тела зародыша расположен Купферов пузырь, который с дальнейшим обособлением хвостовой почки начинает быстро уменьшаться в размерах, приобретает неправильную форму и в течение 2–3 ч исчезает. Покровы зародыша пигментированы множеством компактно сгруппированных коричневых меланофоров, распределённых почти равномерно по всей поверхности зародыша. На желточном мешке плотность расположения меланофоров сравнительно ниже, на вентральном полушарии они отсутствуют.

В о з р а с т ~ 21 ч д. в. (рис. 1в). В теле зародыша выделилось 38–41 мускульных сегментов. Эмбрион находится в подвижном состоянии, мускулатура туловища совершает едва заметные движения. По сердечной мышце ~ 1 раз/с проходит очень слабая волна сокращения. Хорошо дифференцирована спинная, хвостовая и постанальная части протоптеригия. Коричневые меланофоры примерно равномерно распределены по поверхности всех отделов тела эмбриона и дорсального полушария желточного мешка. Появились чёрные меланофоры. Они имеют дендровидную форму, окрашены в серый цвет и в большом количестве имеются на вентральной части желточного мешка. Лишь некоторые из них присутствуют в областях, пигментированных коричневыми клетками.

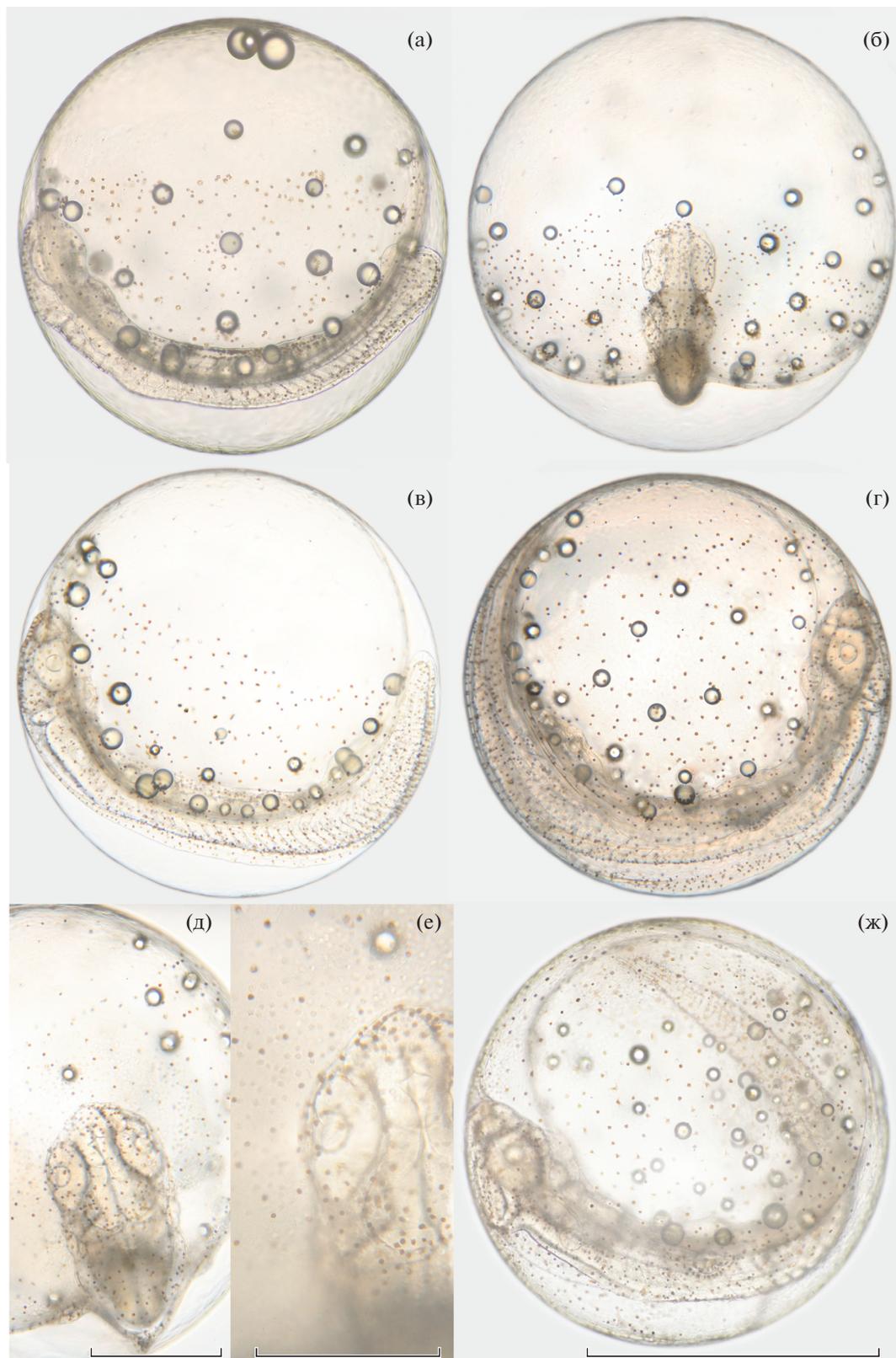


Рис. 1. Эмбриональное развитие *Pardachirus pavoninus* (возраст, ч до вылупления): а, б – обособление хвостовой почки, редукция Купферова пузырька, ~27 ч; в – подвижное состояние, 38–41 мускульный сегмент, ~21 ч; г – 42–44 мускульных сегмента, ~10 ч; д, е – головной отдел и прилежащий участок желточного мешка, вид сверху; ж – готовый к вылуплению эмбрион, ~2 ч. Масштаб, мм: а–г, ж – 1.00, д – 0.25, е – 0.50.

В о з р а с т ~ 10 ч д. в. (рис. 1г). В теле эмбриона выделилось 42–44 мускульных сегмента. Каждые 1.0–1.5 мин в мускулатуре тела проходит волна сокращения, охватывающая туловищный и хвостовой отделы. При этом эмбрион может менять положение хвостового отдела. Частота сердечных сокращений не изменилась, но увеличилась их амплитуда. На желточном мешке, на уровне 4–6-го сегментов вблизи тела эмбриона, расположены зачатки грудных плавников (рис. 1г, 1д). Между покровным слоем и органами головного и туловищного отделов формируется пространство гидросинуса. Железы вылупления располагаются на головном отделе и на желточном мешке вокруг него (рис. 1д, 1е). Усилилась пигментация тела эмбриона, особенно протоптеригия и областей формирования зачатков грудных плавников. Заметно увеличилась площадь распространения коричневых меланофоров на желточном мешке, граница которой сильно сдвинулась в вентральную область. Подавляющее большинство коричневых меланофоров сохраняет компактную форму. Чёрные пигментные клетки относительно малочисленны и распределены практически по всей поверхности тела эмбриона и желточного мешка вместе с коричневыми.

В о з р а с т 2 ч д. в. (рис. 1ж). Интенсивность движений эмбриона возросла слабо. Зачатки грудных плавников заметно увеличились в размере. Очень сильно вырос объём гидросинуса, охватывающего головной и значительную часть туловищного отдела. Все области желточного мешка пигментированы почти равномерно. На протоптеригии и гидросинусе начали формироваться группы меланофоров, определяющие специфический рисунок окраски предличинки. Многие пигментные клетки приобрели дендровидную форму.

В о з р а с т 2 ч после вылупления (п. в.), *TL* 3.35–3.45 мм (рис. 2а). В теле насчитывается 42–44 мускульных сегмента: 15–16 туловищных и 27–29 хвостовых. Вылупившиеся предличинки имеют хорошо выраженную положительную плавучесть, малоподвижны и большую часть времени находятся в неподвижном состоянии под поверхностной плёнкой, касаясь её вентральной частью поверхности желточного мешка. Зачатки грудных плавников расположены на уровне 4–7-го сегментов. Они увеличились в размерах, на поверхности каждого сформировался интенсивно пигментированный гребень, зачаток свободной лопасти. Анальное отверстие открывается в нижней части протоптеригия, разделяя его на преанальную и постанальную части. Гидросинус охватывает головной отдел со второй половины среднего мозга и большую часть туловищного отдела. Интенсивность пигментации усилилась за счёт приобретения большинством меланофоров дендровидной формы. Множество этих клеток

равномерно распределено по всему желточному мешку. Они располагаются на внутренней поверхности покровного слоя и на поверхности мускулатуры тела, отделов головного мозга, зачатков глаз и т.д. Более отчётливо дифференцировались скопления, заложенные на поздних эмбриональных стадиях, и появились новые. Формируются небольшие группы меланофоров на верхней части гидросинуса, над задней частью среднего мозга, над задней частью продолговатого мозга. Лучше выделяются группы над границей туловищного и хвостового отделов, почти симметрично на спинной и постанальной частях протоптеригия на уровне 24–39-го сегментов тела (широкое поясковое скопление в середине хвостового отдела). Имеется рассеянная группа пигментных клеток на хвостовой части плавниковой складки и компактная группа около анального отверстия. Мускулатура тела интенсивно пигментирована.

В о з р а с т 6 ч п. в., *TL* 3.45–3.50 мм (рис. 2б). В теле насчитывается 41–43 мускульных сегмента: 14–15 туловищных и 27–29 хвостовых. Основания зачатков грудных плавников, имеющих форму высоких, сильно уплощённых гребней, расположены на уровне 3–6-го сегментов тела на линии границы желточного мешка и боковой поверхности предличинки. Мочевой пузырь сокращается и наполняется с частотой 1 раз в 5–10 мин. Характер пигментации желточного мешка не изменился. Все заложенные на гидросинусе и протоптеригии скопления меланофоров стали более отчётливо выраженными. Рассеянная по хвостовой части протоптеригия группа пигментных клеток сконцентрировалась в терминальной области хвостового отдела. Пищеварительный тракт немного прогибается вниз, слегка продавливая под собой желток. Предличинки имеют слабо положительную или нейтральную плавучесть и большую часть времени находятся в неподвижном состоянии под поверхностью воды или в её толще во взвешенном состоянии, периодически, раз в 1–5 мин, проплывают 1–3 см.

В о з р а с т 31 ч п. в., *TL* 3.8–4.0 (рис. 2в). В теле насчитывается 40–41 мускульных сегментов: 13–14 туловищных и 28–29 хвостовых. Желток резорбирован на 70–80% первоначального объёма. Число и размер жировых капель заметно не изменились. Основания зачатков грудных плавников расположены на боковых поверхностях тела почти вертикально, но с небольшим наклоном вперёд. Интенсивно пигментированные обширные плоскости их свободных лопастей направлены вбок с таким же небольшим наклоном вперёд, как и их основания. Отчётливо видны дифференцирующие элементы зачатка нижней челюсти. Сформированы кровеносные сосуды мандибулярной и гиоидной дуг. Краниальная воронковидная часть передней кишки сужается и переходит в среднюю, которая делает плавный изгиб



Рис. 2. Личиночное развитие *Pardachirus pavoninus* от вылупления до перехода на внешнее питание (возраст, ч после вылупления): а – предличинка TL 3.40 мм, 2 ч; б – TL 3.60 мм, 6 ч; в – TL 3.90 мм, 31 ч (дистальная половина лопасти зачатка грудного плавника загнута вперёд покровным стеклом при фиксации предличинки в процессе фотосъёмки); г – TL 4.10 мм, 54 ч (свободная лопасть зачатка грудного плавника прижата назад покровным стеклом при фиксации предличинки в процессе фотосъёмки); д – переход на внешнее питание, личинка TL 4.25 мм, 81 ч. Масштаб: 1 мм.



