СОДЕРЖАНИЕ

Том 48, номер 2, 2022

Обзор

Строение и морфофункциональный анализ вторичной верхней челюсти в связи с особенностями добычи корма у костистых рыб (Teleostei)
Е. С. Громова, В. В. Махотин 75

Оригинальные статьи

Пространственное распределение и состав поселений двустворчатого моллюска *Tetrarca boucardi* (Jousseaume, 1894) (Arcidae) в заливе Восток Японского моря
Н. И. Селин 90

Сезонная и годовая изменчивость склеритограмм чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae)
А. М. Каев, Л. В. Ромасенко, Д. А. Каев 101

Изменение репродуктивного ареала ларги *Phoca largha* Pallas, 1811 (Carnivora: Pinnipedia) в западной части Японского моря: причины и следствие
А. М. Трухин 111

Видовой состав мягких бычков рода *Malacocottus* (Psychrolutidae) в Японском море
А. А. Баланов, В. В. Панченко, Б. А. Шейко 118

Влияние липидного комплекса из морской зеленой водоросли *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753 на биохимические показатели плазмы крови и печени при экспериментальной дислипидемии
Н. Ф. Кушнерова, С. Е. Фоменко, В. Г. Спрыгин, Е. С. Другова, Т. В. Момот, Л. Н. Лесникова, В. Ю. Мерзляков 123

Находка в лабораторном морском аквариуме водорослей, новых для юго-восточной Камчатки
О. Н. Селиванова, Г. Г. Жигадлова 133

Краткие сообщения

Первое описание редкого глубоководного ската *Bathyraja spinosissima* (Beebe et Tee-Van, 1941) (Rajoidei: Arhynchobatidae) из вод России
В. Н. Долганов 140

Contents

Volume 48, No 2, 2022

Review

Function and Morphology of the Mandibular Upper Jaw in Teleostei: Dependence on the Feeding Peculiarities
E. S. Gromova and V. V. Makhotin 75

Original papers

The Spatial Distribution and Composition of Populations of the Bivalve *Tetrarca boucardi* (Jousseaume, 1894) (Arcidae) in Vostok Bay, Sea of Japan
N. I. Selin 90

Seasonal and Annual Variations in Scale Circulus Spacings of Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae)
A. M. Kaev, L. V. Romasenko, and D. A. Kaev 101

Changes in the Breeding Range of Spotted Seals *Phoca largha* Pallas, 1811 (Carnivora: Pinnipedia) in the Western Sea of Japan: Causes and Effects
A. M. Trukhin 111

The Species Composition of Sculpins of the Genus *Malacocottus* (Psychrolutidae) in the Sea of Japan
A. A. Balanov, V. V. Panchenko, and B. A. Sheiko 118

Effect of Lipid Fraction from Green Seaweed *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753 on Blood Plasma and Liver Biochemical Parameters in Experimental Dyslipidemia
N. F. Kushnerova, S. E. Fomenko, V. G. Sprygin, E. S. Drugova, T. V. Momot, L. N. Lesnikova, and V. Yu. Merzlyakov 123

The Finding of Algae New to Southeastern Kamchatka in a Laboratory Marine Aquarium
O. N. Selivanova and G. G. Zhigadlova 133

Brief notes

The First Description of the Rare Deep-Sea Skate *Bathyraja spinosissima* (Beebe et Tee-Van, 1941) (Rajoidei: Arhynchobatidae) from Russian Waters
V. N. Dolganov 140

EDN: QYRZZA
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 75–89

ОБЗОР

УДК 597.5

СТРОЕНИЕ И МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВТОРИЧНОЙ ВЕРХНЕЙ ЧЕЛЮСТИ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ДОБЫЧИ КОРМА У КОСТИСТЫХ РЫБ (TELEOSTEI)

© 2022 г. Е. С. Громова[1], *, В. В. Махотин

[1]Московский государственный университет (МГУ), Москва 119991, Россия

**e-mail: zhenya_s@inbox.ru*

Поступила в редакцию 10.04.2021 г.
После доработки 23.07.2021 г.
Принята к публикации 17.09.2021 г.

В работе рассмотрено функционирование вторичной верхней челюсти в связи с особенностями ее морфологии у разных видов Teleostei на дефинитивной стадии развития. Выделены основные варианты кинетизма maxillare и praemaxillare в сагиттальной и поперечной плоскостях. Показано, что внешне сходное устройство аппарата питания Teleostei в основе может иметь разное строение вторичной верхней челюсти.

Ключевые слова: костистые рыбы Teleostei, функциональная морфология, аппарат питания, вторичная верхняя челюсть, кинетизм, maxillare, praemaxillare, протракция praemaxillare, ростральный хрящ

DOI: 10.31857/S0134347522020048

Аппарат питания Teleostei представляет собой высокомобильную скелетно-мускульную систему, конструкцию которой формируют несколько составляющих: вторичные передние челюсти (Гуртовой и др., 1976; Дзержинский, 2005; Дзержинский и др., 2013), суспензориум, гиоид и аппарат глоточных челюстей (pharyngeal jaw apparatus – PJA). Кости жаберной крышки, нейрокраниум и плечевой пояс вносят опосредованный вклад в процесс начального схватывания корма животным (Liem, 1978; Lauder, 1982; Westneat, 2006). Данные, характеризующие работу структур черепа, используются для изучения взаимоотношений между анатомией висцерального механизма и экологией вида (Westneat, 1995). Путем модификации конструкции составляющих его элементов аппарат питания Teleostei приобретает новые функциональные возможности, благодаря чему рыбы могут расширить спектр потребляемого корма. Механизм вторичных передних челюстей включает maxillare и praemaxillare сверху, a dentale снизу (Sanford, Lauder, 1990). У примитивных таксонов группы в составе верхней челюсти могут присутствовать supramaxillare (Weitzman, 1974; Fink, Weitzman, 1982; Fink, 1985; Sasaki et al., 2006), а у некоторых родов сельдевидных Clupeoidei, таких как *Harengula*, *Pliosteostoma* и *Pellona*, также имеются озубленные hypomaxillare (Berry, 1964). Перемещения dentale обусловлены мобильностью anguloarticulare – элемента первичной нижней челюсти, однако у большинства видов Teleostei эти две кости (вместе с retroarticulare и мекелевым хрящом) функционируют как единый элемент (Дзержинский, 2005), который можно обозначить нижней челюстью и условно внести в состав вторичных передних челюстей (Гуртовой и др., 1976; Дзержинский и др., 2013). Изучение строения и особенностей работы данного механизма, в частности закономерностей его кинетизма (подвижности), является одним из важных и распространенных направлений морфофункциональных исследований в ихтиологии (Schaeffer, Rosen, 1961; Alexander, 1967a; Gosline, 1973, 1996; Liem, 1978; Lauder, 1982; Anker, 1987 и др.). Опубликованы данные о том, что кинетизм ротового аппарата способствует повышению манипуляционных возможностей челюстей и оптимизации распределения сил, действующих в черепе при удержании добычи (Иорданский, 2011). Наличие подвижности спланхнокраниума способствует “подгонке” челюстей рыбы к проглатываемому пищевому объекту, а также амортизации толчков в случае схватывания подвижной жертвы. Кинетизм может быть пассивным или обеспечивается системой собственного мускульного аппарата (Иорданский, 1980).

Исследованию механизмов действия вторичной верхней челюсти Teleostei посвящено значительное количество публикаций (Kirckhoff, 1958; Osse, 1969; Motta, 1988; Waltzek, Wainwright, 2003; Westneat, 2006), однако лишь в некоторых из них сделаны попытки анализа широкого набора данных, сочетающих анатомию ротового аппарата и движение его скелетных элементов в процессе

ловли добычи (Schaeffer, Rosen, 1961; Gosline, 1987). Необходимо отметить, что особенности механизмов, лежащих в основе смещений maxillare и praemaxillare, обсуждаются до сих пор. Во многих публикациях значительная вариация анатомии, присущая двум вышеуказанным костям у представителей Teleostei, позволяет авторам проанализировать лишь часть морфологических признаков вторичной верхней челюсти без учета других (Staab et al., 2012). Классическими работами в данном направлении считаются исследования Александера (Alexander, 1967a, 1967b), который описывает конструкцию и выдвижение praemaxillare у некоторых форм группы Teleostei. В обзоре Мотта (Motta, 1984) сделана попытка классификации механизмов, обусловливающих протракцию praemaxillare, и описаны примеры их сочетания в рамках одного аппарата питания в зависимости от систематического положения представителей Teleostei. Однако в настоящее время вследствие быстро меняющейся таксономии данной группы (Nelson, 2006) при систематизации вариантов работы вторичной верхней челюсти Teleostei большое значение приобретает учет экологии питания рыб и способов начального захвата корма. Так, было показано, что одинаковые "жизненные формы" рыб (Шарова, 1973), обладающие конвергентно сходным устройством вторичных передних челюстей, могут формироваться у неродственных таксонов (Криволуцкий, 1971; Решетников, 1993). Необходимо отметить, что в русскоязычной литературе исследования по указанной тематике (функционирование вторичной верхней челюсти в связи с ее устройством) немногочисленны (Воскобойникова, 1986; Сиделева, Механикова, 1990; Gromova, Makhotin, 2018). Так, Еремеева (1948) описывает развитие в онтогенезе и устройство челюстного аппарата у взрослых особей некоторых видов карпообразных Cypriniformes с заключениями о его функционировании. В нашем обзоре сделана попытка обобщения имеющейся информации об анатомии аппарата maxillare и praemaxillare у Teleostei и о способах его работы.

Цель настоящего обзора – разработка классификации вариантов подвижности, которые свойственны вторичной верхней челюсти половозрелых особей Teleostei на качественном уровне с указанием основных особенностей строения ее элементов. В рамках этой цели поставлены следующие задачи: 1) подробно описать признаки костно-мышечной системы вторичной верхней челюсти у широкого ряда представителей Teleostei; 2) дать функциональную интерпретацию выявленным чертам анатомии челюстного аппарата; 3) выполнить сравнительный анализ собранных данных для характеристики особенностей добычи корма у спектра таксонов Teleostei. Признаки морфологии maxillare и praemaxillare использованы для понимания механизмов их функционирования при разных способах питания (всасывании, укусе и таране) у большого количества видов группы. Приведены примеры доминирования и редукции роли вторичной верхней челюсти в процессе начального схватывания корма.

В тексте использованы следующие сокращения: m. – мускул (musculus), lig. – связка (ligamentum), pr. – отросток (processus), car. – cartilago (хрящ).

Изменение вторичной верхней челюсти в ходе эволюции Pisces

Впервые озубленные praemaxillare и maxillare дифференцировались у палеонисков Palaeonisciformes, однако они обладали иными по сравнению с Teleostei функциональными свойствами (Cloutier, Arratia, 2004). Praemaxillare неподвижно срасталось с покровными костями крыши нейрокраниума, а его сочленение с maxillare было плохо выражено. Последнее вместе с praeoperculum, quadratojugale, dermohyale и окологлазничными костями являлось составляющим костного блока "щеки" рыбы, задний край которого во время открывания рта демонстрировал некоторое смещение вниз и наружу. Изнутри maxillare крепилось к небноквадратному хрящу (car. palato-quadratum) (Gardiner, 1960). Высокоамплитудные латеральные движения суспензориума новоперых рыб Neopterygii способствовали разъединению элементов наружного костного блока их щеки и, в частности, отделению maxillare и praeoperculum (Gardiner, 1960). Гардинер (Gardiner, 1967) полагал, что этому процессу способствовало функционирование m. levator arcus palatini (LAP), возросшая мускульная масса которого обеспечивала вышеописанные изменения, а также укрупнение m. adductor mandibulae (AM). При этом задний конец maxillare приобретал свободу смещения антеровентрально относительно первичной верхней челюсти, сочленяясь лишь с ее передним отделом (Gardiner, 1960). Таким образом, отверстие рта новоперых рыб сместилось вперед, что привело к увеличению объема их ротовой полости. Эти перестройки анатомии обеспечили возникновение нового способа питания, отличного от прямого укуса – всасывания, которое значительно расширяло спектр потребляемых типов добычи, включая ранее недоступных мелких жертв (Schaeffer, Rosen, 1961; Дзержинский, 2005).

Путь эволюционных изменений вторичной верхней челюсти у Teleostei, состоящий из нескольких этапов (рис. 1), в ходе которых степень ее подвижности возрастала, описал Розен (Rosen, 1982). По мнению автора у мезозойских таксонов этой группы озубленные maxillare и praemaxillare следовали друг за другом, были прочно соединены между собой и могли вместе поворачиваться ("качаться") ростровентрально вокруг сустава praemaxillare с этмоидным отделом нейрокраниума. Размер praemaxillare по сравнению с длинной рукояткой maxillare, которое образовывало край

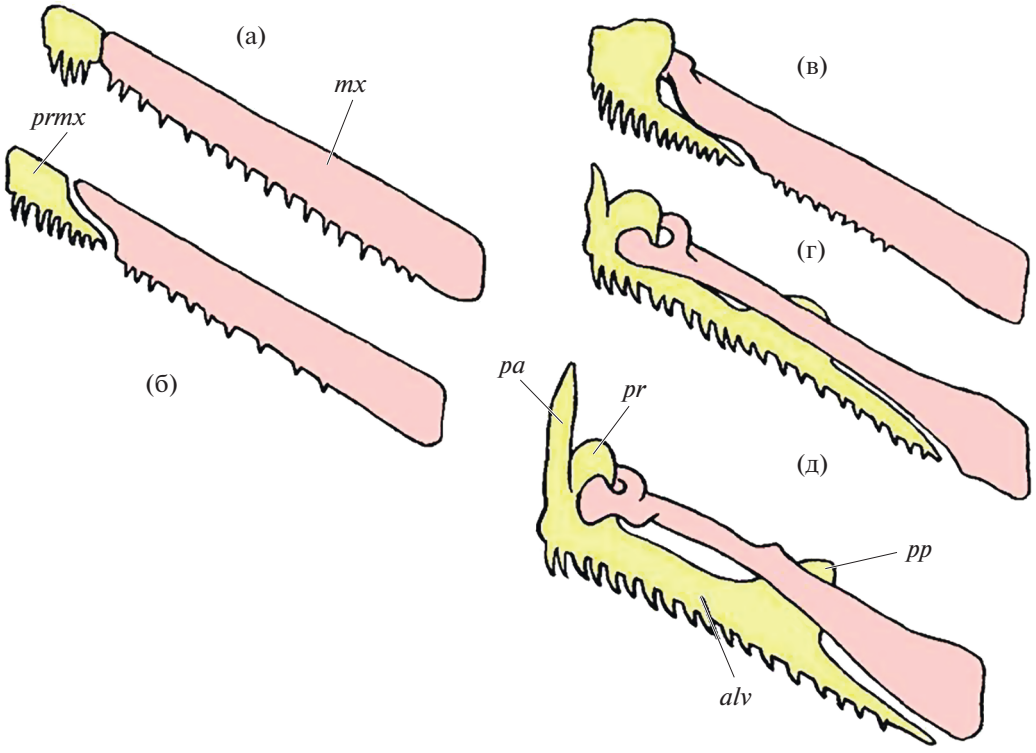

Рис. 1. Эволюционное развитие вторичной верхней челюсти (а–д) у Teleostei: связь между maxillare (*mx*) и praemaxillare (*prmx*) (по: Rosen, 1982). Остальные условные обозначения: *alv* – ramus alveolaris praemaxillare, *pa* – pr. ascendens praemaxillare, *pp* – pr. postmaxillaris, *pr* – pr. articularis praemaxillare.

ротового отверстия сверху, был маленьким. В процессе дальнейшего развития аппарата вторичной верхней челюсти амплитуда смещения maxillare вперед и вниз увеличивалась; эта кость образовывала самостоятельное подвижное прикрепление относительно этмоида и суспензориума (Konstantinidis, Harris, 2011). Длина альвеолярной ветви praemaxillare возрастала, накладываясь на рукоятку maxillare, а головка praemaxillare усложнялась, формируя сочленовный и восходящий отростки (Delsman, 1925). В наиболее продвинутом состоянии у Teleostei maxillare и praemaxillare выстроены параллельно друг другу (Regan, 1911). Maxillare утрачивает зубы (Branch, 1966), его верхний конец приобретает комплексную структуру с несколькими отростками, в том числе для управления движением головки praemaxillare (Ishida, 1994). Последнее образует край пасти рыбы, поэтому первым входит в контакт с добычей, осуществляя ее укус и функционально фактически заменяя maxillare (Delsman, 1925; Schaeffer, Rosen, 1961; Johnson et al., 1996) (рис. 1).

Морфофункциональные особенности вторичной верхней челюсти Teleostei

Основным скелетным элементом, выполняющим крепление вторичной верхней челюсти на черепе рыбы, является maxillare, второстепенная роль принадлежит praemaxillare. У большинства Teleostei maxillare имеет сочленение или поддерживает контакт с mesethmoideum/supraethmoideum/preethmoideum, этмоидным хрящом или vomer (Weitzman, 1974; Hartel, Stiassny, 1986; Ishida, 1994; Johnson et al., 1996), хотя иногда это бывает и ectoethmoideum, как у полурыла *Zenarchopterus kampeni* (см.: Vandewalle et al., 2002) или жабуна *Opsanus* и сапу *Batrachoides* (см.: Gosline, 1996). У многих Teleostei, особенно продвинутых (Osse, 1969), maxillare имеет сочленение с palatinum и/или соединено с ним связками (Weitzman, 1974; Johnson et al., 1996; Hilton, 2007; Grande, Poyato-Ariza, 2010). Нередко взаимодействие этих двух костей обусловливает подвижность maxillare (Ishida, 1994; Vandewalle et al., 2002). Часто palatinum при формировании сустава с maxillare образует цилиндрический вырост – пальцевидный отросток (Ishida, 1994). Однако у некоторых представителей контакт maxillare с palatinum отсутствует, как, например, у фрактолема Анзорга *Phractolaemus ansorgii* (см.: Grande, Poyato-Ariza, 2010) и некоторых аностомовых рыб Anostomidae (см.: Sidlauskas, Vari, 2008), а взамен его имеется сочленение palatinum с praemaxillare, как у бомбиля *Harpadon* (см.: Baldwin, Johnson, 1996). У ряда форм отсутствует контакт обеих костей верхней вторичной челюсти с суспензориумом, например, у хоботнорыловых

Mastacembelidae (см.: Gosline, 1983) и чаудхуриевых Chaudhuriidae (см.: Britz, Kottelat, 2003).

Разнообразие вариантов конструкции вторичной верхней челюсти у ряда таксонов Teleostei огромно (Weitzman, 1974; Bertelsen, Struhsaker, 1977; Travers, 1984; Fink, 1985; Cancino, Burgos, 2009). Путем видоизменения строения, формирующего его костные, хрящевые и соединительнотканные элементы, аппарат питания Teleostei приобретает новые функциональные возможности, благодаря чему рыбы могут расширить спектр потребляемых типов добычи (Michel et al., 2015). Строение и ориентация maxillare, praemaxillare и нижней челюсти преобразуются в зависимости от местонахождения корма, его размера и способа захвата, создавая разные направления ротового отверстия (верхний, конечный и нижний рот) (Sidlauskas, Vari, 2008). Внешне сходное устройство аппарата питания, обусловленное одинаковыми пищевыми предпочтениями, в основе может иметь разную конструкцию вторичной верхней челюсти. Так, длинное рыло обыкновенной длиннорылой рыбы-бабочки *Forcipiger longirostris* сформировано чрезвычайно протяженными praemaxillare и dentale (Ferry-Graham et al., 2001a), тогда как удлиненный ростральный отдел черепа макрорамфосодеса *Macrorhamphosodes platycheilus* характеризуется крошечным аппаратом вторичных передних челюстей, смещенным на значительное расстояние от этмоида нейрокраниума (Tyler, 1980).

Упрощение конструкции вторичной верхней челюсти может происходить вследствие 1) потери функциональной нагрузки у одного/обоих составляющих ее элементов (Chapman, 1942; Branch, 1966; Johnson et al., 1996; Konstantinidis, Johnson, 2016) и/или 2) необходимости обеспечения силового укуса добычи (Roberts, 1969; Eagderi, 2010). Ярким примером утраты роли maxillare в схватывании добычи и по сути изъятия его из состава вторичных передних челюстей может служить висцеральный аппарат большинства сомообразных Siluriformes (см.: Vigliotta, 2008). Редукция костей вторичной верхней челюсти в процессе онтогенеза наблюдается у самцов цератиеподобных удильщиков Ceratioidea. Взамен исчезнувших составляющих у них формируются дополнительные озубленные элементы для прикрепления к телу самки (Berry, 1964). У ряда видов Teleostei наблюдается тенденция к формированию объединенной “монолитной” вторичной верхней челюсти путем (1) скрепления maxillare с praemaxillare при помощи неподвижных швов (Tyler, 1980) или (2) полного слияния в единый элемент (Berry, 1964; Travers, 1984; Britz, Kottelat, 2003). У индийской пилайи *Pillaia indica* и нагаихтиса *Nagaichthys filipes* (см.: Britz, Kottelat, 2003) происходит функциональная и анатомическая замена вторичной верхней челюстью составляющих первичной верхней челюсти (Travers, 1984). Их крупное, робустное maxillopraemaxillare по величине значительно превышает тонкий редуцированный передний отдел суспензориума, представленный ectopterygoideum, с ним не сочленяется и освобождает его от участия в схватывании добычи (Britz, Kottelat, 2003).

С увеличением степени кинетизма вторичной верхней челюсти в ходе эволюции Teleostei возрастала необходимость тонкой регулировки движений входящих в нее элементов. Основным приспособлением, осуществляющим этот динамический контроль, являются подразделения внутренней (у костнопузырных Ostariophysii и паракантоптеригий Paracanthopterygii) или наружной доли (у акантоптеригий Acanthopteygii) m. adductor mandibulae (AM) (Rosen, 1982). В примитивном варианте строения этот мускул оканчивается на нижней челюсти, выполняя ее аддукцию (Gosline, 1989). Стоит отметить что, хотя эти мускульные подразделения негомологичны у разных таксонов Teleostei, чаще всего их обозначают как “максиллярные порции” или компоненты “порции A1” (Alexander, 1967c; Rosen, Patterson, 1969; Gosline, 1989). Область окончания волокон мигрирует вдоль всей длины рукоятки maxillare (Tchernavin, 1947), а также может перемещаться на соседние связки – примордиальную (lig. articulo-maxillare), как у некоторых видов сомообразных (Schaefer, Lauder, 1986) и продвинутых макрурусовых Macrouridae (см.: Tracy, 1976), или на lig. maxillo-mandibulare, как у обыкновенной морской иглы *Syngnathus acus* (см.: Branch, 1966). У большинства представителей Teleostei сокращение этих подразделений AM будет ограничивать передневентральное смещение рукоятки maxillare (Tchernavin, 1947; Gosline, 1996) или контролировать повороты данной кости внутрь и наружу (Schaeffer, Rosen, 1961; Hernandez et al., 2009; Vilasri, 2013). Ряд авторов отмечают роль подразделений порции A1 не только в запуске (Alexander, 1967b; Liem, 1978; Anker, 1987), но и в ограничении/блокировке (Alexander, 1967c; Motta, 1982; Westneat, 2006) подвижности maxillare. Реже в управление вторичной верхней челюстью вступают порции A2 или A3 (Ishida, 1994). Иногда в контроль смещений maxillare включаются дополнительные висцеральные мускулы, например, компоненты m. adductor arcus palatini (AAP) (m. extensor tentaculi) у ряда видов сомов (Diogo, Vandewalle et al., 2002). Стоит отметить, что вследствие усложнения движений аппарата вторичной верхней челюсти вышеуказанные мускульные образования в свою очередь подвергаются дальнейшей дифференцировке: в частности, у морских ворчунов Haemulidae и луциановых рыб Lutjanidae конечное сухожилие порции A1 может подразделяться на латеральную и медиальную ветви, осуществляя поворот рукоятки maxillare по или против часовой стрелки (Rosen, Patterson, 1969). У австралийской вельветки *Neopataecus waterhousii* на вышеуказанной кости оканчиваются целых три терминальных сухожилия порций AM (Ishida,

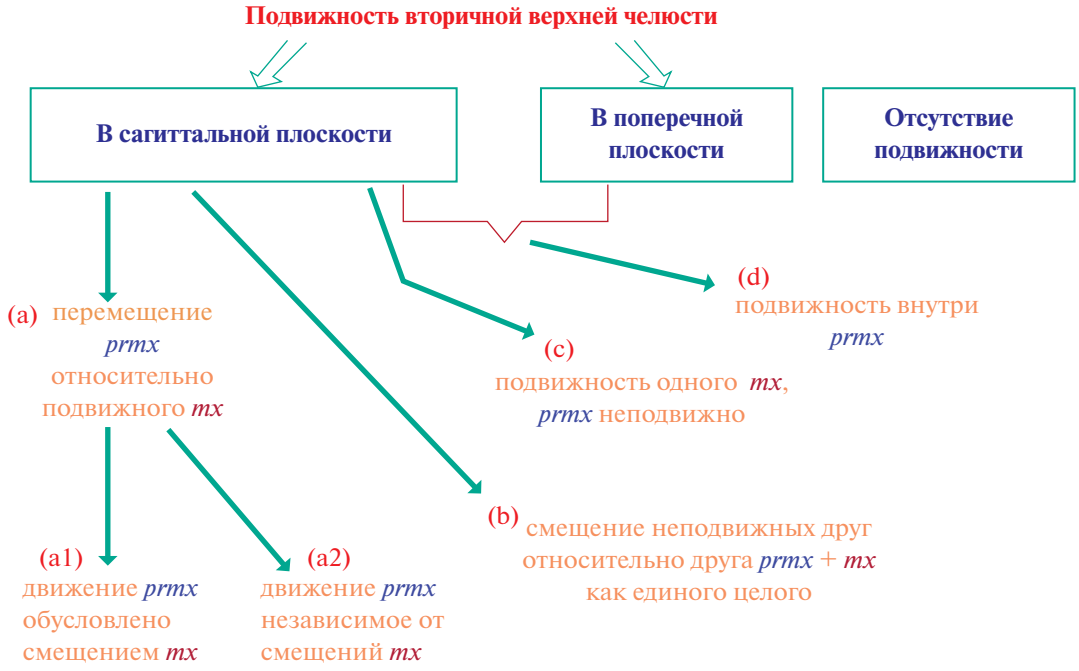

Рис. 2. Варианты кинетизма (состояния a–d) вторичной верхней челюсти у Teleostei (см. раздел о кинетизме вторичной верхней челюсти). Условные обозначения, как на рис. 1.

1994). Отсутствие или редукция порции A1 могут быть связаны с утратой подвижности вторичной верхней челюсти (Vandewalle, 2002). Мобильность praemaxillare, независимая от смещений maxillare, контролируется специализированными подразделениями AM, такими как m. retractor praemaxillae у лорикариевых сомов Loricariidae (см.: Schaefer, Lauder, 1986).

Кинетизм вторичной верхней челюсти в сагиттальной (рис. 2) (состояния a–d) и поперечной плоскостях

В большинстве литературных источников понятие “подвижность” вторичной верхней челюсти в сагиттальной плоскости у Teleostei равнозначно понятию ее “выдвижение” и используется только в случае присутствия существенного смещения praemaxillare вперед и вниз относительно этмоидного отдела нейрокраниума в сагиттальной плоскости (a) (рис. 2, 3a) (Liem, 1967; Waltzek, Wainwright, 2003). Однако данная точка зрения не учитывает иные варианты кинетизма вторичной верхней челюсти, играющие важную роль в процессе питания рыбы, такие как (b) смещение praemaxillare вместе с maxillare как единого целого (т.е. при условии их взаимной неподвижности), (c) смещение одного maxillare, а также (d) подвижность между отдельными частями praemaxillare.

Кроме того, необходимо помнить о наличии повсеместно распространенной мобильности вторичной верхней челюсти в поперечной плоскости совместно с абдукцией и аддукцией суспензориумов, которая наблюдается даже в случаях малоподвижного крепления к нейрокраниуму maxillare и praemaxillare (Lesiuk, Lindsey, 1978; Fink, 1985). Помимо добывания корма это смещение наблюдается и в ходе дыхания. Особенно большой амплитуды подобное отклонение достигает у большерота *Eurypharynx pelecanoides* и используется этим животным во время специфического способа питания (заглатывания), а также для локомоции по типу “дирижабль” (Nielsen et al., 1989). В большинстве работ под отведением вторичной верхней челюсти латерально подразумевается смещение дистальных концов рукояток maxillare и praemaxillare вбок относительно нейрокраниума и суспензориума (Field, 1966; Gosline, 1973; Parmentier et al., 1998; Pietsch, Orr, 2007; Greenfield et al., 2008). Такое движение приводит к формированию более широкой пасти, что важно для схватывания крупной добычи. Поэтому латеральное смещение нижнего отдела рукояток maxillare и praemaxillare часто выражено у широкоголовых хищников из окуневидных Percoidei, таких как групер *Epinephelus*. Однако более примитивные Teleostei могут конвергентно развивать такой же механизм работы вторичной верхней челюсти для формирования огромной пасти, как это делают рыба-солдат *Holotrachys* или скорпенопс *Scorpaenopsis* (см.: Gosline, 1966). Отведение рукояток maxillare и praemaxillare во время протракции последнего отмечено у карапуса *Carapus acus*, рыб-жемчужниц *Encheliophis boraborensis* и *E. homei* (см.: Parmentier et al., 1998), а также у большинства карповых Cyprinidae (см.: Gosline,

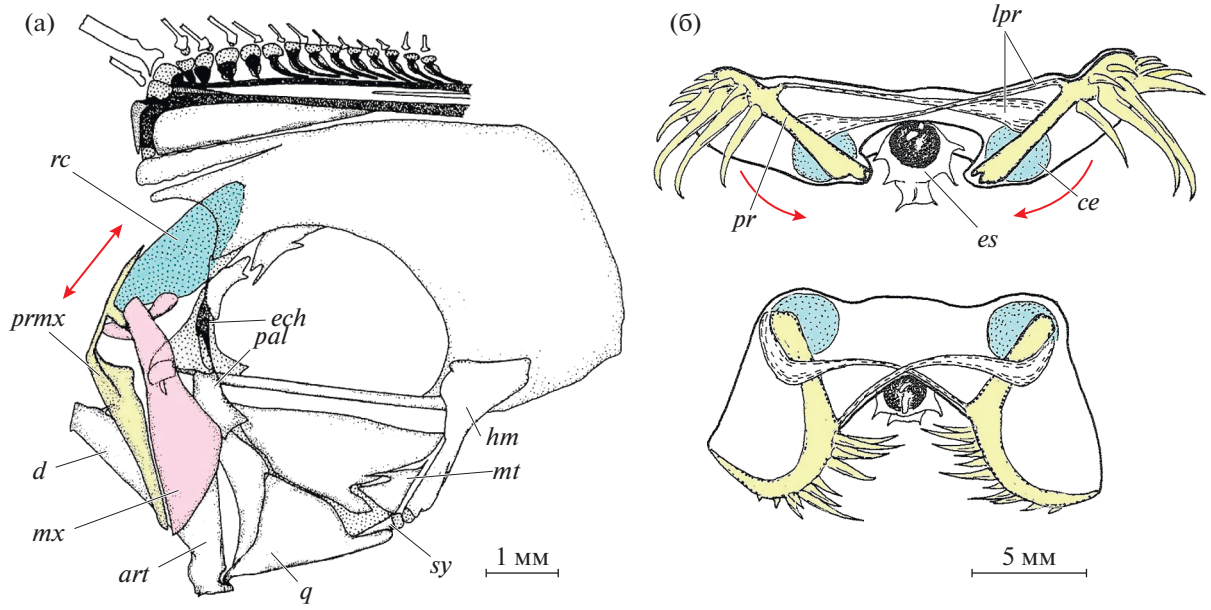

Рис. 3. Составляющие вторичной верхней челюсти, (а) демонстрирующей подвижность в сагиттальной плоскости (рис. 2, состояние a1) у лофота *Lophotus lacepede* (вид сбоку), praemaxillare которого способно к значительной протракции вследствие смещения maxillare (по: Olney et al., 1993); (б) выполняющей смещения в поперечной плоскости при схватывании добычи у тауматихта Акселя *Thaumatichthys axeli*, вид спереди (аппарат "капкана" praemaxillare) (по: Bertelsen, Struhsaker, 1977). Стрелки – направление смещения костей. Условные обозначения здесь и на рис. 4 и 5: *alv* – ramus alveolaris praemaxillare, *art* – anguloarticulare, *ce* – c. ethmoidalis, *cp* – c. palatinum, *cr* – os coronomeckeli, *d* – dentale, *ech* – ectoethmoideum, *ect* – ectopterygoideum, *ent* – entopterygoideum, *es* – eska, *hm* – hyomandibulare, *lpr* – lig. praemaxillare, *mt* – metapterygoideum, *mx* – maxillare, *neur* – neurocranium, *o* – operculum, *pa* – pr. ascendens praemaxillare, *pal* – palatinum, *par* – parasphenoideum, *pop* – praeoperculum, *pp* – pr. postmaxillaris, *ppt* – palatopterygoideum, *pr* – pr. articularis praemaxillare, *pret* – praemaxilloethmoideum, *prmx* – praemaxillare, *q* – quadratum, *ra* – retroarticulare, *rc* – c. rostrale, *so* – suboperculum, *sy* – symplecticum, *v* – vomer.

1973). В некоторых случаях амплитуда переднелатерального смещения дистальных концов вышеупомянутых костей достигает чрезвычайно большой величины, как у самцов щучьей морской собачки *Neoclinus blanchardi* (см.: Hongjamrassilp et al., 2018). Наиболее ярким примером подвижности вторичной верхней челюсти в поперечной плоскости является кинетизм висцерального аппарата тауматихта Акселя *Thaumatichthys axeli* (рис. 3б) (см.: Smith, Radcliffe, 1912). Его крупные praemaxillare могут отводиться и приводиться (открываться и закрываться) в латеро-медиальном направлении и способны зажимать между собой добычу (Bertelsen, Struhsaker, 1977), действуя как капкан у венериной мухоловки *Dionaea muscipula* (см.: Volkov et al., 2012). Praemaxillare способны поворачиваться на полусферической выпуклой поверхности этмоидного хряща примерно на 180° (!) относительно продольной оси головы рыбы (Bertelsen, Struhsaker, 1977).

Важно отметить, что разные способы кинетизма вторичной верхней челюсти Teleostei и механизмы, лежащие в их основе, могут сочетаться друг с другом и присутствовать в одном висцеральном аппарате (рис. 2) (Motta, 1984).

Смещения praemaxillare относительно подвижного maxillare (рис. 2, состояние a) с учетом их морфологии

Протракция вторичной верхней челюсти в ее классическом понимании (Liem, 1967) вызвана смещением praemaxillare относительно maxillare, которое чаще всего опосредовано подвижностью (активной или пассивной) последнего (рис. 2 и 3а: a1). В случае присутствия сравнительно высокоамплитудного выдвижения praemaxillare и maxillare относительно переднего конца нейрокраниума эти кости выделяют в качестве максиллярного аппарата (Olney et al., 1993; Baldwin, Johnson, 1996). В развитом максиллярном аппарате головки maxillare и praemaxillare связаны друг с другом, передним отделом нейрокраниума и суспензориумом набором связок (Branch, 1966; Rosen, 1982; Johnson et al., 1996), в частности крестообразными связками (Rosen, Patterson, 1969; Ishida, 1994). В редких случаях перемещение praemaxillare в составе вторичной верхней челюсти происходит без участия maxillare (рис. 2, a2), как это имеет место в аппарате питания четырехглазой рыбы *Anableps anableps* (см.: Michel et al., 2015) и других продвинутых видов карпозубообразных Cyprinodontiformes (см.: Hernandez et al., 2009), бентопелаги-

ческих особей тихоокеанской желеносной рыбы *Ateleopus japonicus* (см.: Sasaki et al., 2006) и у некоторых представителей лорикариеподобных сомов Loricarioidea (см.: Schaefer, Lauder, 1986). У представителей Teleostei изменчивость в степени выдвижения вторичной верхней челюсти часто связана с дивергенцией в экологии питания (Motta, 1984). Многие Teleostei выдвигают только вторичную верхнюю челюсть, однако некоторые представители, такие как рыбы-бабочки Chaetodontidae (см.: Ferry-Graham et al., 2001b), губан-обманщик *Epibulus insidiator* (см.: Westneat, Wainwright, 1989) и цихлиды Cichlidae (см.: Waltzek, Wainwright, 2003), могут единовременно протрагировать и нижнюю челюсть. Мотта (Motta, 1988) сообщает о наличии асимметрии рта у рыб-бабочек, поскольку степень участия челюстей в формировании выдвинутого ротового отверстия у разных видов может меняться: например, протракция обеспечивается смещением вперед только нижней челюсти на 70%, а верхней челюсти на 30%, тогда как у других представителей это соотношение составляет 50 : 50.

У многих видов Teleostei, обладающих сильно выдвижимым praemaxillare, данная кость имеет ряд характерных признаков. Один из них – наличие гипертрофированного восходящего отростка (рис. 1, рис. 3а) (Rosen, Patterson, 1969; Westneat, Wainwrigth, 1989). Во многих случаях значительная длина восходящего отростка способствует увеличению амплитуды протракции несущей его кости (Tracy, 1976; Westneat, Wainwright, 1989; Ishida, 1994), однако это справедливо не для всех таксонов Teleostei (см.: Greenfield et al., 2008; Michel et al., 2015) ввиду сочетания множества морфологических факторов, оказывающих влияние на процесс перемещения вторичной верхней челюсти (Gibb, 1997). У определенных представителей наряду с подвижностью praemaxillare наблюдается редукция восходящего отростка (Hernandez et al., 2009).

Розен и Паттерсон (Rosen, Patterson, 1969) отмечали, что возникновение ростального хряща в максиллярном аппарате Teleostei связано с увеличением мобильности praemaxillare. По-видимому, изначально это образование служило упругой "подушкой" между данной костью и этмоидом, играя роль новой точки опоры для ее поворотов. В ходе онтогенеза ныне живущих Teleostei ростральный хрящ обособляется от хрящевого зачатка нейрокраниума – этмоидной пластинки, формирующейся на основе трабекул (Nel, Swanepoel, 1984). У современных таксонов ростральный хрящ опосредует протракцию praemaxillare (Ishida, 1994; Pietsch, Orr, 2007; Vilasri, 2013). У большинства представителей с ним прочно связаны восходящие отростки этих костей контрлатеральных сторон головы (Delsman, 1925), хотя иногда между ними и ростральным хрящом сохраняется подвижность (Sasaki et al., 2006). У части видов значительная амплитуда выдвижения praemaxillare взаимосвязана с хрящом крупного размера, как у восточноатлантического лофота *Lophotus lacepede* (см.: Olney et al., 1993) (рис. 3а) или звездочетовых Uranoscopidae (см.: Vilasri, 2013). Хартел и Стисни (Hartel, Stiassny, 1986) полагали, что истинный ростральный хрящ имеется только у Acanthomorpha, тогда как у других групп Teleostei присутствует спектр разнообразных, но нефункциональных "ложных" вариантов, которые не обусловливают протракцию praemaxillare. Эти образования негомологичны друг другу и настоящему ростральному хрящу Neoteleostei. Подобные единичные ложные хрящи можно обнаружить у диплофуса *Diplophos* (см.: Fink, Weitzman, 1982) и ящероголова *Synodus* (см.: Hartel, Stiassny, 1986), парные структуры имеются у зеленоглазки *Chlorophthalmus*, алепизавра *Alepisaurus* (см.: Hartel, Stiassny, 1986) и ипнопса *Ipnops* (см.: Theisen, 1966). Отсутствие ростального хряща не всегда означает потерю выдвижения вторичной верхней челюсти (Pietsch, 1978).

Механизм выдвижения praemaxillare (1–4 способа) неоднократно развивался независимо в разных группах Teleostei (см.: Schaeffer, Rosen, 1961; Lauder, 1982, 1985). (1) В качестве одного из распространенных способов можно указать поворот рукоятки maxillare вокруг собственной оси, который инициируется сокращением порции A1 (Alexander, 1967b; Liem, 1978) или запускается пассивно опусканием нижней челюсти (Alexander, 1967b, 1967c; Motta, 1982). Чаще всего последствием этого процесса является перемещение praemaxillare вперед и вниз, что вызывает уменьшение диаметра ротового отверстия рыбы. Однако у некоторых форм в результате описываемого движения древко praemaxillare, наоборот, приподнимается вверх, увеличивая амплитуду раскрывания вторичной верхней челюсти, как это происходит у сарганощуки *Belonesox belizanus* (см.: Ferry-Graham et al., 2010).

(2) Абдукция dentale путем натягивания lig. maxillo-mandibulare, вызывающая перенос рукоятки maxillare передневентрально, которое, в свою очередь, протрагирует praemaxillare; это самый распространенный способ выдвижения последнего у Teleostei (см.: Gosline, 1973; Liem, 1978; Motta, 1984; Anker, 1987; Waltzek, Wainwright, 2003).

(3) У многих таксонов поднятие вверх черепа служит для ориентации зубов praemaxillare вперед на добычу, поскольку вторичная верхняя челюсть прочно связана с этмоидом (Janovetz, 2005). Однако у некоторых видов Teleostei со слабо закрепленными praemaxillare и maxillare поднятие нейрокраниума будет вызывать соскальзывание этих костей с рыла рыбы передневентрально, тем самым производя их небольшую протракцию вне зависимости от движений dentale (Motta, 1982; Westneat, 2006).

(4) Многие авторы отмечают в той или иной степени выраженное влияние суспензориума на

процесс перемещения вторичных передних челюстей, чаще всего передающееся посредством maxillare (Delsman, 1925; Alexander, 1967c; Waltzek, Wainwright, 2003). Существование этого механизма взаимодействия первичной верхней челюсти с максиллярным аппаратом обусловлено сдвигом конструкции суспензориума вперед, в том числе в результате перемещения рострально челюстного сустава в ходе эволюции Teleostei (см.: Дзержинский, 2005; Gardiner, 1960, 1967; Schaeffer, Rosen, 1961). У части представителей отведение суспензориумов блокирует ретракцию ранее выдвинутого praemaxillare путем "запирания" пальцевидным отростком palatinum головки maxillare (Alexander, 1967c). По мнению Лиема (Liem, 1978), у цихлид подобная абдукция напрямую вызывает протракцию восходящих отростков praemaxillare путем выдавливания их со ската нейрокраниума вперед с помощью натянутого lig. palato-palatinum ввиду отсутствия контакта премаксиллярного мыщелка maxillare с сочленовным отростком praemaxillare. Однако по другим данным (Barel et al., 1977) у цихлид последнее сочленение хорошо развито, обеспечивая взаимодействие вышеуказанных двух костей как по механизму выдвижения praemaxillare при опускании нижней челюсти (a) (Motta, 1984), так и (б) путем "выжимания" восходящих отростков костей рострально натяжением lig. intermaxillare (Conith et al., 2019), связывающего контрлатеральные головки maxillare, аналогично варианту, предложенному Лиемом (Liem, 1978). В последнем случае участие palatinum и lig. palato-palatinum выступает в качестве дополнения. Подвижность суспензориума в сагиттальной плоскости относительно нейрокраниума, а также смещение одних его костей относительно других обеспечивают протракцию максиллярного аппарата совместно с нижней челюстью у обыкновенной длиннорылой рыбы-бабочки и желтой длиннорылой рыбы-бабочки *Forcipiger flavissimus* (см.: Motta, 1988; Ferry-Graham et al., 2001a). В черепе у этих видов рыб челюстной сустав обладает способностью к переднезадним перемещениям.

Иные варианты кинетизма вторичной верхней челюсти (рис. 2, состояние b–d) и его отсутствие

Тенденция к увеличению использования укуса и/или тарана тела (Nelson, 1976; Muller, Osse, 1984) в процессе схватывания добычи взаимосвязана с видоизменениями устройства вторичной верхней челюсти и характером ее кинетизма (b–d) у определенных таксонов Teleostei. Однако у некоторых представителей сочетание специфической анатомии и использования указанных ниже способов мобильности maxillare приводит к росту эффективности всасывания, как, например, у топорика Мюллера *Maurolicus muelleri* (см.: Weitzman, 1974).

(b) Часто praemaxillare неподвижно/малоподвижно относительно maxillare и перемещается вместе с ним как единый элемент относительно нейрокраниума (рис. 4а). При этом данные кости расположены последовательно (Weitzman, 1974) или параллельно друг другу (Tyler, 1980; Parmentier et al., 2000). Между ними отсутствуют связки и мениски. Следствием подобного устройства вторичной верхней челюсти в большинстве работ авторы указывают "отсутствие или ограниченную степень ее выдвижения" (Branch, 1966; Tyler, 1980; Wassenbergh et al., 2011), упуская из виду иной вариант кинетизма.

При открывании dentale верхний конец maxillare пассивно поворачивается в сочленении с нейрокраниумом/palatinum, а нижний отдел рукоятки кости смещается передневентрально за счет натяжения lig. maxillo-mandibulare (как правило, это движение не достигает большой амплитуды) (Weitzman, 1974; Fink, Weitzman, 1982). У некоторых видов сустав с этмоидом формирует praemaxillare, как у жемчужницы-охотника *Onuxodon fowleri* (см.: Parmentier et al., 2000) и танганикского хоботнорыла *Mastacembelus tanganicae* (см.: Gosline, 1983), или оба – maxillare и praemaxillare (Weitzman, 1974). Praemaxillare поворачивается вверх и назад, ориентируя зубы навстречу захватываемой добыче, например, у тигровой рыбы *Hydrocynus* sp. (см.: Vari, 1979) и королевской макрели *Scomberomorus cavalla* (см.: Ferguson, 2014). Оригинальный случай кинетизма вторичной верхней челюсти выявлен у палочкохвоста *Stylophorus chordatus*, у которого прочно скрепленные друг с другом praemaxillare и maxillare в процессе питания способны смещаться вниз относительно нейрокраниума на расстояние, равное его длине, хотя при этом остаются неподвижными относительно нижней челюсти. Главной движущей силой данного механизма является абдукция dentale (Pietsch, 1978).

У части представителей Teleostei имеют место переднезадние перемещения всей вторичной верхней челюсти относительно нейрокраниума. Ретракция прочно скрепленных между собой maxillare и praemaxillare у танганикского хоботнорыла *M. tanganicae* происходит благодаря сокращению AM, оканчивающегося на рукоятке maxillare; при этом происходит скольжение обеих костей назад по нижней стороне этмоида (Gosline, 1983). Вторичная верхняя челюсть эустомиаса *Eustomias obscurus* обладает способностью к смещению рострально относительно этмоидного отдела нейрокраниума, выполняемому посредством протракции переднего отдела суспензориума (Schnell, Johnson, 2017). При этом maxillare и praemaxillare выезжают вперед по вентральной поверхности vomer "на салазках" palatinum. Такая мобильность возможна благодаря наличию значительной подвижности между передним и задним отделами суспензориума данного представителя, соединенными между собой лишь связкой (Fink, 1985). При опускании вниз нижней челюсти

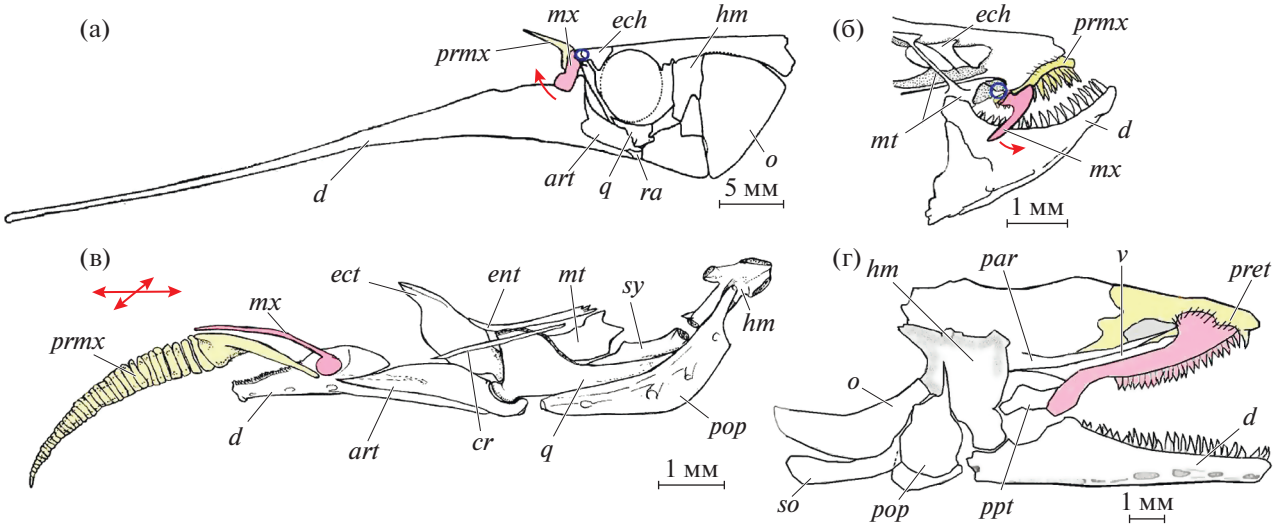

Рис. 4. Конструкция вторичной верхней челюсти (вид сбоку), способной к (а) смещениям неподвижных друг относительно друга maxillare и praemaxillare у полурыла *Zenarchopterus kampeni* (рис. 2, состояние b) (по: Vandewalle et al., 2002); (б) перемещениям одного maxillare, тогда как praemaxillare неподвижно причленено к этмоиду у магостернархуса *Magosternarchus duccis* (рис. 2, состояние c) (по: Lundberg et al., 1996); демонстрирующей (в) внутренний кинетизм расчлененного praemaxillare у глазчатого макрогнатуса *Macrognathus aculeatus* (рис. 2, состояние d) (по: Travers, 1984) или (г) отсутствие кинетизма у грязевого угря *Pythonichthys macrurus* (по: Eagderi, 2010). Стрелки показывают направление смещения костей, синие круги условно обозначают точку, относительно которой происходят смещения элементов. Области неподвижного прирастания maxillare/praemaxillare показаны штрихами. Условные обозначения, как на рис. 3.

рукоятки praemaxillare и maxillare эустомиаса относительно нее остаются неподвижными (Schnell, Johnson, 2017).

(c) При опускании dentale может наблюдаться смещение одного maxillare, тогда как praemaxillare неподвижно причленено к этмоиду для создания прочного укуса (рис. 4б), что характерно для ножетелки муравьеда *Orthosternarchus tamandua* (см.: Hilton, 2007), электрического угря *Electrophorus electricus* и гимнотов *Gymnotus* (см.: Datovo, Vari, 2014). У перечисленных видов praemaxillare напрямую не контактирует с maxillare, будучи связанным с последним лишь соединительной тканью. При этом maxillare осуществляет смещения своим нижним концом передневентрально, поддерживая верхнюю губу рыбы и прикрывая небольшое ротовое отверстие с боков (Hilton, 2007). Классическим примером подвижности одного maxillare, опосредуемой смещением суспензориума, вне зависимости от аддукции/абдукции dentale является кинетизм небно-максиллярного механизма большинства сомов. Palatinum, полностью обособленное от заднего отдела суспензориума, способно к самостоятельным перемещениям и служит для управления движениями maxillare. Praemaxillare обычно неподвижно прикреплено к этмоидному отделу нейрокраниума (Diogo, Vandewalle, 2003).

(d) У некоторых представителей Teleostei praemaxillare демонстрирует внутренний кинетизм одних своих отделов относительно других (рис. 4в). В качестве адаптации к увеличению ширины пасти животного в латеральном направлении альвеолярное древко вышеупомянутой кости приобретает способность отводиться вперед и наружу путем поворота в шарнирном суставе, который формируется между ним и восходящим отростком. Это смещение происходит в процессе протракции praemaxillare у некоторых удильщикообразных Lophiiformes (см.: Pietsch, Orr, 2007), таких как европейский удильщик *Lophius piscatorius* (см.: Field, 1966), а также у рыб-жаб семейства Batrachoididae (см.: Greenfield et al., 2008), например, у жабуна и сапу (Gosline, 1996).

У хоботнорылов рода *Macrognathus* praemaxillare расчленяется на длинную серию расширенных латерально и гнущихся мелкоозубленных костных пластинок, которые тянутся вдоль нижней поверхности “хобота” животного (рис. 4в). Они способны смещаться относительно друг друга и постепенно уменьшаются в размере по направлению к переднему концу головы рыбы. Количество пластинок варьирует от 9–12 пар у более примитивных видов рода *Macrognathus* до 14–28 пар у продвинутых форм с более длинным “хоботом” (Travers, 1984). Поддержку конструкции рыла осуществляет длинный упругий хрящ, вентрально соединенный с группой костных элементов praemaxillare соединительно-тканными волокнами. В процессе поиска пищи этот хрящ изгибается, заставляя пластинки кости смещаться относительно друг друга синхронно с этим движением, тем самым формируя подвижный слаженный механизм высокоманевренного “хобота” (Sufi, 1956; Gosline, 1983).

Настоящее (полное) отсутствие кинетизма костей вторичной верхней челюсти встречается в группе Teleostei не так часто (рис. 2, рис. 4г). Специализация к укусу во многих случаях способствует развитию жесткой верхней челюсти и поэтому не совместима с какими-либо формами ее мобильности. Отмечено (Gosline, 1973), что только у определенных Neoteleostei, например губановых рыб Labridae, наблюдается сочетание выдвижимого praemaxillare с умеренно прочным укусом. У грязевого угря *Pythonichthys macrurus* удлиненная преорбитальная часть черепа – praemaxilloethmoideum – служит основанием для неподвижного прирастания maxillare, несущего крупные зубы (Eagderi, 2010). У самцов пеликановой ножетелки *Compsaraia samueli* maxillare и praemaxillare неподвижно прикреплены к хрящу palatinum и к этмоиду (Albert, Crampton, 2009). У быстроходных видов, которые ловят добычу в акваториях со скоростным течением, применяющих при схватывании жертв элементы тарана тела, выдвижение вторичной верхней челюсти становится гидродинамически невыгодным и редуцируется. В связи с этим у меч-рыбы *Xiphias gladius* maxillare и praemaxillare включены в состав рострума нейрокраниума (Cancino, Burgos, 2009).

Уменьшение роли вторичной верхней челюсти в схватывании добычи (рис. 5)

У определенных форм Teleostei, по-видимому, вследствие специализированного устройства аппарата питания роль maxillare и praemaxillare в начальном схватывании добычи снижается в пользу задействования в этом процессе других отделов черепа. Поэтому структурные элементы вторичной верхней челюсти не всегда соответствуют существующей в действительности ее “функциональной версии”, непосредственно выполняющей прием корма. Так, у некоторых видов Teleostei, использующих во время питания укус, значение костей суспензориума в захвате добычи в различной степени увеличивается и может превышать вклад вторичной верхней челюсти. Часто это сопровождается редукцией maxillare и/или praemaxillare (Johnson et al., 1996; Konstantinidis, Johnson, 2016; Воскобойникова, Назаркин, 2017). Таким образом, устройство верхней челюсти вторично приобретает предковые черты, поскольку доминирование первичной верхней челюсти в захвате добычи является исходным (анцестральным) признаком для Pisces (Cloutier, Arratia, 2004). Однако в данном случае мы имеем дело со специализацией челюстей. Функциональная замена praemaxillare и maxillare элементами суспензориума присутствует у южноокеанского кинжалозуба *Anotopterus vorax*: размер его длинного гипертрофированного palatinum превышает величину каудальной части первичной верхней челюсти. Описываемая кость на всем протяжении медиальной стороной прочно прикреплена к хрящу этмоидного отдела нейрокраниума и, таким образом, приобретает в нем крепкую опору для выполнения укусов добычи. Palatinum несет крупные клыки, размер которых превышает размер зубов на нижней челюсти; praemaxillare и maxillare редуцированы до тонких, грацильных косточек (Воскобойникова, Назаркин, 2017). Похожее строение черепа у гигантуры *Gigantura chuni* (см.: Berry, 1964; Konstantinidis, Johnson, 2016) (рис. 5а) и у воинственного батизавра *Bathysaurus ferox* (см.: Konstantinidis, Johnson, 2016). Длинное крупное palatinum этих рыб обладает большими клыковидными зубами, по протяженности превышает задний отдел суспензориума и выполняет главную роль в схватывании добычи. У гигантуры укус описываемой кости дополняется клыками, сидящими на entopterygoideum; praemaxillare отсутствует, а maxillare имеет вид небольшой пластиночки, находящейся в углу рта животного. У воинственного батизавра к наружной стороне palatinum прилегает длинное тонкое озубленное praemaxillare, выполняющее второстепенную роль при схватывании добычи; у взрослых форм maxillare практически полностью исчезает. Исследования Балдвин и Джонсон (Baldwin, Johnson, 1996) показали, что у личинок гигантуры и воинственного батизавра имеются хорошо развитые praemaxillare и maxillare, расположенные параллельно друг другу, а также palatinum небольшого размера. Однако в ходе дальнейшего онтогенеза челюстной аппарат данных рыб претерпевает значительные структурные изменения. Результаты исследования этих авторов подтверждают, что у двух описываемых видов схватывание добычи при помощи первичной верхней челюсти приобретено вторично.

У некоторых видов Teleostei протяженный передний отдел нейрокраниума вносит значимый вклад в схватывание добычи. Так, у глазчатого макрогнатуса *Macrognathus aculeatus* при приведении нижней челюсти напротив нее оказывается преорбитальный отдел черепной коробки, тогда как верхняя вторичная челюсть сдвинута ростально, выполняя в основном функцию опоры для конструкции “хобота” рыла, и слабо участвует в удержании жертвы (Travers, 1984). У многих видов угреобразных Anguilliformes имеется удлиненная передняя часть нейрокраниума, которая представляет собой результат слияния ethmoideum, vomer и praemaxillare. Клыки на praemaxilloethmovomer больше, чем на maxillare, поэтому praemaxilloethmovomer играет главную роль в укусе добычи (Eagderi, 2010). У рыбы-меча кости вторичной верхней челюсти включены в состав конусообразного рострума нейрокраниума. Поэтому длина “функциональной” верхней челюсти, составленной из vomer, mesethmoideum, frontale, maxillare и praemaxillare, значительно превышает величину нижней челюсти (Cancino, Burgos, 2009).

Некоторые представители Teleostei обладают “комплексной” верхней челюстью, включающей

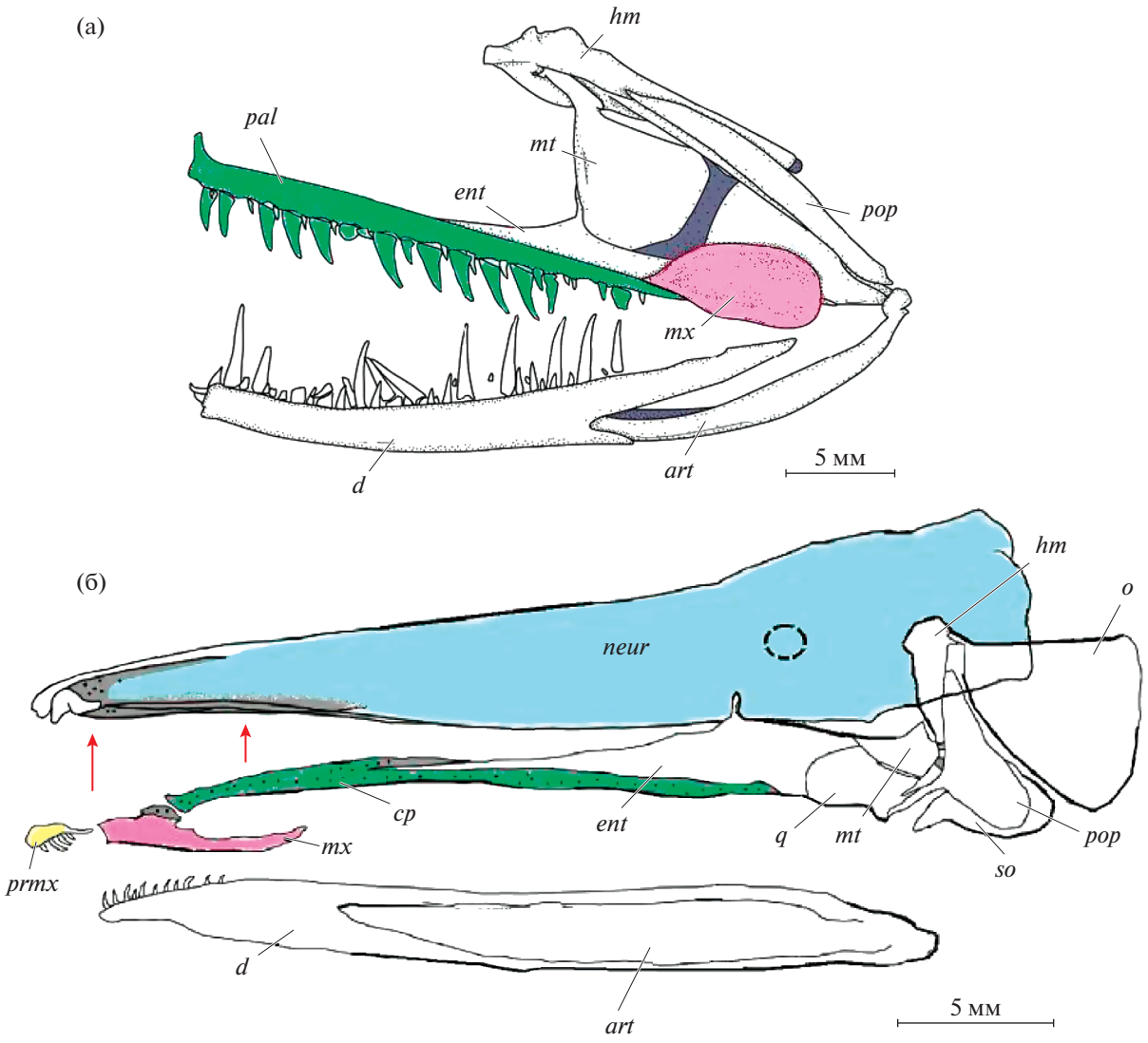

Рис. 5. Уменьшение роли вторичной верхней челюсти в схватывании добычи у Teleostei на примере устройства черепа (вид сбоку) у гигантуры *Gigantura chuni* (по: Konstantinidis, Johnson, 2016) и пеликановой ножетелки *Compsaraia samueli* (самец) (по: Albert, Crampton, 2009). Условные обозначения, как на рис. 3.

элементы первичной, вторичной верхних челюстей и ростральный отдел нейрокраниума. Например, у самцов пеликановой ножетелки maxillare и praemaxillare имеют весьма маленькие размеры по сравнению с длиной dentale и не вносят какой-либо существенный вклад в захват и удержание добычи (рис. 5б). Поэтому “функциональная” верхняя челюсть формируется протяженным передним отделом суспензориума (хрящ palatinum и entopterygoideum), преорбитальной частью нейрокраниума и миниатюрными костями вторичной верхней челюсти (Albert, Crampton, 2009). Отмечено, что у малоротой макропинны *Macropinna microstoma* maxillare настолько слабо соединено с нейрокраниумом, что не может играть роли в удерживании добычи (Chapman, 1942). Поэтому в процессе схватывания корма функцию “верхней челюсти” исполняет передняя часть черепной коробки – vomer, работающий вместе с прочно фиксированными относительно него palatinum и pterygoideum.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ведущим направлением эволюции вторичной верхней челюсти Teleostei является увеличение сложности ее строения, взаимосвязанное с формированием подвижности как целого, так и отдельных составляющих. На основе анализа литературных данных составлена качественная систематизация вариантов кинетизма вторичной верхней челюсти у Teleostei на дефинитивной ста-

дии развития с указанием механизмов, лежащих в основе выделяемых способов подвижности. Показано, что все возможные перемещения maxillare и praemaxillare относительно нейрокраниума происходят преимущественно в сагиттальной и/или поперечной плоскостях. В сагиттальной плоскости описаны четыре варианта подвижности (a–d) двух указанных костей. Предыдущие работы подобной направленности в основном были сосредоточены на описании лишь одного способа перемещения вторичной верхней челюсти – протракции praemaxillare, другим видам ее мобильности уделено небольшое внимание.

В настоящей работе приведены примеры того, что внешне сходное устройство аппарата питания в основе может иметь разную конструкцию вторичной верхней челюсти. У ряда представителей Teleostei praemaxillare, способное к сравнительно значительной по амплитуде протракции, обладает хорошо развитым восходящим отростком, крупными менисками, опосредующими контакт кости с соседними элементами черепа, и большим ростральным хрящом. Для многих таксонов характерно наличие нескольких разных способов выдвижения praemaxillare, которые могут присутствовать в одном аппарате питания. На основании недавно полученных данных об особенностях устройства вторичной верхней челюсти у цихлид (Conith et al., 2019) нами указан приоритет lig. intermaxillare в выдвижении praemaxillare взамен ведущей роли lig. palato-palatinum в механизме, предложенном Лиемом (Liem, 1978). Уточнен вариант кинетизма вторичной верхней челюсти у эустомиаса. Приведен не указанный в предшествующих работах описываемой тематики пример внутренней подвижности praemaxillare, сочетающей смещения данной кости в сагиттальной и поперечной плоскостях, имеющейся у представителей хоботнорыловых. Отмечено, что тенденция к преимущественному использованию укуса и/или тарана тела в процессе схватывания добычи у Teleostei может приводить к уменьшению подвижности вторичной верхней челюсти. Отсутствие кинетизма костей вторичной верхней челюсти, встречающееся у представителей группы, по-видимому, приобретено ими вторично. Для определенных форм Teleostei, имеющих специализированное устройство аппарата питания, роль maxillare и praemaxillare в начальном схватывании добычи снижается в пользу задействования в этом процессе других отделов черепа – суспензориума и/или нейрокраниума.

Приведенный обзор и систематизация морфофункциональных особенностей вторичной верхней челюсти Teleostei способствуют более глубокому пониманию направлений эволюции данной группы рыб. Выполненное сравнение анатомии аппарата питания разных таксонов может быть востребовано в палеонтологических исследованиях для оценки и воссоздания вероятных связей структур черепа и особенностей экологии ископаемых форм Teleostei. Анализ широкого спектра структурных адаптаций челюстей рыб полезен для решения таксономических и филогенетических проблем у костистых рыб.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воскобойникова О.С. Эволюционные преобразования висцерального скелета и вопросы филогении нототениевых рыб (Nototheniidae) // Тр. ЗИН АН СССР. Морфология и распространение рыб Южного океана. 1986. Т. 153. С. 46–66.

Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. Остеология южноокеанского кинжалозуба *Anotopterus vorax* и положение рода *Anotopterus* в отряде Aulopifomes // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. № 1. С. 4–14.

Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы). Учеб. пособ. для биол. спец. ун-тов. М.: Высшая школа. 1976. 351 с.

Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект Пресс. 2005. 300 с.

Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В. Зоология позвоночных // Учебник для студентов учрежд. высш. проф. образования. М.: Академия. 2013. 464 с.

Еремеева Е.Ф. Строение и развитие ротового аппарата леща, воблы и сазана // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.: Изд-во АН СССР. 1948. С. 54–143.

Иорданский Н.Н. Биомеханика и функции челюстных мышц змей (Boidae и Colubridae) // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 9. С. 1343–1355.

Иорданский Н.Н. Кинетизм черепа ящериц (*Lacertilia*): происхождение, биомеханика, эволюция // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 8. С. 976–986.

Криволуцкий Д.А. Понятие жизненная форма в экологии животных // Экология. 1971. № 3. С. 19–25.

Решетников Ю.С. Особенности ихтиофауны в районе биостанции на р. Укаяли // Сб. науч. тр. “Экология и культивирование амазонских рыб” / Ин-т эвол. морфол. и экол. животных им. А.А. Северцова РАН. М.: Наука. 1993. С. 4–29.

Сиделева В.Г., Механикова И.В. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (*Cottoidei*) озера Байкал // Тр. ЗИН АН СССР. Экология и морфология рыб. 1990. Т. 222. С. 144–161.

Шарова И.Х. Жизненные формы и значение конвергенций и параллелизмов в их классификации // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 4. С. 563–570.

Albert J.S., Crampton W.G.R. A new species of electric knifefish, genus *Compsaraia* (Gymnotiformes: Apteronotidae) from the Amazon River, with extreme sexual

dimorphism in snout and jaw length // Syst. Biodiversity. 2009. V. 7. № 1. P. 81–92.

Alexander R.McN. The functions and the mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish // J. Zool. 1967a. V. 151. P. 43–64.

Alexander R.McN. Mechanisms of the jaws of some atheriniform fish // J. Zool. 1967b. V. 151. P. 233–255.

Alexander R.McN. Functional design in fishes. London: Anchor Press. 1967c. 160 p.

Anker G.C. The morphology of joints and ligaments of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Teleostei, Cichlidae) // Neth. J. Zool. 1986. V. 37. № 3–4. P. 395–425.

Baldwin C.C., Johnson G.D. Interrelationships of *Aulopiformes* // In "Interrelationships of fishes". Stiassny M.L.J., Parenti L.R., Johnson G.D. Eds. Acad. Press. San Diego. 1996. P. 355–404.

Barel C.D.N., van Oijen M.J.P., Witte F., Witte-Maas E.L. An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine Cichlidae from Lake Victoria // Neth. J. Zool. 1977. V. 27. № 4. P. 333–389.

Berry F.H. Aspects of the development of the upper jaw bones in teleosts // Copeia. 1964. V. 1964. № 2. P. 375–384.

Bertelsen E., Struhsaker P.J. The ceratioid fishes of the genus *Thaumatichthys*: osteology, relationships, distribution and biology // Galathea Rep. 1977. V. 14. P. 7–40.

Branch G.M. The feeding mechanism of *Syngnathus acus* Linnaeus // Zool. Afr. 1966. V. 2. № 1. P. 69–89.

Britz R., Kottelat M. Descriptive osteology of the family *Chaudhuriidae* (Teleostei, Synbranchiformes, Mastacembeloidei), with a discussion of its relationships // Amer. Mus. Novit. 2003. № 3418. P. 1–62.

Cancino C., Burgos F. Consideraciones ecomorfologicas del mecanismo de captura de presas en *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758) // Lat. Am. J. Aquat. Res. 2009. V. 37. № 1. P. 17–28.

Chapman W.McL. The osteology and relationship of the bathypelagic fish *Macropinna microstoma*, with notes on its visceral anatomy // Ann. Mag. Nat. Hist. 1942. Ser. 11. V. 9. P. 272–304.

Cloutier R., Arratia G. Early diversification of actinopterygians // Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates. Arratia G., Wilson M.V.H., Cloutier R., Eds. 2004. P. 217–270.

Conith M.R., Conith A.J., Albertson R.C. Evolution of a soft-tissue foraging adaptation in African cichlids: roles for novelty, convergence, and constraint // Evolution. 2019. V. 73. № 10. P. 2072–2084.

Datovo A., Vari R.P. The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications // J. Linn. Soc. London, Zool. 2014. V. 171. P. 554–622.

Delsman H.C. Fishes with protrusible mouths // Treubia. 1925. V. 6. № 2. P. 98–106.

Diogo R., Vandewalle P. Catfishes as a case study for discussions on general evolution: the importance of functional uncouplings in morphological macroevolution // Eur. J. Morphol. 2003. V. 41. № 3/4. P. 139–148.

Eagderi S. Structural diversity in the cranial musculoskeletal system in *Anguilliformes*: an evolutionary-morphological study // Cand. Sci. (Biol.) Dissertation, Gent, Belgium: Universiteit Gent. 2010. P. 1–157.

Ferguson A.R. Feeding performance of king mackerel, *Scomberomorus cavalla* // Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation, Tampa, FL, USA: University of South Florida. 2014. P. 1–32.

Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C., Bellwood D.R. Prey capture in long-jawed butterflyfishes (Chaetodontidae): the functional basis of novel feeding habits // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2001a. V. 256. P. 167–184.

Ferry-Graham L.A., Wainwright P.C., Hulsey C.D., Bellwood D.R. Evolution and mechanics of long jaws in butterflyfishes (Family Chaetodontidae) // J. Morph. 2001b. V. 248. P. 120–143.