Рис. 3. Личиночное развитие *Pardachirus pavoninus* в период перехода к донному образу жизни (возраст, сут после вылупления): а – пелагическая личинка TL 7.50 мм, 19.5 сут; б, в – правая и левая сторона личинки TL 8.65 мм, 26 сут, начало перехода к бентосной фазе; г, д – то же личинки TL 12.50 мм, 33 сут, после полного перехода к бентосному образу жизни; е, ж – то же личинки TL 14.00 мм, 37.5 сут, завершение миграции левого глаза. Масштаб, мм: а – 1, б–ж – 2.

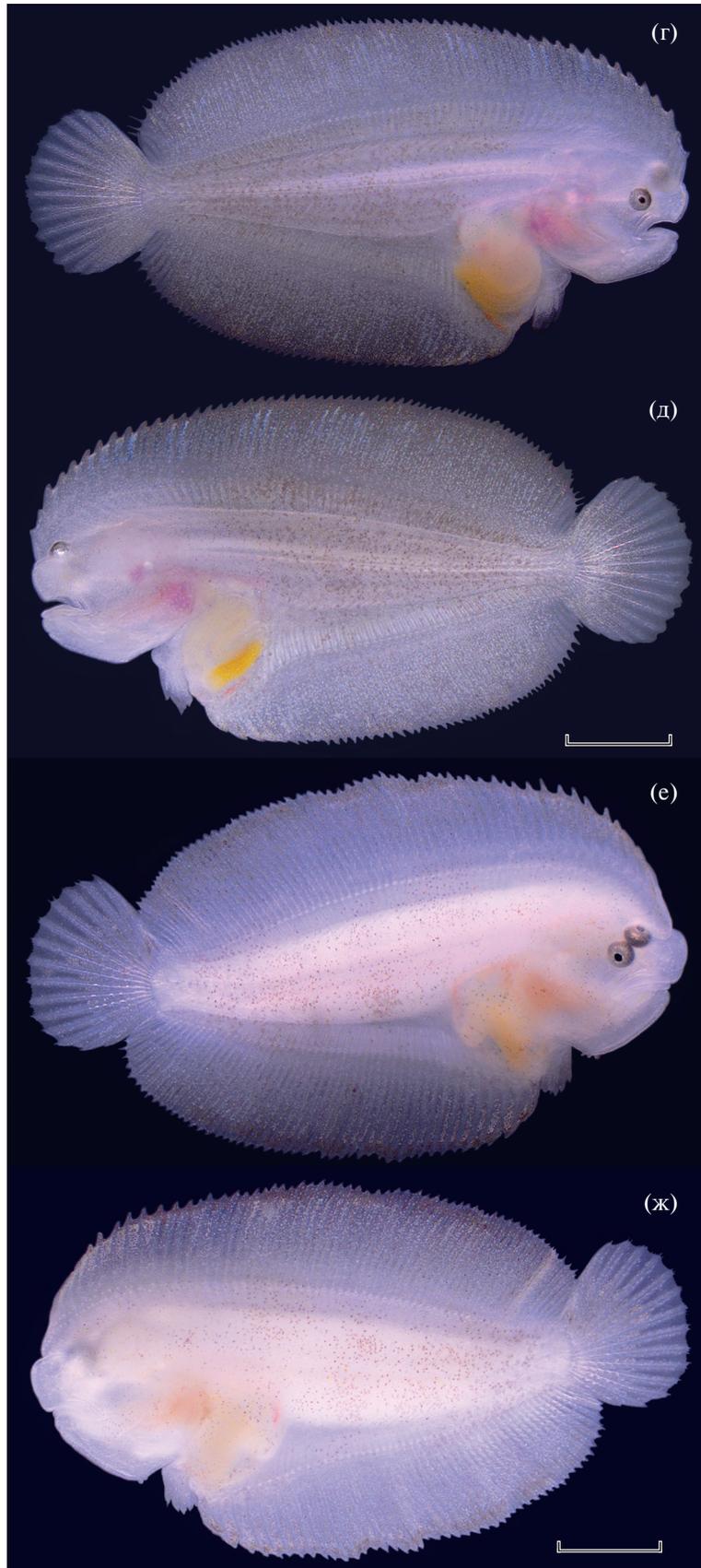


Рис. 3. Окончание.

вправо, вниз и из нижней точки на уровне задней половины желтка дугообразным изгибом направляется вверх, переходя в заднюю кишку, и вниз к анальному отверстию. Перистальтика отсутствует. Предличинки сохраняют относительно низкую подвижность, при почти нейтральной плавучести. Каждые 20–30 с они проплывают 1–3 см, после чего остаются во взвешенном состоянии в толще воды, не совершая активных движений. Характер пигментации не изменился, но заметно увеличилась её интенсивность.

В о з р а с т 54 ч п. в., *TL* 4.05–4.18 мм (рис. 2г). В теле насчитывается 39–42 мускульных сегмента: 10–11 туловищных и 29–31 хвостовых. Желток резорбирован на 80–90%. Зачатки грудных плавников неподвижны. Их основания сохранили прежнее положение; интенсивно пигментированные свободные лопасти, площадь которых достигла максимального размера, направлены в стороны почти перпендикулярно телу. Челюстной аппарат неподвижен. Нижняя челюсть заметно короче верхней. Передняя кишка направляется вниз и вправо, переходя в среднюю. Средняя кишка идёт вверх и почти сразу вниз к анусу, переходя в заднюю. Перистальтики нет. Сформированы все сосуды висцерального аппарата. Началась циркуляции форменных элементов крови. Функционируют гиоидные и мандибулярные дуги, корни аорты, спинная аорта, хвостовая артерия и вена. Подкишечная вена огибает заднюю кишку и проходит под вентральной частью пищеварительного тракта, повсеместно слабо ветвась. Сосуд проходит под изгибом средней кишки, рудиментом желточного мешка с зачатком печени и через Кювьеровы протоки впадает в венозный синус. Плавучесть предличинки нейтральная или очень слабо отрицательная. Они могут находиться в толще воды неподвижно во взвешенном состоянии в течение 30–40 с и более.

В о з р а с т 81 ч п. в., *TL* 4.2–4.3 мм (рис. 2д). В теле насчитывается 38–40 мускульных сегментов: 10 туловищных и 28–30 хвостовых. Личинки перешли на внешнее питание. Нижняя челюсть длиннее верхней. Пищевод направляется в каудальном направлении и вниз и впадает в обширный желудок, сформированный в результате расширения передней части правозакрученной петли средней кишки. После желудка пищеварительный тракт переходит в кишечник, направленный сначала вверх, потом горизонтально и вниз в виде прямой кишки. Желток резорбирован почти полностью и лишь небольшое количество окружает сохранившиеся жировые капли, размер которых составлял 0.03–0.9 мм. Челюстной аппарат и свободные лопасти грудных плавников подвижны. Личинки стали заметно активнее, двигаются по сложной траектории, периодически останавливаются, разворачиваются на месте, S-образно изгибают тело и совершают броски, сопровождающи-

еся хватательными движениями челюстей. Плавучесть слабо отрицательная. Зачаток печени располагается в передней части полости тела сразу за клейтрумом. Спереди его прикрывает остаток желтка с жировыми каплями. Сзади к нему примыкает передняя часть изгиба желудка. Все участки пищеварительного тракта вовлечены в проходящую периодически волну перистальтического сокращения. Характер пигментации практически не изменился. Глаза полностью пигментированы. Их меланиновая пигментация в проходящем свете придает им абсолютно чёрную окраску, а гуаниновая проявляется металлическим блеском в отражённом свете.

В о з р а с т 14 сут п. в. Личинки активно плавают и питаются, используя весь предоставленный объём в равной степени. Иногда примерно на 15–30 с ложатся набок на дно.

В о з р а с т 19.5 сут п. в., *TL* 7.2–7.6 мм (рис. 3). В спинном плавнике насчитывается 62–63 луча, в анальном — 52–53. Личинки имеют симметричное строение. Правый и левый грудные плавники развиты одинаково хорошо (рис. 4а, 4б) и активно используются при плавании. Зачатки брюшных плавников, напоминающие полукружные кожные складки, располагаются на вентральной поверхности непосредственно за головным отделом. Пигментация интенсивная, доминируют оттенки коричневого цвета. Реакции на свет не наблюдаются. Большую часть времени личинки активно перемещаются по всему объёму и охотятся на науплиев в местах их наиболее плотных скоплений (у поверхности воды или у дна); часто ложатся набок, иногда продолжая питаться, или перемещаются на другое место в этом же положении. Наблюдались случаи, когда личинки переворачивались брюшной стороной вверх и проводили по 10–20 с в таком положении, касаясь дна и стенки ёмкости.

В о з р а с т 22 сут п. в. Характер движения и поведения принципиально не изменились, но личинки стали больше времени проводить лежа на боку.

В о з р а с т 24 сут п. в. Периодически личинки плавают, используя весь предоставленный объём, иногда питаются под самой поверхностью, оставаясь там по несколько минут, но большую часть времени (80–90%) проводят, лежа на левой стороне и охотясь. При этом они приобрели способность удерживаться на месте под воздействием сильной струи воды, как бы приликая к субстрату.