Ferry-Graham L.A., Hernandez L.P., Gibb A.C., Pace C. Unusual kinematics and jaw morphology associated with piscivory in the poeciliid, *Belonesox belizanus* // Zoology (Jena). 2010. V. 113. P. 140–147.

Field J.G. Contributions to the functional morphology of fishes. Part II. The feeding mechanism of the anglerfish, *Lophius piscatorius* Linnaeus // Zool. Afr. 1966. V. 2. № 1. P. 45–67.

Fink W.L. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes) // Misc. Publ. – Mus. Zool. Univ. Mich. 1985. № 171. P. 1–127.

Fink W.L., Weitzman S.H. Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with a description of *Diplophos* // Bull. Mus. Comp. Zool. 1982. V. 150. № 2. P. 31–93.

Gardiner B.G. A revision of certain actinopterygian and coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias // Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol. 1960. V. 4. № 7. P. 242–382.

Gardiner B.G. The significance of the preoperculum in actinopterygian evolution // J. Linn. Soc. London, Zool. 1967. V. 47. № 311. P. 197–209.

Gibb A.C. Do flatfish feed like other fishes? A comparative study of percomorph prey-capture kinematics // J. Exp. Biol. 1997. V. 200. P. 2841–2859.

Gosline W.A. Comments on the classification of the percoid fishes // Pac. Sci. 1966. V. 20. № 4. P. 409–418.

Gosline W.A. Considerations regarding the phylogeny of cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding // Copeia. 1973. V. 1973. № 4. P. 761–776.

Gosline W.A. The relationships of the Mastacembelid and Synbranchid fishes // Jpn. J. Ichthyol. 1983. V. 29. № 4. P. 323–328.

Gosline W.A. Jaw structures and movements in higher teleostean fishes // Jpn. J. Ichthyol. 1987. V. 34. P. 21–32.

Gosline W.A. Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes // J. Zool. 1989. V. 218. P. 649–661.

Gosline W.A. Structures associated with feeding in three broad-mouthed, benthic fish groups // Environ. Biol. Fishes. 1996. V. 47. P. 399–405.

Grande T., Poyato-Ariza F.J. Reassessment and comparative morphology of the gonorynchiform head skeleton // Gonorynchiformes and Ostariophysan relationships. A Comprehensive Review. Ser. Teleost. Fish Biol. Grande T., Poyato-Ariza F.J., Diogo R., Eds. 2010. P. 1–39.

Greenfield D.W., Winterbottom R., Collette B.B. Review of the toadfish genera (Teleostei: *Batrachoididae*) // Proc. Calif. Acad. Sci. 2008. Ser. 4. V. 59. № 15. P. 665–710.

Gromova E.S., Makhotin V.V. Maxillary apparatus in the feeding of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Cyprinidae) // J. Ichthyol. 2018. V. 58. № 6. P. 857 – 877.

Hartel K.E., Stiassny M.L.J. The identification of larval *Parasudis* (Teleistei, *Chlorophthalmidae*); with notes on

the anatomy and relationships of aulopiform fishes // Breviora Geoi. Asturica. 1986. № 487. P. 1–23.

Hernandez L.P., Gibb A.C., Ferry-Graham L.A. Trophic apparatus in cyprinodontiform fishes: functional specializations for picking and scraping behaviors // J. Morph. 2009. V. 270. P. 645–661.

Hilton E.J. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Boulenger, 1898) (Gymnotiformes, Apteronotidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 2007. V. 156. P. 1–25.

Hongjamrassilp W., Summers A.P., Hastings P.A. Heterochrony in fringeheads (*Neoclinus*) and amplification of an extraordinary aggressive display in the Sarcastic fringehead (Teleostei: Blenniiformes) // J. Morph. 2018. V. 1. P. 1–10.

Ishida M. Phylogeny of the suborder *Scorpaenoidei* (Pisces: Scorpaeniformes) // Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst. 1994. № 27. P. 1–112.

Janovetz J. Functional morphology of feeding in the scale-eating specialist *Catoprion mento* // J. Exp. Biol. 2005. V. 208. P. 4757–4768.

Johnson G.D., Baldwin C.C., Okiyama M., Tominaga Y. Osteology and relationships of *Pseudotrichonotus altivelis* (Teleostei: Aulopiformes: Pseudotrichonotidae) // Ichthyol. Res. 1996. V. 43. P. 17–45.

Kirckhoff H. Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralaooarates von *Clupea harengus* L. // Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere. 1958. V. 76. № 4. P. 462–539.

Konstantinidis P., Harris M.P. Same but different: ontogeny and evolution of the musculus adductor mandibulae in the Tetraodontiformes // J. Exp. Zool. 2011. V. 316. № 1. P. 10–20.

Konstantinidis P., Johnson G.D. Osteology of the telescopefishes of the genus *Gigantura* (Brauer, 1901), Teleostei: Aulopiformes // J. Linn. Soc. London, Zool. 2016. V. 179. № 2. C. 338–353.

Lauder G.V. Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes // Amer. Zool. 1982. V. 22. P. 275–285.

Lauder G.V. Aquatic feeding in lower vertebrates // In "Functional vertebrate morphology". Hildebrand M., Bramble D.M., Liem K.F., Wake D.B., Eds. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 1985. P. 210–229.

Lesiuk T.P., Lindsey C.C. Morphological peculiarities in the neck-bending amazonian characoid fish *Rhuphiodon vulpinus* // Can. J. Zool. 1978. V. 56. № 4. P. 991–997.

Liem K.F. A morphological study of *Luciocephalus pulcher*, with notes on gular elements in other recent teleosts // J. Morph. 1967. V. 121. P. 103–133.

Liem K.F. Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes // J. Morph. 1978. V. 158. P. 323–360.

Lundberg J.G., Fernandes C.C., Albert J.S., Garcia M. Magosternarchus, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apteronotidae) from the Amazon River basin, South America // Copeia. 1996. V. 1996. № 3. P. 657–670.

Michel K.B., Aerts P., Gibb A.C., Wassenbergh S. Functional morphology and kinematics of terrestrial feeding in the largescale foureyes (*Anableps anableps*) // J. Exp. Biol. 2015. V. 218. P. 2951–2960.

Motta P.J. Functional morphology of the head of the inertial suction feeding butterflyfish, *Chaetodon miliaris* (Perciformes, Chaetodontidae) // J. Morph. 1982. V. 174. P. 283–312.

Motta P.J. Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review // Copeia. 1984. V. 1984. P. 1–18.

Motta P.J. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes, (Perciformes, *Chaetodontidae*): an ecomorphological approach // Environ. Biol. Fishes. 1988. V. 22. № 1. P. 39–67.

Muller M., Osse J.W.M. Hydrodynamics of suction feeding in fish // Trans. Zool. Soc. Lond. 1984. V. 37. P. 51–135.

Nel P.C., Swanepoel J.H. The development of the nasal capsule of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes) // Zool. Afr. 1984. V. 19. № 4. P. 309–313.

Nelson J.S. Fishes of the world // New York, London: John Wiley & Sons, Inc. 1976. P. 1–416.

Nelson J.S. Fishes of the world // New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. 2006. *Nielsen J.G., Bertelsen E., Jespersen A.* The Biology of *Eurypharynx pelecanoides* (Pisces, Eurypharyngidae) // Acta Zool. (Stockholm). 1989. V. 70. № 3. P. 187–197.

Olney J.E., Johnson G.D., Baldwin C.C. Phylogeny of lampridiform fishes // Bull. Mar. Sci. 1993. V. 52. № 1. P. 137–169.

Osse J.W.M. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Neth. J. Zool. 1969. V. 19. P. 289–392.

Parmentier E., Chardon M., Poulicek M. et al. Morphology of the buccal apparatus and related structures in four species of *Carapidae* // Aust. J. Zool. 1998. V. 46. P. 391–404.

Parmentier E., Castro-Aguirre J.L., Vandewalle P. Morphological comparison of the buccal apparatus in two bivalve commensal Teleostei, *Encheliophis dubius* and *Onuxodon fowleri* (Ophidiiformes, Carapidae) // Zoomorphology. 2000. V. 120. P. 29–37.

Pietsch T.W. The feeding mechanism of *Stylephorus chordatus* (Teleostei: Lampridiformes): functional and ecological implications // Copeia. 1978. V. 1978. № 2. P. 255–262.

Pietsch T.W., Orr J.W. Phylogenetic relationships of deep-sea anglerfishes of the suborder *Ceratioidei* (Teleostei: Lophiiformes) based on morphology // Copeia. 2007. V. 2007. № 1. P. 1–34.

Regan C.T. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. I. Cyprinoidea // Ann. Mag. Nat. Hist. 1911. Ser. 8. V. 8. № 43. P. 13–32.

Roberts T.R. Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus, Salminus, Hoplias, Ctenolucius* and *Acestrorhynchus* // Proc. Calif. Acad. Sci. 1969. ser. 4. V. 36. № 15. P. 391–500.

Rosen D.E. Telostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference // Am. Zool. 1982. V. 22. P. 261–273.

Rosen D.E., Patterson C. The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1969. V. 141. № 3. P. 361–474.

Sanford C.P.J., Lauder G.V. Kinematics of the tongue-bite apparatus in osteoglossomorph fishes // J. Exp. Biol. 1990. V. 154. P. 137–162.

Sasaki K., Tanaka Y., Takata Y. Cranial morphology of *Ateleopus japonicus* (Ateleopodidae: Ateleopodiformes), with a discussion on metamorphic mouth migration and lampridiform affinities // Ichthyol. Res. 2006. V. 53. P. 254–263.

Schaefer S.A., Lauder G.V. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding

mechanisms in loricarioid catfishes // Syst. Zool. 1986. V. 35. № 4. P. 489–508.

Schaeffer B., Rosen D.E. Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism // Am. Zool. 1961. V. 1. P. 187–204.

Schnell N.K., Johnson G.D. Evolution of a functional head joint in deep-sea fishes (Stomiidae) // PloS One. 2017. V. 12. № 2. P. 1–11.

Sidlauskas B.L., Vari R.P. Phylogenetic relationships within the South American fish family *Anostomidae* (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes) // J. Linn. Soc. London, Zool. 2008. V. 154. P. 70–210.

Smith H.M., Radcliffe L. Description of a new family of pediculate fishes from Celebes // Proc. U.S. Natn. Mus. 1912. V. 42. P. 579–581.

Staab K.L., Ferry L.A., Hernandez L.P. Comparative kinematics of cypriniform premaxillary protrusion // Zoology (Jena). 2012. V. 115. P. 65–77.

Sufi S.M. Revision of the Oriental fishes of the family Mastacembelidae // Bull. Raff. Mus. Singap. 1956. V. 27. P. 93–146.

Tchernavin V.V. Further notes on the structure of the bony fishes of the order Lyomeri (*Eurypharynx*) // J. Linn. Soc. London, Zool. 1947. V. 41. № 280. P. 377–393.

Theisen B. On the cranial morphology of *Ipnops murrayi* Gunther, 1878 with special reference to the relations between the eyes and the skull // Galathea Rep. 1966. V. 8. P. 7–18.

Tracy M. Functional anatomy of the *Macrouridae* (Teleostei, Gadiformes) // Cand. Sci. (Biol.) Dissertation, Cambridge, MA, USA: Massach. Inst. Technol., and Falmouth, MA, USA. Woods Hole Ocean. Inst. 1976. P. 1–311.

Travers R.A. A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Part 1. Anatomical descriptions // Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 1984. V. 46. № 1. P. 1–133.

Tyler J.C. Osteology, phylogeny, and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes) // United States. Nat. Mar. Fish. Serv. (U.S.), Circ. U.S., Natl. Oceanic Atmos. Adm. 1980. V. 434. P. 1–422.

Vandewalle P., Lambert V., Parmentier E. Particularities of the bucco-pharyngeal apparatus in *Zenarchopterus kampeni* (Pisces: Hemiramphidae) and their probable significance in feeding // Belg. J. Zool. 2002. V. 132. № 2. P. 125–132.

Vari R.P. Anatomy, relationships and classification of the families *Citharinidae* and *Distichodontidae* (Pisces, Characoidea) // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool. 1979. V. 36. № 2. P. 261–344.

Vigliotta T.R. A phylogenetic study of the African catfish family *Mochokidae* (Osteichthyes, Ostariophysi, Siluriformes), with a key to genera // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 2008. V. 157. P. 73–136.

Vilasri V. Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family *Uranoscopidae* (Actinopterygii: Perciformes) // Mem. Fac. Fish. Sci., Hokkaido Univ. 2013. V. 55. № 1–2. P. 1–106.

Volkov A.G., Murphy V.A., Clemmons J.I. et al. Energetics and forces of the *Dionaea muscipula* trap closing // J. Plant Physiol. 2012. V. 169. № 1. P. 55–64.

Waltzek T.B., Wainwright P.C. Functional morphology of extreme jaw protrusion in neotropical cichlids // J. Morph. 2003. V. 257. P. 96–106.

Wassenbergh S., Roos G., Aerts P., Herrel A., Adriaens D. Why the long face? A comparative study of feeding kinematics of two pipefish with different snout lengths // J. Fish Biol. 2011. V. 78. № 6. P. 1786–1798.

Weitzman S.H. Osteology and evolutionary relationships of the *Sternoptychidae* with a new classification of stomiatoid families // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1974. V. 153. Art. 3. P. 327–478.

Westneat M.W. Feeding, function and phylogeny: analysis of historical biomechanics in labrid fishes using comparative methods // Syst. Biol. 1995. V. 44. № 3. P. 361–383.

Westneat M.W. Skull biomechanics and suction feeding in fishes // Fish physiology: fish biomechanics. *Lauder G.V., Shadwick R.E.* Eds. Chapt. 2. Fish Physiol. Series. 2006. V. 23. P. 29–75.

Westneat M.W., Wainwright P.C. The feeding mechanism of the sling-jaw wrasse *Epibulus insidiator* (Labridae: Teleostei): evolution of a novel functional system // J. Morph. 1989. V. 202. P. 129–150.

Function and Morphology of the Mandibular Upper Jaw in Teleostei: Dependence on the Feeding Peculiarities

E. S. Gromova[a] and V. V. Makhotin[a]

[a] *Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia*

The review presents an overview of the function of the mandibular upper jaw in connection with the peculiarities of the jaw morphology in various Teleostei species at the definitive stage of development. The main variations of maxillare and premaxillare kinetics in sagittal and transverse planes are described. It is shown that a similar external arrangement of the teleost feeding apparatus may have a different structure of the mandibular upper jaw inside.

Keywords: Teleostei, functional morphology, feeding apparatus, mandibular upper jaw, kinetics, maxillare, premaxillare, premaxillare protrusion, rostral cartilage

EDN: GKVBVC
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 90–100

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 591.5:594.133

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СОСТАВ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *TETRARCA BOUCARDI* (JOUSSEAUME, 1894) (ARCIDAE) В ЗАЛИВЕ ВОСТОК ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2022 г. Н. И. Селин*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

**e-mail: nikselin@yandex.ru*

Поступила в редакцию 26.02.2021 г.
После доработки 01.04.2021 г.
Принята к публикации 22.04.2021 г.

Исследование вертикального распределения двустворчатого моллюска *Tetrarca boucardi* (Jousseaume, 1894) в нескольких районах зал. Восток, в значительной мере характеризующих многообразие биотопов верхней сублиторали зал. Петра Великого Японского моря, показало, что в этой части ареала на глубине 0.5–10 м моллюск образует устойчивые регулярно пополняемые молодью многолетние поселения, время существования которых, по-видимому, многократно превышает индивидуальную продолжительность жизни животных. Максимальная длина раковины особей *T. boucardi* составляла 74 мм, возраст достигал 19 лет. Наиболее обильные скопления тетрарки Боукарда зарегистрированы в мелководных полузакрытых хорошо прогреваемых летом внутренних частях залива на глубине около 3 м, где биомасса моллюсков достигала 530 г/м^2, или 36.7% от общей биомассы макрозообентоса. Впервые установлено, что благоприятными для данного вида являются также прибойные скальные рифы, где животные обитают на относительно защищенных от волнобоя участках преимущественно на глубине 0.5–1.5 м. Здесь их биомасса в среднем составляла 72.7 г/м^2 (11.2%). Тетрарка Боукарда обычна и на мягких грунтах на глубине 1–10 м в друзах крупных двустворчатых моллюсков *Modiolus kurilensis* и *Crenomytilus grayanus.* В таком биотопе биомасса тетрарки Боукарда в среднем составляла 22.2 г/м^2 (около 2%). Локальные различия обилия и состава поселения *T. boucardi* обсуждаются в связи с условиями обитания вида.

Ключевые слова: двустворчатый моллюск *Tetrarca boucardi*, вертикальное распределение, размерный и возрастной состав, условия обитания, сопутствующая фауна, залив Петра Великого, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347522020085

Двустворчатый моллюск *Tetrarca boucardi* (Jousseaume, 1894) – тихоокеанский приазиатский субтропическо-низкобореальный вид, распространенный от о-ва Тайвань почти до северной границы Приморского края (Закс, 1933; Разин, 1934; Скарлато, 1981; Lutaenko, 1999; Lutaenko, Noseworthy, 2012). Обычным местом обитания этого вида считается также япономорское и тихоокеанское прибрежье Японских островов, отмечен он и у о-ва Кунашир (Higo et al., 1999; Lutaenko, 1999; Okutani, 2000; Кантор, Сысоев, 2005). Севернее зал. Петра Великого вдоль материкового побережья России сколько-нибудь плотные скопления *T. boucardi* не зарегистрированы, встречаются лишь редкие единичные экземпляры или молодь, как и на Южно-Курильском мелководье и у о-ва Сахалин (Евсеев, Яковлев, 2006). В зал. Петра Великого Японского моря этот вид является одним из обычных элементов фауны мелководий бухт и заливов второго порядка (Скарлато и др., 1967; Погребов, Кашенко, 1976). В полузакрытых бухтах заливов Посьета и Восток тетрарка Боукарда является руководящей формой биоценоза *Crenomytilus grayanus (Modiolus difficilis*) + *Tetrarca boucardi*, образуя вместе с мидией Грея и/или модиолусом поселения на валунах и скалах. По-видимому, значительна роль этих моллюсков и в ряде других донных сообществ, где отмечены относительно высокие показатели их обилия (Голиков, Скарлато, 1967). Несмотря на частые находки и локальную высокую численность, популяционная биология *T. boucardi* почти не изучена. Большая часть исследований, в которых отмечен этот вид, касается биологии двустворчатых моллюсков в целом. Имеются фрагментарные сведения о встречаемости в планктоне и о морфологии личинок данного вида, об ультраструктуре сперматозоидов, устойчивости к изменению солености воды и о морфофункциональных особенностях пищеварительной железы

(Бергер и др., 1982; Куликова и др., 1987; Токмакова и др., 2006; Дроздов и др., 2009). В связи с этим цели настоящего исследования – изучение современной картины пространственного распределения *T. boucardi* в зал. Петра Великого Японского моря, а также анализ размерного и возрастного состава локальных скоплений, отражающих особенности воспроизводства популяции моллюсков в данной части ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в апреле 2020 г. в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря; 42°53′ с.ш., 132°45′ в.д.) (рис. 1). Литературные данные (Погребов, Кашенко, 1976) и результаты наших многолетних наблюдений за распределением донной фауны этой акватории показали, что *Tetrarca boucardi* встречается единично почти на всех твердых грунтах, но скопления образует лишь в нескольких местах. В соответствии с этим пространственное распределение моллюсков анализировали на трех обширных полигонах, различающихся условиями среды. Полигон 1 представлял собой пологое (уклон в среднем около 2°) заиленное дно в бухточке Тихая Заводь, характерное для мелководной кутовой части залива, защищенной от сильных ветров и волн открытой части моря. Полигон 2, располагавшийся вблизи пирса биостанции Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, имел бóльший, чем в первом случае, уклон дна (в среднем около 7°) и характеризовался более активной гидродинамикой, обусловленной в штормовую погоду волнами, отраженными от противоположного берега залива. Полигон 3 – это один из скальных рифов залива, подверженных периодическому значительному воздействию волн особенно во время прохождения летне-осенних циклонов. В работе использовали трансекту, которую располагали от уреза воды и до максимальной глубины распространения *T. boucardi*. На полигоне 1 были выполнены три трансекты, на полигоне 2 – две; расстояние между трансектами составляло 100 м. На полигоне 3 выполнены две протяженные (около 150 м) трансекты, пересекавшие риф вдоль и поперек. Вдоль трансект были визуально намечены выделы – однотипные по характеру грунта и населению участки дна (Лукин, Фадеев, 1982), в пределах которых случайным образом в 30-ти учетных рамках площадью 1 м^2 подсчитали численность тетрарки и сопутствующих крупных эпибентосных форм макрозообентоса (далее – зообентос). Эти сведения служили основой для расчета средних величин плотности поселения моллюсков и других животных. Для характеристики размерного и возрастного состава *T. boucardi* и корректировки данных по обилию мелких форм зообентоса на каждой станции из 5–8 рамок площадью 1.0 и 0.01 м^2 отбирали всех животных. Штангенциркулем с точностью до 1 мм измеряли длину раковины и оценивали прижизненную массу тела каждой особи *T. boucardi*, удалив эпибионтов. У других животных оценивали среднюю массу тела, взвесив 30–50 случайно взятых особей. Измерения длины раковины *T. boucardi* использовали для анализа размерного состава моллюсков из разных мест обитания, а данные по массе тела животных – для расчета биомассы. Индивидуальный возраст тетрарки Боукарда оценивали по меткам на наружной поверхности раковины и на ее поперечном спиле. В большинстве случаев эти метки хорошо различимы визуально и формируются с годовой периодичностью (Золотарев, 1976, 1989).

Статистическая обработка данных выполнена на ПК с использованием пакета программ SPSS 17. При сравнении размерного и возрастного состава моллюсков на трех полигонах дна применен непараметрический критерий Крускала–Уоллиса. Апостериорные сравнения выполнены с помощью критерия Манна–Уитни при скорректированном уровне статистической значимости $p' < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственное распределение

По характеру биотопа и обилию населения в районе полигона 1 условно можно выделить три зоны. От береговой линии на 3–37 м до глубины около 1 м простирался крупный песок с включениями гальки, гравия, ракуши и макроводорослями *Sargassum* sp. Население составляли раки-отшельники и немногочисленные (менее 1 экз. на 5 м^2) брюхоногие моллюски *Littorina* spp., *Tegula rustica*, *Boreotrophon candelabrum* и *Cryptonatica janthostoma*. На обширной площади отмечены лишь 4 особи *Tetrarca boucardi*, прикрепившиеся биссусом к предметам антропогенного происхождения. Биомасса зообентоса в среднем составляла 2.3 г/м^2.

На глубине 1–3 м отмечен пояс морской травы *Zostera*, встречались валуны разного размера, местами в виде нагромождения и в той или иной мере выраженного небольшого свала. Биомасса зообентоса в среднем составляла 1424.7 г/м^2. Это место наибольшего скопления *T. boucardi* в кутовой части залива с плотностью поселения 83.1 ± ± 62.0 экз/м^2 (максимальная величина – 219 экз/м^2) и биомассой 522.9 ± 397.8 г/м^2 (максимальная – 1381.8 г/м^2), что составило 36.7% от общей биомассы зообентоса. Обычно моллюски образовывали плотные скопления-щетки, обрастая одним слоем верхнюю и боковую поверхности нескольких соседних валунов (рис. 2а). Иногда в такое скопление были вкраплены несколько крупных особей *Modiolus kurilensis*, но чаще модиолусы располагались между валунами, в большей или

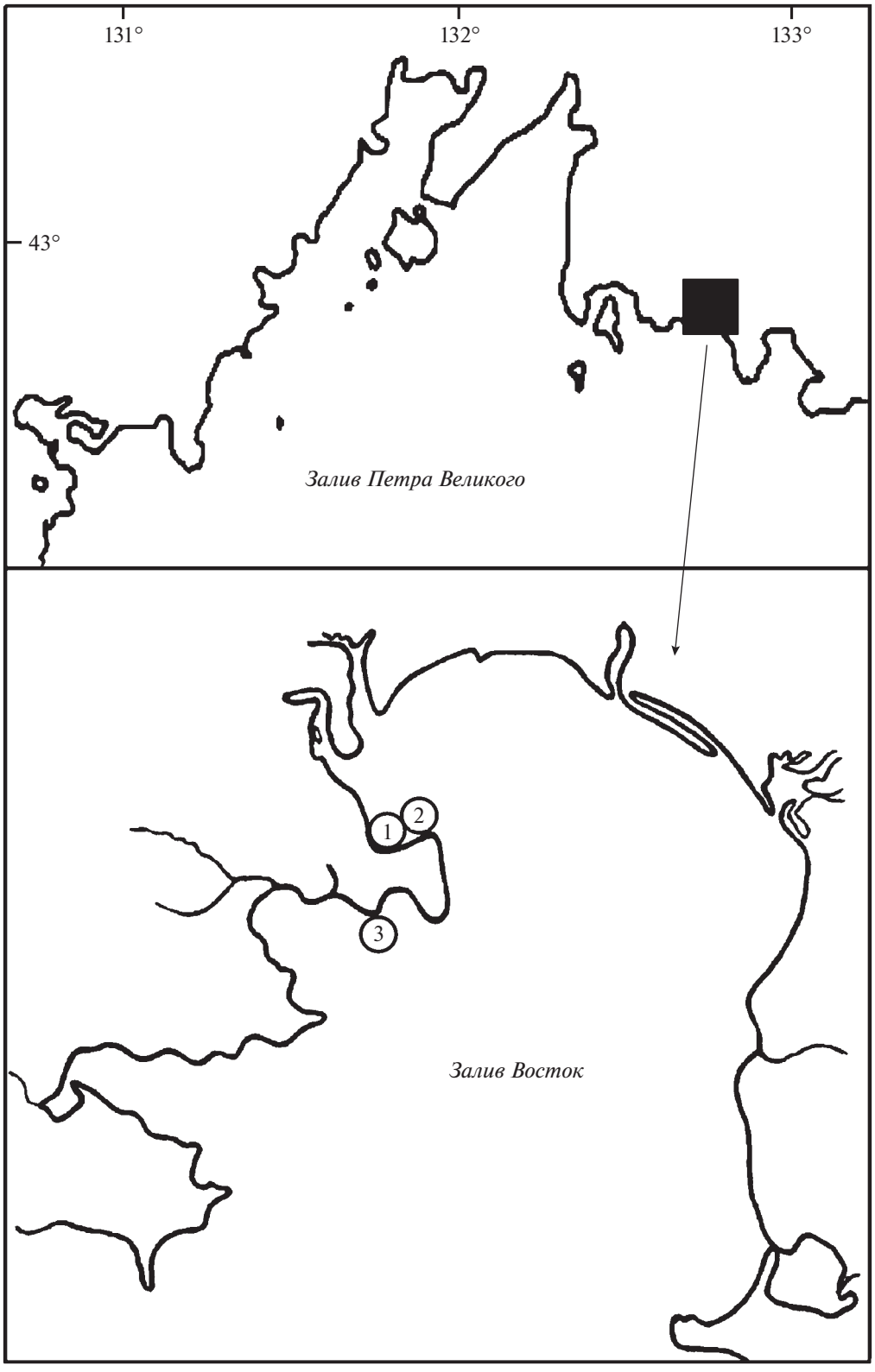

Рис. 1. Карта-схема района работ в зал. Восток. 1–3 – расположение полигонов и скоплений *Tetrarca boucardi*.

меньшей степени погрузившись в гравий и мелкообломочный осадок, местами сильно заиленный. Это второй по биомассе вид животных на данном участке дна (198.2 г/м^2); плотность поселения модиолуса была значительно ниже, чем у арки (2.2 ± 2.0 экз/м^2), и сопоставима с таковой столь же обычных, но более мелких раков-отшельников *Pagurus* spp. (9.9 ± 9.0 экз/м^2), брюхоногих моллюсков *T. rustica* (5.7 ± 4.5 экз/м^2) и *B. candelabrum* (2.1 ± 2.0 экз/м^2), морской звезды *Patiria pectinifera* (4.5 ± 3.8 экз/м^2), серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (3.9 ± 3.4 экз/м^2) и многощетинковых червей из семейства Serpulidae. Значительно реже (1 экз. на 2–10 м^2) встречались черный морской еж *Mesocentrotus nudus*, дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus*, асцидия *Styela clava*, моллюски *Azumapecten farreri*, *Crenomytilus grayanus* и *Mitrella burchardi*, а также водорослевой краб *Pugettia quadridens*. Плотность поселения других беспозвоночных животных (губки, мшанки, десятиногие раки, асцидии и др.) не превышала 0.1 экз/м^2 (колония/м^2). Протяженность этой зоны валунов вдоль трансект варьировала от 5 до 84 м.

Мористее валунного свала до максимальной глубины (около 6 м) уклон дна уменьшался, валуны становились все более редкими, на заиленном песке были обычны смешанные друзы мидии Грея и модиолуса (рис. 2б). Биомасса зообентоса составляла 881.3 г/м^2. Плотность поселения тетрарки Боукарда, встречавшейся в этой зоне на валунах и в меньшей степени в друзах моллюсков митилид, была в несколько раз ниже, чем на глубине 1–3 м (средняя – 8.1 ± 7.9 экз/м^2, максимальная – 45 экз/м^2). Биомасса составляла 51.1 ± 49.8 г/м^2 (максимальная – 283.5 г/м^2), или 5.8% от общей биомассы зообентоса. Обилие тетрарки Боукарда уступало таковому крупной и наиболее массовой в данной зоне мидии Грея, для которой эти показатели составляли в среднем 18.0 ± 14.3 экз/м^2 и 535.0 ± 499.7 г/м^2 соответственно. Плотность поселения модиолуса не превышала 3.1 ± 3.0 экз/м^2, а биомасса – 274.2 ± 244.4 г/м^2. Из состава населения исчез осьминог *Enteroctopus dofleini*, на заиленном песке между друзами встречался приморский гребешок *Mizuhopecten yessoensis* (1 экз. на 10 м^2). Средняя плотность поселения *T. boucardi* в этой части залива в целом составляла около 30 экз/м^2; биомасса достигала 190.3 г/м^2, или около 14.3% от общей биомассы зообентоса (рис. 3).

В районе полигона 2 уклон дна был значительнее, а максимальная глубина больше, чем в близлежащей кутовой части залива. Каменисто-валунная гряда отсутствовала, грунт был представлен довольно однообразным заиленным песком с включением мелкой гальки и ракуши. Поэтому условно в районе полигона 2 можно выделить лишь две вертикальные зоны. На расстоянии почти на 15–20 м от берега до глубины около 1 м население состояло из многочисленных особей норного рака *Upogebia issaeffi*, морской звезды патирии, раков-отшельников, брюхоногих моллюсков натики, литорин, единичных особей тегулы и мелких крабиков. Тетрарка Боукарда здесь не встречалась; биомасса зообентоса составляла 5.7 г/м^2.

Другая зона располагалась ниже вплоть до максимальной глубины 9–10 м. Основой населения являлись крупные моллюски-митилиды, серый и черный правильные морские ежи и некоторые другие формы. Биомасса зообентоса в среднем составляла 1167.1 г/м^2. У верхней границы этой протяженной зоны отмечены единичные особи и небольшие друзы модиолуса из 2–3 взрослых моллюсков, к которым были прикреплены столь же немногочисленные особи *T. boucardi* (рис. 2в). С увеличением глубины заиление грунта постепенно возрастало, в составе друз модиолуса появлялась мидия Грея, доля которой постепенно увеличивалась, так же как увеличивались размер и встречаемость агрегаций (рис. 2г). Вместе с тем росла численность и *T. boucardi*, но лишь до глубины 3.0–3.5 м, на большей глубине она вновь снижалась. Так, на глубине 1.0–1.5 м плотность поселения *T. boucardi* составляла около 2 экз. на 5 м^2, на глубине 3–4 м – 5.0 ± 4.8 экз/м^2, на глубине 6 м – 1 экз. на 2 м^2, а на глубине 9–10 м, где проходила внешняя граница распространения друз митилид и отсутствовал твердый субстрат, необходимый для прикрепления тетрарки, была отмечена только ее молодь прошлого года оседания. Биомасса тетрарки составляла соответственно 4.1, 50.6, 5.1 и около 0.5 г/м^2. Средние величины плотности поселения и биомассы этого вида составляли соответственно 2.2 экз/м^2 и 22.2 г/м^2, что на фоне обилия других животных в данной части залива выглядит довольно скромно: 1.9% от общей биомассы зообентоса (рис. 3). Наиболее массово были представлены модиолус (8.3 ± 7.7 экз/м^2 и 497.0 ± 459.3 г/м^2), серый морской еж (1.2 экз/м^2 и 35.3 г/м^2) и мидия Грея (около 2 экз/м^2 и 40 г/м^2). Повсеместно были отмечены раки-отшельники и морская звезда патирия (1–2 экз/м^2), однако их биомасса, как правило, не превышала 1.4–8.4 г/м^2. Биомасса брюхоногих моллюсков, ракообразных, многощетинковых червей и других мелких организмов была меньше 1.0 г/м^2.

Полигон 3 представлял собой каменистую гряду из подводных и выступающих на поверхность небольших скал и системы промоин, глубина которых по мере продвижения от мористой приглубой оконечности рифа к берегу постепенно уменьшалась. Население протяженной мелководной рифовой платформы и склона рифа различалось по

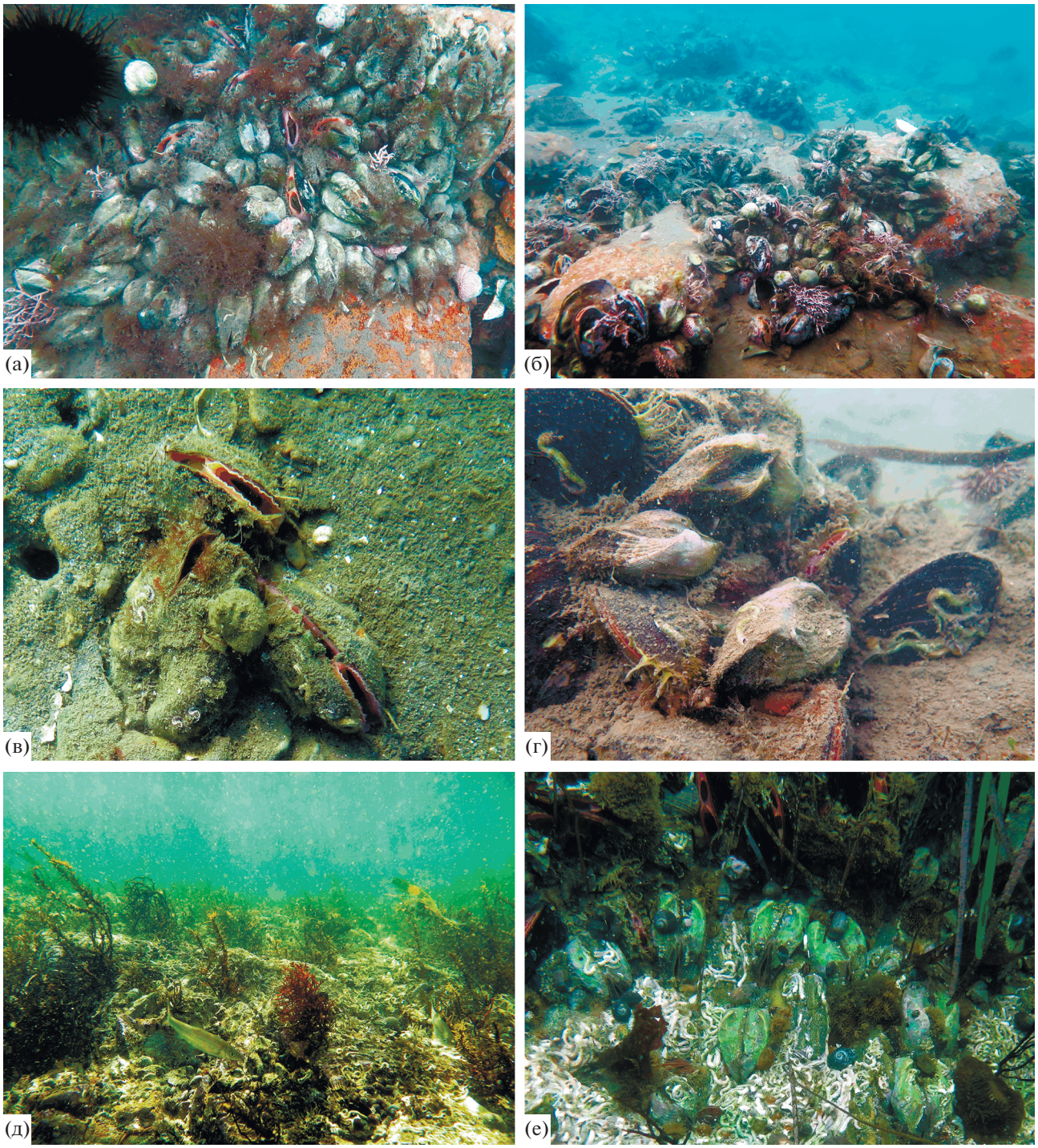

Рис. 2. Внешний вид поселений двустворчатого моллюска *Tetrarca boucardi* в разных биотопах. а, б – полигон 1, кутовая часть залива, валуны, илистый песок; в, г – полигон 2, район биостанции, илистый песок; д, е – полигон 3, скальный прибойный риф (часть филлоспадикса удалена).

составу и обилию, поэтому здесь условно можно было выделить две зоны обитания *T. boucardi*. В первой зоне (рис. 2д), распространявшейся от нижней границы литорали до глубины 50–70 см, биомасса зообентоса в среднем составляла 105.6 г/м^2. Наиболее высокой плотности поселения (до 350 экз/м^2) достигали мелкие седентарные полихеты семейства Serpulidae, известковые трубочки которых почти сплошь покрывали скалы, свободные от проростков бурой водоросли *Sar-*

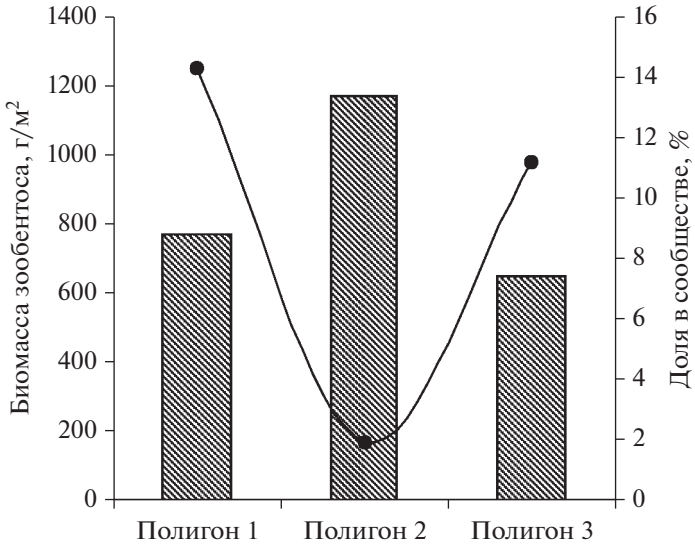

Рис. 3. Доля *Tetrarca boucardi* в сообществе зообентоса в районе полигонов 1, 2 и 3. Столбики – средняя биомасса зообентоса, г/м^2; линия – биомасса *T. boucardi*, % от средней биомассы зообентоса.

gassum sp. Их биомасса составляла 21.3 ± 19.7 г/м^2. Повсеместно на открытых скалах и в расщелинах встречались литорины (плотность поселения 93.8 ± ± 79.7 экз/м^2, биомасса – 17.8 ± 11.9 г/м^2). Многочисленным здесь был усоногий рак *Chthamalus dalli*, однако его биомасса, как и ряда других мелких животных, была сравнительно низкой. По этому показателю доминировали модиолусы (31.2 ± 29.0 г/м^2) с плотностью поселения около 1 экз/м^2. Тетрарка Боукарда, как и модиолусы, обычно селится в небольших промоинах, используя для прикрепления шероховатости скального субстрата. Плотность поселения данного вида здесь была выше, чем модиолусов (5.5 ± 4.5 экз/м^2), а биомасса ниже (28.7 ± 22.8 г/м^2).

За этой зоной в местах, защищенных от прямого воздействия волн, на скалах по периметру рифа на его гребне, склоне и в наиболее глубоких промоинах до 1.0–1.5 м произрастали кусты морской травы *Phyllospadix iwatensis*. К ней была приурочена обильная макрофауна, биомасса которой в среднем составляла 1188.8 г/м^2. Среди населения преобладали модиолусы с биомассой 460.1 ± ± 369.6 г/м^2 и плотностью поселения 7.0 ± 6.6 экз/м^2. Значительной здесь была биомасса серого морского ежа *S. intermedius* (224.2 ± 198.0 г/м^2) и двустворчатого моллюска *Mytilisepta keenae* (132.3 ± ± 129.7 г/м^2). Обильно была представлена и *T. boucardi* (рис. 2е; 3), максимальная плотность которой в ряде случаев превышала 100 экз/м^2, а биомасса достигала 597.0 г/м^2 (в среднем 116.7 ± 117.6 г/м^2). В относительно защищенных местах встречались единичные особи мидии Грея, черного морского ежа *M. nudus* и колонии губки *Halichondria* sp. Другие животные (брюхоногие моллюски, хитоны, полихеты, актинии и ракообразные), хотя и были довольно обычными, но в сумме составляли сравнительно небольшую долю от общей биомассы сообщества (9.1%; около 109 г/м^2) (рис. 3). Глубже пояса филлоспадикса скалы, распространявшиеся в сторону моря в виде ниспадающих гребней и промоин, как и несколько более защищенные от прямых волн глыбы боковых сторон рифа, были почти лишены макробентоса. С глубины 4–5 м встречались единичные особи мидии Грея и балянусы. *T. boucardi* отмечена в виде немногочисленной молоди лишь в агрегациях митилид у основания склона на глубине 10–12 м.

Размерный состав поселений

В районе полигона 1 в кутовой части залива зарегистрированы особи *T. boucardi* с длиной раковины от 11 до 60 мм (рис. 4). Моллюски размером менее 30 мм были довольно немногочисленны (около 17%), наиболее обильно были представлены особи с длиной раковины 41–44 мм (более 22%). В размерно-частотном распределении наблюдался сдвиг в сторону преобладания относительно крупных животных.

В районе полигона 2 были зарегистрированы особи *T. boucardi* более широкого размерного диапазона с длиной раковины от 16 до 74 мм. В размерно-частотном распределении условно можно выделить две группы особей с длиной раковины менее 30 мм и от 30 до 60 мм. Почти 4% населения составляли моллюски с длиной раковины более 60 мм.

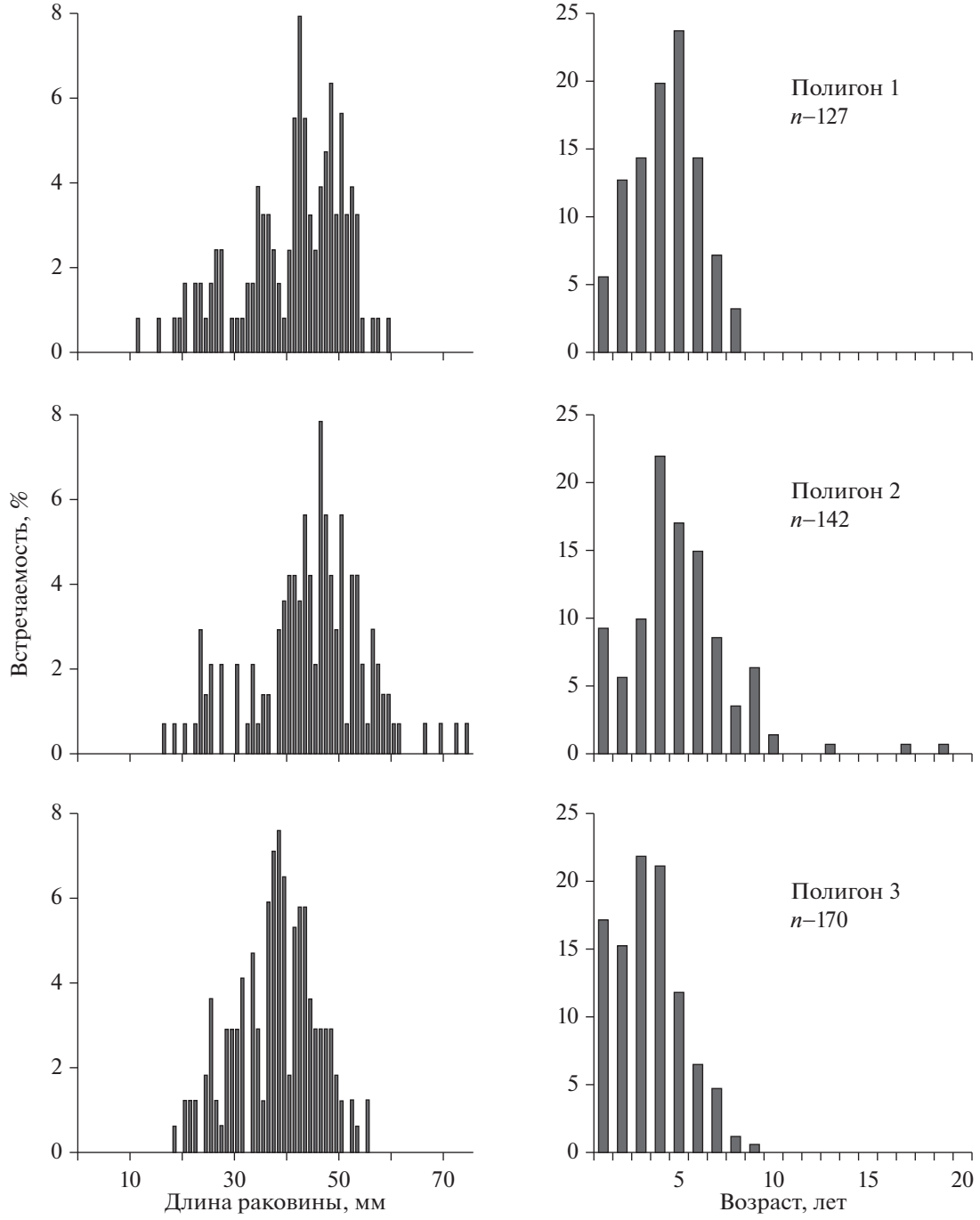

Рис. 4. Размерный (слева) и возрастной (справа) состав поселений *Tetrarca boucardi* в районе полигонов 1, 2 и 3.

На прибойном скальном рифе полигона 3 население *T. boucardi* было представлено особями с длиной раковины от 18 до 55 мм. Размерно-частотное распределение одномодальное, по численности преобладали (около 30%) моллюски размером 36–38 мм.

При множественном сравнении выборок моллюсков из разных районов залива с использованием критерия Крускала–Уоллиса зарегистрировано значимое различие их размерного состава ($P < 0.05$).

Возрастной состав поселений

В районе полигона 1 население *T. boucardi* было представлено особями от одного года до восьми лет (рис. 4). По численности заметно преобладали (43.3%) моллюски четырех и пяти лет. На полиго-

не 2 зарегистрированы особи от одного года до 19 лет. Основную часть населения (97.9%) представляли 1–10-летние моллюски. Пик численности (53.5%) формировали моллюски от четырех до шести лет. На полигоне 3 население *T. boucardi* было представлено особями в возрасте от одного года до девяти лет. Основную часть поселения (75.3%) составляли 1–4-летние моллюски.

При сравнении выборок моллюсков из разных частей залива зарегистрировано значимое (парный критерий Манна–Уитни; $P < 0.05$) отличие возрастного состава *T. boucardi* в районе полигона 3 от такового на полигонах 1 и 2, для которых различие носило случайный характер ($P = 0.051$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственное распределение донных организмов определяется комплексом факторов среды, среди которых важное значение имеют температура, характер грунта и гидродинамическая активность. Тесную связь распределения гидробионтов с их термопатией демонстрируют многочисленные натурные и экспериментальные свидетельства, полученные на разном уровне организации живых систем (см., например: Жирмунский, 1969; Zhirmunsky, 1973; Скарлато, 1981). В многолетнем аспекте температура является довольно консервативным фактором среды для каждой из географических локальностей. Поэтому не удивительно, что в настоящее время в распределении *Tetrarca boucardi* наблюдаются характерные черты, отмеченные 50–60 лет назад при исследовании состава, структуры и распределения донных биоценозов в прибрежных водах зал. Петра Великого (Скарлато и др., 1967): теплолюбивый вид образует наиболее плотные поселения в хорошо прогреваемых кутовых частях мелководных бухт и заливов. Было установлено, что в зал. Посьета в полузакрытых бухтах на сравнительно небольшой глубине 1.5–3.0 м преимущественно на твердых грунтах тетрарка Боукарда являлась руководящей формой и образовывала мощные поселения с биомассой до 1.2 кг/м^2 (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Скарлато, 1981). Смешанное поселение моллюсков, в котором *T. boucardi* являлась руководящей формой, известно и для кутовой части зал. Восток (полигон 1), где верхние слои воды летом прогреваются до 23–25°C (Степанов, 1976). Биомасса тетрарки здесь достигала почти 1.5 кг/м^2 (Погребов, Кашенко, 1976). Нами также отмечено это давнее поселение, хотя и с несколько меньшей биомассой моллюсков.

Результаты проведенного исследования показали, что глубже 3.0–3.5 м численность тетрарки Боукарда постепенно снижалась. Особенно отчетливо это было видно в районе полигона 2, характеризующегося относительной неизменностью биотопа, стабильной соленостью воды, отсутствием волнового воздействия и обилием крупных митилид – субстрата, потенциально пригодного для прикрепления этого моллюска (Селин, 2018). Заметно изменяются с глубиной температурные условия. На глубине около 5 м наблюдается термоклин, в результате которого температура воды, например, в июле–августе на 2–4°C ниже, чем у поверхности, – 16–18°C (Степанов, 1976; личные многолетние наблюдения). Здесь и вплоть до глубины 10 м наиболее благоприятная для жизнедеятельности тетрарки Боукарда температура, сравнимая с поверхностной, наблюдается в течение очень непродолжительного периода, поскольку уже в конце августа – начале сентября происходит перемешивание воды и образуется гомотермический слой. С дальнейшим увеличением глубины и, соответственно, со снижением температуры воды к изобате 20 м до 12–13°C численность тетрарки Боукарда уменьшается еще стремительнее, и ее находки в защищенных от волнобоя районах зал. Петра Великого на глубине более 10 м довольно немногочисленны и скудны, хотя не исключено, что в значительной мере это связано с возрастающим дефицитом благоприятного субстрата.

У открытых морских побережий и прибойных скальных участков численность тетрарки Боукарда низкая, обычно встречаются единичные особи и молодь (Скарлато и др., 1967; настоящее исследование). Вместе с тем нами обнаружены поселения этого вида на риффлете скальных рифов от нижней границы литорали до глубины 1.5 м. Возрастной состав и относительно высокая доля молоди в районе полигона 3 (рис. 4б) свидетельствуют о регулярном пополнении населения спатом и его высокой выживаемости. Это обусловлено тем, что вода на мелководье рифа в значительной мере ограждена поясом морской травы *Phyllospadix iwatensis* от активного перемешивания с прилежащей открытой частью залива и в весенне-летнее время в сублиторальных и литоральных ванночках и промоинах прогревается быстрее и значительнее, чем в других местах обитания тетрарки. Кроме этого, филлоспадикс, под пологом зарослей которого в переплетении корней концентрируется молодь моллюсков, по-видимому, защищает ее от выедания хищниками, как, например, сеть биссусных нитей мидии Грея и щетинки периостракума модиолусов способствуют выживанию их молоди (Свешников, 1977; Селин, 2018).

Согласно классификации биономических типов сублиторали (Лукин, Фадеев, 1982), обследованный риф относится к побережью третьей степени прибойности, т.е. умеренно защищенному. Летом и осенью в штормовую погоду во время подхода с юга и юго-запада циклонов население рифа испытывает повышенное гидродинамиче-

ское воздействие. В отдельные годы наблюдаются особенно сильные тайфуны. В этом случае большие волны с силой ударяются о фронтальную часть рифа, накрывают риф и стремительно распространяются над рифовой платформой, смывая животных и растения, вымывая из промоин и трещин мелкообломочный осадок, а вместе с ним и многих его обитателей. После шторма в береговых выбросах наряду с другими эпи- и инфаунальными животными обычны многочисленные одиночные особи *T. boucardi* и сростки из нескольких особей, к которым крепится пучок морской травы *P. iwatensis*, с помощью которого моллюски могут разноситься течением на большое расстояние. Это свидетельствует о том, что численность и продолжительность жизни тетрарки Боукарда в поселении на скальном рифе существенно зависят от частоты и силы волнового воздействия в штормовую погоду. Максимальный возраст тетрарки из этого поселения составил 8 лет, что значительно меньше отмеченной ранее продолжительности жизни моллюсков данного вида – 20 лет (Золотарев, 1980).

Сравнительно низкая продолжительность жизни тетрарки Боукарда (9 лет) и в районе полигона 1, что значительно меньше времени существования этого поселения. Поселение расположено в хорошо прогреваемой и закрытой от волнового воздействия кутовой части залива, что обеспечивает его регулярное, хотя и менее обильное, чем на прибойном рифе, пополнение молодью. Поселение характеризуется очень высокой скученностью моллюсков на камнях в пределах отдельных скоплений-щеток, не зарегистрированной в каком-либо другом месте. Здесь их численность и продолжительность жизни в значительной мере определяются факторами, зависящими от плотности поселения. Достаточно отметить, что большинство моллюсков старше трех лет имеют почти сквозные повреждения раковины, возникшие от постоянного механического стачивания створок в местах соприкосновения с соседними особями. Разрушению кальцитовой раковины также способствует слабокислотная среда, обычно характерная для подобных мелководных заиленных участков с высоким содержанием гуминовых соединений (Даувальтер, 2006).

В районе полигона 2 отсутствуют твердые грунты (скалы, валуны), характерные для станций 1 и 3. Для оседания, закрепления с помощью биссуса на субстрате и последующей жизнедеятельности молодь тетрарки Боукарда использует единственную относительно устойчивую поверхность – раковины модиолусов и мидии Грея. На начальном этапе жизни этот субстрат является благоприятным для тетрарки. Щетинистые выросты периостракума, сплошь покрывающие раковину относительно молодых модиолусов и присутствующие в области макушек у старых, защищают концентрирующуюся среди них молодь разных животных от выедания рыбой, ракообразными и другими хищниками (Селин, 2018). По мере роста тетрарке Боукарда требуется все бóльшая площадь для прикрепления биссуса, который у этого вида представляет собой монолитный массивный тяж, в отличие от многочисленных тонких ниточек биссуса митилид, заканчивающихся крохотной подошвой-диском (Иванов, Стрелков, 1949; Скарлато, 1981; Price, 1983; Вехова, 2007; Селин, 2021). Участки раковины модиолусов, покрытые щетинками, оказываются непригодными для прикрепления взрослеющих моллюсков, а свободные участки старых особей часто бывают заняты другими организмами или в какой-то степени погружены в осадок (Селин, 2011, 2018). Некоторые подрастающие моллюски отбрасывают биссус и переползают в иное место в поисках благоприятных условий, а другие погибают. В целом, несмотря на высокую плотность поселения модиолусов и мидии Грея, площадь субстрата, благоприятного для прикрепления тетрарки, здесь весьма ограничена, что является фактором, снижающим ее численность. Наряду с этим сравнительно низкая плотность поселения *T. boucardi* в условиях отсутствия неблагоприятного волнового воздействия способствует тому, что в данном биотопе моллюски имеют неповрежденную раковину, достигают больших размеров тела и продолжительность их жизни здесь почти в 2 раза выше, чем в других местах обитания.

Таким образом, результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что в зал. Петра Великого Японского моря *T. boucardi* обитает не только в местах, защищенных от воздействия волн, но и у относительно открытых прибойных побережий. Моллюски образуют устойчивые регулярно пополняемые молодью многолетние поселения и являются доминирующим, руководящим или просто банальным видом донного населения, составляющим от 2 до 26% от суммарной биомассы сопутствующего зообентоса. Наиболее обильные поселения *T. boucardi* приурочены к твердым грунтам, обеспечивающим прочное биссусное прикрепление. На мягких грунтах моллюски встречаются, когда спат находит достаточно устойчивый субстрат в виде друз мидий и модиолусов, предметов антропогенного происхождения, возвышающихся над осадком, либо в случае заноса моллюсков, смытых со скал и валунов в штормовую погоду. Возможно также расселение тетрарки Боукарда и ранней весной с уносимыми от мелководья льдинами и вмерзшими в них растениями и животными. В зал. Петра Великого массовые скопления моллюски образуют на глубине до 3–4 м, но встречаются и на глубине до 20 м. В прибрежных водах Японии на глубине 140–200 м и у о-ва Монерон недалеко от юго-западного побережья о-ва Сахалин на глубине 40–80 м обнару-

жены лишь молодые однолетние особи и пустые раковины тетрарки (Ромейко, Каменев, 1985; Lutaenko, 1999). По-видимому, здесь отсутствуют условия, пригодные для формирования устойчивых многовозрастных поселений этих моллюсков.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность анонимным коллегам за конструктивные критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бергер В.Я., Ярославцева Л.М., Ярославцев П.В. Устойчивость к опреснению и эффективность изолирующей реакции некоторых моллюсков Японского моря // Биол. моря. 1982. № 2. С. 24–28.

Вехова Е.Е. Сравнительная морфология биссусных нитей трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 2. С. 154–162.

Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология // Тр. ЗИН АН СССР. 1967. Т. 42. С. 5–152.

Даувальтер В.А. Исследование физического и химического состава донных отложений при оценке экологического состояния водоемов: учеб. пособие. Мурманск: Изд-во МГТУ. 2006. 84 с.

Дроздов А.Л., Шарина С.Н., Тюрин С.А. Ультраструктура сперматозоидов у представителей шести семейств двустворчатых моллюсков из залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 3. С. 205–211.

Евсеев Г.А., Яковлев Ю.М. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей. Владивосток: ПК Поликон. 2006. 120 с.

Жирмунский А.В. Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток моллюсков Белого моря в связи с вертикальным распределением видов и историей формирования фауны // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 6. С. 686–703.

Закс И.Г. Морские беспозвоночные Дальнего Востока. М.; Хабаровск: Дальневост. краевое изд-во. 1933. 116 с.

Золотарев В.Н. Строение раковин двустворчатых моллюсков залива Восток Японского моря // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 99–121.

Золотарев В.Н. Продолжительность жизни двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей // Биол. моря. 1980. № 6. С. 3–12.

Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 1989. 112 с.

Иванов А.В., Стрелков А.А. Промысловые беспозвоночные дальневосточных морей. Описание строения и атлас анатомии. Владивосток: Приморское краевое изд-во. 1949. 104 с.

Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2005. 627 с.

Куликова В.А., Калашникова С.А., Айздайчер Н.А. Развитие и морфология личинок *Arca boucardi* (Mytilida, Arcidae), полученных в культуре // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 5. С. 770–773.

Лукин В.И., Фадеев В.И. Особенности планирования гидробиологических работ на акваториях большой протяженности // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. С. 13–20.

Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 63–82.

Разин А.И. Морские промысловые моллюски южного Приморья // Изв. ТИНРО. 1934. Т. 8. 100 с.

Ромейко Л.В., Каменев Г.М. Двустворчатые моллюски сублиторальной зоны острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1985. С. 85–101.

Селин Н.И. Использование фотометода в исследованиях состава и обилия гидробионтов, обитающих на мягких грунтах // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 3. С. 222–228.

Селин Н.И. Состав и структура смешанных поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 5. С. 307–316.

Селин Н.И. Морфология биссуса и прочность прикрепления к субстрату двустворчатого моллюска *Arca boucardi* Jousseaume, 1894 (Arcidae) // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 5. С. 355–358.

Свешников В.А. Структура жизненного цикла дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker) // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236. № 4. С. 1028–1031.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 479 с.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет (Японское море) // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 5(13). С. 5–61.

Степанов В.В. Характеристика температуры и солености вод залива Восток Японского моря // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 12–22.

Токмакова Н.П., Галимулина Н.А., Анисимов А.П. Морфофункциональная характеристика и уровни плоидности клеток пищеварительной железы двустворчатых моллюсков в связи с проблемой сома-

тической полиплоидии // Биол. моря. 2006. Т. 32. № 4. С. 270–276.

Higo S., Callomon P., Goto Y. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing Mollusca of Japan: Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora, Scaphopoda. Elle Sci. Publ. 1999. 748 p.

Lutaenko K.A. Additional data on the fauna of bivalve mollusks of the Russian continental coast of the Sea of Japan: Middle Primorye and Nakhodka Bay // Publ. Seto Mar. Bioi. Lab. 1999. V. 38. № 5–6. P. 255–286.

Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. Catalogue of the living Bivalvia of the continental coast of the Sea of Japan (East Sea). Vladivostok: Dalnauka. 2012. 247 p.

Okutani T. Marine mollusks in Japan. Tokyo: Tokai Univ. Press. 2000. 1174 p.

Price H.A. Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia) // J. Molluscan Stud. 1983. V. 49. P. 9–17.

Zhirmunsky A.V. Vertical distribution and cellular heat resistance of bottom animals from the Possyet Bay (Japan Sea) // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1973. V. 24. P. 247–255.

The Spatial Distribution and Composition of Populations of the Bivalve *Tetrarca boucardi* (Jousseaume, 1894) (Arcidae) in Vostok Bay, Sea of Japan

N. I. Selin

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

The vertical distribution of the bivalve *Tetrarca boucardi* was studied at several sites in Vostok Bay, which largely characterize the diversity of biotopes of the upper subtidal zone of Peter the Great Bay (the Sea of Japan). In this part of the species range, at a depth of 0.5–10 m, *T. boucardi* forms stable perennial populations, in which there is a regular recruitment of juveniles; the population lifetime apparently many times exceeds the bivalve's individual lifespan. The maximum shell length of *T. boucardi* was 74 mm; the maximum individual age was 19 years. The most abundant aggregations of *T. boucardi* with a biomass of 530 g/m^2 (36.7% of the total biomass of macrozoobenthos) were found in shallow water at a depth of about 3 m in semi-protected inner parts of the bay, which are well warmed in summer. For the first time, it was found that relatively sheltered habitats on wave-exposed rock reefs mainly at a depth of 0.5–1.5 m are also favorable for the species (average biomass, 72.7 g/m^2; 11.2%). *T. boucardi* also occurred on soft bottoms at a depth of 1–10 m (average biomass, 22.2 g/m^2; about 2%) m in druses of large bivalves *Modiolus kurilensis* and *Crenomytilus grayanus*. Local differences in the abundance and composition of *T. boucardi* populations are discussed in relation to the habitat conditions.

Keywords: bivalve mollusk *Tetrarca boucardi*, vertical distribution, size and age composition, habitat conditions, associated fauna, Peter the Great Bay, Sea of Japan

EDN: MCXGOT
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 101–110

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 597.553.2.591.134.3

СЕЗОННАЯ И ГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКЛЕРИТОГРАММ ЧЕШУИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE)

© 2022 г. А. М. Каев[1], *, Л. В. Ромасенко[1], Д. А. Каев[2]

[1]*Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО), Южно-Сахалинск 693023, Россия*

[2]*Дальневосточный федеральный университет (ДВФУ), Владивосток 690922, Россия*

**e-mail: kaev@outlook.com*

Поступила в редакцию 19.04.2021 г.
После доработки 28.10.2021 г.
Принята к публикации 27.01.2022 г.

Объектом исследования послужила горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), пойманная в морском прибрежье и реках юго-восточного побережья о-ва Сахалин в 2005–2020 гг. На чешуе рыб в среднем насчитывали по 36.3 (SD = 2.43) склерита – от 33.6 до 38.1 у разных поколений. Для сравнения межсклеритных расстояний на чешуе разных рыб все склеритограммы были нормализованы к 36 склеритам. Значение критерия Фишера при оценке разности межсклеритных расстояний у рыб из проб, собранных в течение сезона, в среднем составило 1.95, а у рыб, собранных в разные годы, – 29.89, что свидетельствует о существенных различиях в профиле склеритограмм чешуи у рыб разных поколений.

Ключевые слова: горбуша, остров Сахалин, чешуя, количество склеритов, межсклеритные расстояния

DOI: 10.31857/S0134347522020061

При изучении такой регистрирующей структуры, как чешуя рыб, со второй половины XX в. применяются склеритограммы (Дгебуадзе, Чернова, 2009). Статистический анализ промеров межсклеритных расстояний, несмотря на критические замечания (Чернова и др., 2017), позволяет решать разные задачи. Определение возраста и темпа роста по чешуе в ряде случаев оказывается достовернее, чем по отолитам (Courtney et al., 2000; Kaneto et al., 2017). При изучении тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* склеритограммы широко используются для выяснения происхождения рыб (Каев, 1998, 2015а; Бугаев и др., 2012; Fukuwaka, 1998; Walker et al., 1998; Howard et al., 2016; Yasumiishi et al., 2016). В то же время практически отсутствуют работы, в которых темп роста рассматривается как один из показателей динамики стада (Никольский, 1974). В связи с этим целью данного исследования является изучение сезонной и межгодовой динамики межсклеритных расстояний на чешуе горбуши *O. gorbuscha* (Salmonidae) для сравнения роста рыб разных поколений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужила горбуша юго-восточного побережья о-ва Сахалин, которое характеризуется наиболее высокой численностью этого вида. Образцы чешуи были собраны в 2005–2020 гг. по стандартной методике (McLellan, 1987) у рыб, пойманных закидными неводами или сетями в нижней части рек и ставными неводами вдоль сравнительно небольшого участка побережья (рис. 1). Число изученных чешуй зависело не только от объема собранных проб (ежегодно по 2–6 проб, как правило, по 100 рыб в каждой), но и от качества чешуйных пластинок (отбраковывались образцы с поврежденным краем, с выраженной деформацией склеритного рисунка, а также с разрушенной или сильно деформированной центральной частью). Всего изучено 2946 образцов. Подсчет числа склеритов и их измерение проводили от центра чешуи по визуально выбираемому наибольшему радиусу. Сначала измерения выполняли с помощью системы анализа биологических препаратов (OPRS) фирмы “Биосоникс”. Последующий отказ от данного метода был связан с необходимостью многочисленных исправлений из-за дублирования измерений одного и того же склерита, его пропуска при нечетком рисунке, а также из-за измерения расстояний до попадавшихся на чешуе точечных загрязнений. Измерения стали проводить с точностью до 0.5 мм на распечатках фотографий чешуи с радиусом около 25 см. До начала измерений изучали характер склеритных образований и выбирали опти-

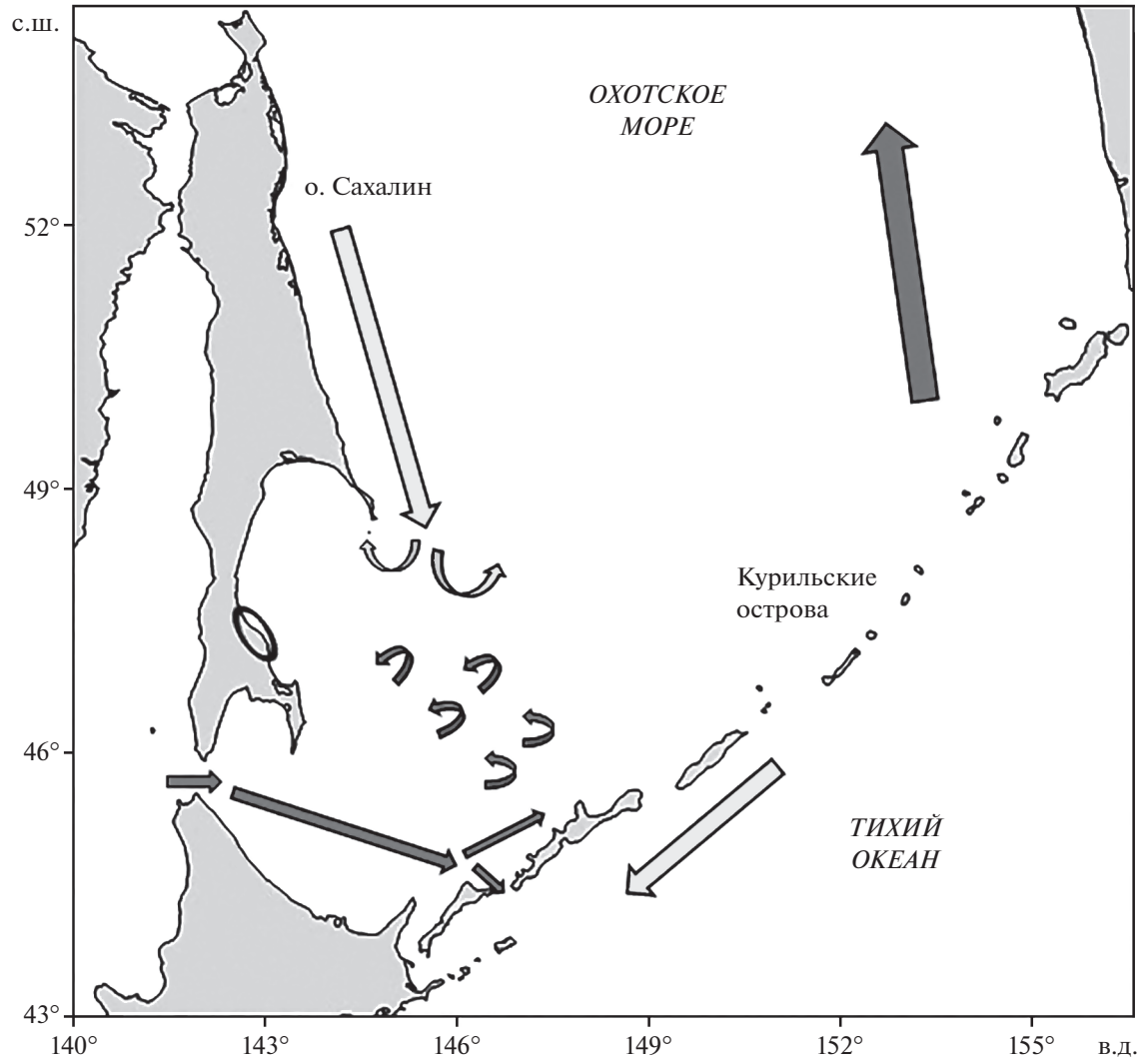

Рис. 1. Район сбора проб горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье о-ва Сахалин (эллипс) и генерализованная схема теплых (темные стрелки) и холодных (светлые стрелки) течений в южной части Охотского моря и в прикурильских водах Тихого океана.

мальное направление радиуса для минимизации завышения или занижения количества подсчитываемых склеритов вследствие хаотичного расположения мест их раздвоения или слияния. При этом изменения последовательно расположенных межсклеритных расстояний, связанные с небольшим смещением выбираемого радиуса (до 15°), не выходили за пределы внутригрупповой изменчивости данного параметра в исследуемой пробе (Каев, Пулькина, 2016). Следующим нюансом, вносящим коррективы в процесс измерения, является деформация центральной части чешуи, в первую очередь, центральной чешуйной пластинки (ЦЧП), у рыб с развивающимися брачными изменениями. Поэтому измерение расстояний до каждого последующего склерита начинали от ЦЧП. По краю чешуи часто встречались склериты с незавершенным ростом. В этих случаях, если дистанция от предыдущего склерита до края чешуи не превышала трети предыдущего межсклеритного расстояния, данный прирост добавляли к таковому предыдущего завершенного склерита.