В о з р а с т 26 сут п. в., *TL* 8.4–8.8 мм (рис. 3б, 3в). Число лучей в спинном плавнике 66–67, в анальном — 53–54. Обе стороны тела личинки по строению и пигментации не имеют заметных отличий. Правый и левый грудные плавники развиты одинаково хорошо (рис. 4в, 4г), подвижны и используются при плавании. Брюшные плавники

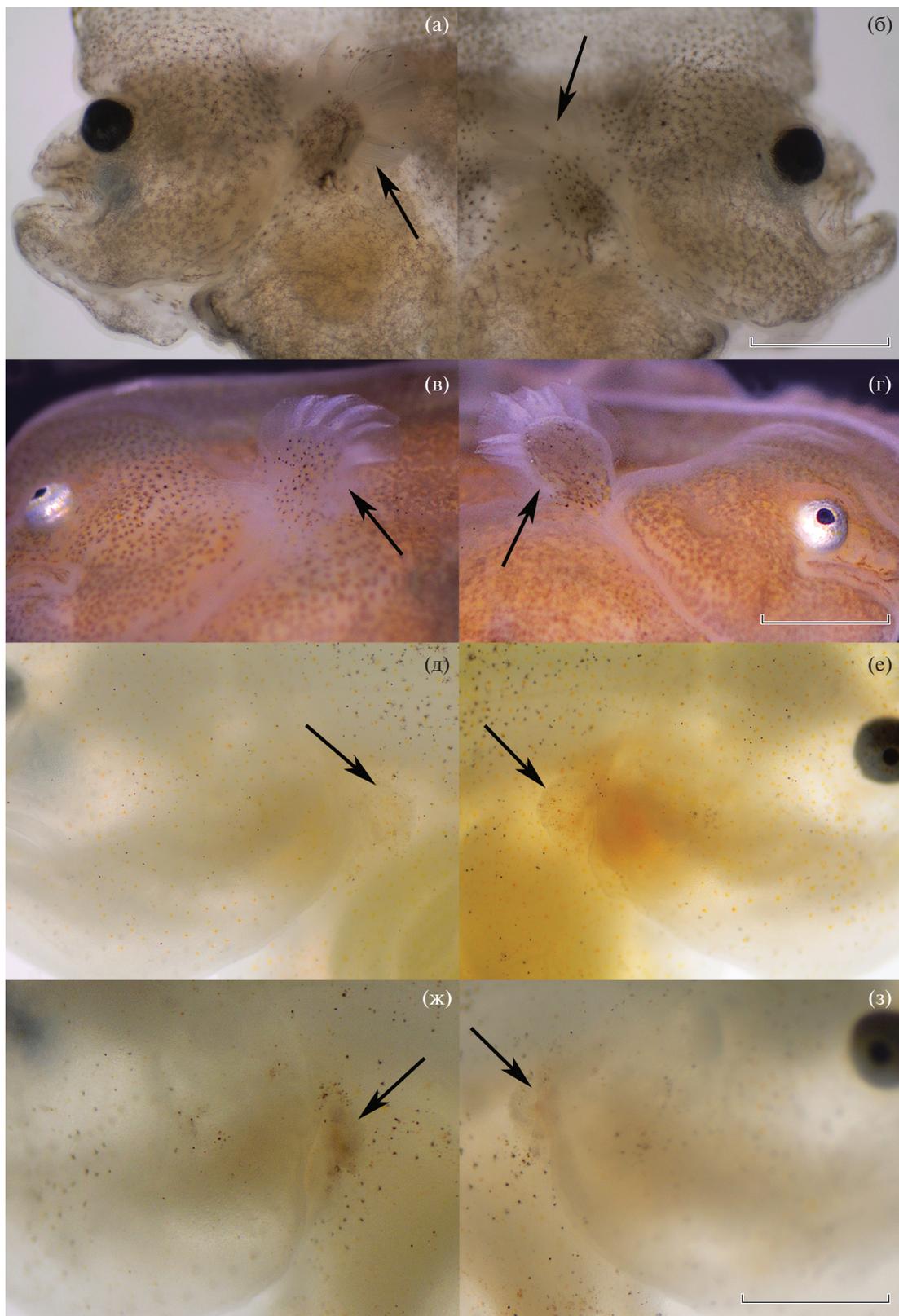


Рис. 4. Стадии развития правого (а, в, д, ж) и левого (б, г, е, з) грудного плавников (→) у личинок *Pardachirus pavoninus* разного возраста (сут после вылупления): а, б – *TL* 7.50 мм, 19.5 сут; в, г – *TL* 8.65 мм, 26 сут; д, е – *TL* 12.50 мм, 33 сут; ж, з – *TL* 14.00 мм, 37.5 сут. Масштаб: 1 мм.

хорошо сформированы и содержат лучи. Пигментация интенсивная, доминируют оттенки коричневого цвета. Реакции на свет не наблюдаются. В результате начавшейся миграции левый глаз заметно сместился в дорсальном направлении. Большую часть времени личинки проводят в горизонтальном положении правой стороной вверх. Лучи спинного и анального плавников приобрели способность создавать их волнообразное движение.

Возраст 31 сут п. в., *TL* 11.0–11.5 мм. Личинки почти всё время проводят на дне, но изредка поднимаются к поверхности и охотятся в скоплениях науплиев. Окраска стала заметно светлее.

Возраст 33 сут п. в., *TL* 12.0–12.5 мм (рис. 3г, 3д). Число лучей в спинном плавнике 65–66, в анальном – 52–53. Левый глаз находится на дорсальной стороне. Оба грудных плавника подверглись значительной редукции примерно в равной степени (рис. 4д, 4е). Реакции на освещённость и цвет субстрата обнаружить не удалось. Личинки примерно с равной вероятностью находятся на светлых, тёмных, хорошо освещённых и затенённых участках. Окраска сильно изменилась. Общий фон стал светло-серым, по нему разбросаны группы коричневых меланофоров. В пигментации правой и левой стороны тела принципиальных различий не наблюдается.

Возраст 37.5 сут п. в., *TL* 13.5–14.0 мм (рис. 3е, 3ж). Число лучей в спинном плавнике 65–66, в анальном – 51–52. Левый глаз полностью переместился на правую сторону. Грудные плавники редуцированы примерно в равной степени, но, возможно, процесс деградации левого зашёл немного глубже; при этом оба стали немного меньше (рис. 4ж, 4з). Личинка все время проводит на дне, лежа на левой, слепой, стороне, передвигаясь и питаясь.

ОБСУЖДЕНИЕ

Уровень идентичности (>99%) полученных сиквенсов *COI* с таковыми для *P. pavoninus* из GenBank и BOLD позволяют сделать вывод о том, что исследуемый образец представляет вид *P. pavoninus*.

Большинства пелагофилов в районе работ нерестятся перед восходом (в 4–5 ч) и вскоре после захода солнца (в 18–19 ч). Все пойманные *P. pavoninus* находились на стадиях развития, очень близких к началу обособления хвостовой почки. Следствием наличия утреннего нереста с большой вероятностью было бы присутствие в наших уловах икры *P. pavoninus* на довольно ранних стадиях развития (возраст не более 7–8 ч) и на заметно более поздних (старше 30 ч), что ни разу не наблюдалось. По-видимому, в районе проведения исследований *P. pavoninus* нерестится только вечером, тогда продолжительность инкубаци-

онного периода у этого вида ориентировочно составляет 46–49 ч. Это вполне сопоставимо с данными, полученными для других Soleidae. В частности, эмбриональный период *Dagetichthys marginatus* при 19°C составляет 42–49 ч (Thompson et al., 2007), *Solea senegalensis* при 17–21°C – 36–42 ч (Sarasquete et al., 2019), *S. solea* при 13°C – ~3.5 сут (Lagardère, Troadec, 1997).

В пределах семейства икра *P. pavoninus* является сравнительно крупной, её диаметр заметно превышает диаметр яиц большинства изученных видов (табл. 1). Примерно такой же размер яиц у *Barnardichthys fulvomarginata*, *Solea solea*, *Aesopia cornuta* и *Zebrias zebra*, у некоторых представителей *Microchirus* – немного меньше. Виды родов *Barnardichthys* и *Microchirus* и *Solea solea* в водах Тихого океана отсутствуют.

Яйца *P. pavoninus* выделяются не только размером, но и числом и особенностями локализации жировых капель, а также ранней и интенсивной пигментацией зародыша и желточного мешка. Это отличает их от многих видов костистых рыб, но является довольно характерным для некоторых представителей семейства Soleidae. В районе проведения исследований лишь немногие виды (представители отрядов Anguilliformes, Clupeiformes, Gasterosteiformes, Trachiniformes и Tetraodontiformes) имеют икру такого же или большего диаметра (Ikeda, Mito, 1988), однако яйца этих рыб достаточно хорошо отличаются от исследованного вида по другим признакам. Присутствующие в Южно-Китайском море *Aesopia cornuta* и *Zebrias zebra* при сходных с *P. pavoninus* размерах имеют яйца со структурированной на шестиграники поверхностью и отличаются числом, размером и расположением жировых капель.

Ранние предличинки *P. pavoninus* являются одними из самых крупных среди изученных представителей семейства (табл. 1). На более поздних стадиях, вплоть до метаморфоза, эта особенность сохраняется (Ahlstrom et al., 1984).

Для раннего онтогенеза *P. pavoninus* характерна довольно низкая степень эмбрионизации. Начало подвижного состояния происходит в течение последней трети эмбрионального периода. Движения, которые совершает эмбрион, очень простые и имеют низкую интенсивность. Уровень дифференцировки систем органов, большой запас желтка и очень низкая подвижность характеризуют состояние организма предличинки скорее как эмбриональное, что характерно для большинства пелагофилов с относительно большой плодовитостью.

Число мускульных сегментов у личинок рыб находится в прямой зависимости от числа позвонков у взрослых особей и является важнейшим таксономическим признаком. Формирование мускульных сегментов в эмбриональном и

Таблица 1. Характеристика яиц и ранних предличинки некоторых видов семейства Soleidae

Вид	Диаметр яиц, мм	Жировые капли			Желток	Поверхность оболочки яйца	Длина при выуплнении, мм		Число сегментов	Источник информации
		число	размер	расположение в желтке			TL	SL		
<i>Aesopia cornuta</i> ¹	1.45–1.60	Много	Мелкие	Рассеяны	Гом.	Структ.	4.30			Ikeda, Mito, 1988
<i>Austroglossus microlepis</i> ³	0.88	12–20	То же	Ступирированы в заднедорсальной части под зародышем	То же	Неструкт.	1.80	9 + 46		Brownell, 1979
<i>Barnardichthys fulvomarginata</i> ⁴	1.52	Много	Очень мелкие	Группами по периферии	»	То же	3.50	9 + 32		Тот же
<i>Buglossidium luteum</i> ³	0.64–0.94	12–15	Среднего размера	Рассеяны	Сегм.	»	1.80–2.30*			Russell, 1976
<i>Dicologlossa cuneata</i> ³		~20	Очень мелкие	То же	Гом.	»	2.30–2.40*			Herrera et al., 2008, 2010
<i>Heteromycteris capensis</i> ²	1.00	60–80	Мелкие	»	Сегм.	»		9 + (35–38)		Lagardère, Abousouan, 1981
<i>Microchirus ocellatus</i> ⁴	0.90–1.10	Нет			Гом.	»	2.10	9 + (31–34)		Brownell, 1979
	1.30–1.45	30–40	То же	По периферии	Сегм.	»	1.98*			Olivar, Fortuño, 1991
<i>M. azevia</i> ³	1.25–1.30	25–100	Очень мелкие	Группами и одиночно по периферии	Гом.	»	2.50–3.20			Marinero, 1991b
<i>M. variegates</i> ³	1.20–1.44	Много	Мелкие	По периферии	То же	»				Тот же
	1.20–1.44	35–57	То же	То же	Сегм.	»	2.10–2.40			»
	1.28–1.42	>50	»	Рассеяны	То же	»	2.42*			Russell, 1976
	1.16–1.42	30–50	»	По периферии	То же	»				Nichols, 1976
<i>Pegusa lascaris</i> ²	1.38	>50	»	То же	»	»				Marinero, 1991a
	1.28–1.38	>50	»	»	»	»	3.46*			Russell, 1976