Межсклеритные расстояния могут значительно меняться по периметру соседних склеритов, поэтому первичные данные измерений сглажены с применением минимального шага (по трем смежным значениям), чтобы сохранить все имеющиеся на чешуе чередования групп сужающихся или расширяющихся межсклеритных расстояний. Для стандартизации данных (вариации направлений измеряемого радиуса, изменения формы и размеров чешуи) межсклеритные расстояния выражены в процентах к их суммарному значению. В публикациях разных авторов не ого-

варивается принцип выделения как первой годовой зоны роста (ПГЗ), так и второй (ВГЗ). Во избежание субъективности внешней границей ПГЗ считали средний из пяти смежных склеритов в зоне годового кольца с минимальной суммой межсклеритных расстояний. В случае наличия разных вариантов (смещение на 1–2 склерита не изменяло результат) выбирали вариант с наибольшим удалением от центра чешуи (Каев, 2015а). Прямое сопоставление межсклеритных расстояний затруднительно из-за вариации числа склеритов в ПГЗ на чешуе разных рыб, поэтому анализ проводится или по отдельным группам склеритов (Иванков и др., 1996; Вялова и др., 1999; Бугаев, 2005), или по расчетной ширине условных склеритов при нормировании их числа к какому-либо единому значению (Темных, 1998). В данном исследовании использовано нормирование.

При попарном сравнении склеритограмм, усредненных для тех или иных групп горбуши, оценивали различия между средними значениями межсклеритных расстояний в соответствии с их порядковым номером. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера. Статистическая обработка материалов проведена в среде Windows в программе Microsoft Office Excel. Проверка для каждого поколения горбуши всей совокупности значений межсклеритных расстояний, использованных при построении склеритограмм, на соответствие нормальному распределению (по критерию $X^{2(k)}$) выполнена с применением программы “Statistica”. В тексте использованы следующие обозначения: M – среднее значение, SD – среднее квадратичное отклонение, r – коэффициент корреляции Пирсона, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – объем выборки, F – критерий Фишера, FL – длина по Смитту.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На чешуе горбуши в среднем насчитывалось по 36.3 склерита – от 33.6 до 38.1 у разных поколений (табл. 1). Размах индивидуальных колебаний был существенно шире; в разные годы у рыб разных поколений наименьшее число склеритов варьировало от 28 до 33, наибольшее – от 40 до 44. Наименьшая амплитуда (от 33 до 42 склеритов) отмечена у рыб в 2009 г., однако это связано не только с небольшой выборкой, так как при наибольшей выборке в 2016 г. размах индивидуальных колебаний (от 31 до 44 склеритов) не был экстремально большим. Проанализированные образцы чешуи были собраны в разные годы с 21 июля по 31 августа, при этом 72.7% проб – с 6 по 25 августа, т.е. в период наиболее интенсивных подходов горбуши. В этой связи рассмотрим распределения по числу склеритов в ПГЗ и ВГЗ на чешуе рыб в 2016 г. с широким диапазоном сроков их поимки (рис. 2). В пяти пробах распределения в ПГЗ были практически идентичными, и лишь в одной пробе (3 августа) модальные группы были несколько смещены в сторону бóльших порядковых номеров склеритов. В результате данная проба по среднему значению числа склеритов в ПГЗ (табл. 2) отличалась от первой ($p < 0.05$) и последующих проб ($p < 0.01$). Распределения по числу склеритов и их средние значения для ВГЗ чешуи во всех пробах были идентичными.

Судя по средним значениям длины тела горбуши и числу склеритов на ее чешуе, количество последних увеличивается в поколениях с более быстрым ростом рыб ($r = 0.50$, $p < 0.05$). Однако такая связь становится существенно слабее при сопоставлении индивидуальных значений – в среднем $r = 0.27$ (от 0.06 до 0.55 у разных поколений). Примерно две трети радиуса чешуи приходится на ПГЗ, в которой в среднем насчитывается по 23.4 склерита (от 22.2 до 25.0 у разных поколений) по сравнению с 12.9 склерита (от 10.9 до 14.1 у разных поколений) в ВГЗ роста чешуи. У поколений с более крупными рыбами число склеритов на чешуе было, как правило, больше, что особенно заметно в ПГЗ ($r = 0.53$, $p < 0.05$) по сравнению с ВГЗ ($r = 0.20$, $p > 0.05$). Однако и в этом случае результат существенно корректируется при сопоставлении индивидуальных значений этих параметров. Так, корреляция числа склеритов в ПГЗ с длиной тела рыб у разных поколений изменялась от −0.10 до 0.28 (в среднем 0.12), в ВГЗ – от 0.10 до 0.46 (в среднем 0.25). Обратим внимание и на такую особенность, как различие по числу склеритов в ПГЗ и ВГЗ – от 8.5 до 12.4 у разных поколений. В случае пропорционального увеличения числа склеритов в ПГЗ и ВГЗ корреляция между данным увеличивающимся различием и суммарным числом склеритов на чешуе стремилась бы к 1, однако фактически отмечено отсутствие корреляции между этими параметрами при анализе как средних значений для поколений ($r = -0.07$), так и индивидуальных значений в поколениях ($r = 0.02$).

Учитывая расхождения по числу склеритов, для сопоставления межсклеритных расстояний склеритограммы всех рыб каждого из поколений были нормированы к 36 склеритам, т.е. к их среднему значению у горбуши за изученный период. Анализ полученных массивов данных показал, что из 560 эмпирических распределений в 61 случае уровень отличия от нормального распределения превышал первый ($p < 0.05$), в 18 случаях второй ($p < 0.01$) и только в 9 случаях третий уровень статистической значимости ($p < 0.001$), что приемлемо для биологических исследований (Плохинский, 1970). Необходимо отметить, что появление больших значений $X^{2(k)}$ было не хаотичным, а приуроченным в основном к определенным фрагментам склеритограмм (рис. 3).

Таблица 1. Средние значения длины тела (*FL*) и числа склеритов на чешуе у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье о-ва Сахалин в разные годы

Год	*FL*, см	Число склеритов				*N*, экз.
		первая годовая зона		вся чешуя		
		M	*SD*	*M*	*SD*	
2005	44.4	22.7	2.13	35.0	2.29	137
2006	46.8	24.0	1.70	37.1	2.30	142
2007	45.8	24.0	1.84	37.2	2.59	117
2008	48.0	23.7	1.73	37.4	2.49	121
2009	50.2	25.0	1.66	38.1	2.07	81
2010	47.2	23.1	1.72	36.8	2.57	144
2011	45.9	22.6	1.90	35.9	2.46	214
2012	44.9	22.2	1.67	36.0	2.40	149
2013	49.6	24.5	1.79	36.7	2.65	202
2014	47.6	24.0	1.90	36.7	2.58	227
2015	50.2	23.3	2.06	37.4	2.36	165
2016	45.6	23.5	1.63	36.8	2.36	475
2017	49.9	22.8	1.95	35.6	2.68	186
2018	44.8	22.7	1.94	33.6	2.43	215
2019	48.2	23.9	1.83	35.7	2.38	189
2020	46.9	22.4	1.78	34.4	2.31	182

Таблица 2. Средние значения числа склеритов в первой (ПГЗ) и второй (ВГЗ) годовых зонах роста чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с юго-восточного побережья о-ва Сахалин в разные даты сбора в 2016 г.

Дата сбора	Число склеритов				*N*, экз.
	ПГЗ		ВГЗ		
	M	*SD*	*M*	*SD*	
29 июля	23.44	1.590	13.48	2.233	80
3 августа	24.09	1.737	13.38	1.803	76
8 августа	23.69	1.718	13.42	1.905	85
12 августа	23.35	1.666	13.02	1.705	89
19 августа	23.28	1.522	13.09	1.706	74
25 августа	23.28	1.365	12.97	1.594	71

При сопоставлении склеритограмм чешуи рыб разного пола установлено их почти полное сходство (рис. 4). Так, при оценке разности расстояний между склеритами с одинаковыми порядковыми номерами у самцов и самок в каждом поколении из 560 сравниваемых пар только в 40 парах значения превысили первый (*F* от 3.90 до 6.71), в четырех парах – второй (от 7.10 до 8.80) и в двух парах – третий порог статистической значимости (11.83 и 11.92). Наибольшие значения критерия Фишера характеризовали разницу в значениях расстояний между склеритами последних порядковых номеров.

Большое сходство склеритограмм у рыб разного пола позволило провести их суммарное сравнение между разными пробами одного года сбора, а также между разными поколениями горбуши. Различия по величине межсклеритных расстояний у рыб из разных проб в среднем были существенно меньше. Так, из 1645 сравниваемых пар только в 151 паре значения *F* (от 3.90 до 6.85, в среднем 5.11) превысили первый, в 75 парах (от 6.88 до 11.37, в среднем 8.60) – второй, в 32 парах (от 11.61 до 21.40, в среднем 14.91) – третий уровень статистической значимости. Иная ситуация наблюдалась при сопоставлении склеритограмм разных поколений горбуши. Из 4200 сравниваемых

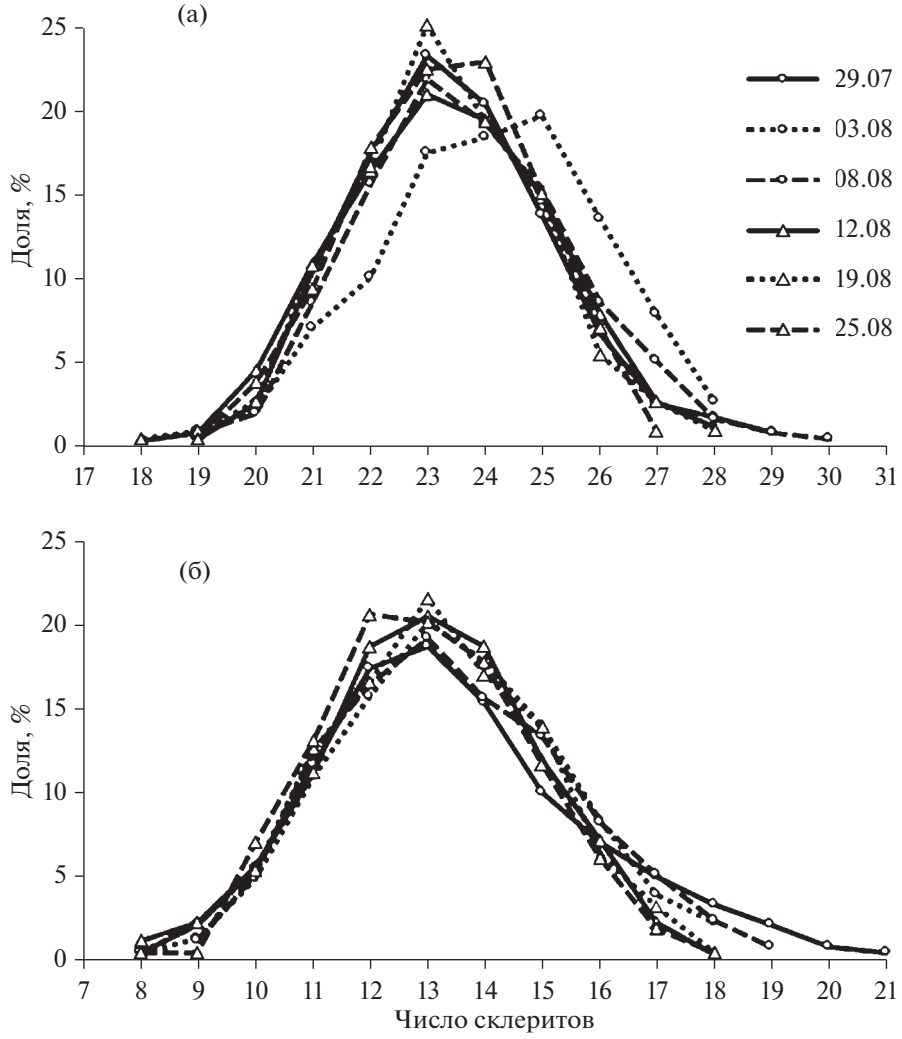

Рис. 2. Распределения по числу склеритов в первой (а) и второй (б) годовых зонах роста чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из проб с разными датами сбора на юго-восточном побережье о-ва Сахалин в 2016 г.

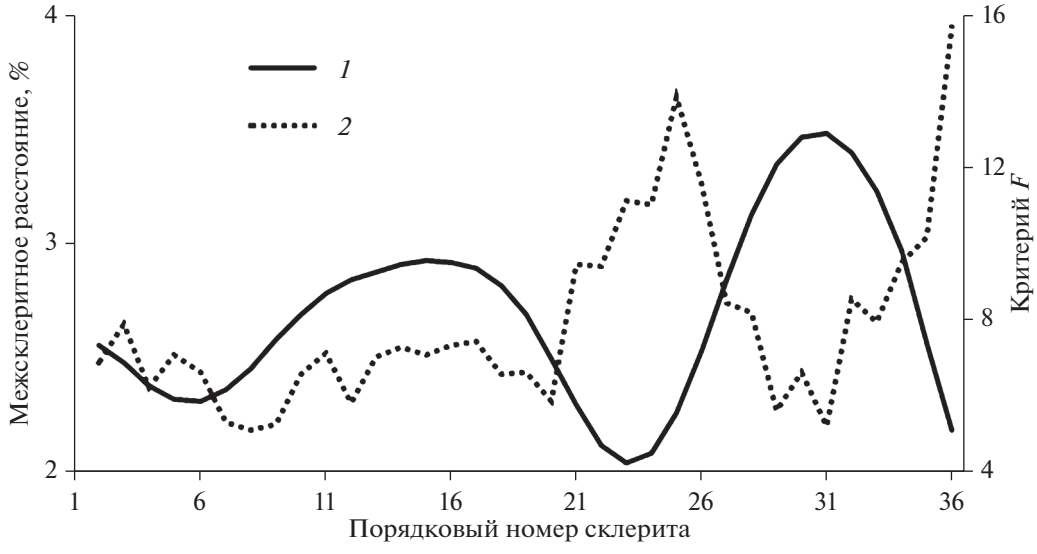

Рис. 3. Средняя для всех изученных поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* склекритограмма чешуи (*1*) и средние значения критерия $X^{2(k)}$ (*2*) при анализе распределений межсклеритных расстояний.

Рис. 4. Средние для всех изученных поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* склеритограммы чешуи рыб разного пола (*1* – самцы, *2* – самки) и значения критерия Фишера (*3*) при сопоставлении межсклеритных расстояний.

мых пар межсклеритных расстояний значения *F* превысили первый, второй и третий уровни статистической значимости соответственно в 360 (от 3.90 до 6.79, в среднем 5.30), 387 (от 6.70 до 11.7, в среднем 8.81) и 2082 (от 11.01 до 538.49, в среднем 56.92) парах. Принципиальное различие между этими вариантами состоит не только в огромной разнице значений *F* (в среднем 1.95 при сезонном сопоставлении против 29.89 при межгодовом сопоставлении склеритограмм), но и в соотношении количества полученных значений *F*, соответствующих рангам $p < 0.05$, 0.01 и 0.001. Если при сопоставлении склеритограмм рыб из разных проб одного года число значений, соответствующих этим рангам, уменьшается (9.2, 4.6 и 1.9% от суммарного количества измерений), то при сопоставлении склеритограмм рыб разных поколений, напротив, увеличивается (8.6, 9.2 и 49.5%). Расхождения между межсклеритными расстояниями на чешуе рыб разных поколений с наиболее высоким уровнем статистической достоверности расположены не хаотично, а сгруппированы по отдельным фрагментам склеритограмм (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Чешую рыб используют для изучения их роста, поскольку количество склеритов отражает реальный возраст особей, хотя существует иная точка зрения, в соответствии с которой темп нарастания регистрирующих структур на чешуе и отолитах связан с темпом линейного роста рыб (Гончаров, 1981; Secor, Dean, 1985). Данное мнение, очевидно, справедливо, так как скорость обменных процессов и развития рыб как пойкилотермных животных неминуемо должна корректироваться температурой среды. Однако, исходя из полученных результатов (Каев, 2003; Thomas et al., 2019), можно полагать, что динамика закладки склеритов на чешуе лососевых рыб более консервативна, чем динамика соматического роста, и менее подвержена влиянию среды. Вследствие этого амплитуда изменения числа склеритов на чешуе рыб изученных поколений довольно мала ($M = 36.3$, $SD = 2.43$, $n = 16$ поколений). Даже у экстремальных по этому признаку поколений расхождение в темпе прироста склеритов на чешуе рыб составило лишь 0.32 склерита в месяц. Диссонансом могут выглядеть отдельные пробы с отличающимся числом склеритов на чешуе рыб по сравнению с другими пробами, собранными в этом же году, например, в 2016 г. Причиной отчасти послужила большая площадь дополнительной зоны суженных склеритов в зоне годового кольца. В то же время увеличение числа склеритов в ПГЗ не отразилось на профиле склеритограммы, судя по тому, что величина средних значений критерия *F* при сопоставлении межсклеритных расстояний на чешуе рыб этой пробы с таковыми других проб (от 0.90 до 1.12) не показала статистически достоверных различий, как и при их сравнении между остальными пробами (от 0.56 до 2.58). Тем самым подтверждено ранее сделанное заключение о более лабильном характере числа склеритов на чешуе по сравнению с профилем склеритограмм, отражающим реальные условия жизни горбуши конкретного поколения (Каев, 2015б). Это заключение вполне согласуется с результатами изучения кеты *Oncorhynchus keta* и нерки *O. nerka*, свидетельствующими о том, что межсклеритное расстояние является показателем скорости соматического роста лососей (Fukuwaka, 1998). Сходство числа

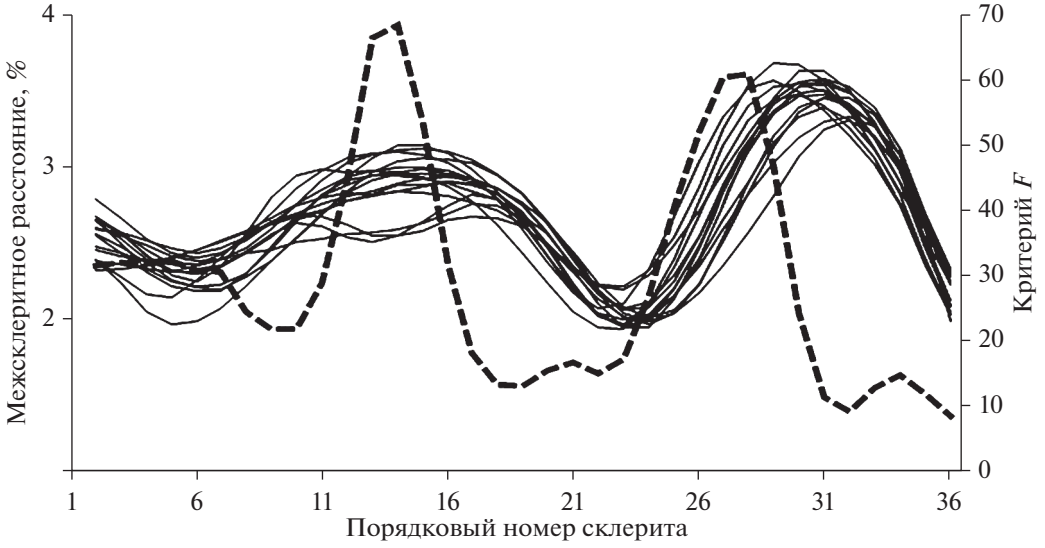

Рис. 5. Склеритограммы чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* разных поколений (сплошные линии) и средние значения критерия Фишера (*F*) (пунктирная линия) при сопоставлении межсклеритных расстояний.

склеритов в ПГЗ и ВГЗ на чешуе горбуши с разными сроками подхода к побережью вполне объясняется соответствием динамик покатной и нерестовой миграций в пределах одного поколения, т.е. рано скатившиеся из рек особи раньше возвращаются на нерест, и наоборот (Каев, 2003). Продолжительность морского периода жизни горбуши мало меняется у разных поколений, так как изменение сроков подхода к побережью основной массы рыб в большей мере связано с соотношением численности в нерестовой части популяции разных темпоральных форм, чем с продолжительностью их жизни в морских водах (Каев, 2015б).

Можно полагать, что профили склеритограмм чешуи горбуши хорошо отражают основные изменения в хронологии ее морского периода жизни. Первые 1.5–2.0 мес. мальки нагуливаются в прибрежных районах моря вблизи рек своего нереста. Освоение открытых вод Охотского моря начинается в конце июля и продолжается в августе, хотя в этом месяце основная часть молоди все еще находится в пределах внутреннего шельфа. Быстрое заселение молодью горбуши открытой эпипелагиали происходит в сентябре, но уже в конце этого месяца начинается ее постепенное смещение в южную глубоководную часть моря, где во второй половине осени сосредоточивается преобладающая часть сеголеток (Шунтов, Темных, 2008). Прибрежные зоны южной части Сахалина и южных Курильских островов находятся под воздействием вихревых образований теплого течения Соя, что, по-видимому, определяет большие приросты при формировании первых склеритов. Наличие последующего локального минимума связано, возможно, с миграцией молоди через относительно холодные воды Восточно-Сахалинского течения (Чернявский, 1981). По более поздним данным интенсивность этого течения в летний период сильно ослабевает (Пищальник и др., 2003), поэтому локальный минимум на склеритограммах чешуи у горбуши о-ва Итуруп выражен слабее (Каев, Животовский, 2017). У горбуши с западного побережья Камчатки аналогичный локальный минимум на склеритограммах чешуи не прослеживается (Темных, 1998), вследствие того, что водный режим вдоль этого побережья, как и в южно-центральной части Охотского моря, определяется притоком вод из океана через северные проливы Курильской гряды.

Основным районом летне-осеннего нагула сеголеток горбуши в Охотском море служит его глубоководная часть (Шунтов, Темных, 2008), где наблюдается самое большое количество макрозоопланктона на единицу биомассы нектона (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). При изобилии кормовой базы у ювенильных лососей с повышением температуры воды (в пределах оптимума) увеличивается уровень обмена и возрастает доля энергетических трат на рост, вследствие чего в сентябре–октябре наблюдаются наибольшие приросты их тела (Ерохин, Шершнева, 2007). Тем не менее и в этом весьма благоприятном для нагула районе у некоторых поколений отмечалось снижение темпа роста, что привело к пиковым величинам значений *F* при сопоставлении межсклеритных расстояний (рис. 5).

Поздней осенью начинается выход горбуши в океан в основном через проливы южной половины Курильской островной гряды. В это же время сильно замедляется ее линейный рост (Шунтов,

Темных, 2008). Зимовальные скопления охотоморских стад горбуши занимают в северо-западной части Тихого океана огромную акваторию, главным образом вдоль Субарктического фронта с широким диапазоном температур, причем выраженного предпочтения более холодных или теплых водных масс не отмечено (Шунтов, Темных, 2011; Фигуркин, Найденко, 2013). Скопления годовиков горбуши были обнаружены даже в южной части Охотского моря в первой декаде марта 1990 г. и во второй половине января 1991 г. (Радченко и др., 1997). Судя по уловам зоопланктона и наполнению желудков, проблем с обеспеченностью пищей горбуши в зимних условиях не наблюдалось (Найденко, Темных, 2016). Существенное замедление роста рыб в это время связано не с дефицитом пищи, а с неминуемым замедлением обменных процессов в условиях низких температур. Следствием столь большой вариабельности как сроков перемещения из Охотского моря в Тихий океан, так и условий обитания в период зимовки, очевидно, было появление очередных пиковых величин рассчитанных значений F при сопоставлении межсклеритных расстояний на чешуе, формируемой у разных поколений горбуши при переходе от зимовки к летнему нагулу (рис. 5). Вероятно, с этим связана и диспропорция в соотношении числа склеритов в ПГЗ и ВГЗ как у разных поколений рыб, так и в пределах одного поколения. Более того, у некоторых рыб на чешуе отмечено как бы по два годовых кольца из двух–четырех склеритов, разделенных одним–двумя склеритами со значительно более широкими межсклеритными расстояниями.

Почти полное сходство склеритограмм чешуи рыб разного пола дает возможность увеличить объем выборок при изучении особенностей роста разных поколений горбуши. Небольшое расхождение в склеритограммах у рыб разного пола наблюдается лишь при завершении морского периода жизни, когда у самок быстрее снижается темп роста вследствие интенсивного полового созревания (рис. 4). Сопоставление склеритограмм показало, что они имеют весьма сходный профиль у рыб из разных проб, собранных в течение одного года, но существенно различаются у разных поколений горбуши. Как следствие, значения F при оценке разности межсклеритных расстояний в среднем составили в первом случае 1.95 ($p > 0.05$), а во втором – 29.89 ($p < 0.001$), что сопоставимо с таковыми у горбуши из разных районов воспроизводства (Каев, 2015а; Каев и др., 2020). Таким образом, профиль склеритограмм позволяет судить об особенностях нагула того или иного поколения горбуши. В то же время подобный уровень различий межсклеритных расстояний у рыб разных поколений исключает возможность использования структуры чешуи для выяснения происхождения горбуши в смешанных уловах в случаях, когда исследуемые и тестовые образцы чешуи собраны в разные годы.

В связи с установленными особенностями формирования склеритов на чешуе горбуши при обитании в морских водах становится понятным происхождение двух групп пиковых значений $X^{2(k)}$ при анализе степени нормальности распределений межсклеритных расстояний (рис. 3). В первом случае эти значения связаны с изменяющимся расположением годовой зоны суженных склеритов, в результате чего при одном и том же порядковом номере склерита у одних рыб происходит снижение межсклеритных расстояний, а у других особей уже начинается период быстрого роста. Последнее побудило перейти к нормированию числа склеритов в целом на чешуе, а не только в пределах ПГЗ, как это делали ранее для выявления различий в росте горбуши из разных территориальных группировок (Темных, 1998; Каев, 2015а). Во втором случае пиковые значения $X^{2(k)}$ обусловлены сначала разным темпом снижения приростов рыб при подходе к районам нереста, особенно у особей разного пола, а затем наличием диспропорции в размерах последнего склерита, формирование которого уже завершено или только начинается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На профилях склеритограмм чешуи горбуши хорошо отражаются особенности ее роста в соответствии с основными этапами морского периода жизни: заметное разнообразие межсклеритных расстояний в течение раннего морского периода; ускорение роста при откочевке в открытые морские воды с последующим замедлением при перемещении к районам зимовки в океане вплоть до появления минимальных межсклеритных расстояний; ускорение роста в ходе обратной миграции до достижения максимальных значений с последующим их снижением уже в морских водах, что связано, скорее всего, с интенсивным половым созреванием. До начала полового созревания профили склеритограмм самцов и самок сходны, что позволяет использовать единый массив данных при изучении роста рыб разного пола. Не выявлено существенных расхождений в склеритограммах рыб, пойманных в течение одного сезона, в то время как склеритограммы рыб, пойманных в разные годы, существенно различались, что позволяет выявить особенности роста горбуши разных поколений.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Были соблюдены все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам СахНИРО, проводившим сбор проб и биологические анализы горбуши с отбором образцов чешуи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугаев А.В. Некоторые методические аспекты идентификации локальных стад тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* по чешуйным критериям // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 142. С. 104–112.

Бугаев А.В., Шапорев Р.А., Коваль М.В. и др. Распределение региональных комплексов азиатских стад кеты *Oncorhynchus keta* в период преднерестовых миграций в экономической зоне России // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 171. С. 3–25.

Вялова Г.П., Иванова И.М., Стексова В.В., Омельченко В.Т. Горбуша Сахалино-Курильского региона: дифференциация и популяционный состав морских скоплений // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. 1999. Т. 2. С. 52–58.

Гончаров А.И. Особенности склеритной структуры чешуи одноразмерных рыб разного возраста // Тр. ИБВВ АН СССР. 1981. № 47/50. С. 116–123.

Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2009. 315 с.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра. 2002. 274 с.

Ерохин В.Г., Шершнева В.И. Динамика потребления и расходования энергии у молоди лососей в период посткатадромного нагула в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 150. С. 122–136.

Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И. Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина // Биол. моря. 1996. Т. 22. № 3. С. 167–173.

Каев А.М. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 5. С. 650–658.

Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. 2003. 288 с.

Каев А.М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиологии. 2015а. Т. 55. № 3. С. 298–312.

Каев А.М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // Вопр. ихтиологии. 2015б. Т. 55. № 5. С. 570–585.

Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. № 3. С. 264–274.

Каев А.М., Пулькина А.А. К методике изучения количества и размера склеритов на чешуе горбуши // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 95–101.

Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. Сравнительная характеристика роста чешуи у горбуши из возвратов на острова Сахалин (юго-восточное побережье) и Итуруп в 2017 и 2018 гг. // Изв. ТИНРО. 2020. Т. 200. Вып. 4. С. 809–818.

Найденко С.В., Темных О.С. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 67–94.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1974. 448 с.

Пищальник В.М., Архипкин В.С., Юрасов Г.И., Ермоленко С.С. Сезонные вариации циркуляции вод в прибрежных районах Сахалина // Метеорология и гидрология. 2003. № 5. С. 87–95.

Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 1970. 367 с.

Радченко В.И., Горбатенко К.М., Старцев А.В. и др. Особенности экологии тихоокеанских лососей, зимующих в южной части Охотского моря в 1990–1991 гг. // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. 1997. С. 231–234.

Темных О.С. Региональная изменчивость склеритограмм чешуи азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 375–390.

Фигуркин А.Л., Найденко С.В. Пространственное распределение горбуши в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 174. С. 69–84.

Чернова О.Ф., Запорожец О.М., Дгебуадзе Ю.Ю. Сканирующая электронная микроскопия чешуи кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. № 6. С. 743–749.

Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1981. Т. 105. С. 13–19.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра. 2001. Т. 1. 580 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра. 2008. Т. 1. 481 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра. 2011. Т. 2. 473 с.

Courtney D.L., Mortensen D.G., Orsi J.A. Digitized scale and otolith microstructures as correlates of juvenile pink salmon size // Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon / North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin. Vancouver: NPAFC. 2000. № 2. P. 337–345.

Fukuwaka M. Scale and otolith patterns prove growth history of Pacific salmon // Assessment and Status of Pacific Rim Salmonid Stocks / North Pacific Anadromous

Fish Commission Bulletin. Vancouver: NPAFC. 1998. № 1. P. 190–198.

Howard K.G., Murphy J.M., Wilson L.I. et al. Size-selective mortality of Chinook salmon in relation to body energy after the first summer in nearshore marine habitats // Pacific Salmon and Steelhead Production in a Changing Climate: Past, Present, and Future / North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin. Vancouver: NPAFC. 2016. № 6. P. 1–11.

Kaneto Y., Katayama S., Iida M. Age determination of Chum salmon using scales and otoliths // Nippon Suisan Gakkaishi. 2017. V. 83. № 5. P. 758–763 (In Japanese with English abstract).

McLellan S.E. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. Nanaimo: Dept. Fish. Oceans, Fish. Res. Branch, Pac. Biol. Stn. 1987. 27 p.

Secor D.H., Dean J.M. Daily increment formation and growth of otoliths in larval striped bass (*Morone saxatilis*) // Estuaries. 1985. V. 8. № 2B. P. 31A.

Thomas K., Hansen T., Brophy D. et al. Experimental investigation of the effects of temperature and feeding regime on scale growth in Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts // J. Fish Biol. 2019. V. 94. № 6. P. 896–908.

Walker R.V., Myers K.W., Ito S. Growth studies from 1956-95 collections of pink and chum salmon scales in the central North Pacific Ocean // Assessment and Status of Pacific Rim Salmonid Stocks / North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin. Vancouver: NPAFC. 1998. № 1. P. 54–65.

Yasumiishi E.M., Farley E.V., Ruggerone G.T. et al. Trends and factors influencing the length, compensatory growth, and size-selective mortality of juvenile Bristol Bay, Alaska, sockeye salmon at sea // Mar. Coastal Fish.: Dyn., Manage. Ecosyst. Sci. 2016. V. 8. № 1. P. 315–333.

Seasonal and Annual Variations in Scale Circulus Spacings of Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae)

A. M. Kaev[a], L. V. Romasenko[a], and D. A. Kaev[b]

[a] *Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO), Yuzhno-Sakhalinsk 693023, Russia*

[b] *Far Eastern Federal University, Vladivostok 690922, Russia*

Specimens of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) caught in nearshore waters and rivers of the southeastern coast of Sakhalin Island in 2005–2020 were used as a material for the study. The average number of circuli counted on their scales was 36.3 (SD = 2.43), with a range from 33.6 to 38.1 in different year-classes. To compare intercirculus spaces on scales from different fish, all circulus spacing patterns were normalized to 36 circuli. The value of the Fisher's test in the assessment of difference between intercirculus spacings in fish from samples collected during the same season averaged at 1.95. In fish collected in different years, it was 29.89, which indicates significant differences in the profile of circulus spacing pattern between fish from different year-classes.

Keywords: pink salmon, Sakhalin Island, scales, number of circuli, intercirculus spaces

EDN: KXZLRJ
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 111–117

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 599.745.3(265.4)

ИЗМЕНЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО АРЕАЛА ЛАРГИ *PHOCA LARGHA* PALLAS, 1811 (CARNIVORA: PINNIPEDIA) В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ: ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЕ

© 2022 г. А. М. Трухин*

Тихоокеанский океанологический институт (ТОИ) им. В.И. Ильичева ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

**e-mail: marian1312@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.06.2021 г.
После доработки 12.07.2021 г.
Принята к публикации 17.09.2021 г.

Рассмотрена динамика пространственной структуры репродуктивных залежек ларги *Phoca largha* Pallas, 1811 в условиях роста численности популяции, населяющей зал. Петра Великого Японского моря. Существуют различия в возрастной структуре репродуктивных агрегаций в пределах отдельных островов или групп островов (кластеров), входящих в состав архипелага Римского-Корсакова. Щенка самок на островах западного и центрального кластеров проходит в более ранние сроки, чем на островах восточного кластера, недавно вошедшего в сферу репродукции популяции. Освоение ларгой новых островов залива, на которых возникли дополнительные очаги репродукции, происходит в результате миграции сюда молодых достигших фертильного возраста самок. Стимулом к расселению ларги по акватории зал. Петра Великого явилось достижение репродуктивной группировкой в большинстве традиционных мест размножения пороговой плотности, при которой дальнейшее ее увеличение затруднено.

Ключевые слова: ларга, *Phoca largha*, численность, плотность, размножение, возрастной состав, репродуктивные агрегации

DOI: 10.31857/S0134347522020103

Последние оценки численности популяции ларги *Phoca largha* Pallas, 1811, населяющей зал. Петра Великого в западной части Японского моря, различаются как по абсолютным цифрам, так и по характеру ее динамики. По одним данным в заливе в течение последних полутора–двух десятилетий популяция (репродуктивная группировка) ларги находится в состоянии неустойчивого равновесия на “предельно малом уровне” и ее численность составляет 2500 особей (Нестеренко, Катин, 2013, 2014), по другим сведениям она устойчиво растет, и ее численность в преддверии сезона размножения достигла 3.0–3.2 тыс. особей (Трухин, 2015). Существенно различается и оценка этими авторами размера ежегодного приплода: 400–450 и 750 щенков соответственно.

В зал. Петра Великого ларга размножается на берегу, что упрощает получение информации о биологии ее размножения: есть возможность получить достаточно точные сведения о размещении репродуктивных скоплений, сроках размножения, величине приплода и его межгодовых изменениях, а также об иных параметрах, позволяющих отслеживать динамику процессов, связанных с воспроизводством. При стабильной численности популяции вряд ли стоит ожидать каких-то серьезных внутрипопуляционных изменений плотности и пространственных перестроек репродуктивного ядра в период размножения. Однако в зал. Петра Великого происходит увеличение численности репродуктивной группировки ларги, возникают новые места размножения и, соответственно, изменяется репродуктивный ареал (Trukhin, 2019). На фоне данных событий репродуктивным агрегациям тюленей в традиционных местах их размножения и в недавно освоенных должны быть присущи определенная возрастная структура и связанные с этим возможные различия в сроках деторождения. Автор попытался выяснить, как и в результате чего происходит расширение репродуктивного ареала популяции и какие животные участвуют в данном процессе. Решение этих вопросов явилось целью настоящего исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили результаты визуальных учетов численности ларги на островах архи-

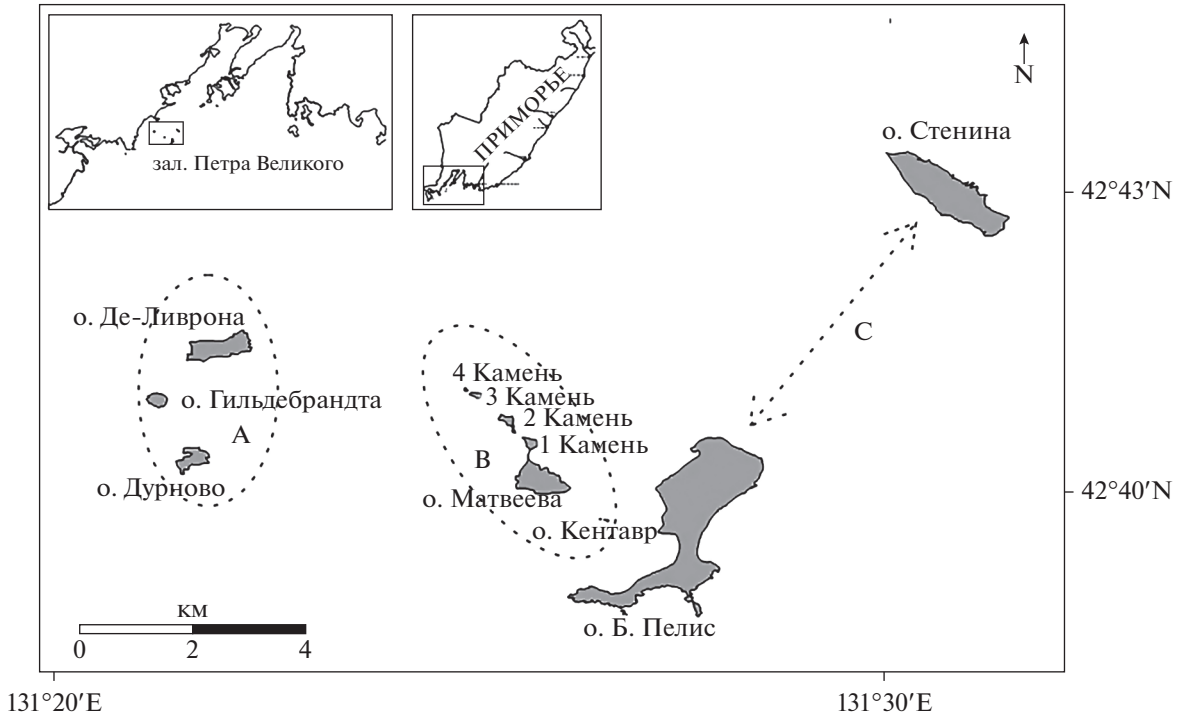

Рис. 1. Место проведения исследований: архипелаг Римского-Корсакова в зал. Петра Великого Японского моря. Кластеры: A – западный, B – центральный, C – восточный.

пелага Римского-Корсакова, в зал. Петра Великого Японского моря (рис. 1), который является репродуктивным центром локальной группировки ларги. Учеты были выполнены в разные репродуктивные сезоны 2002–2017 гг. Помимо учетов численности детенышей для определения размера ежегодного пополнения популяции были проведены дополнительные промежуточные учеты в начале репродуктивных периодов или на этапе завершения сроков деторождения, когда численность щенков в местах репродукции заметно ниже максимальных показателей. Цель таких учетов – определение сроков размножения в разных репродуктивных агрегациях.

Все учеты, результаты которых положены в основу настоящей работы, выполнены при участии автора по единой методике. Тюленей учитывали с борта моторной лодки без высадки на сушу два–три наблюдателя. Учетчики на лодке обходили каждый остров на расстоянии 5–30 м от берега, при необходимости останавливаясь для более тщательного осмотра побережья. У всех регистрируемых сеголеток визуально определяли состояние волосяного покрова. По этому признаку все щенки были разделены на три группы: бельки (детеныши с натальным волосяным покровом – лануго, без видимых признаков начавшейся постэмбриональной линьки), хохлуши (щенки, на теле, голове или конечностях которых присутствовали разного размера вылинявшие участки, лишенные белькового волоса) и серки (полностью перелинявшие бельки без остатков ювенильного пуха). Отметим, что ювенильная линька продолжительностью 4–5 сут обычно совпадает с окончанием лактации, которая длится до четырех недель, а в возрасте около пяти недель все сеголетки относятся к группе “серки” (Трухин, 1999). По этим срокам можно определить приблизительный возраст детенышей.

Ларга размножается на всех островах архипелага, и для анализа пространственно-временных характеристик репродуктивного процесса в популяции острова условно сгруппировали в три кластера: западный (острова Де-Ливрона, Гильдебрандта, Дурново), центральный (острова Кентавр, Матвеева, 1–4-й Камни Матвеева) и восточный (острова Большой Пелис и Стенина) (рис. 1). В основе такого деления лежали географическая обособленность отдельных групп островов (западный, центральный кластеры), а также время начала освоения островов репродуктивными агрегациями ларги (восточный кластер).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из всех единовременных учетов, выполненных в 2002–2017 гг., в текущий анализ включены учеты, которые охватили все острова архипелага, при этом учет численности приплода был проведен дифференцированно для всех трех возраст-

Таблица 1. Результаты учетов численности приплода ларги на архипелаге Римского-Корсакова

Остров	Дата учета					
	24–25.02.2002	6–7.02.2015	5–6.03.2015	14–16.03.2015	4 и 6.03.2016	1.03.2017
Де-Ливрона	35-8-5*	51-0-0	33-22-68	15-4-50	45-22-37	49-19-58
Гильдебрандта	2-0-2	11-0-0	20-5-12	3-3-19	20-6-13	15-5-20
Дурново	32-4-2	31-0-0	48-16-29	11-5-15	31-14-40	56-17-32
Матвеева	25-0-1	17-0-0	64-14-30	26-14-44	76-30-22	84-12-18
1-й Камень	5-0-0	3-0-0	18-2-7	6-5-5	20-5-1	11-4-2
2-й Камень	11-10-4	17-0-0	58-21-18	14-20-26	60-11-7	69-7-9
3-й Камень	3-0-1	2-0-0	12-2-2	4-4-5	10-1-2	12-0-2
4-й Камень	1-0-0	2-0-0	10-2-2	3-2-10	13-1-2	12-3-3
Кентавр	9-0-1	1-0-0	10-1-1	3-1-3	8-0-1	8-2-1
Б. Пелис	3-3-0	4-0-0	89-13-6	32-16-41	139-18-13	123-21-11
Стенина	Не учитывали	1-0-0	22-4-6	7-2-27	14-7-3	44-5-5

*Первая цифра – бельки, вторая – хохлуши, третья – серки.

ных классов детенышей (бельки, хохлуши, серки) (табл. 1). Для определения возможных межгодовых изменений сроков родов ларги в разных кластерах сравнили показатели, полученные в сходные сроки 2002, 2016 и 2017 гг., приняв за основу состояние мехового покрова щенков (рис. 2). В 2002 г. на островах восточного кластера было учтено всего 6 детенышей, поэтому они не включены в общий анализ. Возрастная структура приплода в 2002 г. в западном и центральном кластерах была практически идентичной (рис. 2а), что свидетельствует о том, что щенка ларги в 2002 г. шла синхронно в обоих кластерах и совпадала по срокам. Спустя 15 лет картина коренным образом изменилась (рис. 2б, 2в).

Для выявления сроков деторождения в разных кластерах в течение одного репродуктивного периода выполнено три последовательных учета в 2015 г. (рис. 3). В течение первых 2–3 нед. от времени первых родов (со второй декады января до 6–7 февраля) наиболее активно самки рожали на островах западного кластера – 66.4% от общего приплода, зарегистрированного на всем архипелаге. При этом было отмечено, что в западном кластере бельки в среднем имели более крупные размеры, чем на лежбищах центрального кластера. В восточном кластере в эти сроки деторождение только началось (рис. 3). Спустя месяц, когда пик рождений в популяции был уже пройден, картина выглядела иначе: большая часть приплода была зарегистрирована на лежбищах центрального и восточного кластеров, а к концу сезона размножения (середина марта) доля сеголеток максимально возросла на лежбищах восточного кластера. В результате более раннего окончания сезона деторождений на островах западного кластера рожденные здесь сеголетки раньше переходили к самостоятельной жизни и их массовая эмиграция с натальных лежбищ начиналась в то время, когда на островах центрального и восточного кластеров все еще наблюдались процессы родов и выкармливания детенышей.

Результаты учетов, выполненных после окончания массовых родов (первая неделя марта) в течение сезонов 2015–2017 гг., показали, что численность щенков на каждом из островов западного и центрального кластеров была достаточно стабильной и существенно не изменялась в отличие от таковой на островах Большой Пелис и Стенина восточного кластера (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Первые деторождения у ларги на береговых лежбищах архипелага происходят, как правило, во второй декаде января, к марту период активной репродукции заканчивается, хотя отдельные самки рожают до конца этого месяца. При столь продолжительном сезоне воспроизводства на лежбищах одновременно присутствуют новорожденные щенки и сеголетки, закончившие постэмбриональную линьку и перешедшие к самостоятельному образу жизни. Состояние мехового покрова сеголеток позволяет судить об их возрасте и о динамике родов на том или ином острове.

Согласно полученной в 2002 и в 2016–2017 гг. информации по возрастной структуре детенышей, между кластерами архипелага (рис. 2) видны очевидные различия. Так, если возрастной состав приплода в центральном кластере в целом не изменился, то в западном кластере в аналогичные сроки наблюдалось заметное снижение относительного числа бельков при одновременном увеличении доли перелинявших серок. Это свидетельствовало о начале размножения самок в за-

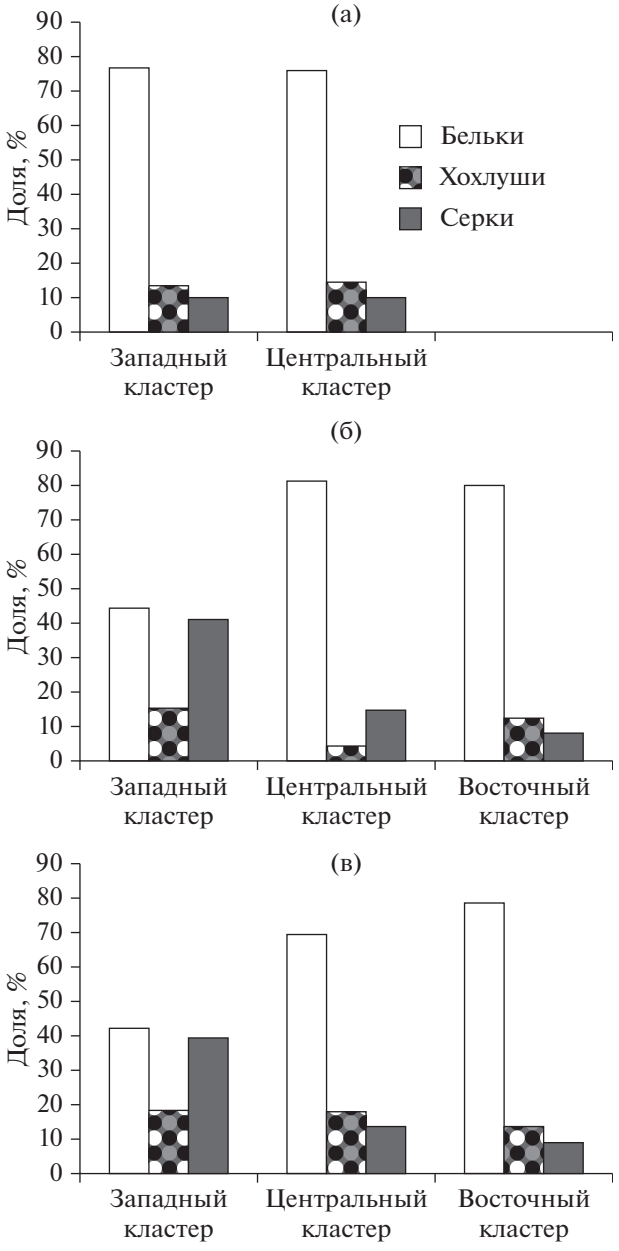

Рис. 2. Изменение возрастной структуры сеголеток (% от общего количества), произошедшее на архипелаге Римского-Корсакова с 2002 по 2017 г. а – 24–25 февраля 2002 г., б – 4 и 6 марта 2016 г., в – 1 марта 2017 г.

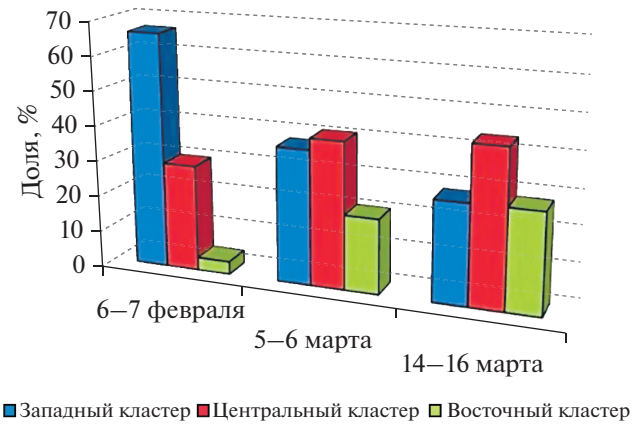

Рис. 3. Доля сеголеток из разных кластеров (%) в общем приплоде ларги на архипелаге Римского-Корсакова в течение репродуктивного периода 2015 г.

падном кластере в более ранние сроки. В то же время на островах восточного кластера, где к 2017 г. размножение ларги приняло массовый характер, возрастная структура приплода напоминала таковую в центральном кластере.

На основании результатов последовательных учетов приплода, выполненных в 2015 г. в течение разных этапов одного репродуктивного цикла, хронологию родов у ларги на архипелаге можно кратко представить следующим образом. В начале сезона размножения более часто роды происходят на лежбищах западного кластера. Постепенно процесс деторождения распространяется на лежбища, расположенные в центральном кластере. Щенка тюленей в восточном кластере начинается заметно позже, чем на первых двух группах островов (рис. 3). На соответствующее время сдвинуто и окончание процесса репродукции в восточном кластере. Очевидно, что такая пространственно-временная динамика рождаемости потомства характерна для текущего периода существования популяции ларги в зал. Петра Великого, и она может коренным образом изменяться (и, несомненно, будет изменяться) в зависимости от этапа развития популяции.

Результаты учетов приплода на репродуктивных лежбищах восточного кластера в течение сезонов 2015–2017 гг. свидетельствуют о заметных межгодовых изменениях числа детенышей в рассматриваемый трехлетний период на фоне достаточно стабильных показателей, характеризующих размер потомства в западном и центральном кластерах (рис. 4). Это, вероятно, можно объяснить все еще продолжающимся процессом освоения островов восточного кластера новыми самками, включающимися в репродуктивный процесс. Одновременно создается впечатление, что на островах западного и центрального кластеров увеличения численности родящих самок в 2015–2017 гг. не произошло. Очевидно, существует некий предел плотности репродуктивных агрегаций самок, при котором ее дальнейшее увеличение становится невозможным или снижается до минимума.

Неодновременность сроков родов ларги в разных кластерах и изменение числа входящих в них продуцирующих самок являются следствием роста количественных показателей местной популяции, численность которой в 2017 г. определена в 3.2–3.6 тыс. особей без учета приплода (Trukhin, 2019), и происходящих в ней естественных изме-

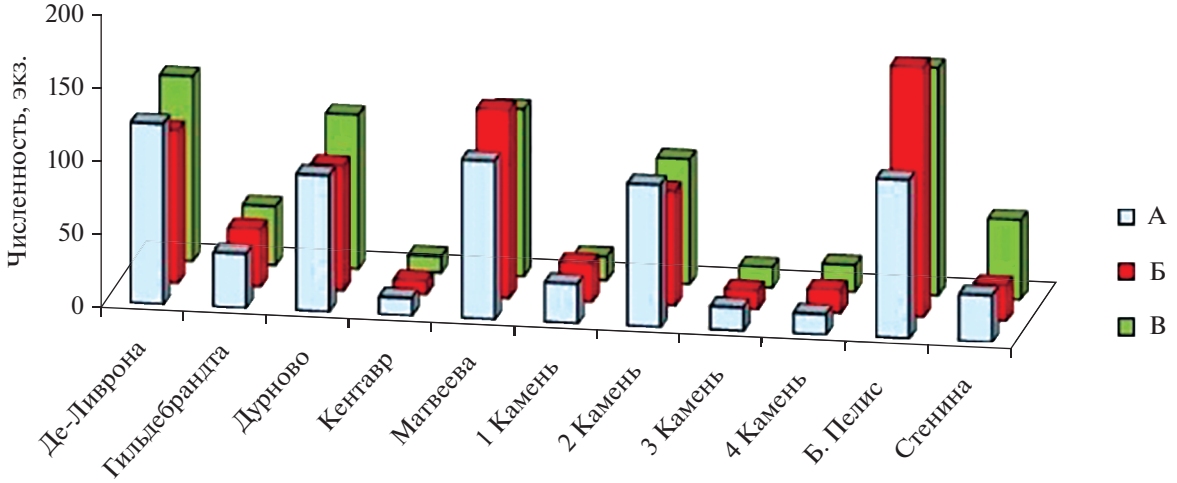

Рис. 4. Абсолютная численность приплода ларги на архипелаге Римского-Корсакова по результатам учетов, выполненных в 2015–2017 гг. А – 5 и 6 марта 2015 г.; Б – 4 и 6 марта 2016 г.; В – 1 марта 2017 г.

нений возрастной структуры, а также дифференцированного распределения разновозрастных продуцирующих самок в границах архипелага. Репродуктивные агрегации самок, размножающихся в пределах западного кластера, в настоящее время представлены тюленями преимущественно старших возрастов, для которых свойственно рождение детеныша в более ранние сроки. Наличие связи между возрастом продуцирующих самок и сроками их щенки для ларги не было описано, однако такая корреляция установлена для других видов ластоногих. В частности, у серого тюленя *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791) более раннее вступление в размножение (роды и последующее за ним спаривание) свойственно более старым самкам, в то время как молодые нередко впервые размножающиеся самки рожают и спариваются позже (Boyd, 1982, 1984; Anderson, Fedak, 1987). Аналогичная зависимость была установлена и для северного морского слона *Mirounga angustirostris* (Gill, 1866) (см.: Reiter et al., 1981). Более подробная информация о сроках родов разновозрастных самок опубликована по антарктическому *Arctocephalus gazella* (Peters, 1875) (см.: Lunn, Boyd, 1993; Boyd, 1996) и северному *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758) морским котикам (см.: Владимиров, Лыскин, 1984; Bigg, 1986; Gentry, 1997; Boltnev, York, 2001; Болтнев, 2011; Кузин, 2014). У данных видов первыми самками, выходящими на репродуктивные лежбища и родящими щенков, являются самки старшего возраста.

Нет сомнений, что для ларги характерна такая же зависимость. Более ранние сроки размножения ларги на лежбищах западного кластера могут свидетельствовать об общем увеличении среднего возраста продуцирующих в пределах данного кластера самок. В силу присущей ларге филопатрии ядро кластера из года в год формируется одними и теми же тюленями, несмотря на незначительную убыль в результате естественной смертности самок сенильного возраста и на столь же умеренное пополнение кластера молодыми самками. Судя по всему, самкам ларги, достигшим фертильного возраста, в значительной мере присущ консерватизм в выборе лежбища для родов. Так, одну из самок-сеголеток, помеченную автором в 1998 г. голубой пластиковой меткой (Трухин, 1999), впоследствии трижды в течение репродуктивных сезонов 2010–2013 гг. наблюдали с детенышами на одном и том же лежбище на о-ве Гильдебрандта (западный кластер) (Нестеренко, Катин, 2014). На протяжении не менее четырех сезонов меченая самка ларги рожала щенков на одном пляже о-ва Уташуд у западного побережья п-ва Камчатка (Вертянкин, Никулин, 2004).

Изменение демографических показателей популяции ларги в зал. Петра Великого повлекло трансформацию ее пространственной структуры в сезон размножения. К началу 2000-х годов численность популяции оценивалась примерно в 1 тыс. особей (Трухин, 1999), а ее репродуктивный ареал на архипелаге Римского-Корсакова включал острова, входящие в западный и центральный кластер, в то время как на островах восточного кластера роды носили эпизодический характер. Например, в течение всего репродуктивного сезона 1998 г. на о-ве Стенина был рожден один детеныш, а на о-ве Большой Пелис – не было рождено ни одного (Трухин, Катин, 2001). К 2015 г. размножение ларги на этих островах приняло массовый характер с прогнозируемым дальнейшим увеличением числа рожающих здесь самок и возможностью возникновения за предлами архипелага новых репродуктивных залежек (Трухин, 2015). В последующие годы количественные показатели, характеризующие ежегод-

ный приплод, действительно выросли (более 800 новорожденных), а численность тюленей в возрасте 1+ лет достигла 3.2–3.6 тыс. особей (Trukhin, 2019). Ожидаемо пополнился, как и прогнозировалось, список островов, на которых ранее ларги не щенились, а позже это начало случаться. В июне 2015 г. Ю.В. Шибаев (личное сообщение) обнаружил мумифицированный труп белька ларги на о-ве Унковского, расположенном в северной части зал. Петра Великого. 19 марта 2021 г. к северу от архипелага Римского-Корсакова на о-ве Карамзина автор обнаружил трех бельков, около двух из них находились по две взрослые ларги. Кроме этих тюленей на острове присутствовало еще около 20 сеголеток, закончивших ювенильную линьку (серки); можно допустить, что какая-то часть из них была рождена здесь же.

Рост численности тюленей в зал. Петра Великого и расширение их репродуктивного ареала подтверждается также результатами стационарных наблюдений, ежегодно выполняемых на акватории Лазовского заповедника, расположенного в нескольких десятках километров к востоку от зал. Петра Великого. Здесь на о-ве Опасный с 2011 г. и на о-ве Бельцова с 2015 г. ежегодно происходит рождение ларг, причем число новорожденных год от года, хотя и незначительно, но стабильно растет (Волошина, Мысленков, 2019).

Хорошо известно (Наумов, 1963), что расселение более свойственно молодым животным, чем взрослым. Ластоногие – не исключение, примером этого служит информация о популяции северного морского котика на о-ве Тюлений (Охотское море). В начале 1960-х годов в период достижения популяцией котиков наивысших показателей численности на южном мысу этого острова, где прежде размещались лишь холостые самцы, начал формироваться репродуктивный социум. В 1969 г. этот увеличившийся в численности “коллективный гарем” был поголовно изъят промыслом. Его возрастная структура (проба – 914 голов) была следующей: самки в возрасте 4–7 лет составляли 64.1%, 8–10 лет – 23.9%, старше 10 лет – лишь 7.9% (Кузин и др., 1996), т.е. при продолжительности жизни самок котиков до 35 лет костяк сформировавшегося социума составляли самки младших возрастов.

Аналогичная картина наблюдается в настоящее время на архипелаге Римского-Корсакова, где заселение островов восточного кластера произошло (и продолжается) за счет молодых тюленей, сроки щенки которых сдвинуты на более позднее время (рис. 2, 3). Импульсом к происходящему расселению ларги в зал. Петра Великого и освоению новых мест репродукции служит достижение локальной группировкой на большинстве островов архипелага определенного порогового значения численности и плотности.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что каждое репродуктивное скопление самок, размножающееся в границах разных кластеров на архипелаге Римского-Корсакова, имеет собственную возрастную структуру. На современном этапе развития популяции самки, размножающиеся на лежбищах восточного кластера, представлены преимущественно молодыми тюленями, эмигрировавшими сюда с мест традиционного размножения вследствие достижения оптимума плотности в западном и, частично, в центральном кластерах.

Как долго будет расти численность ларги в зал. Петра Великого, сопровождающаяся территориальной экспансией, сказать сложно. Можно предположить, что в ближайшем будущем вряд ли стоит ожидать существенного увеличения численности тюленей в репродуктивных агрегациях на архипелаге Римского-Корсакова в центральном и особенно в западном кластерах. По-видимому, плотность ларги в сезон размножения здесь в нынешних условиях на большинстве островов достигла того уровня биологического оптимума, при котором темпы увеличения плотности репродуктивных агрегаций на многих лежбищах существенно снизились, а на некоторых этот процесс вовсе прекратился, несмотря на кажущееся наличие пространства, необходимого для успешной репродукции, и на толерантный характер взаимоотношений между родившими самками в репродуктивных скоплениях. При этом дальнейшее увеличение численности популяции ларги в зал. Петра Великого все же возможно за счет продолжения освоения самками лежбищ восточного кластера и в результате возникновения новых репродуктивных агрегаций на соседних с архипелагом Римского-Корсакова островах при наличии условий, благоприятствующих успешному репродуктивному процессу.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в ТОИ ДВО РАН в рамках темы государственного задания № 0211-2021-0014 “Эколого-биогеохимические процессы в морских экосистемах: роль природных и антропогенных факторов”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен всем коллегам, оказавшим разнообразную поддержку при проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болтнев А.И. Северный морской котик Командорских островов. М.: ВНИРО. 2011. 264 с.

Вертянкин В.В., Никулин В.С. Ларга острова Уташуд // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. IV науч. конф. 17–18 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский: ООО "Камчатпресс". 2004. С. 25–32.

Владимиров В.А., Лыскин Н.Н. Новые данные по размножению и структуре популяций северных котиков (*Callorhinus ursinus*) // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 12. С. 1883–1889.

Волошина И.В., Мысленков А.И. Мониторинг птиц и млекопитающих острова Опасный (Японское море) // Биота и среда заповедных территорий. 2019. № 2. С. 66–87.

Кузин А.Е. Северный морской котик. Владивосток: ТИНРО-центр. 2014. 492 с.

Кузин А.Е., Набережных И.А., Трухин А.М. Социодемографическая структура и статус интрапопуляционных группировок северного морского котика острова Тюленьего // Изв. ТИНРО. 1996. Т. 121. С. 85–108.

Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа. 1963. 618 с.

Нестеренко В.А., Катин И.О. Современное состояние популяции и угрозы стабильному существованию ларги (*Phoca largha*) в заливе Петра Великого Японского моря // Амур. зоол. журн. 2013. Т. 2. С. 213–221.

Нестеренко В.А., Катин И.О. Ларга (*Phoca largha*) в заливе Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 2014. 219 с.

Трухин А.М. Ларга (*Phoca largha* Pall. 1811) дальневосточных морей (распределение, особенности биологии, перспективы промышленного использования): Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТОИ ДВО РАН. 1999. 176 с.

Трухин А.М. Современная численность ларги (*Phoca largha*) в заливе Петра Великого: неустойчивое равновесие или устойчивый рост? // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 48–54.

Трухин А.М., Катин И.О. К вопросу о размножении ларги в заливе Петра Великого (Японское море) // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. М.: ВНИРО. 2001. С. 176–186.

Anderson S.S., Fedak M.A. Grey seal, *Halichoerus grypus*, energetics: females invest more in male offspring // J. Zool. 1987. V. 211. P. 667–679.

Bigg M.A. Arrival of northern fur seals, *Callorhinus ursinus*, on St. Paul Island, Alaska // Fish. Bull. 1986. V. 84. P. 383–394.

Boltnev A.I., York A.E. Maternal investment in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*): interrelationships among mothers' age, size, parturition date, offspring size and sex ratios // J. Zool. 2001. V. 254. P. 219–228. https://doi.org/10.1017/S0952836901000735

Boyd I.L. Reproduction of Grey seals with reference to factors influencing fertility. PhD thesis, Cambridge, UK: Cambridge Univ. 1982.

Boyd I.L. The relationship between body condition and the timing of implantation in pregnant Grey seals *(Halichoerus grypus)* // J. Zool. 1984. V. 203. P. 113–123. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb06048.x

Boyd I.L. Individual variation in the duration of pregnancy and birth date in Antarctic fur seals: the role of environment, age, and sex of fetus // J. Mammal. 1996. V. 77. P. 124–133. https://doi.org/10.2307/1382714

Gentry R.L. Behavior and ecology of the northern fur seal. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press. 1997. 392 p.

Lunn N.J., Boyd I.L. Effect of maternal age and condition in parturition and the perinatal period of Antarctic fur seals // J. Zool. 1993. V. 229. P. 55–67. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb02620.x

Reiter J., Panken K.J., Le Boeuf B.J. Female competition and reproductive success in northern elephant seals // Anim. Behav. 1981. V. 29. P. 670–687. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80002-4

Trukhin A.M. Spotted seal (*Phoca largha*) population increase in the Peter the Great Bay, Sea of Japan // Mar. Mammal Sci. 2019. V. 35. P. 1183–1191. https://doi.org/10.1111/mms.12588

Changes in the Breeding Range of Spotted Seals *Phoca largha* Pallas, 1811 (Carnivora: Pinnipedia) in the Western Sea of Japan: Causes and Effects

A. M. Trukhin

V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

This article considers dynamics in the spatial structure of breeding haulouts of spotted seals (*Phoca largha* Pallas, 1811) whose population inhabiting Peter the Great Bay, Sea of Japan, is currently increasing in size. Differences in age structure exist between the reproductive aggregations within the islands or groups (clusters) of islands in the Rimsky-Korsakov Archipelago. On the islands of the western and central clusters, females whelp earlier than on the eastern cluster islands, to which the breeding population range has recently expanded. Colonization of new islands in the bay, where additional breeding sites have formed, occurs through immigration of young females that have reached the fertile age. The stimulus to the seals' dispersal over Peter the Great Bay has been the threshold density achieved by the reproductive group at most of the traditional breeding grounds, which restricted its further increase.

Keywords: spotted seal, *Phoca largha*, abundance, density, reproduction, age structure, breeding aggregations

EDN: XVYTJH
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 118–122

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 597.585.591.5

ВИДОВОЙ СОСТАВ МЯГКИХ БЫЧКОВ РОДА *MALACOCOTTUS* (PSYCHROLUTIDAE) В ЯПОНСКОМ МОРЕ

© 2022 г. А. А. Баланов[1], *, В. В. Панченко[1], Б. А. Шейко[2]

[1]Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
[2]Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия
**e-mail: abalanov@imb.dvo.ru*

Поступила в редакцию 15.03.2021 г.
После доработки 29.04.2021 г.
Принята к публикации 17.09.2021 г.

Обсуждается видовой состав мягких бычков рода *Malacocottus*, обитающих в Японском море. Показано, что в этой акватории обитает только *Malacocottus gibber* Sakamoto, 1930. Название *Malacocottus microphthalmus* Popov, 1933 является младшим синонимом *M. gibber*. Предложено новое русское название *M. gibber* – япономорский мягкий бычок.

Ключевые слова: Malacocottus, *M. gibber*, признаки, идентификация, северная и западная части Японского моря

DOI: 10.31857/S0134347522020024

Для Японского моря отмечено два вида бычков рода *Malacocottus*: *Malacocottus zonurus* Bean, 1890 и *M. gibber* Sakamoto, 1930 (Линдберг, Красюкова, 1987; Парин и др., 2014). Следует отметить, что в восточном и юго-западном районах Японского моря обнаружен только вид *M. gibber* (Sakamoto, 1930; Shinohara et al., 1992; Choi et al., 2003; Adachi et al., 2009), тогда как для северного и западного районов приводятся сведения о встречаемости обоих видов (Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). Третий вид *Malacocottus microphthalmus* Popov, 1933 из зал. Петра Великого (Попов, 1933) имеет неопределенный статус. Его рассматривают как младший синоним *M. zonurus* (Шейко, Фёдоров, 2000) или сводят в синонимию *M. gibber* (Линдберг, Красюкова, 1987; Парин и др., 2014).

Цель настоящей работы – на основании исследования комплекса диагностических признаков видов рода *Malacocottus* и литературных данных установить количество видов этого рода в Японском море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Авторами были изучены все экземпляры из коллекции Зоологического института РАН (ZIN, г. Санкт-Петербург), определенные как *M. zonurus* (Линдберг, Красюкова, 1987), а также дополнительные особи из коллекции музея Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского (MIMB) ДВО РАН (г. Владивосток).

Материал. Всего исследованы 34 особи рода *Malacocottus*, пойманные в российских водах Японского моря (рис. 1), длиной *TL* 87–219 мм (*SL* 71–179 мм).

ZIN: № 25235, 1 экз. (*SL* 128 мм), РТ "Блюхер", 04.10.1931 г., зал. Чосонман (№ 24464, 1 экз., из этого же района, ныне утерян); № 34454, 1 экз. (*SL* 126 мм), Э/С "Россинантэ", 06.11.1930 г., зал. Владимира, бим-трал, 1002–308 м (рис. 1).

MIMB: донная траловая съёмка северной части Японского моря на НИС СахНИРО "Дмитрий Песков" 07.04–25.05.2007 г. Коллектор А.А. Баланов. Всего 32 экз.: № 41053, 1 экз. (*SL* 71 мм), 14.04.2007 г., 46°11′ с.ш., 141°00′ в.д., 520 м; № 41054, 1 экз. (*SL* 90 мм), 14.04.2007 г., 46°09′ с.ш., 141°02′ в.д., 397 м; № 41055, 1 экз. (*SL* 95 мм), 15.04.2007 г., 46°33′ с.ш., 141°08' в.д., 520 м; № 41056, 2 экз. (*SL* 147–149 мм), 16.04.2007 г., 46°48′ с.ш., 141°17' в.д., 586 м; № 41057, 1 экз. (*SL* 73 мм), 11.05.2007 г., 48°06′ с.ш., 140°37′ в.д., 550 м; № 41058, 4 экз. (*SL* 110–115 мм), 17.05.2007 г., 46°00′ с.ш., 138°20′ в.д., 614 м; № 41059, 1 экз. (*SL* 179 мм), 17.05.2007 г., 46°01′ с.ш., 138°19′ в.д., 410 м; № 41060, 5 экз. (*SL* 94–168 мм), 19.05.2007 г., 46°52′ с.ш., 139°11′ в.д., 400 м; № 41061, 6 экз. (*SL* 111–136 мм), 20.05.2007 г., 46°40′ с.ш., 138°56′ в.д., 350 м; № 41062, 10 экз. (*SL* 93–150 мм), 20.05.2007 г., 46°20′ с.ш., 138°39′ в.д., 450 м (рис. 1).

Для настоящего исследования были выбраны признаки, позволяющие надежно идентифицировать виды рода *Malacocottus*: число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, наличие или

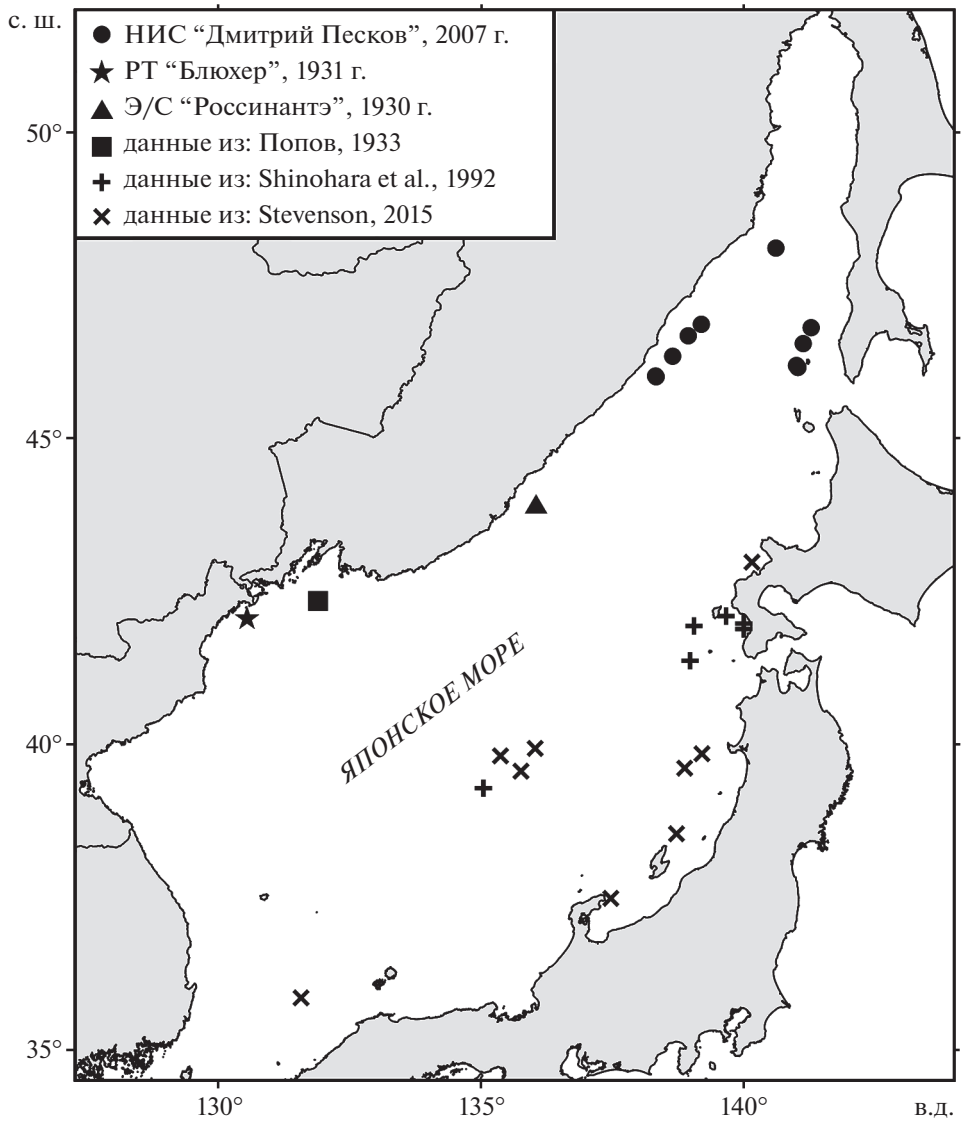

Рис. 1. Места поимок мягких бычков рода *Malacocottus* в российских водах Японского моря и *M. gibber* в восточной части Японского моря (по: Shinohara et al., 1992; Stevenson, 2015).