Таблица 1. Окончание

Вид	Диаметр яиц, мм	Жировые капли			Желток	Поверхность оболочка яйца	Длина при вылуплении, мм		Число сегментов	Источник информации
		число	размер	расположение в желтке			TL	SL		
<i>Solea ovate</i> ¹	0.91–0.98	Много	»	Сгруппированы в заднедорсальной части под зародышем и в вентральной части	Гом.	»	1.84*		Thangaraja, Ramamoorthi, 1982	
<i>Solea theophilus</i> ²	0.95–1.15	Очень много	Очень мелкие	Группами и одиночно по периферии		»	2.50–3.00		Marinago, 1991a	
<i>S. senegalensis</i> ²	0.93–1.03	То же	То же	То же		»	2.60–2.80		То же	
<i>S. solea</i> ²	0.99–1.03	Очень много	»	Группами по периферии и под зародышем	Сегм.	»	2.40–2.80*		Sarasquete et al., 2019	
	1.00–1.60	Очень много	»	То же		»	2.50–3.75*		Russell, 1976	
	1.20–1.57	То же	»	То же		»	2.10–2.20*	>35	Devauchelle et al., 1987 Thompson et al., 2007	
<i>Synaptura marginata</i> ²		Много	Мелкие	Сгруппированы в заднедорсальной части под зародышем и отдельные группы по периферии		»	3.40		Brownell, 1979	
<i>Synaptura kleini</i> ²	1.34	»	Очень мелкие	Группами по периферии	То же	Структ.	3.00	(9–10) + (33–35)	Ikeda, Mito, 1988	
<i>Zebrias zebra</i> ¹	1.42–1.69	»	То же	Рассеяны	»	То же	3.00		То же	

Примечание. ¹ Отмечен в Южно-Китайском море, ² отмечен в Индо-Пацифике, но не обнаружен в Южно-Китайском море, ³ не отмечен в Индо-Пацифике, ⁴ отмечен в Индийском океане, но не обнаружен в Тихом; желток: гом. — гомогенный, сегм. — сегментированный по периферии; поверхность оболочка яйца: структур. — структурированная на шестигранные, неструкт. — неструктурированная; * в источнике не указано, какую длину измеряли.

личином развитии *P. pavoninus* имеет характерную динамику. Число выделившихся сегментов увеличивалось в процессе эмбриогенеза и достигло максимального значения 42–44 (15–16 туловищных + 27–29 хвостовых) у предличинок сразу после вылупления. После этого оно стало сокращаться и примерно через 1 сут составило 40–41 (13–14 + 28–29), а через 2 сут – 39–42 (10–11 + 29–31). С переходом на внешнее питание (~3.5 сут п.в.) в теле личинки насчитывалось 38–40 мускульных сегментов, что соответствует числу позвонков у взрослых *P. pavoninus* – 38–41 (10 туловищных + 28–30 хвостовых) (Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2019). Уменьшение общего числа сегментов происходит за счёт деградации границ терминальных хвостовых. Сокращение числа миомеров туловищного отдела в процессе онтогенеза, отмеченное у личинок многих видов Teleostei (Leis, Carson-Ewart, 2000), происходит за счёт смещения задней границы полости тела в процессе развития и дифференцировки её органов относительно сегментов тела. С их переходом в функциональное состояние число миомеров туловищного отдела становится близким к дефинитивному, для многих Soleidae характерно 9–10 (Fraser, Smith, 1974; Nichols, 1976; Brownell, 1979; Randall, Bartsch, 2005; Randall, Gon, 2006; Vachon et al., 2008; Voronina et al., 2016). Однако Лейс и Карсон-Эварт (Leis, Carson-Ewart, 2000), в характеристике личинок Soleidae приводят сегментную формулу с гораздо более широким диапазоном для туловищного отдела – 4–20.

У других представителей Pleuronectiformes к моменту перехода на внешнее питание или немного раньше также устанавливается сегментная формула, близкая к позвонковой взрослых особей. В частности, число сегментов в туловищном и хвостовом отделах, а также их общее число у предличинок и личинок азиатского стрелозубого палтуса *Atheresthes evermanni*, колючей камбалы Надежного *Acanthopsetta nadeshnyi*, желтопёрой камбалы *Limanda aspera* (Перцева-Остроумова, 1961), речной камбалы *Pleuronectes flesus* (Соин, 1970) совпадает с соответствующим показателем по позвонкам у взрослых рыб (Андряшев, 1954; Линдберг, Федоров, 1993) или отличается от него на одну–две единицы.

При остром недостатке данных о ранних стадиях развития представителей Soleidae определение большинства видов является трудной задачей. В этих обстоятельствах знание сегментной формулы личинок и позвонковой формулы взрослых рыб очень полезно при их таксономической идентификации на ранних стадиях развития. К сожалению, данные по числу позвонков есть не для всех представителей семейства. Известно, что виды родов *Solea*, *Soleichthys*, *Aesopia*, *Liachirus*, *Typhlachirus* и *Zebrias* хорошо отличаются от *P. pavoninus* по числу позвонков; *Pseudaesopia*

и *Dexillus* пересекаются с ним на верхней границе диапазона значений, *Heteromycteris* – на нижней, а в случае *Brachirus*, *Aseraggodes* и *Synaptura* имеется их полное или значительное перекрытие. Исследованные виды *Synaptura*, *Heteromycteris*, *Typhlachirus* и *Pseudaesopia* не перекрываются с *P. pavoninus* по числу лучей в спинном или анальном плавниках (табл. 2).

Характер и интенсивность пигментации разных представителей Soleidae в раннем развитии существенно различаются, при этом могут заметно меняться в течение онтогенеза одного вида (Leis, Carson-Ewart, 2000). В период развития, начиная с поздних эмбриональных стадий и до середины метаморфоза, *P. pavoninus* можно считать одним из наиболее сильно пигментированных в семействе. Вскоре после начала миграции глаза его окраска претерпевает принципиальное изменение и становится очень светлой. В литературе удалось обнаружить описание и изображение личинки семейства Soleidae после завершения миграции глаза, идентифицированной как *Pardachirus* sp. (Mwaluma et al., 2014): её пигментация почти полностью сходна с таковой у особей из наших экспериментов.

Взрослые особи *P. pavoninus* не имеют грудных плавников. Закладка их зачатков происходит примерно за 12–15 ч д.в. Во время пелагической фазы онтогенеза они развиваются, достигают подвижного состояния и активно используются при плавании. Процесс их деградации происходит в период перехода к бентосному образу жизни и практически полностью завершается на 37-е сут п.в. Отчётливые различия в темпе и глубине редукции наружных элементов правого и левого плавников не обнаружены, возможно, на последних исследованных стадиях левый деградировал немного больше.

Особенности поведения личинок *P. pavoninus*, свидетельствующие о переходе к бентосному образу жизни, проявились раньше начала миграции левого глаза, которая завершилась только через 10 сут после практически полного изменения поведения, связанного с оседанием на дно. Наблюдаемую несогласованность этих процессов частично объясняют результаты детального исследования метаморфоза челюстного аппарата *Dagetichthys marginatus* (Soleidae) (Ende, Necht, 2011), в развитии которого трансформация полностью завершилась, когда глаз ещё не начинал мигрировать, он переместился только через более чем 10 сут. По-видимому, эти процессы являются относительно независимыми, и в переходе к бентосному образу жизни определяющую роль играет перестройка висцерального аппарата, а не миграция глаза.

Таблица 2. Число видов Soleidae, представленных в Южно-Китайском море, и их счётные признаки

Род	Число видов рода			Счётные признаки			Источник информации
	общее	в Южно-Китайском море		D	A	V	
		всего	исследованных				
<i>Solea</i>	9	1	1	61	48	32–35	Vachon et al., 2008; Voronina et al., 2016
<i>Soleichthys</i>	8	3	2	79–102	70–87	45–50	Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2019
<i>Brachirus</i>	20	11	8	53–80	42–60	32–46	Okiyama, 1988; Gonzales et al., 1994; Lapierre, 2007; Voronina et al., 2016; Kim et al., 2019
<i>Synaptura</i>	6	1	1	70–83	59–65	39	Ramanathan, Natarajan, 1979; Voronina et al., 2016
<i>Aesopia</i>	1	1	1	70–78	57–68	46	Okiyama, 1988
<i>Aseraggodes</i>	54	6	4	64–75	42–55	33–53	Okiyama, 1988; Voronina et al., 2016 Froese, Pauly, 2019
<i>Heteromycteris</i>	6	3	2	79–101	52–65	36–38	Okiyama, 1988; Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2019
<i>Liachirus</i>	6	1	1	58–68	42–50	33–34	Fraser, Smith, 1974; Okiyama, 1988; Voronina et al., 2016
<i>Pardachirus</i>	6	1	1	62–73	48–58	38–41	Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2019
<i>Zebrias</i>	20	5	4	67–95	52–79	43–52	Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2019
<i>Pseudaesopia</i>	1	1	1	71–78	59–67	41–43	Okiyama, 1988
<i>Dexillus</i>	1	1	1	62–72	47–57	40–43	Lapierre, 2007
<i>Typhlachirus</i>	3	3	3	48–56	34–41	33–36	Hui, Grinang, 2020; Евсеенко, Большаков, 2018

Примечание. D, A, V – число лучей в спинном, анальном и брюшных плавниках.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы очень признательны дирекции и сотрудникам Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского научного и технологического тропического центра за помощь в организации и проведении этих исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрияшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Дехник Т.В. 1973. Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наук. думка, 235 с.
- Евсеенко С.А., Большаков Д.В. 2018. О морфологии слепого языка *Typhlachirus elongatus* (Soleidae) с замечаниями по таксономии рода *Typhlachirus* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 553–559. <https://doi.org/10.1134/S0042875218050089>
- Линдберг Г.У., Федоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 272 с.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 484 с.
- Соин С.Г. 1970. Эмбрионально-личиночное развитие беломорской речной камбалы (*Pleuronectes flesus* Bogdanovi Sandeberg) // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 4(63). С. 678–693.
- Ahlstrom E.H., Amaoka K., Hensley D.A. et al. 1984. Pleuronectiformes: development // Ontogeny and systematics of fishes. V. 1 / Eds. Moser H.G. et al. Lawrence: Allen Press. P. 565–573.