отсутствие дополнительных шипов на предкрышке, наличие ктеноидных чешуй с шипиком или шипиками по заднему краю на теле и ширина костного межглазничного промежутка (Shinohara et al., 1992; Stevenson, 2015). Из пластических признаков измеряли стандартную (*SL*) и полную (*TL*) длину тела, а также ширину межглазничного промежутка (*io*). Учитывали также меристические признаки: *D*1, *D*2, *A*, *P* – соответственно количество лучей в спинных, анальном и грудном плавниках; *sp. br.* – соответственно количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге; *Vert* – общее количество позвонков. Подсчет позвонков и лучей в непарных плавниках выполнен по рентгенограммам, полученным на цифровом рентгенаппарате Faxitron MX-20.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значимые меристические и пластические признаки изученных рыб приведены в табл. 1 и 2. Экземпляры ЗИН № 25235 и 34454 были включены в общий анализ, так как по всем признакам не отличались от других исследованных рыб.

Добавочные шипы на предкрышечных костях отсутствовали у большинства особей (у 29 особей или 85.3%). У трех рыб шип располагался с одной стороны и у двух особей – с обеих сторон. Доля рыб с шипами составляла 14.7% (табл. 2).

Орбитальные чешуи (по верхнему краю глазного яблока) в виде одиночных колючек или небольших шипастых бугорков имелись у 88.2% исследованных рыб (28 экз.). У 11.8% (4 экз.) вооружение над глазами отсутствовало. Среди рыб с

Таблица 1. Вариабельность меристических признаков исследованных особей рода *Malacocottus* из российских вод Японского моря ($N = 34$)

Признак	*D*1			*D*2			*A*				*P*			*Vert**			*sp. br.*								
Значение признака	8	9	10	14	15	16	10	11	12	13	21	22	23	31	32	33	8	9	10	11	12	13	14	15	16
N	2	24	8	11	19	4	1	13	15	5	6	10	18	4	25	3	2	–	3	5	10	6	4	1	3

*Примечание. У экземпляров № 25235 и 34454 из коллекции ЗИН позвонки не считали, поэтому количество рыб здесь равно 32.

Таблица 2. Меристические и важные таксономические признаки для идентификации видов рода *Malacocottus*

Признак	*M. gibber*		*M. zonurus* (по: Stevenson, 2015)
	наши данные	по: Stevenson, 2015	
TL, мм	87–219	106–227	39–255
SL, мм	71–179	84–190	30–205
*D*1	9.2(8–10)	9.1(8–10)	9.1(8–10)
*D*2	14.8(14–16)	14.5(14–15)	14.1(13–16)
A	11.7(10–13)	12.0(11–13)	11.1(9–12)
P	22.4(21–23)	22.1(20–23)	21.0(19–22)
Vert	32.0(31–33)	32.0(31–32)	31.4(31–33)
sp. br.	12.3(8–16)	12.3(9–15)	6.5(4–9)
Добавочный шип на предкрышке	Есть у 14.7%	Есть у 14.8%	Есть у 100%
Орбитальные чешуи	Как правило, есть	Как правило, есть	Как правило, есть
Туловищные чешуи	Отсутствуют	Отсутствуют у большинства особей	Как правило, есть
io	8.1(7.0–9.4)	8.4(6.8–10.3)	4.9(3.0–7.3)
Количество, экз.	34	25	75
Регион	Японское море	Японское море	Тихий океан

Примечание. Обозначения см. в тексте.

орбитальными чешуями до трех чешуй отмечено у 14.7%, от 4 до 10 – у 58.8% и больше 10 – у 14.7% исследованных особей. Туловищные чешуи не обнаружены ни у одной особи (табл. 2).

Межглазничный промежуток относительно широкий, его размер варьировал от 7.0 до 9.4 при среднем значении 8.1% *SL* (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение собственных (табл. 1) и литературных (Shinohara et al., 1992; Adachi et al., 2009; Stevenson, 2015) данных однозначно свидетельствует в пользу того, что все 34 исследованные особи принадлежали виду *Malacocottus gibber* Sakamoto, 1930 (рис. 2; табл. 2). Большинство изученных нами особей, как и описанный *M. gibber*, не имели дополнительных шипов на предкрышечных костях. Доля рыб с дополнительными шипами на этих костях была близка к известной для *M. gibber* из восточной части Японского моря (Shinohara et al., 1992; Adachi et al., 2009; Stevenson, 2015). У особей из российских вод Японского моря, как и у *M. gibber* из его восточной части, не обнаружено туловищных чешуй (Shinohara et al., 1992). Следует отметить, что у *M. gibber* туловищные чешую могут присутствовать у небольшого (3.7%) числа рыб (Adachi et al., 2009). Межглазничный промежуток у исследованных рыб был гораздо шире, чем у *M. zonurus*, и сравним с таковым у *M. gibber* (табл. 2).

Количество *sp. br.* у исследованных рыб в среднем в 2 раза больше, чем у *M. zonurus*, и по пределам изменчивости совпадает с известным для *M. gibber* (табл. 2). Следует отметить, что у особей *M. gibber* из российских вод предельные значения числа *sp. br.* шире (8–16), чем сообщалось ранее, – 9–15 (см.: Shinohara et al., 1992; Stevenson, 2015). Этот факт, по-видимому, вызван межпопуляционными различиями у рыб данного вида из раз-

Рис. 2. Япономорский мягкий бычок *Malacocottus gibber* Sakamoto, 1930 (MIMB 41059, *TL* 219.0 мм) из российских вод Японского моря.

ных частей Японского моря. Таким образом, возможно перекрывание минимального значения *sp. br.* у *M. gibber* (8–16) и максимального у *M. zonurus* (4–9). По-видимому, именно по этому признаку одна из изученных Шинохарой с соавторами особей (Shinohara et al., 1992) (к сожалению, данные этого экземпляра отдельно не приводятся) была отнесена к *M. zonurus*.

Адачи с соавторами (Adachi et al., 2009) указывали, что на основании морфологических признаков невозможно однозначно определить, относится особь к *M. zonurus* или к *M. gibber*, если не знать, где добыта рыба. В этой же работе отмечено отсутствие генетических различий по гену контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК) между *M. zonurus* и *M. gibber* и высказано предположение о включении последнего вида в синонимию первого (Adachi et al., 2009).

Нельзя согласиться с подобным утверждением. Для морфологического разделения Адачи с соавторами (Adachi et al., 2009), вслед за Накабо (Nakabo, 2002), исследовали только два признака: наличие или отсутствие дополнительных шипов на предкрышечных костях и туловищных чешуй. Если добавить к этим признакам еще два признака, важных для таксономии рода *Malacocottus* (Shinohara et al., 1992; Stevenson, 2015), а именно *sp. br.* и *io*, то идентификация *M. gibber* будет более строгой и определенной. На наш взгляд, явно недостаточно использования одного гена мтДНК для столь однозначного решения таксономических взаимоотношений *M. zonurus* и *M. gibber*, которое требует дальнейших исследований. В настоящее время мы вслед за Стивенсоном (Stevenson, 2015) считаем *Malacocottus gibber* Sakamoto, 1930 валидным видом.

M. microphthalmus Popov, 1933 описан по голотипу из зал. Петра Великого (Попов, 1933) (рис. 1). Голотип утерян, однако признаки из первоописания этого автора позволяют провести идентификацию данного экземпляра. Из четырех диагностических признаков имеется информация о двух: дополнительные шипы на предкрышечных костях отсутствуют, а *io* составляет 9.7% от *SL* (Попов, 1933). Учитывая также то, что экземпляр пойман в зал. Петра Великого, он однозначно принадлежит виду *M. gibber* Sakamoto, 1930 и, соответственно, *M. microphthalmus* является младшим синонимом *M. gibber* (Парин и др., 2014). Попов (1933, с. 142) приводит название как “*Malacocottus microphthalmus* Schmidt”, упомянув, что взял его из записных книжек П.Ю. Шмидта, но описание основывает на собственном материале. Позднее авторство стало указываться как “Schmidt in Popov” (Парин и др., 2014). Между тем, согласно статье 50.1.1 МКЗН (2004), автором названия *M. microphthalmus* является А.М. Попов.

На основании доступного материала можно обоснованно предположить, что в Японском море обитает один вид из рода *Malacocottus* – *M. gibber* Sakamoto, 1930. Предлагается новое русское название: *M. gibber* – япономорский мягкий бычок. Ранее этот вид называли “мягкий бородавчатый бычок” (Парин и др., 2014). Однако ктеноидные чешуи или иные “бородавки” на теле данного вида (как показано выше) практически отсутствуют, а мягкими называют всех бычков рода *Malacocottus*. *M. gibber* является эндемом Японского моря, поэтому слово “япономорский” хорошо и однозначно характеризует этот вид.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Б.А. Шейко выполнена в рамках Государственной темы № АААА-А19-119020790033-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

МКЗН – Международный кодекс зоологической номенклатуры. 4-е изд. Пер. с англ. и фр. 2-е, испр. изд. русского перевода. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2004. 223 с.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2014.733 с.

Попов А.М. К ихтиофауне Японского моря // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 19. С. 139–155.

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

Шейко Б.А., Фёдоров В.В. Глава 1. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий / Отв. ред. Р.С. Моисеев, А.М. Токранов. Петропавловск-Камчатский: Камчат. Печат. Двор. 2000. С. 7–69.

Adachi T., Hagihara S., Itoh M. et al. Genetic population structure and morphological characters of Japanese psychrolutids of genus *Malacocottus* (Scorpaeniformes: Psychrolutidae) // Ichthyol. Res. 2009. V. 56. № 4. P. 323–329. https://doi.org/10.1007/s10228-009-0101-6

Choi Y., Kim J.-H., Park J.-Y. Marine fishes of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publ. Co., Ltd. 2003. 648 p. (in Korean)

Nakabo T. Family Psychrolutidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Nakabo T. (ed.). Tokyo: Tokai Univ. Press. 2002. V. 1. P. 651–653. V. 2. P. 1528–1529.

Sakamoto K. Two new species of fishes from the Japan Sea // J. Imp. Fish. Inst. (Jpn.). 1930. V. 26. P. 15–19.

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

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

The Species Composition of Sculpins of the Genus *Malacocottus* (Psychrolutidae) in the Sea of Japan

A. A. Balanov[a], V. V. Panchenko[a], and B. A. Sheiko[b]

[a] *A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

[b] *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia*

The species composition of sculpins of the genus *Malacocottus* in the Sea of Japan is discussed. It has been shown that only *Malacocottus gibber* Sakamoto, 1930 inhabits this sea. The name *M. microphthalmus* Popov, 1933 is a junior synonym of *M. gibber*. A new Russian name for *M. gibber* is proposed.

Keywords: Malacocottus, *M. gibber*, characters, identification, northern and western Sea of Japan

EDN: UKCSIF
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 123–132

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 577.121+615.324

ВЛИЯНИЕ ЛИПИДНОГО КОМПЛЕКСА ИЗ МОРСКОЙ ЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ *ULVA LACTUCA* LINNAEUS, 1753 НА БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПЛАЗМЫ КРОВИ И ПЕЧЕНИ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ДИСЛИПИДЕМИИ

© 2022 г. Н. Ф. Кушнерова[1], *, С. Е. Фоменко[1], В. Г. Спрыгин[1], Е. С. Другова[1], Т. В. Момот[2], Л. Н. Лесникова[1], В. Ю. Мерзляков[1]

[1]*Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия*
[2]*Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690950, Россия*
**e-mail: natasha50@mail.ru*

Поступила в редакцию 20.04.2021 г.
После доработки 31.08.2021 г.
Принята к публикации 25.11.2021 г.

Исследовано влияние липидного комплекса, выделенного из таллома морской зеленой водоросли *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753, и коммерческого препарата “Омега-3” на биохимические показатели плазмы крови и печени крыс при экспериментальной высокожировой диете (гиперхолестериновый рацион с жировой нагрузкой). Влияние диеты сопровождалось увеличением в плазме крови животных количества общих липидов, общего холестерина, липопротеинов низкой плотности, коэффициентов холестерин/фосфолипиды и атерогенности, а также снижением общих фосфолипидов, уровня холестерина липопротеинов высокой плотности и изменением соотношения классов нейтральных липидов печени. Липидный комплекс *U. lactuca* показал более высокую эффективность в восстановлении липидного состава крови и печени при высокожировой диете по сравнению с действием препарата “Омега-3”. Морские водоросли могут использоваться как сырье для получения препаратов с гиполипидемическими свойствами.

Ключевые слова: Ulva lactuca, липидный комплекс, высокожировая диета, кровь, печень, липопротеины, холестерин, нейтральные липиды

DOI: 10.31857/S0134347522020073

Морские водоросли в настоящее время признаются источником новых природных биологически активных веществ и фармацевтических препаратов для профилактики и/или лечения многих заболеваний. Это самовозобновляемое, а также доступное для добычи сырье с большой биомассой. Отмечена меньшая сложность технологических процессов при выделении биологически активных веществ из водорослей. При этом выделенные вещества обладают выраженной фармакологической активностью и, как правило, низкой токсичностью (Cheng-Sánchez, Sarabia, 2018). В морских гидробионтах синтезируется множество вторичных метаболитов, имеющих уникальные структуры (Agatonovic-Kustrin et al., 2019); некоторые из них отсутствуют в наземных растениях. Это относится как к полифенольным метаболитам, а именно к полимерам флороглюцина – флоротаннинам, так и к липидным структурам, содержащим эссенциальные полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейства n-3.

В отечественной и зарубежной литературе широко представлены результаты исследования фармакологических свойств полисахаридной составляющей бурых водорослей. Наиболее изучены в этом направлении полисахариды таких видов, как *Saccharina japonica*, *Fucus evanescens*, *Costaria costata* и *Undaria pinnatifida* (Имбс и др., 2009; Heavisides et al., 2018). Известны комплексные исследования применения фукоидана, выделенного из *S. japonica* и *S. cichorioides*, при дислипидемии у пациентов с онкологическими заболеваниями, при диабете и гепатите В (Luthuli et al., 2019). Полисахариды из зеленой водоросли *Codium fragile* показали иммуномодулирующую активность (Park et al., 2020), а из бурой водоросли *Sargassum siliquastrum* – нейропротективный эффект при старении (Hannan et al., 2020). Каррагинаны из красной водоросли *Gigartina pistillata* были эффективны при колоректальном раке (Cotas et al., 2020a), а ульваны из зеленой водоросли *Ulva rigida* – как антикоагулянты (Adrien et al., 2019). Особый научный интерес вызывают полифенолы бурых водо-

рослей, в частности, флоротаннины, как эффективные антиоксиданты (Яковлева, Белоциценко, 2017), которые используются для лечения онкологических заболеваний (Park et al., 2020), и как гепатопротекторные средства (Cotas et al., 2020b). Перспективную группу веществ морского происхождения составляют липидные комплексы, в состав которых в значительных количествах входят эссенциальные фосфолипиды, гликолипиды и полиненасыщенные жирные кислоты (Susanto et al., 2019), показавшие высокую эффективность в профилактике дислипидемий (Desnoyers et al., 2018). При введении липидного экстракта из микроводоросли рода *Schizochytrium* снижался уровень холестерина, что оказывало ингибирующее влияние на ГМГ-КоА-редуктазу (Chen et al., 2011). При этом липидкоррегирующее действие данного экстракта не уступало таковому, выделенному из рыбы, по эффективности снижать уровень триглицеридов и общего холестерина (Komprda et al., 2015). Известны работы, указывающие на эффективность профилактического введения липидных фракций из водорослей, обогащенных n-3 кислотами, при развитии атеросклероза на фоне высокожировой диеты (Liu et al., 2016). Докозогексаеновая кислота, выделенная из разных видов водорослей, используется для первичной профилактики сердечно-сосудистых заболеваний на ранней стадии, так как она оказывает влияние на увеличение холестерина в липопротеинах высокой плотности (ЛПВП) и низкой плотности (ЛПНП) (Bernstein et al., 2012). Однако возможности практического использования липидных комплексов из водорослей, очевидно, еще не исчерпаны.

В настоящее время в связи с потреблением населением пищи с высоким содержанием животного жира и холестерина наблюдается увеличение числа больных со сформированным ожирением с метаболическими нарушениями, сопровождающимися гиперхолестеринемией (Новгородцева и др., 2011). Для лечения гиперхолестеринемии рекомендовано применение различных синтетических липидоснижающих препаратов, к которым относятся статины, являющиеся ингибиторами ключевого фермента биосинтеза холестерина – ГМГ-КоА-редуктазы (Мареев, 2010). Статины при длительном применении и использовании в больших дозах способны вызывать неблагоприятные побочные эффекты, поэтому отдельным группам пациентов они противопоказаны. Предлагается заменять их немедикаментозными гиполипидемическими средствами на основе природного сырья, в частности, биологически активными веществами из морских гидробионтов (Беседнова, 2014). К таким средствам следует отнести липидный комплекс из таллома морской зеленой водоросли *Ulva lactuca*. Комплекс полярных липидов из *U. lactuca* показал наилучший терапевтический эффект по сравнению с таковым, полученным при использовании *Sargassum pallidum* и *Zostera marina* при экспериментальном аллоксановом диабете (Кривошапко и др., 2012). Водно-спиртовый экстракт из *U. lactuca* при экспериментальной гиперхолестеринемии способствовал снижению уровня холестерина, триацилглицеринов, липопротеинов низкой плотности и восстанавливал структуру миокарда мышей (Kammoun et al., 2018). Однако данные о зеленых водорослях, в том числе относящихся к роду *Ulva*, как об источниках липидных комплексов с липидкоррегирующими свойствами ограничены.

Ulva lactuca Linnaeus, 1753 (отдел Chlorophyta – зеленые водоросли, класс Ulotrichophyceae, порядок Ulvales – ульвовые, семейство Ulvaceae) в ряде районов является ценозообразующим элементом донных сообществ. Слоевище пластинчатое длиной до 1 м, простое или расщепленное на лопасти. Пластины плоские или морщинистые, часто с отверстиями, с гладкими или складчатыми краями. Растет на камнях, скалах, илистом грунте с песком, камнями и ракушей, на мелководье защищенных и подверженных умеренному волнению побережий (Титлянов, Титлянова, 2012). В талломе *U. lactuca* отмечено высокое содержание веществ липидной природы. Согласно литературным данным (Хотимченко, 2003), фосфолипидный состав этой водоросли включает фосфатидилэтаноламин, фосфатидилглицерин, фосфатидилинозит, фосфатидилсерин и фосфатидную кислоту. В составе общих липидов обнаружен бетаиновый липид (1,2–диацилглицеро-О-4-(N, N, N-триметил)-гомосерин (ДГТС), который, имея определенное структурное сходство с фосфатидилхолином, не является фосфолипидом, так как не содержит остатка фосфорной кислоты. Важными элементами гликолипидной и фосфолипидной фракций являются ПНЖК семейства n-3: α-линоленовая, стеаридоновая, эйкозапентаеновая и докозагексаеновая (Хотимченко, 2003; Баркина и др., 2020), что обусловливает высокую фармакологическую ценность липидного комплекса. Известно, что применение жирных кислот семейства n-3 способствует сохранению здоровья человека (Jump et al., 2015; Desnoyers et al., 2018).

К настоящему времени в отечественной и зарубежной фармацевтической промышленности в качестве немедикаментозных гиполипидемических средств из жира морских рыб ценных пород, содержащих эссенциальные фофолипиды и полиненасыщенные жирные кислоты семейства n-3, разработаны следующие препараты: “Омега 3-6-9 Супер Эвалар” (Россия), “ОМЕГА-3 концентрат Миролла” (Россия), “ОМЕГА 3-6-9 концентрат Миролла” (Россия), “Омега 3” (Now Foods, USA) и “Доппельгерц Актив Омега-3” (Германия). Однако морские водоросли также могут быть сырье-

вым источником для получения липидных комплексов с гиполипидемическими свойствами.

Цель данной работы – изучение влияния липидного комплекса, выделенного из таллома морской зеленой водоросли *Ulva lactuca*, на липидный состав плазмы крови и печени крыс при гиперхолестериновом рационе с жировой нагрузкой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образцы водоросли *Ulva lactuca* собирали в осенний период в прибрежных водах б. Алексеева о-ва Попова зал. Петра Великого (Японское море). Выборка водорослей составила 100 талломов. Водоросли тщательно очищали от эпифитов и частиц песка, промывали морской, а затем водопроводной водой, после этого отжимали и погружали в кипящую воду на 2 мин для инактивации ферментов. Затем таллом сушили при температуре ниже 50°С и измельчали с помощью лабораторной мельницы до частиц размером 0.5–1.0 мм. Выделение липидного комплекса осуществляли общепринятым для выделения липидов из растительного и животного сырья методом (Bligh, Dyer, 1959). Количество общих липидов определяли весовым методом.

Эксперимент проводили на беспородных белых крысах-самцах с массой тела 143 ± 3 г, полученных из питомника филиала “Столбовая” ФГБУН “Научный центр биомедицинских технологий” ФМБА России. Исследования на животных выполнены в соответствии с приказом Минздрава России от 01.04.2016 № 199н “Об утверждении Правил лабораторной практики” и требованиями ГОСТ Р 53434-2009 “Принципы надлежащей лабораторной практики”. Животные были адаптированы в виварии в течение 7 сут до начала эксперимента (карантин). Во время этого периода ежедневно оценивали внешнее состояние крыс; в эксперимент были взяты животные без признаков отклонений. Животные получали питьевую воду без ограничений и корм ежедневно в одно и то же время в режиме свободного доступа. После прохождения карантина крыс произвольно распределяли на интактных (контроль), потреблявших на протяжении всего эксперимента сбалансированный общевиварный базовый рацион, и крыс, подвергавшихся моделированию алиментарной дислипидемии. Наиболее популярной является модель кормления животных высокожировой диетой, представляющей собой гиперхолестериновый рацион с жировой нагрузкой. В нашем эксперименте для развития алиментарной дислипидемии в течение 30 сут животных кормили высокожировой пищей, состоявшей из общевиварного базового рациона с добавлением холестерина и говяжьего сала в количестве 2 и 20% соответственно от общего состава рациона (Миронов, 2012). Другой группе крыс в высокожировую диету добавляли липидный комплекс *U. lactuca* в дозе 1 г/кг массы животного (Новгородцева и др., 2010). В группе с препаратом сравнения “Омега-3” (Now Foods, USA) в высокожировую диету вводили данный липидный комплекс в этой же дозе. В 1 г препарата “Омега-3” содержится 0.35 г насыщенных жирных кислот, 0.35 г мононенасыщенных жирных кислот, а также 0.3 г омега-3 жирных кислот, представленных эйкозапентаеновой кислотой (180 мг) и докозагексаеновой кислотой (120 мг).

Животных содержали по одной особи в индивидуальных пластиковых клетках на подстилке из опилок при температуре 20–22ºС и режиме освещения 12 : 12 ч. Животные были разделены на следующие группы по 10 особей в каждой: 1-я группа – контроль (интактные, общевиварный базовый рацион), 2-я группа – высокожировая диета, 3-я группа – высокожировая диета + липидный комплекс ульвы, 4-я группа – высокожировая диета + + липидный комплекс “Омега-3”. Животных выводили из эксперимента декапитацией под легким эфирным наркозом с соблюдением “Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях” (1986).

В плазме крови животных с помощью биохимических наборов “Ольвекс диагностикум” (Россия) определяли уровень общих липидов, общего холестерина, общих фосфолипидов, триацилглицеринов, холестерина липопротеинов низкой плотности (ХС ЛПНП), холестерина липопротеинов высокой плотности (ХС ЛПВП), липопротеинов низкой (ЛПНП) и высокой плотности (ЛПВП). Экстракты общих липидов из плазмы крови и ткани печени готовили по методу Фольча (Folch et al., 1957). Суспензию силикагеля марки “КСК” и пластинки размером 6 × 6 см для микротонкослойной хроматографии липидов готовили по методу Светашева и Васьковского (Svetachev, Vaskovsky, 1972). Разделение нейтральных липидов по классам осуществляли методом одномерной микротонкослойной хроматографии на силикагеле (Amenta, 1964). Использовали системы растворителей гексан : серный эфир : уксусная кислота в соотношении 90 : 10 : 1 об/об. Идентификацию пятен липидов проводили с помощью очищенных препаратов отечественного производства (Реахим, Россия). Для разделения фосфолипидов по классам использовали системы растворителей (по: Rouser et al., 1967). Для обнаружения фосфолипидов, содержавших аминогруппу (фосфатидилэтаноламин, фосфатидилсерин), пластинки опрыскивали 5% раствором нингидрина в ацетоне (Rouser et al., 1967). Фосфолипиды, содержавшие гидроксильные группы (фосфатидилинозит), обнаруживали с помощью периодатного реактива Шиффа (Кейтс, 1975). Для проявления всех фосфолипидных классов применяли молибдатный реактив (Vaskovsky

et al., 1975) и реагент на основе малахитового зеленого (Vaskovsky, Latyshev, 1975). Количество отдельных классов фосфолипидов и величину общих фосфолипидов рассчитывали по методу Васьковского с соавторами (Vaskovsky et al., 1975) с принятым алгоритмом их количественного определения. Содержание отдельных классов выражали в процентах от общей суммы фосфолипидов или нейтральных липидов соответственно. Для проявления гликолипидов использовали антроновый реагент (Van Gent et al., 1973). Количество общих гликолипидов определяли по методу Васьковского и Хотимченко (Vaskovsky, Khotimchenko, 1982). Жирно-кислотный состав липидного комплекса определяли с помощью метода газо-жидкостной хроматографии (ГЖХ). Метиловые эфиры жирных кислот (МЭЖК) получали переэтерификацией липидов (см.: Carreau, Dubacq, 1978) и очищали с помощью ТСХ, используя систему гексан : диэтиловый эфир (95 : 5 по объему). МЭЖК анализировали на газовом хроматографе "ЛХМ-2000" (ОАО "Хроматограф", Россия) с пламенно-ионизационным детектором, капиллярная колонка HP-5-MS с 5% фенилметилсилоксаном (30 м × 0.25 мм,"Agilent", США), газноситель – гелий. Температура инжектора составляла 180°С. Идентификацию МЭЖК проводили путем сравнения времени удерживания с таковым известных стандартов (Christie, 1988). Результаты выражали в процентах от суммы жирных кислот.

Количественные данные обрабатывали с использованием статистического пакета Instat 3.0 (GraphPad. Software Inc. USA, 2005) со встроенной процедурой проверки соответствия выборки закону нормального распределения. Для определения статистической значимости различий в зависимости от параметров распределения использовали параметрический *t*-критерий Стьюдента или непараметрический *U*-критерий Манна–Уитни. Дизайн эксперимента был одобрен Комиссией по вопросам этики Тихоокеанского океанологического института им. В.И. Ильичева ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Липидный комплекс *Ulva lactuca* представлял собой массу коричнево-зеленого цвета. Химический состав липидного комплекса *U. lactuca* представлен в табл. 1. Количество общих липидов достигало 40.2 ± 1.8 мг/г сухой ткани, что совпадает с опубликованными ранее данными (Хотимченко, 2003). По содержанию преобладали гликолипиды и нейтральные липиды (42 и 38% от общих липидов соответственно), тогда как фракция фосфолипидов составляла 10.3%. Среди нейтральных липидов преобладали триацилглицерины. В липидном комплексе также присутствовали суммарная фракция диацилглицерины + моноацилглицерины, свободные жирные кислоты, свободные стерины и эфиры стеринов. В составе фосфолипидной составляющей липидного комплекса отмечено наличие пяти известных классов фосфолипидов: фосфатидилэтаноламин, фосфатидилглицерин, фосфатидилинозит, фосфатидилсерин и фосфатидная кислота, что согласуется с опубликованными данными (Хотимченко, 2003; Michalak, Chojnacka, 2015). Среди жирных кислот липидного комплекса *U. lactuca* доля насыщенных жирных кислот достигала 33.4%, причем основным компонентом была пальмитиновая кислота (16:0). Содержание мононенасыщенных жирных кислот составляло 16.2%, они были представлены пальмитолеиновой (16:1 n-7), цисвакценовой (18:1 n-7) и олеиновой (18:1 n-9) кислотами. Наличие цис-вакценовой кислоты является таксономическим признаком зеленых водорослей рода *Ulva* (Хотимченко, 2003). Среди основных идентифицированных жирных кислот преобладали ПНЖК (50.4% от общей суммы жирных кислот). Следует отметить, что жирнокислотный состав *U. lactuca* отличался высоким содержанием ПНЖК семейства n-3 (37.8%), что в 3 раза превышало содержание ПНЖК семейства n-6 (12.6%). Данный факт согласуется с опубликованными данными для зеленых водорослей (Хотимченко, 2003; Cardoso, 2017).

Высокожировая диета в течение 30 сут сопровождалась увеличением массы животных на 29% ($p < 0.001$), что составляло 185 ± 4 г по сравнению с 143 ± 3 г в контроле, при одновременном увеличении удельной массы печени на 72% (7.45 ± 0.37 г/100 г массы тела против 4.34 ± 0.15 г/100 г массы тела в контроле; $p < 0.001$). В печени отмечена сплошная зернистость жировых включений, т.е. выраженная жировая инфильтрация. Согласно исследованиям Новгородцевой с соавторами (2011), при высокожировой диете уже через 30 сут развивается стеатоз печени, характеризующийся жировой гипертрофией гепатоцитов в результате накопления в них избыточного количества жира.

При исследовании биохимических показателей липидного обмена в плазме крови у экспериментальных животных в условиях высокожировой диеты отмечено развитие выраженной дислипидемии (табл. 2). Это подтверждалось тем, что количество общих липидов в плазме крови увеличилось на 30% ($p < 0.001$), а общего холестерина – на 80% ($p < 0.001$) по сравнению с контрольными значениями. При этом количество общих фосфолипидов снизилось на 20% ($p < 0.001$), что обусловило увеличение коэффициента холестерин/фосфолипиды в 2.2 раза ($p < 0.001$). Уровень триацилглицеринов повысился почти в 2.5 раза ($p < 0.001$), а значение ЛПНП увеличилось на 40% ($p < 0.01$) при одновременном снижении уровня ЛПВП на 35% ($p < 0.001$). Значение атерогенного ХС ЛПНП

Таблица 1. Химический состав липидного комплекса таллома *Ulva lactuca*

Биохимические параметры	Показатели
Общие липиды, мг на 1 г сухой ткани	40.2 ± 1.8
Общие фосфолипиды, мг на 1 г сухой ткани	4.1 ± 0.3
Общие нейтральные липиды, мг на 1 г сухой ткани	15.3 ± 0.8
Общие гликолипиды, мг на 1 г сухой ткани	16.9 ± 0.9
Другие (бетаиновые липиды) мг на 1 г сухой ткани	3.9 ± 0.2
Нейтральные липиды, % от суммы всех классов	
Диацилглицерины + моноацилглицерины	12.3 ± 1.2
Свободные стерины	15.1 ± 0.9
Свободные жирные кислоты	9.3 ± 1.1
Триацилглицерины	49.3 ± 2.2
Эфиры стеринов	8.2 ± 0.9
Остаточная фракция	5.9 ± 0.7
Фосфолипиды, % от суммы всех классов	
Фосфатидилэтаноламин	20.5 ± 1.2
Фосфатидилглицерин	26.5 ± 1.5
Фосфатидилинозит	21.2 ± 1.3
Фосфатидилсерин	17.3 ± 1.1
Фосфатидная кислота	14.5 ± 0.9
Жирные кислоты, % от суммы всех жирных кислот	
14:0 (миристиновая)	1.2 ± 0.1
16:0 (пальмитиновая)	31.2 ± 2.9
18:0 (стеариновая)	1.0 ± 0.1
16:1 n-7 (пальмитолеиновая)	4.1 ± 0.2
18:1 n-7 (*цис*-вакценовая)	9.8 ± 0.4
18:1 n-9 (олеиновая)	2.3 ± 0.2
18:2 n-6 (линолевая)	10.9 ± 0.4
20:4 n-6 (арахидоновая)	1.7 ± 0.1
16:4 n-3 (гексадекатетраеновая)	12.1 ± 0.5
18:3 n-3 (α-линоленовая)	16.3 ± 0.7
18:4 n-3 (стеаридоновая)	6.9 ± 0.1
20:5 n-3 (эйкозапентаеновая)	1.9 ± 0.2
22:6 n-3 (докозагексаеновая)	0.6 ± 0.1

повысилось на 24% ($p < 0.01$), тогда как уровень ХС ЛПВП снизился на 14% ($p < 0.01$). В связи с этим рассчитанный коэффициент атерогенности у данных животных был достоверно выше контрольных значений в 6 раз. Это свидетельствует о нарушении липидного обмена в плазме крови под действием высокожировой диеты и является фактором риска метаболического синдрома и сердечно-сосудистых заболеваний.

Анализ показателей липидного обмена в печени крыс после высокожировой диеты выявил существенные изменения содержания нейтральных липидов (табл. 3). Так, уровень триацилглицеринов достоверно повысился на 11% ($p < 0.001$), холестерина – на 21% ($p < 0.001$), а свободных жирных кислот – на 19% ($p < 0.001$) относительно контрольных значений. В то же время отмечено снижение содержания эфиров холестерина на 14% ($p < 0.01$), что свидетельствует о нарушении этерифицирующей функции печени. Следовательно, при употреблении высокожировой диеты происходило изменение липидного обмена печени.

Введение в высокожировую диету липидного комплекса *U. lactuca* (далее “ульва”) (3-я группа) или “Омега-3” (4-я группа) сопровождалось выраженной тенденцией к восстановлению характеристик массы, а также биохимических показателей крови и печени, однако степень выражен-

Таблица 2. Биохимические показатели плазмы крови крыс после высокожировой диеты (ВЖД) и введения липидных комплексов из *Ulva lactuca* и "Омега-3" ($M \pm m$)

Показатель	1-я группа контроль	2-я группа ВЖД	3-я группа ВЖД + ульва	4-я группа ВЖД + "Омега-3"
Общие липиды (г/л)	4.70 ± 0.19	6.10 ± 0.17[3]	4.72 ± 0.15[в]	5.21 ± 0.14[1, в, *]
Общий холестерин (ммоль/л)	2.64 ± 0.13	4.76 ± 0.14[3]	3.00 ± 0.12[в]	3.24 ± 0.14[2, в]
Общие фосфолипиды (ммоль/л)	2.49 ± 0.06	2.00 ± 0.05[3]	2.53 ± 0.05[в]	2.36 ± 0.05[в, *]
Холестерин Фосфолипиды	1.06 ± 0.01	2.38 ± 0.05[3]	1.19 ± 0.02[в]	1.37 ± 0.03[3, в, ***]
Триацилглицерины (ммоль/л)	1.10 ± 0.05	2.70 ± 0.17[3]	1.00 ± 0.06[в]	1.20 ± 0.07[в, *]
ЛПНП (ммоль/л)	0.63 ± 0.04	0.88 ± 0.06[2]	0.62 ± 0.04[б]	0.73 ± 0.03[1, б, **]
ЛПВП (ммоль/л)	1.70 ± 0.08	1.10 ± 0.06[3]	1.71 ± 0.05[в]	1.50 ± 0.04[1, в, **]
ХС ЛПНП (ммоль/л)	0.87 ± 0.03	1.08 ± 0.05[2]	0.87 ± 0.02[б]	0.94 ± 0.03[a, *]
ХС ЛПВП (ммоль/л)	0.71 ± 0.02	0.61 ± 0.02[2]	0.74 ± 0.02[в]	0.64 ± 0.02[1, б, *]
Коэффициент атерогенности	0.55 ± 0.06	3.32 ± 0.16[3]	0.75 ± 0.08[в]	1.16 ± 0.11[3, в, ***]

Примечание. Различия статистически достоверны при: [1, a, *] $p < 0.05$; [2, б, **] $p < 0.01$; [3, в, ***] $p < 0.001$. Цифры – по сравнению с контролем; буквы – по сравнению со 2-й группой; звездочки – по сравнению с 3-й группой.