- BOLD. 2020. Barcode of Life Data System. (www.barcod-inglife.org. Version 10/2020)
- Brownell C.L. 1979. Stages in the early development of 40 marine fish species with pelagic eggs from the Cape of Good Hope // *Ichthyol. Bull. Smith Inst. Ichthyol.* V. 40. P. 1–84.
- Devauchelle N., Alexandre J.C., Le Corre N. et al. 1987. Spawning of sole (*Solea solea*) in captivity (sic) // *Aquaculture.* V. 66. P. 125–147.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(87\)90227-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(87)90227-4)
- Ende S.S.W., Hecht T. 2011. Ontogeny of the feeding apparatus of hatchery-reared white margined sole, *Dagetichthys marginatus* (Soleidae): implications for cultivation // *J. Appl. Ichthyol.* V. 27. P. 112–117.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01487.x>
- Fraser T.H., Smith M.M. 1974. An exterilium larval fish from South Africa with comments on its classification // *Copeia.* V. 4. P. 886–892.
<https://doi.org/10.2307/1442587>
- 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 02/ 2021)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org/Version12/2019).
- Gonzales B.J., Okamura O., Nakamura K. et al. 1994. New record of the Annular Sole, *Synaptura annularis* (Soleidae, Pleuronectiformes) from Japan // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 40. P. 491–494.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.40.491>
- Herrera M., Hachero I., Rosano M. et al. 2008. First results on spawning, larval rearing and growth of the wedge sole (*Dicologlossa cuneata*) in captivity, a candidate species for aquaculture // *Aquacult. Int.* V. 16. P. 69–84.
<https://doi.org/10.1007/s10499-007-9126-x>
- Herrera M., Hachero-Cruzado I., Naranjo A. et al. 2010. Organogenesis and histological development of the wedge sole *Dicologlossa cuneata* M. larva with special reference to the digestive system // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 20. P. 489–497.
<https://doi.org/10.1007/s11160-010-9161-y>
- Hui T.H., Grinang J. 2020. *Typhlachirus lipophthalmus*, a rare eye-less sole from Borneo (Teleostei: Soleidae) // *Ichthyol. Explor. Freshwat.* V. 1150. P. 1–8.
<https://doi.org/10.23788/IEF-1150>
- Ikeda T., Mito S. 1988. Pelagic fish eggs // An atlas of the early stage fishes in Japan / Ed. Okiyama M. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 999–1083.
- Kim M.J., Soo J.K., Byoung S.Y. et al. 2019. First record of the annular sole, *Brachirus annularis* (Soleidae, Pleuronectiformes) from Korea // *Korean J. Ichthyol.* V. 31. P. 178–182.
<https://doi.org/10.35399/ISK.31.3.178>
- Lagardère F., Aboussouan A. 1981. Développement du céteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau, 1881) (Pisces, Pleuronectiformes, Soleidae). II. Description des larves // *Cy-bium.* V. 5. P. 53–72.
- Lagardère F., Troadec H. 1997. Age estimation in common sole *Solea solea* larvae: validation of daily increments and evaluation of a pattern recognition technique // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 155. P. 223–237.
<https://doi.org/10.3354/meps155223>
- Lapierre K.L. 2007. Taxonomic revision of the genera *Achiroides*, *Brachirus*, *Dexillus*, and *Paradicula* (Pleuronectiformes: Soleidae): M. Sci. Thesis, Ottawa: Univ. Ottawa, Ottawa-Carleton Inst. Biol., 197 p.
- Leis J.M. 2015. Taxonomy and systematics of larval Indo-Pacific fishes: a review of progress since 1981 // *Ichthyol. Res.* V. 62. № 1. P. 9–28.
<https://doi.org/10.1007/s10228-014-0426-7>
- Leis J.M., Carson-Ewart B.M. 2000. The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: a guide to identification. Fauna Malesiana Handbooks. V. 2. Leiden: Brill, 850 p.
- Marinero J.Y. 1991a. Eggs and larvae in some species of the genus *Solea* (Pisces, Soleidae) of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean // *Boll. Zool.* V. 58. P. 163–169.
<https://doi.org/10.1080/11250009109355748>
- Marinero J.Y. 1991b. Eggs of the *Microchirus* species (Soleidae) from the bay of Algiers // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* V. 71. P. 117–125.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400037437>
- Mwaluma J.M., Kaunda-Arara B., Strydom N.A. 2014. A guide to commonly occurring larval stages of fishes in Kenyan coastal waters // *WIOMSA Book Ser.* № 15. Dar es Salaam: Inst. Mar. Sci., 73 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken, N.J.: John Wiley and Sons, 752 p.
- Nichols J.H. 1976. Soleidae of the Eastern North Atlantic // *Fiches d’identification de zooplankton.* № 150/151. 10 p.
- Okiyama M. 1988. Soleidae // An atlas of early stages of fishes in Japan / Ed. Okiyama M. Tokyo: Tokai Univ. Press. 956–959 p.
- Olivar M.P., Fortuño J.M. 1991. Guide to ichthyoplankton of the southeast Atlantic (Benguela Current Region) // *Sci. Mar.* V. 55. № 1. P. 1–383.
- Ramanathan N., Natarajan R. 1979. Flat fish eggs, larvae and their development // *Aquaculture.* V. 18. P. 349–366.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(79\)90038-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(79)90038-3)
- Randall J.E., Bartsch P. 2005. Two new soleid fishes of the genus *Aseraggodes* from Micronesia, with a record of *A. smithi* from Palau // *Micronesica.* V. 38. № 1. P. 125–139.
- Randall J.E., Gon O. 2006. Review of the soles of the genus *Aseraggodes* of the Western Indian Ocean, with descriptions of three new species // *Israel J. Zool.* V. 51. P. 165–190.
<https://doi.org/10.1560/785N-CRCR-EXRG-MPAV>
- Randall J.E., Lim K.K.P. 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // *Raffl. Bull. Zool. Suppl.* V. 8. P. 569–667.
- Rodriguez J.M., Alemany F., Garcia A. 2017. A guide to the eggs and larvae of 100 common Western Mediterranean Sea bony fish species. Rome: FAO, 242 p.
- Russell F.S. 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London: Acad. Press, 524 p.
- Sarasquete C., Gisbert E., Ortiz-Delgado J.B. 2019. Embryonic and larval ontogeny of the Senegalese sole, *Solea senegalensis*: normal patterns and pathological alterations // *The biology of sole* / Eds. Muñoz-Cueto J.A. et al. Boca Raton: CRC Press, 55 p.
- Strydom N.A., Coetzer C.J., Pattrick P. 2015. The complex early life history of a marine estuarine-opportunist fish species, *Solea turbynei* (Soleidae) from temperate South Africa // *Sci. Mar.* V. 79. № 2. P. 169–178.
<https://doi.org/10.3989/scimar.04193.18A>

- Thangaraja M., Ramamoorthi K.* 1982. Laboratory rearing of eggs and larvae of the flatfish *Solea ovata* Rich // Indian J. Mar. Sci. V. 11. P. 273–275.
- Thompson E., Strydom N.A., Hecht T.* 2007. Larval development of *Dagetichthys marginatus* (Family: Soleidae), obtained from hormone-induced spawning under artificial rearing conditions // Sci. Mar. V. 71. P. 421–428.
<https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n3421>
- Thu P.T., Huang W.C., Chou T.K. et al.* 2019. DNA barcoding of coastal ray-finned fishes in Vietnam // PLoS One. V. 14. № 9. Article e0222631.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222631>
- Vachon J., Cha Pleau F., Desoutter-Meniger M.* 2008. Révision taxinomique du genre *Solea* et réhabilitation du genre *Barnadichthys* (Soleidae; Pleuronectiformes) // Cybium. V. 32. № 1. P. 9–26.
- Voronina E.P., Prokofiev A.M., Prirodina V.P.* 2016. Review of the flatfishes of Vietnam in the collection of Zoological Institute, Saint Petersburg // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 320. № 4. P. 381–430.
- Ward R.D., Zemlac T.C., Innes B.H. et al.* 2005. DNA barcoding Australia's fish species // Philos. Trans. Roy. Soc. London. V. 360B. P. 1847–1857.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>
- Wood A.D.* 2000. The description of *Austroglossus pectoralis* (Teleostei: Soleidae) larvae from the south-east coast of South Africa // Sci. Mar. V. 64. № 4. P. 387–392.
<https://doi.org/10.3989/scimar.2000.64n4387>

УДК 597.554.591.465.3.577.175.6

СОСТОЯНИЕ ГОНАД И УРОВЕНЬ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ У ИНВАЗИВНЫХ КОЛЬЧУЖНЫХ СОМОВ (LORICARIIDAE) ВЬЕТНАМА

© 2022 г. Чан Дык Зьен^{1, 2}, Е. Д. Павлов³, *, Е. В. Ганжа³, А. Г. Буш³

¹Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

²Высший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, Ханой, Вьетнам

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

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

Поступила в редакцию 31.12.2020 г.

После доработки 11.01.2021 г.

Принята к публикации 11.01.2021 г.

Представлены результаты изучения цитологического состояния гонад и содержания половых стероидных гормонов у особей кольчужного сома рода *Pterygoplichthys* из трёх водоёмов Центрального Вьетнама (р. Кай; ирригационный канал, сопряжённый с этой рекой, и водохранилище Суоичау). Самки из ирригационного канала по сравнению с особями из водохранилища характеризуются более развитыми яичниками и интенсивным образованием эстрадиола-17β из тестостерона. В ирригационном канале у самцов уровень эстрадиола-17β и тестостерона выше, чем в водохранилище. В строении половых желёз не обнаружены значимые аномалии, что свидетельствует об успешной адаптации кольчужного сома к новым водоёмам.

Ключевые слова: кольчужные сомы *Pterygoplichthys* spp., инвазивные виды, гонады, тестостерон, эстрадиол-17β, Центральный Вьетнам.

DOI: 10.31857/S0042875222010027

В последние десятилетия пресноводные тропические экосистемы Вьетнама испытывают быстро нарастающий антропогенный пресс (Зворыкин и др., 2014), в том числе выражающийся в зарегулировании стока и загрязнении водоёмов. Ухудшение состояния экосистем в свою очередь облегчает инвазии чужеродных видов рыб (Simberloff et al., 1997; Gibbs et al., 2008), конкурирующих с аборигенными видами за ресурсы: территорию, корм, нерестово-выростные участки (Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Stolbunov et al., 2020). Это способно привести к снижению таксономического разнообразия и трансформации рыбных сообществ внутренних вод Вьетнама (Gusakov et al., 2018; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019).

Кольчужные сомы рода *Pterygoplichthys* в течение многих лет успешно заселяют внутренние водоёмы центральной части Индо-Тихоокеанского региона (Orfinger, Gooding, 2018). В водоёмах Южного Вьетнама они впервые были зарегистрированы в 2003–2004 гг. (Welcomme, Vidthayanom, 2003; Serov, 2004), а к 2010 г. обнаружены в Центральном (Zворыкин, Budaev, 2013) и Северном Вьетнаме (Levin et al., 2008). В настоящее

время в центральной и южной части Вьетнама кольчужные сомы встречаются в большинстве бассейнов крупных рек и обнаружены в некоторых водохранилищах (Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Stolbunov et al., 2020). Принимая во внимание широкое распространение кольчужных сомов во Вьетнаме и их возможное влияние на аборигенную ихтиофауну, представляется актуальным получить сведения о репродуктивном потенциале этих инвазивных и быстро расселяющихся рыб. Это важно для понимания механизмов, обеспечивающих успешность освоения этими рыбами новых водоёмов. Сравнение репродуктивного потенциала у рыб, освоивших водоёмы, различающиеся по гидрологическим, температурным или трофическим условиям, является одним из способов выяснения адаптационных возможностей инвазивных видов (Mazzoni, Caramaschi, 1995).

Цель работы – оценить цитологическое состояние гонад, уровень половых стероидных гормонов в крови у кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* из водоёмов Центрального Вьетнама разного типа (река, ирригационный канал, водохранилище).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в январе 2020 г. в Приморском отделении Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (СРВ, г. Нячанг). Объект исследования – кольчужные сомы рода *Pterygoplichthys*. Предположительно в Южном Вьетнаме обитают два вида – *P. disjunctivus* и *P. pardalis* – и их гибрид (Zworykin, Budaev, 2013; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Stolbunov et al., 2020). Однако таксономический статус кольчужных сомов не выяснен. Предложенные ранее (Armbruster, Page, 2006) ключи по паттернам окраски вентральной поверхности тела сомов не позволяют с уверенностью идентифицировать видовую принадлежность в связи со значительной изменчивостью окраски и ряда других морфологических признаков при обитании кольчужных сомов в различных условиях среды (Zworykin, Budaev, 2013; Stolbunov et al., 2020).

Рыб отлавливали утром (с 5 до 8 ч) сетными орудиями лова сходной конструкции в нижнем течении р. Кай (Cái) (12°15'43" с.ш. 109°05'47" в.д.); ирригационном канале, сопряжённом с р. Кай (12°17'26" с.ш. 109°06'04" в.д.); и в водохранилище Суоичау (Suối Trâu) (12°30'18" с.ш. 109°02'42" в.д.), расположенном в 27 км севернее и относящемся к бассейну р. Динь (Dinh) (Gusakov et al., 2018). Всего отловили 72 экз. кольчужных сомов.

Река Кай протекает с запада на восток, берёт начало в горах на высоте 1812 м над уровнем моря и впадает в зал. Нячанг Южно-Китайского моря, имеет длину 79 км и площадь водосборного бассейна ~1450 км² (Serov et al., 2003). Ширина русла варьирует от 3 м в верховье до 500 м в эстуарии. В среднем течении реки глубина русла составляет 3–5 м, скорость течения на плёсах – 0.3–0.6 м/с, на перекатах – 0.7–1.1 м/с. Ирригационный канал р. Кай имеет длину 2 км, в месте отлова его ширина составляет от 6 до 12 м, глубина – 1 м; от него отходит сеть многочисленных узких каналов, снабжающих водой рисовые чеки. Площадь эвтрофного водохранилища Суоичау составляет 0.6 км², средняя глубина – 1.5 м, максимальная – 9 м (Столбунов, 2014). В отличие от реки и канала мелководное водохранилище характеризуется температурной (разница между поверхностным и придонным слоями составляет 4–5°C) и кислородной стратификацией – постоянного перемешивания не происходит (Гусев и др., 2014). В период отбора проб температура воды в исследованных водоёмах была сходной (~29°C).

Река в нижнем течении, как и ирригационный канал, протекает в пределах населённых пунктов (г. Нячанг с пригородами) и сельскохозяйственных районов, что вносит существенный вклад в загрязнение этих вод. Река Кай, как и многие реки Центрального Вьетнама, характеризуется высоким содержанием биогенных веществ, в частности

общего фосфора (Гусев и др., 2014). Накопление веществ в ирригационном канале потенциально может быть ещё выше за счёт меньшей скорости течения по сравнению с рекой. В районе водохранилища Суоичау отсутствуют крупные населённые пункты, что предполагает меньшую его загрязнённость по сравнению с рекой и каналом. Так, уровень ртути в мышечной ткани змееголова *Channa striata* из водохранилища в 1.4 раза ниже, чем в р. Кай (Лобус и др., 2014). Однако в период засухи может происходить обмеление водохранилища и сопутствующее повышение концентрации биогенных веществ. Степень загрязнения как речных систем, так и водохранилищ Вьетнама динамична, во многом определяется сезонностью, что затрудняет дать её точную оценку.

У пойманных рыб измеряли стандартную длину тела (*SL*), массу тела и гонад, определяли стадию зрелости гонад. Для оценки цитологического состояния половых желёз фрагменты их краиниальной части фиксировали в нейтральном 10%-ном водном растворе формальдегида. Гистологические препараты изготавливали по стандартным методикам, срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали гематоксилином и эозином. Фотографии срезов гонад получали с помощью моторизованного микроскопа Keyence Bioevo BZ-9000.

Цитологическое состояние генеративной ткани оценивали по расчётным параметрам скорости оогенеза (диаметру ооцитов), толщине оболочки гонад, наличию и числу аномалий в строении яичников и семенников. Большой диаметр ооцита соответствует более интенсивному развитию яичника, а толщина оболочки гонады указывает на повторность нереста особи. Была измерена площадь 2456 ооцитов (с помощью ПО ImageJ ver. 1.51k) у рыб из трёх указанных водоёмов. Диаметр клеток определяли по формуле: $D = 2\sqrt{S/\pi}$, где D – диаметр ооцита, S – площадь ооцита. У самцов для выполнения корреляционного анализа (ранговая корреляция Спирмена) использовали условную 6-балльную шкалу созревания семенников по их цитологическому строению: 1 – большая часть клеток представлена сперматоцитами I порядка, сперматоциты II порядка единичны; 2 – сперматоциты I и II порядков многочисленны; 3 – помимо сперматоцитов появляются немногочисленные сперматиды и сперматозоиды; 4 – заметно увеличивается число сперматид и сперматозоидов; 5 – занимаемая площадь на срезе гонады сперматидами и сперматозоидами в генеративной ткани превалирует над площадью, занимаемой другими типами клеток; 6 – генеративная ткань преимущественно состоит из семенных канальцев, заполненных сперматозоидами.

Для оценки гормональной регуляции отобрали кровь у рыб из ирригационного канала

Таблица 1. Биологические показатели самок и самцов кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* из трёх водоёмов Центрального Вьетнама

Место отлова	Самки				Самцы			
	Длина (SL), см	Масса, г		n, экз.	Длина (SL), см	Масса, г		n, экз.
		тела	гонад			тела	гонад	
Р. Кай	20 ± 1.0	151 ± 20.3	4.6 ± 2.1	11	24 ± 1.8	248 ± 49.1	0.3 ± 0.10	8
	15–25	73–282	0.2–20.8		18–33	119–528	0.1–0.8	
Ирригационный канал р. Кай	17 ± 0.8	93 ± 14.2	1.3 ± 0.65	14	16 ± 0.5	83 ± 6.5	0.1 ± 0.01	17
	14–25	40–255	0.2–9.5		12–20	44–143	0.1–0.2	
Водохранилище Суочуау	17 ± 1.3	72 ± 11.9	0.3 ± 0.08	9	16 ± 0.5	69 ± 14.1	0.1 ± 0.01	13
	12–22	20–113	0.1–0.2		14–26	23–161	0.1–0.2	

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

(21 экз.) и водохранилища (22 экз.). Кровь отбирали шприцом объёмом 1 см³ из хвостовой вены и центрифугировали при 5000 об/мин. Полученную плазму замораживали при –20°С. Методом иммуноферментного анализа на приборе Mindray MR 96A в плазме определяли концентрации тестостерона (Ts) и эстрадиола-17β (E). Содержание половых стероидных гормонов совместно с цитологическим состоянием гонад отражает функционирование репродуктивной системы рыб. Каждую пробу исследовали на содержание гормонов в двух повторностях. Для оценки интенсивности образования эстрадиола из тестостерона рассчитывали показатель соотношения концентраций этих гормонов в крови (Ts/E).

Статистическая обработка данных проведена с применением непараметрического дисперсионного анализа (*H*-критерий Краскела–Уоллиса), *t*-критерия Стьюдента, критерия Стьюдента для долей, *U*-критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса отловленных самок и самцов из р. Кай превышала таковые (*t*-критерий Стьюдента: $p < 0.01$) у рыб из ирригационного канала и водохранилища (табл. 1). Средняя масса гонад у самок из реки была заметно больше, чем у рыб из ирригационного канала и водохранилища; у самок из водохранилища этот показатель самый низкий.

Корреляционный анализ показал, что длина, масса тела и гонад рыб умеренно зависят от места отлова – соответственно 0.55, 0.58 и 0.39 при $p < 0.001$. Степень созревания яичников (стадия зрелости гонад) у сомов связана (*H*-критерий: $p = 0.025$) с их обитанием в речной системе (река и канал) или в водохранилище. У самцов (по

условной и стандартной шкалам зрелости гонад) такая связь не установлена ($p > 0.05$).

Яичники у рыб из реки и канала находились на II, III и IV стадиях зрелости. В водохранилище отловлена только одна самка с гонадами III стадии зрелости, остальные имели яичники II стадии.

На II стадии зрелости яичники небольшие, бледно-жёлтого цвета, представлены ооцитами периода превителлогенеза, которые характеризуются крупным ядром и цитоплазмой, имеющей немногочисленные вакуоли в толще (рис. 1а). В ядре клеток локализованы немногочисленные ядрышки – 6–15 штук на срезе. Средний диаметр превителлогенных ооцитов у самок из канала достоверно больше (*U*-критерий: $p < 0.001$), чем у особей из реки и водохранилища (табл. 2).

На III стадии зрелости гонады самок имеют жёлто-оранжевый цвет, в них невооружённым глазом видны ооциты. Яичники содержат как ооциты периода превителлогенеза, так и клетки старшей генерации – вителлогенные ооциты (рис. 1б). Большая часть цитоплазмы вителлогенных ооцитов вакуолизирована, в наиболее крупных клетках появляются одиночные гранулы желтка. В яичниках рыб из реки число половых клеток периода вителлогенеза не превышает 16% всех имеющихся ооцитов на гистологическом срезе, а в гонадах особей из канала их $\leq 10\%$. Так же, как и в гонадах II стадии зрелости, в яичниках III стадии диаметр превителлогенных ооцитов у самок из канала заметно больше (*U*-критерий: $p = 0.001$), чем у особей из реки (табл. 2). Средние значения диаметра вителлогенных ооцитов в гонадах особей из канала несколько выше, чем у рыб из реки.

Толщина оболочек яичников варьирует в широких пределах – от 2 до 814 мкм. Заметное утолщение стромы гонады происходит после первого нереста (Макеева, 1992; Пономарёв, 2017), поэтому ста-

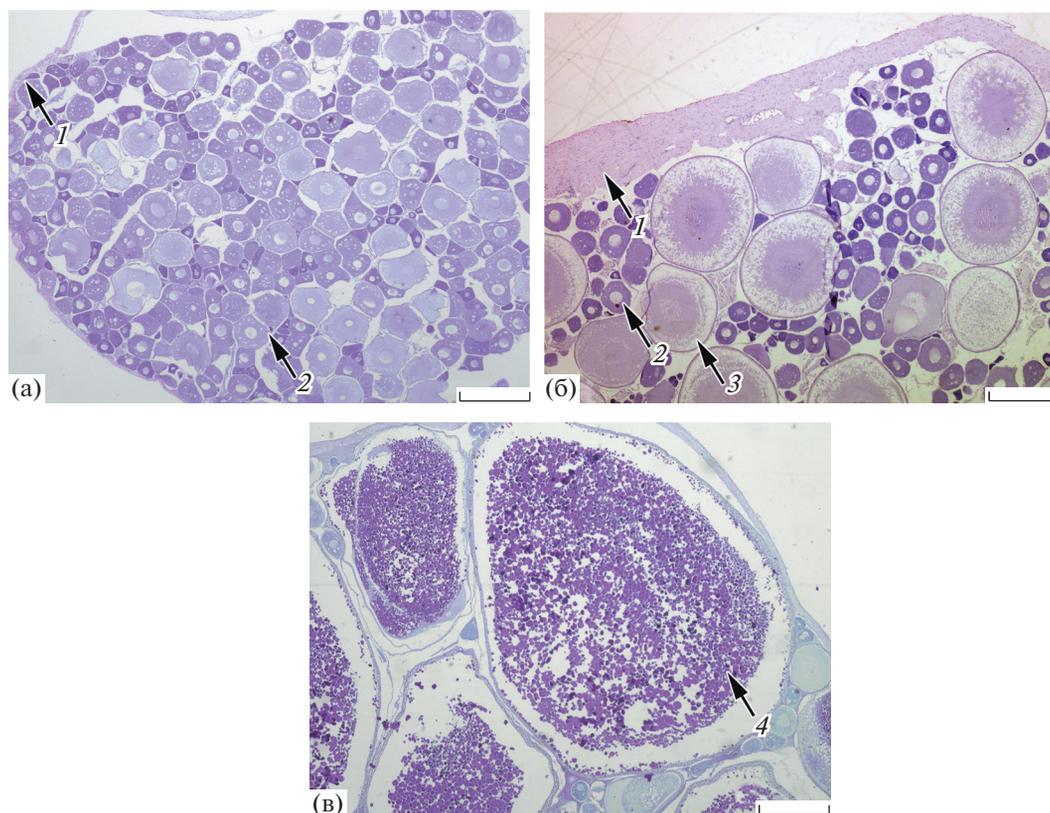


Рис. 1. Цитологическое строение яичников кольчужного сома рода *Pterygoplichthys* II (а), III (б) и IV (в) стадии зрелости из водоёмов провинции Кханьхоа; 1 – строма гонады, 2 – ооцит периода превителлогенеза, 3 – ооцит периода вителлогенеза, 4 – гранулы желтка в вителлогенном ооците. Масштаб: 500 мкм.

дию зрелости таких гонад можно представить в виде VI–II или VI–III. Строма гонад самок $SL \leq 18.5$ см относительно тонкая – 49 ± 6.3 (6–91) мкм ($n = 12$)¹ (рис. 1а). Крупные особи $SL > 19$ см, имеющие утолщённую оболочку гонад – 225 ± 20.4 (106–423) мкм ($n = 16$) (рис. 1б), уже могли нереститься один и более раз в жизни. Исключением является одна особь $SL 13.7$ см из канала, у которой средняя толщина оболочки яичника достигала 229 мкм. Это может быть обусловлено как аномальным утолщением стромы яичника у молоди, так и явлением раннего полового созревания.

На IV стадии зрелости яичники занимают значительную часть полости тела, имеют оранжево-красный цвет и содержат крупные ооциты, целиком заполненные плотно лежащими гранулами желтка (рис. 1в). Вдоль половых желёз хорошо виден крупный кровеносный сосуд *arteria ovarica*. Самки с такими гонадами в основном встречались в р. Кай, а в ирригационном канале отловлена только одна такая особь.

¹ Здесь и далее: перед скобками – среднее значение и его ошибка, в скобках – пределы варьирования показателя, n – число измеренных рыб, экз.

Семенники у самцов из реки и канала находились на III, IV и V стадиях зрелости, у самцов из водохранилища – на III и IV стадиях. Связь между степенью развития семенников и принадлежностью рыб к конкретному водоёму не выявлена (U -критерий: $p > 0.05$).

В семенниках III стадии зрелости кроме сперматогониев многочисленны сперматоциты I и II порядков. У впервые созревающих самцов просветы семенных канальцев не выражены, в то время как у повторно нерестящихся рыб они хорошо заметны (рис. 2а). Как правило (за исключением 2 экз.), в исследованных водоёмах встречались самцы, которые уже нерестились. Иногда на гистологических срезах семенников таких рыб видна гипертрофия кровеносных сосудов, выражающаяся в локализации эритроцитов в разных участках генеративной ткани.

На IV стадии зрелости семенники помимо сперматоцитов содержат ещё более мелкие клетки – сперматиды, что свидетельствует о начале спермиогенеза. К концу IV стадии зрелости формируются семенные канальцы со сперматозоидами.

На V стадии зрелости большая часть генеративной ткани семенников заполнена семенными канальцами со сперматозоидами (рис. 2б) и немно-

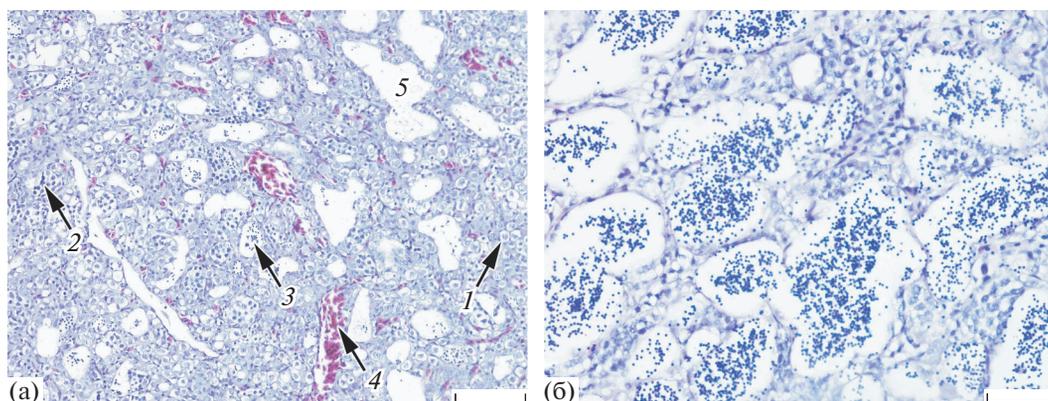


Рис. 2. Цитологическое строение семенников кольчужного сома рода *Pterygoplichthys* из водоёмов провинции Кхань-хоа: а – III–IV стадия зрелости, р. Кай; б – V стадия (семенные каналцы со сперматозоидами), ирригационный канал; 1 – сперматогонии, 2 – сперматоциты, 3 – сперматозоиды, 4 – скопление эритроцитов, 5 – пустой семенной каналец у повторно нерестящейся особи. Масштаб: а – 100, б – 50 мкм.

гочисленными половыми клетками более раннего состояния – сперматидами и сперматоцитами. Эта стадия зрелости характеризует начало нереста.

Содержание половых стероидных гормонов. Уровень эстрадиола-17 β (Е) и показатель Ts/E зависят от пола рыб (*H*-критерий: $p < 0.001$) и стадии зрелости гонад (Е: $p = 0.003$, Ts/E: $p = 0.004$). Содержание Е в крови и значения показателя Ts/E положительно коррелируют с массой гонад (ранговая корреляция Спирмена, $p < 0.001$: Е – 0.74, Ts/E – 0.62). Концентрация Ts умеренно коррелирует с длиной и массой рыб – соответственно 0.39 и 0.49 при $p < 0.001$.

Самки из канала и водохранилища не различаются по уровню Е и Ts (рис. 3а, 3б), но у первых значения Ts/E ниже (здесь и далее *U*-критерий: $p = 0.024$), чем у вторых (рис. 3в). У самцов из канала уровень Е и Ts выше, чем у особей из реки ($p = 0.001$) и водохранилища ($p = 0.008$). В исследованных водоёмах содержание Е у самок по сравнению с самцами выше более чем в четыре раза. В канале концентрация Ts у самцов заметно

выше ($p = 0.030$), чем у самок, а в водохранилище половые различия по уровню Ts не выявлены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что кольчужные сомы из исследованных водоёмов различаются по длине и массе тела, развитию и функционированию репродуктивной системы. В выборке из реки средняя длина и масса рыб больше, чем в выборках из канала и водохранилища. Меньшие размеры кольчужных сомов в притоках по сравнению с рыбами из основного русла, как правило, связывают с тем, что период раннего развития рыб проходит преимущественно в притоках и каналах, а позднее они расселяются в крупные водотоки (Mazzoni, Caramaschi, 1995; Liang et al., 2005). Это обусловлено низкой скоростью течения в притоках и, вероятно, большей доступностью пищи для молоди и меньшим количеством хищников (Mazzoni, Caramaschi, 1995). Не исключено, что при достижении опре-

Таблица 2. Средний диаметр превителлогенных (D_p) и вителлогенных (D_v) ооцитов периода превителлогенеза в гонадах кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* из трёх водоёмов Центрального Вьетнама

Место отлова	II стадия зрелости гонад			III стадия зрелости гонад					
	D_p , мкм	CV	<i>n</i>	D_p , мкм	CV	<i>n</i>	D_v , мкм	CV	<i>n</i>
Р. Кай	122 ± 3.3 24–412	59	464	134 ± 5.2 41–369	47	142	565 ± 21.0 423–762	17	22
Ирригационный канал р. Кай	134 ± 3.2 41–390	48	409	154 ± 3.1 37–473	46	523	613 ± 14.0 441–803	17	52
Водоохранилище Суоичау	113 ± 2.5 23–499	60	725	144 ± 6.1 47–343	45	113	550 ± 41.2 445–742	18	6

Примечание. CV – коэффициент вариации, *n* – число измеренных клеток.

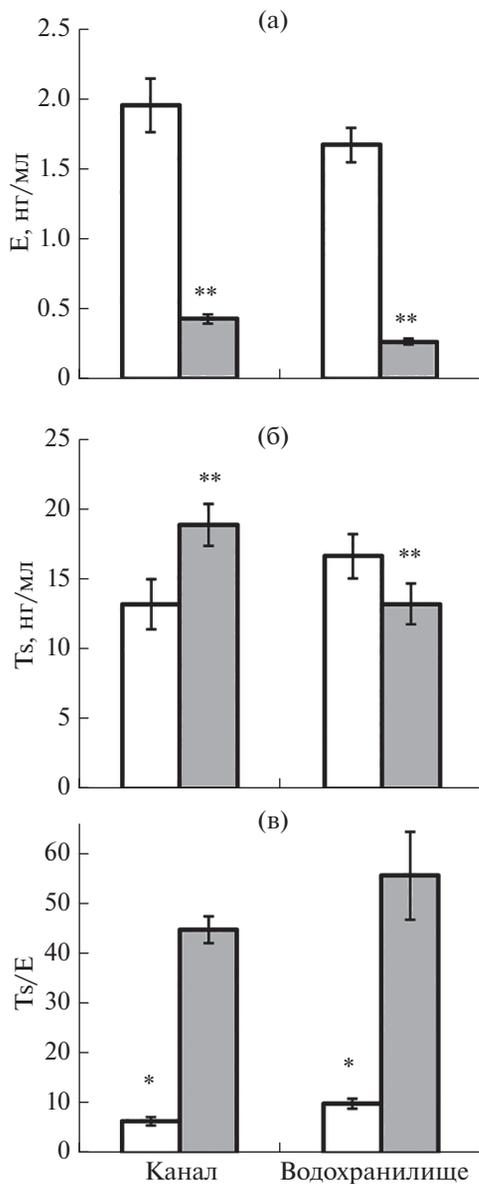


Рис. 3. Содержание половых стероидных гормонов в крови самок (□) и самцов (■) кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* из ирригационного канала р. Кай и водохранилища Суоичау: а – эстрадиол-17β (E), б – тестостерон (Ts), в – соотношение концентраций Ts/E; (I) – ошибка средней; различия между рыбами из разных водоёмов достоверны (*U*-критерий Манна–Уитни) при *p*: * < 0.05, ** < 0.01.

делённого размера тела сомы из ирригационного канала мигрируют в р. Кай.

Анализ цитологического состояния стромы яичников указывает на то, что самки сомов в водоёмах Центрального Вьетнама преимущественно достигают половой зрелости при *SL* > 18 см. Известно, что самки *P. disjunctivus* становятся половозрелыми при *SL* > 26 (в среднем 36) см (Gibbs et al.,

2008), *Liposarcus multiradiatus* – ≥25 см (Liang et al., 2005), а *P. pardalis* – ≥12 см (Samat et al., 2016). Наличие в наших выборках особей *SL* 13–25 см, уже нерестившихся ранее, указывает на присутствие в них *P. pardalis* или близкого вида/гибрида, для которого свойственно созревание при малой длине тела.

В яичниках исследованных кольчужных сомов часто наблюдались две генерации ооцитов – многочисленные крупные вителлогенные и мелкие превителлогенные, что указывает на возможность порционного нереста рыб. При этом в реке и сопряжённом с ней ирригационном канале по сравнению с водохранилищем гонады самок содержали клетки более позднего состояния, что предполагает более ранний нерест особей. В то же время при меньшем размере самок из канала скорость оогенеза у них заметно выше, чем у более крупных самок из реки. Это указывает на растянутый период нереста сомов в пределах одного бассейна, характерный для этого рода (Gibbs et al., 2008; Samat et al., 2016). Например, в р. Динь той же провинции (Кханьхоа, Центральный Вьетнам) кольчужные сомы нерестятся с октября по январь (Zwoykin, Budaev, 2013), что отчасти соотносится с нашими данными по р. Кай. У *P. disjunctivus* в климатических условиях штата Флорида нерест, как правило, продолжается с февраля по октябрь (Gibbs et al., 2008). Авторы отмечают, что в разные годы наблюдения длительность периода нереста может заметно меняться, и предположили, что при достаточной обеспеченности пищей сомы способны нереститься практически круглый год. Такое явление, в частности, описано для *Iheringichthys labrosus* (Santos et al., 2019). Для инвазивного *P. pardalis* в одной из рек Малайзии также описан непрерывный нерест, достигающий пика в период с сентября по январь при высоком уровне воды (Samat et al., 2016). Существенные различия периодов размножения кольчужных сомов могут быть обусловлены условиями среды – температурой и уровнем воды, продолжительностью светового дня (Dei Tos et al., 1997). По всей видимости, в условиях Центрального Вьетнама нерест кольчужных сомов в реке, в канале и тем более в водохранилище (в январе яичники находились на II стадии зрелости) может продолжаться в феврале–марте. При этом сроки нереста во многом определяются комплексом факторов, свойственных конкретному водоёму. Так, замедление созревания яичников у рыб в водохранилище по сравнению с особями из реки и канала может быть связано с негативным влиянием на оогенез температурной и кислородной стратификации или низкой обеспеченностью пищей. К сожалению, основные гидрологические, гидрохимические, трофические и иные характеристики водоёмов, в которых были выловленные исследованные нами рыбы, остаются неизвестными.

У самок из разных водоёмов значимые различия по уровню тестостерона и эстрадиола-17 β не выявлены. При этом показатель Ts/E у самок из канала заметно ниже, чем у самок из водохранилища. Это указывает на усиление синтеза эстрадиола-17 β у самок в канале и так же, как и данные цитологического анализа, свидетельствует о более интенсивном развитии яичников по сравнению с таковыми у самок из водохранилища.

Семенники в отличие от яичников имели практически сходное цитологическое строение у рыб в трёх исследованных водоёмах. При этом уровни Ts и E у самцов из канала были выше, чем у самцов из водохранилища. Выявленные различия уровня половых стероидных гормонов у самцов, по всей видимости, отражают модификацию репродуктивной системы, обусловленную общей адаптацией организма к тем или иным условиям обитания, таким как сезонная динамика температуры воды, содержание кислорода, обеспеченность пищей, загрязнение воды (Dei Tos et al., 1997; Welcomme, Vidthayanom, 2003; Gibbs et al., 2008; Mas et al., 2019). Неоднородность видовой состава изученных выборок также может являться причиной выявленных различий в состоянии репродуктивной системы самцов (Mazzoni, Saramaschi, 1995). На отсутствие выраженных изменений в скорости развития семенников указывают близкие значения Ts/E у самцов из канала и водохранилища, которые повышаются по мере созревания семенников. Отсутствие значимых различий по уровню Ts между самцами и самками в водохранилище указывает на более медленное развитие семенников у рыб этого водоёма по сравнению с самцами из канала.

Выраженные аномалии в цитологическом строении гонад ни самок, ни самцов не выявлены. Известно, что кольчужные сомы толерантны к загрязнению воды (Welcomme, Vidthayanom, 2003) и недостатку кислорода (Armbruster, 1998). Отсутствие нарушений в гаметогенезе свидетельствует о благоприятных условиях существования и объясняет успешность инвазии рыб рода *Pterygoplichthys* в исследованных водоёмах провинции Кханьхоа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Во Тхи Ха и другим сотрудникам Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в сборе материала; А.О. Касумяну (МГУ), Д.С. Павлову (ИПЭЭ РАН), И.А. Столбуну (ИБВВ РАН) — за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (программа “Эколан 3.2”) и стипендиальной программы инновационного фонда Вингрупп (VINIF).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гусев Е.С., Гусаков В.А., Чан Дык Дзён и др. 2014. Гидрохимическая характеристика рек, озёр и водохранилищ Центрального и Южного Вьетнама // Экология внутренних вод Вьетнама / Под. ред. Павлова Д.С., Зворыкина Д.Д. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 23–35.
- Зворыкин Д.Д., Динь Тхи Хай Йен, Во Тхи Ха. 2014. Состав и основные особенности ихтиофауны пресных и солоноватых вод региона // Там же. С. 225–240.
- Лобус Н.В., Комов В.Т., Гусева Е.Е. и др. 2014. Содержание ргути в мышечной ткани пресноводных рыб // Там же. С. 63–73.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Пономарёв С.С. 2017. Особенности стадий и шкала зрелости самок минтая // Изв. ТИНРО. Т. 190. С. 33–48. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-33-48>
- Столбунув И.А. 2014. Рыбное население водохранилищ Центрального Вьетнама // Экология внутренних вод Вьетнама / Под. ред. Павлова Д.С., Зворыкина Д.Д. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 241–255.
- Столбунув И.А., Чан Дык Зьен. 2019. Массовые чужеродные виды в рыбном населении внутренних вод Центрального Вьетнама // Биология внутр. вод. № 4-1. С. 101–104. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040351>
- Armbruster J.W. 1998. Modifications of the digestive tract for holding air in loricariid and scoloplacid catfishes //COPEIA. № 3. P. 663–675. <https://doi.org/10.2307/1447796>
- Armbruster J.W., Page L.M. 2006. Redescription of *Pterygoplichthys punctatus* and description of a new species of *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae) // Neotrop. Ichthyol. V. 4. P. 401–409. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252006000400003>
- Dei Tos C., Agostinho A.A., Suzuki H.I. 1997. Population structure and reproductive biology of *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Pisces) in the upper river Parana // Brazil. Arch. Biol. Technol. V. 40. P. 793–808. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140052>
- Gibbs M.A., Shields J.H., Lock D.W. et al. 2008. Reproduction in an invasive exotic catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* in Volusia Blue Spring, Florida, USA // J. Fish Biol. V. 73. P. 1562–1572. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02031.x>
- Gusakov V.A., Stolbunov I.A., Tran Duc Dien. 2018. Modern distribution of armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in Central Vietnam // Inland Water Biol. V. 11. № 2. P. 179–183. <https://doi.org/10.1134/s1995082918020050>
- Levin B.A., Phuong P.H., Pavlov D.S. 2008. Discovery of the Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) (Teleostei: Loricariidae) in Vietnam // J. Appl. Ich-

- thyol. V. 24. P. 715–717.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01185.x>
- Liang S.-H., Wu H.-P., Shieh B.-S. 2005. Size structure, reproductive phenology, and sex ratio of an exotic armored catfish (*Liposarcus multiradiatus*) in the Kaoping River of southern Taiwan // Zool. Stud. V. 44. P. 252–259.
- Mas D.B., Alvarenga P.F., Scarabotti P.A. 2019. Ecological and phylogenetic determinants of life-history patterns among ten loricariid species // J. Fish. Biol. V. P. 1–13.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14131>
- Mazzoni R., Caramaschi E.P. 1995. Size structure, sex ratio, and onset of sexual maturity of two species of *Hypostomus* // Ibid. V. 47. P. 841–849.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb06006.x>
- Orfinger A.B., Goodding D.D. 2018. The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts // Zool. Stud. V. 57. e7.
<https://doi.org/10.6620/ZS.2018.57-07>
- Samat A., Yusoff F.M., Arshad A. et al. 2016. Reproductive biology of the introduced sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Pisces: Loricariidae) in Peninsular Malaysia // Indian J. Fish. V. 63. № 1. P. 35–41.
<https://doi.org/10.21077/IJF.2016.63.1.44937-05>
- Santos J.E., Marcon L., Britod M.F.G. et al. 2019. Reproductive biology of the Neotropical catfish *Iheringichthys labrosus* (Siluriformes: Pimelodidae), with anatomical and morphometric analysis of gonadal tissues // Anim. Reproduct. Sci. V. 209. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2019.106173>
- Serov D.V. 2004. Harnischwelse in Südostasien // Die Aquarium- und Terrariumzeitschrift. № 2. P. 18–19.
- Serov D.V., Nezdolij V.K., Pavlov D.S. 2003. Fishes of the river Cai. Vietnam; Khanh Hoa province. Moscow: GEOS, 164 p.
- Simberloff D., Schmitz D.C., Brown T.C. 1997. Strangers in paradise: impact and management of nonindigenous species in Florida. Washington: Island Press, 479 p.
- Stolbunov I.A., Tran Duc Dien, Armbruster J.W. 2020. Suckermouth-armored catfish (Siluriformes: Loricariidae) of Central and Southern Vietnam // Inland Water Biol. V. 13. № 4. P. 626–639.
<https://doi.org/10.1134/S1995082920040100>
- Welcomme R.L., Vidthayanom C. 2003. The impacts of introductions and stocking of exotic species in the Mekong Basin and policies for their control // MRC Tech. Pap. № 9. Mekong River Commission, Phnom Penh, 37 p.
- Zworykin D.D., Budaev S.V. 2013. Non-indigenous armoured catfish in Vietnam: invasion and systematics // Ichthyol. Res. V. 60. № 4. P. 327–333.
<https://doi.org/10.1007/s10228-013-0356-9>