Таблица 3. Содержание нейтральных липидов в печени крыс после высокожировой диеты (ВЖД) и введения липидных комплексов из *Ulva lactuca* и "Омега-3" (в % от суммы фракций, $M \pm m$)

Показатель	1-я группа контроль	2-я группа ВЖД	3-я группа ВЖД + ульва	4-я группа ВЖД + Омега 3
Триацил-глицерины	23.81 ± 0.49	26.44 ± 0.24[3]	22.77 ± 0.27[в]	24.61 ± 0.19[в,***]
Свободные жирные кислоты	12.81 ± 0.44	15.30 ± 0.25[3]	13.00 ± 0.27[в]	13.80 ± 0.23[в,*]
Холестерин	14.72 ± 0.66	17.87 ± 0.22[3]	14.36 ± 0.26[в]	15.59 ± 0.10[в,***]
Эфиры холестерина	17.55 ± 0.63	15.11 ± 0.19[2]	17.75 ± 0.28[в]	16.46 ± 0.28[в,**]
Остаточная фракция	31.11 ± 0.69	25.28 ± 0.37	32.12 ± 0.41	29.54 ± 0.52

Примечание. Различия статистически достоверны при: [1, a, *] $p < 0.05$; [2, б, **] $p < 0.01$; [3, в, ***] $p < 0.001$. Цифры – по сравнению с контролем; буквы – по сравнению со 2-й группой; звездочки – по сравнению с 3-й группой. Остаточная фракция – воски + + углеводороды + метиловые эфиры жирных кислот.

ности нормализующего эффекта различалась (табл. 2, 3). Масса тела крыс 3-й группы (147 ± 4 г) соответствовала таковой в контроле, при этом была ниже на 21% ($p < 0.001$) по сравнению с таковой у крыс 2-й группы (высокожировая диета). Удельная масса печени (4.61 ± 0.17 г/100 г массы) также соответствовала контрольным значениям и была ниже, чем у животных во 2-й группе, на 38% ($p < 0.001$). При потреблении животными высокожировой диеты с "Омега-3" масса тела была выше, чем в контроле, на 17% (168.57 ± 3 г, $p < 0.01$), тогда как по сравнению со 2-й группой она была ниже на 9% ($p < 0.001$). Удельная масса печени крыс этой группы также достоверно отличалась от контроля и была выше на 51% (6.57 ± 0.26 г/100 г массы, $p < 0.01$), но на 12% ($p < 0.05$) ниже по сравнению с таковой у животных из 2-й группы.

При сравнении показателей липидного обмена в плазме крови крыс в 3-й группе с таковыми во 2-й группе (табл. 2) отмечено снижение общих липидов на 23% ($p < 0.001$), общего холестерина на 37% ($p < 0.001$) и увеличение общих фосфолипидов на 27% ($p < 0.001$). Это обусловило снижение коэффициента холестерин/фосфолипиды на 50% ($p < 0.001$). В плазме крови крыс 4-й группы ("Омега-3") количество общих липидов снизилось на 15% ($p < 0.001$), холестерина – на 32% ($p < 0.001$) при одновременном увеличении общих фосфолипидов на 18% ($p < 0.001$) по сравнению с таковыми величинами во 2-й группе. Расчет коэффициента холестерин/фосфолипиды показал, что

он снизился на 43% ($p < 0.001$). Уровень триацилглицеринов в плазме крови 3-й и 4-й групп достоверно не отличался от контрольных значений, но по сравнению с таковым во 2-й группе снизился на 63% ($p < 0.001$) и 56% ($p < 0.001$) соответственно. Значение ЛПНП в плазме крови при введении липидного комплекса ульвы снизилось на 30% ($p < 0.01$), а при введении "Омега-3" – на 24% ($p < 0.01$). Одновременно увеличился уровень ЛПВП в плазме крови крыс 3-й группы на 55% ($p < 0.001$), а 4-й группы – на 36% ($p < 0.001$). Исследование уровня ХС ЛПНП показало, что в 3-й группе он был ниже на 20% ($p < 0.05$), а в 4-й группе на 13% ($p < 0.05$) по сравнению с таковым во 2-й группе. Уровень ХС ЛПВП в плазме крови крыс 3-й группы увеличился на 21% ($p < 0.001$), а в 4-й группе он не отличался от такового во 2-й группе. Расчет коэффициента атерогенности показал, что при введении липидного комплекса ульвы его значение достоверно не отличалось от контроля, тогда как при введении "Омега-3" коэффициент был в 2 раза выше ($p < 0.001$). В то же время его значение относительно 2-й группы было ниже на 65% ($p < 0.001$), а относительно 3-й группы – на 77% ($p < 0.001$).

При сравнении величин нейтральных липидов в печени крыс 3-й и 4-й групп с таковыми 2-й группы (высокожировая диета) отмечены достоверные различия (табл. 3). При введении липидного комплекса ульвы количество триацилглицеринов снизилось на 14% ($p < 0.001$), свободных жирных кислот на 15% ($p < 0.001$), холестерина на 20% ($p < 0.001$), тогда как при введении "Омега-3" эти показатели снизились на 7, 10 и 13% ($p < 0.001$) соответственно. Величины эфиров холестерина были выше, чем таковые во 2-й группе: при введении липидного комплекса ульвы они увеличились на 17% ($p < 0.001$), а при введении "Омега-3" – на 9% ($p < 0.001$).

Сравнение полученных биохимических показателей плазмы крови и печени животных 3-й и 4-й групп со значениями в контрольной группе показало, что введение липидного комплекса ульвы в высокожировую диету способствовало их восстановлению до уровня контроля (табл. 3). В то же время при введении в высокожировую диету липидного комплекса "Омега-3" (4-я группа) сохранились статистически достоверные различия по сравнению с контролем по некоторым биохимическим показателям плазмы крови и печени (табл. 2, 3). Так, количество общих липидов в плазме крови превышало контрольные значения на 11% ($p < 0.05$), холестерина – на 23% ($p < 0.001$), соотношение холестерин/фосфолипиды – на 29% ($p < 0.001$). При этом значение ЛПНП достоверно превышало контроль на 16% ($p < 0.05$), тогда как уровень ЛПВП был ниже на 12% ($p < 0.05$), а величина ХС ЛПВП – на 10% ($p < 0.05$). Количество триацилглицеринов печени было выше, чем в контроле, на 4% ($p < 0.01$), свободных жирных кислот – на 8% ($p < 0.001$), а холестерина – на 6% ($p < 0.001$).

Таким образом, липидный комплекс ульвы был более эффективным липидкоррегирующим средством, чем препарат "Омега-3". Подтверждением этому является расчет статистической достоверности между соответствующими величинами изученных биохимических показателей в плазме крови и печени крыс 3-й и 4-й групп. Так, в плазме крови при введении "Омега-3" количество общих липидов было выше на 10% ($p < 0.05$), а общих фосфолипидов ниже на 7% по сравнению с их количеством при введении липидного комплекса ульвы, что обусловило увеличенное на 15% ($p < 0.001$) соотношение холестерин/фосфолипиды. Следует отметить более высокий уровень триацилглицеринов в плазме крови (на 20%, $p < 0.05$) и ЛПНП (на 18%, $p < 0.05$), а также снижение величин ЛПВП (на 12%, $p < 0.01$) и ХС ЛПВП (на 14%, $p < 0.05$) по сравнению с таковыми в 3-й группе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ожирение способствует возникновению и обострению каскада процессов, включающих активацию симпатической и ренин-ангиотензиновой систем, развитию окислительного стресса и дислипидемий, высвобождению медиаторов воспаления, повышению адипогенеза и, таким образом, стимулированию системной дисфункции, которая приводит к клиническим проявлениям сердечно-сосудистых заболеваний (Seca, Pinto, 2018). При воздействии гиперхолестериновой нагрузки в течение 30 сут у экспериментальных животных формируется стрессовая реакция организма, характеризующаяся экстренной гиперфункцией гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальной системы (Луценко и др., 1973). Из полученных результатов следует, что в условиях экспериментальной модели высокожировой диеты (гиперхолестериновый рацион с жировой нагрузкой) формируется дислипидемия и нарушается липидный обмен печени. Биохимический механизм такой метаболической разбалансировки, как увеличение уровня холестерина, жирных кислот и триацилглицеринов в плазме крови и печени, можно объяснить не только значительным поступлением этих компонентов с диетой, но и стрессовой реакцией организма на жировую нагрузку (Noeman et al., 2011). Известно, что при стрессе происходит активация липолиза в жировой ткани, что сопровождается поступлением большого количества свободных жирных кислот в кровь и далее в печень. При этом жирные кислоты в печени начинают использоваться в синтезе триацилглицеринов, а при окислении до ацетил-КоА – в синтезе холестерина, что приводит к росту данных био-

химических показателей в крови. Итогом двух воздействий (высокожировая диета и стресс) является образование атерогенных липопротеинов с большой молекулярной массой, что обусловливает повышение вязкости плазмы и рост артериального давления. Именно этому типу дислипидемии в последнее время придают большое значение в связи с повышенным риском сердечно-сосудистых осложнений (Бокерия, Оганов, 2010).

Перспективным направлением в профилактике и лечении метаболических изменений, возникающих при дислипидемии, является использование природных липидных комплексов морского происхождения, содержащих полиненасыщенные жирные кислоты семейства n-3. Биологическое действие такого сложного природного комплекса, как липидный комплекс *Ulva lactuca*, следует рассматривать как результат суммы воздействия всех компонентов его состава. Вместе с тем, в настоящее время ценность лекарственных средств из морских гидробионтов, как правило, ассоциируется прежде всего со свойствами входящих в них ПНЖК n-3. Снижение повышенного уровня холестерина плазмы крови под действием ПНЖК n-3 связывают с повышением активности фермента лецитин:холестерин-ацилтрансферазы (ЛХАТ) (Kammoun et al., 2018). Использование ПНЖК n-3 приводит к подавлению печеночного синтеза триацилглицеринов и усилению их экскреции, а также к выведению холестерина с желчью и фекалиями. Кроме того, ПНЖК депонируются в форме эфиров холестерина (Титов, 1999), что подтверждается ростом в печени этого биохимического показателя в нашем эксперименте. Таким образом, метаболические перестройки под влиянием липидного комплекса *U. lactuca* и “Омега-3” способствуют восстановлению соотношения липопротеинов в пользу увеличения ЛПВП в плазме крови. Способность экзогенных “морских” липидов включаться в метаболизм позволяет предполагать их активное влияние на большинство жизненноважных процессов.

При сравнительном анализе величин отклонений исследованных биохимических параметров в плазме крови и печени крыс при введении липидного комплекса *U. lactuca* и препарата сравнения “Омега-3” были выявлены наиболее значимые эффекты липидного комплекса ульвы. Причем содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в липидном комплексе *U. lactuca* и в препарате сравнения “Омега-3” было идентичным и составляло 300 мг в 1 г общих липидов. Однако следует отметить, что помимо этих двух ПНЖК в состав “Омега-3” входят мононенасыщенные жирные кислоты, выделенные из ценных пород рыб. В то же время в составе липидного комплекса *U. lactuca* наряду с мононенасыщенными жирными кислотами содержится широкий спектр жирных кислот семейства n-3 (α-линоленовая, гексадекатетраеновая, стеаридоновая, эйкозапентаеновая, докозагексаеновая кислоты), а также семейства n-6 (линолевая и арахидоновая). Присутствие в его составе пяти видов фосфолипидов морского происхождения, обладающих репаративными свойствами, а также полиненасыщенных жирных кислот семейства n-3 и n-6, по-видимому, и обусловливает более высокую биологическую активность липидного комплекса *U. lactuca*, чем “Омега-3”.

На основании вышеизложенного следует, что морские водоросли могут использоваться как сырье для получения препаратов с липидкоррегирующими свойствами. Применение липидных комплексов, содержащих “морские” липиды, выделенные из морской зеленой водоросли *U. lactuca*, позволит проводить эффективную профилактику нарушений метаболических реакций при воздействии гиперкалорийного питания.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет бюджетных средств по программе: регистрационный номер АААА-А17-117030110038-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркина М.Ю., Помазенкова Л.А., Чопенко Н.С. и др. Влияние скорости тепловой акклимации на полярные липиды *Ulva lactuca* // Физиол. растений. 2020. Т. 67. № 1. С. 84–95.

Беседнова Н.Н. Морские гидробионты – потенциальные источники лекарств // Здоровье. Мед. экология. Наука. 2014. Т. 3. № 57. С. 4–10.

Бокерия Л.А., Оганов Р.Г. Все о холестерине: национальный доклад. М.: Изд-во НЦССХ им. А.Н. Бакулева РАМН. 2010. 180 с.

Европейская конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях ETS N 123 (Страсбург, 18 марта 1986 г.).

Имбс Т.И., Шевченко Н.М., Суховерхов С.В. и др. Влияние сезона на состав и структурные характеристики полисахаридов бурой водоросли *Costaria costata* // Химия природ. соедин. 2009. № 6. С. 661–665.

Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир. 1975. 221 с.

Кривошапко О.Н., Попов А.М., Артюков А.А., Костецкий Э.Я. Особенности коррегирующего действия полярных липидов и биоантиоксидантов из мор-

ских гидробионтов при нарушениях липидного и углеводного обмена // Биомед. химия. 2012. Т. 58. Вып. 2. С. 189–198.

Луценко М.Т., Рыжавский Б.Я., Чертов А.Д., Луценко Н.В. Адаптация организма к повышенному содержанию холестерина. Благовещенск: Благовещ. мед. ин-т. 1973. 143 с.

Мареев В.Ю. Аторвастатин в лечении больных ишемической болезнью сердца и дислипидемией с высоким общим риском (по результатам российского многоцентрового исследования АТЛАНТИКА): оценка безопасности // Кардиология. 2010. № 5. С. 77–83.

Миронов А.Н. Руководство по проведению доклинических исследований лекарственных средств. Ч. 1. М.: Гриф и К. 2012. 944 с.

Новгородцева Т.П., Гвозденко Т.А., Касьянов С.П. и др. Использование биологически активной добавки к пище на основе липидов морских гидробионтов в эксперименте на крысах // Вопр. питания. 2010. Т. 79. № 2. С. 24–27.

Новгородцева Т.П., Сомова Л.М., Гвозденко Т.А. и др. Алиментарная дислипидемия: экспериментально-морфологические аспекты. Владивосток: Изд-во Дальневост. фед. ун-та. 2011.168 с.

Титлянов Э.А., Титлянова Т.В. Морские растения стран Азиатско-тихоокеанского региона, их использование и культивирование. Владивосток: Дальнаука. 2012. 377 с.

Титов В.Н. Биологическое обоснование применения полиненасыщенных жирных кислот семейства ω 3 в профилактике атеросклероза // Вопр. питания. 1999. № 3. С. 34–41.

Хотимченко С.В. Липиды морских водорослей-макрофитов и трав: Структура, распределение, анализ. Владивосток: Дальнаука. 2003. 230 с.

Яковлева И.М., Белоцищенко Е.С. Антиоксидантный потенциал массовых видов макроводорослей Японского моря // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 5. С. 372–383.

Adrien A., Bonnet A., Dufour D. et al. Anticoagulant activity of sulfated ulvan isolated from the green macroalga *Ulva rigida* // Mar. Drugs. 2019. V. 17. № 5. P. 291–310.

Agatonovic-Kustrin S., Kustrin E., Gegechkori V., Morton D.W. High-performance thin-layer chromatography hyphenated with microchemical and biochemical derivatizations in bioactivity profiling of marine species // Mar. Drugs. 2019. V. 17. № 3. P. 148–160.

Amenta J.S. A rapid chemical method for quantification of lipids separated by thin-layer chromatography // J. Lipid Res. 1964. V. 5. № 2. P. 270–272.

Bernstein A.M., Ding E.L., Willett W.C. et al. A Meta-analysis shows that docosahexaenoic acid from algal oil reduces serum triglycerides and increases HDL-cholesterol and LDL-cholesterol in persons without coronary heart disease // J. Nutr. 2012. V. 142. № 1. P. 99–104.

Bligh E.G., Dyer W.J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. 1959. V. 37. № 8. P. 911–917.

Cardoso C., Ripol A., Afonso C. et al. Fatty acid profiles of the main lipid classes of green seaweeds from fish pond aquaculture // J. Food Sci. Nutr. 2017. V. 5. P. 1189–1194.

Carreau J.P., Dubacq J.P. Adaptation of a macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl transesterification of biological lipid extracts // J. Chromatogr. A. 1978. V. 151. № 3. P. 384–390.

Chen J.N., Jiang Y., Ma K.Y. et al. Microalga decreases plasma cholesterol by down-regulation of intestinal NPC1L1, hepatic LDL Receptor, and HMG-CoA-Reductase // J. Agric. Food Chem. 2011. V. 59. № 12. P. 6790–6797.

Cheng-Sánchez I., Sarabia F. Chemistry and biology of bioactive glycolipids of marine origin // Mar. Drugs. 2018. V. 16. № 9. P. 294–346.

Christie W.W. Equivalent chain-lengths of methyl ester derivatives of fatty acids on gas chromatography. A reappraisal // J. Chromatogr. A. 1988. V. 447. P. 305–314.

Cotas J., Marques V., Afonso M.B. et al. Antitumour potential of *Gigartina pistillata* carrageenans against colorectal cancer stem cell-enriched tumourspheres // Mar. Drugs 2020a. V. 18. № 1. P. 50–63.

Cotas J., Leandro A., Monteiro P. et al. Seaweed phenolics: from extraction to applications // Mar. Drugs. 2020b. V. 18. № 8. P. 384–430.

Desnoyers M., Gilbert K., Rousseau G. Cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids: dichotomy between experimental and clinical studies // Mar. Drugs. 2018. V. 16. № 7. P. 234–244.

Folch J., Less M., Sloane-Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissue // Biol. Chem. 1957. V. 226. P. 497–509.

Jump D.B., Depner C.M., Tripathy S., Lytle K.A. Potential for dietary omega-3 fatty acids to prevent nonalcoholic fatty liver disease and reduce the risk of primary liver cancer // Adv. Nutr. 2015. V. 6. № 6. P. 694–702.

Hannan Md. A., Dash R., Haque Md. N. et al. Neuroprotective potentials of marine algae and their bioactive metabolites: Pharmacological insights and therapeutic advances // Mar. Drugs. 2020. V. 18. № 7. 347–397.

Heavisides E., Rouger C., Reichel A.F. et al. Seasonal variations in the metabolome and bioactivity profile of *Fucus vesiculosus* extracted by an optimised, pressurised liquid extraction protocol // Mar. Drugs. 2018. V. 16. № 12. P. 503–531.

Kammoun I., Salah H.B., Saad H.B. et al. Hypolipidemic and cardioprotective effects of *Ulva lactuca* ethanolic extract in hypercholesterolemic mice // Arch. Physiol. Biochem. 2018. V. 124. № 4. P. 313–325.

Komprda T., Skultety O., Krizkova S. et al. Effect of dietary *Schizochytrium* microalga oil and fish oil on plasma cholesterol level in rats // J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl.). 2015. V. 99. № 2. P. 308–316.

Liu L., Hu Q.L., Wu H.H. et al. Protective role of n6/n3 PUFA supplementation with varying DHA/EPA ratios against atherosclerosis in mice // J. Nutr. Biochem. 2016. V. 32. № P. 171–180.

Luthuli S., Wu S., Cheng Y. et al. Therapeutic effects of fucoidan: A review on recent studies // Mar. Drugs. 2019. V. 17. № 9. P. 487–502.

Michalak I., Chojnacka K. Algae as production systems of bioactive compounds. A review // Eng. Life Sci. 2015. V. 15. P. 160–176.

Noeman S.A., Hamooda H.E., Baalash A.A. Biochemical study of oxidative stress markers in the liver, kidney and

heart of high fat diet induced obesity in rats // Diabetol. Metab. Syndr. 2011. V. 3. P. 17–25.

Park H-B., Hwang J., Zhang W. et al. Polysaccharide from *Codium fragile* induces anti-cancer immunity by activating natural killer cells // Mar. Drugs. 2020. V. 18. № 12. P. 626–638.

Rouser G., Kritchevsky G., Yamamoto A. Column chromatographic and associated procedures for separation and determination of phosphatides and glycolipids // In: G.V. Marinetti. Lipid Chromatographic Analysis. Marcel Dekker, New York. 1967. V. 1. P. 99–162. Column chromatographic and associated procedures // Lipid chromatogr. Anal. 1967. V. 1. P. 99–162.

Seca A.M.L., Pinto D.C.G.A. Overview on the antihypertensive and anti-obesity effects of secondary metabolites from seaweeds // Mar. Drugs. 2018. V. 16. № 7. P. 237–255.

Susanto E., Fahmi A-S., Hosokawa M., Miyashita K. Variation in lipid components from 15 species of tropical and temperate seaweeds // Mar. Drugs. 2019. V. 17. № 11. P. 630–651.

Svetashev V.I., Vaskovsky V.E. A simplified technique for thin layer microchromatography of lipids // J. Chromatogr. 1972. V. 67. № 2. P. 376–378.

van Gent C.M., Roseleur O.J., van der Bijl P. The detection of cerebrosides on thin-layer chromatograms with an anthrone spray reagent // J. Chromatogr. A. 1973. V. 85. № 1. P. 174–176.

Vaskovsky V.E., Kostetsky E.Y., Vasendin I.M. A universal reagent for phospholipid analysis // J. Chromatogr. 1975. V. 114. № 1. P. 129–141.

Vaskovsky V.E., Latyshev N.A. Modified Jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms // J. Chromatogr. 1975. V. 115. № 1. P. 246–249.

Vaskovsky V.E., Khotimchenko S.V. HPTLC of polar lipids of algae and other plants // J. High Resolut. Chromatogr. 1982. V. 5. № 11. P. 635–636.

Effect of Lipid Fraction from Green Seaweed *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753 on Blood Plasma and Liver Biochemical Parameters in Experimental Dyslipidemia

N. F. Kushnerova[a], S. E. Fomenko[a], V. G. Sprygin[a], E. S. Drugova[a], T. V. Momot[b], L. N. Lesnikova [a], and V. Yu. Merzlyakov[a]

[a] *V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*
[b] *Far Eastern Federal University, Vladivostok 690950, Russia*

The study was conducted on the effect of the lipid complex isolated from the tallus of the green seaweed *Ulva lactuca* and the commercial reference drug "Omega-3" upon the biochemical parameters of blood plasma and liver of rats in an experimental high-fat diet (hypercholesterol diet with a high-fat load). The effect of the diet was accompanied by an increase in the amount of total lipids, total cholesterol, low-density lipoproteins, cholesterol/phospholipid ratios and coefficient of atherogenicity in the blood plasma and by a decrease in total phospholipids, high-density lipoprotein cholesterol levels, as well as changes in ratios of the classes of neutral liver lipids. The lipid complex from *U. lactuca* showed a higher efficiency in restoration of the lipid composition in blood and liver under a high-fat diet compared to the effect of "Omega-3" preparation. Marine algae can be used as a raw material for the production of preparations with hypolipidemic properties.

Keywords: Ulva lactuca, lipid complex, high fat diet, blood, liver, lipoproteins, cholesterol, neutral lipids

EDN: USEUJI
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 133–139

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 58.084.1/581.95

НАХОДКА В ЛАБОРАТОРНОМ МОРСКОМ АКВАРИУМЕ ВОДОРОСЛЕЙ, НОВЫХ ДЛЯ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

© 2022 г. О. Н. Селиванова[1], *, Г. Г. Жигадлова[1]

[1]Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, 683000, Россия

**e-mail: oselivanova@mail.ru*

Поступила в редакцию 20.07.2021 г.
После доработки 14.10.2021 г.
Принята к публикации 25.11.2021 г.

Красные водоросли *Acrosorium yendoi* Yamada (Delesseriaceae, Ceramiales) и *Lukinia dissecta* Perestenko (Phyllophoraceae, Gigartinales) были обнаружены в лабораторном морском аквариуме, содержащем грунт и воду из Авачинского залива (Восточная Камчатка). Ранее эти водоросли в данном регионе не встречались. Вид *L. dissecta* отмечен только на Сахалине, Курильских и Командорских островах, поэтому его обнаружение в водах юго-восточной части Камчатки значительно расширяет ареал распространения вида, который ранее считался дизъюнктивным и исключительно островным. Очевидно, его следует признать сплошным протяженным и не приуроченным только к островам. Вид *A. yendoi*, ранее известный из российских вод Японского моря, а также из Японии, Китая и Кореи, в результате наших исследований впервые зарегистрирован у Восточной Камчатки, что расширяет ареал *A. yendoi*, смещая его к северу и изменяя фитогеографические характеристики.

Ключевые слова: Acrosorium, *Lukinia*, Камчатка, ареал, аквариумные исследования, потепление климата

DOI: 10.31857/S0134347522020097

В последние годы исследования в морских аквариумах стали весьма популярными, но объектами, как правило, выступают представители зообентоса. В частности, такие работы активно проводятся нашими коллегами-зоологами из Лаборатории гидробиологии Камчатского филиала (КФ) Тихоокеанского института географии (ТИГ) ДВО РАН (Sanamyan et al., 2019). Изначально целью установки аквариума было создание биотопа, подходящего для жизнедеятельности морских беспозвоночных. Водоросли не входили в сферу интересов исследователей. Подавляющее большинство работ в современной научно-технической, нормативной и методической литературе посвящено зоологическим и ихтиологическим аспектам аквакультуры. Информация о бентосных водорослях в морских аквариумах в отечественной научной литературе крайне скудна. Чаще всего проблема аквариумных водорослей обсуждается в популярной литературе и на интернет-форумах аквариумистов, где предлагаются либо методика борьбы с водорослями как нежелательными вселенцами, либо, наоборот, методы культивирования отдельных видов для прикладных целей. Как таковые флористические исследования морских аквариумных водорослей не проводились. Поэтому нами предпринята попытка мониторинговых исследований с целью восполнить пробел в знаниях о данной группе морских организмов, растущих в аквариуме и создающих среду обитания для других гидробионтов (рис. 1). Была выполнена инвентаризация всех обнаруженных видов водорослей-макрофитов, попавших в аквариум с водой и грунтом из Авачинского залива и не являющихся случайными вселенцами вследствие небрежного обслуживания аквариума. В данной работе мы попытались объяснить нахождение в аквариуме ранее не отмеченных в районе исследований водорослей, признавая их реальными природными объектами, что позволило уточнить имевшиеся сведения о географии этих видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Альгологический материал был собран из лабораторного морского аквариума, представлявшего собой типовой искусственный водоем (рис. 1). Субстрат, состоявший из камней и битой ракуши, был взят в Авачинском заливе. Камни в качестве субстрата для аквариума выбирали по их размерам, удобным для размещения в аквариуме и обеспечивающим благоприятные условия для жизни морских беспозвоночных. Морскую воду для аквариума набирали приблизительно в тех же участках, где брали камни.

Рис. 1. Морской аквариум Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Петропавловск-Камчатский).

Воду набирали в открытом море с поверхности, затем досаливали искусственной морской солью до нормальной океанической солености (33–35‰). По химическому составу вода соответствовала природной, кроме содержания фосфатов и нитратов, которое значительно превышало естественные показатели. Освещение аквариума было стабильным и несильным (2 люминесцентные лампы по 50 ватт); его длительность не менялась по сезонам года и составляла 6 ч в сут (с 10 до 16 ч). Вода постоянно перемешивалась помпой, создававшей течение в аквариуме. Температуру воды в аквариуме поддерживали на уровне 6–7°С; воду меняли, как правило, один раз в год на 2/3 от общего объема аквариума (примерно 300 л из 500).

Определение аквариумных образцов водорослей выполняли с использованием светового биологического микроскопа Olympus CX-31. При идентификации материала его сравнивали с оригинальным описанием таксонов, со сведениями из опубликованных работ по данным видам (Yamada, 1930; Перестенко, 1994; Клочкова, 1996; Nam, Kang, 2012; Лопатина, Клочкова, 2016), а также с эксикатами из гербарной коллекции “Морские водоросли Внутреннего моря Сето” (“The marine algae of the Seto Inland Sea”), любезно присланными доктором Хироши Каваи (Dr. Hiroshi Kawai, Япония). Образцы изучали и фотографировали с помощью цифровой камеры “Olympus SZ-20”. Изученный материал хранится в Лаборатории гидробиологии КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в аквариуме было обнаружено более 10 видов морских макроводорослей (см. табл. 1). Большинство из них – обычные для изучаемого региона виды, однако среди водорослей оказались виды, которые прежде не встречались в водах Восточной Камчатки. Это красные водоросли *Acrosorium yendoi* Yamada, 1930 (Delesseriaceae, Ceramiales) и *Lukinia dissecta* Perestenko, 1994 (Phyllophoraceae, Gigartinales).

Acrosorium yendoi Yamada, 1930: 33, pl. V, fig. 4

Исследованные образцы: *Acrosorium yendoi* (рис. 2) – из аквариума Лаборатории гидробиологии КФ ТИГ, Петропавловск-Камчатский, Россия; № 5524 собран 24.02.2021, №№ 5525 и 5526 собраны 01.03.2021. Определены Г.Г. Жигадловой.

Общая морфология согласуется с оригинальным описанием. Слоевище пурпурно-красного цвета высотой до 3–7 см; пленчатое, стелющееся по субстрату, прикрепляется многочисленными ризоидами. Ветвление неправильно дихотомическое. Ветви переплетаются друг с другом при помощи ризоидальных выростов. Пластины с ровным краем, на поперечном срезе видны микроскопические одно-трехслойные вены.

Lukinia dissecta Perestenko, 1994: 129 (табл. XI, 1, 2; XXXIII, 2)

Исследованные образцы: *Lukinia dissecta* (рис. 3а) – из аквариума Лаборатории гидробиологии КФ ТИГ, Петропавловск-Камчатский, Россия; № 5520 – собран 24.02.2021, определен Г.Г. Жигадловой. *Lukinia dissecta* – образцы № 4543 (с цистокарпами) и № 4544 собраны в

Таблица 1. Виды водорослей-макрофитов, растущих в лабораторном морском аквариуме Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Видовое название	Систематическая принадлежность	Обилие в аквариуме
	Chlorophyta	
Ulva fenestrata Postels et Ruprecht	Ulvales, Ulvaceae	Отдельные экземпляры
	Rhodophyta	
Acrosorium yendoi Yamada	Ceramiales, Delesseriaceae	Обильный
Neoabbotiella araneosa (Perestenko) S.C. Lindstrom	Halymeniales, Halymeniaceae	Довольно многочисленный
Lukinia dissecta Perestenko	Gigartinales, Phyllophoraceae	Несколько экземпляров
Callophyllis rhynchocarpa Ruprecht	Gigartinales, Kallymeniaceae	Довольно многочисленный
Savoiea hamata (E.S. Sinova) M.J. Wynne	Ceramiales, Rhodomelaceae	Отдельные экземпляры
Scagelia sp.	Ceramiales, Ceramiaceae	Отдельные экземпляры
Constantinea sp. juv.	Gigartinales, Dumontiaceae	Отдельные экземпляры
Mesophyllumaceae (несколько видов рода *Clathromorphum* Foslie)	Hapalidiales	Отдельные экземпляры

природе 05.07. 1992. Командорские острова, о-в Медный, мыс Матвея, глубина 20 м, валуны. Собраны В.И. Шалухановым, определены Г.Г. Жигадловой. *Lukinia dissecta* (рис. 3б) – № 4905 (с цистокарпами) собран в природе 11.06.1979; за пределами скал Кирилоф, мыс Кирилоф, Амчитка, Аляска (60–80′) 51°24′52″ N, 179°18′18″ E. Собран П.А. Лебедником, определен С. Линдстром (S.C. Lindstrom) 01.10.1997.

Общая морфология согласуется с оригинальным описанием. Слоевище красно-фиолетовое, пластинчатое, высотой до 12 см. Пластина оваль-

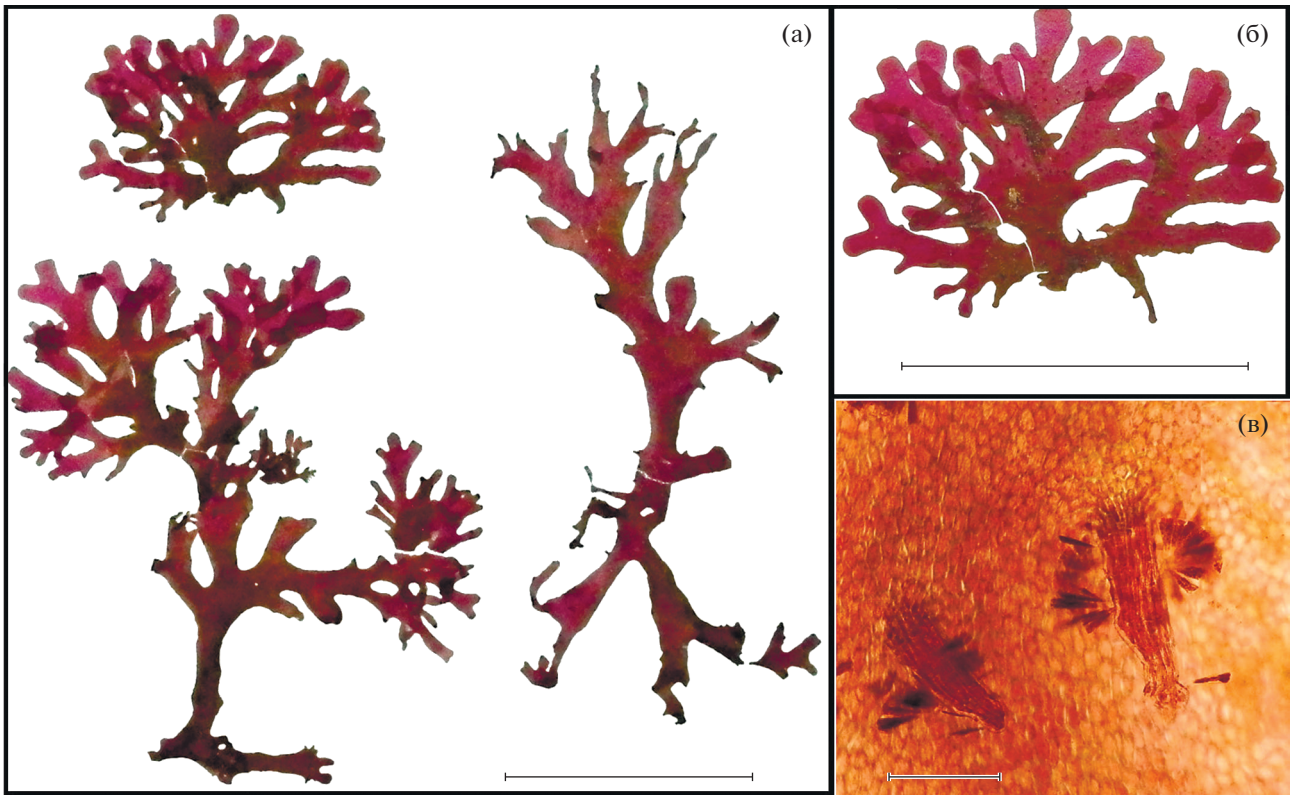

Рис. 2. *Acrosorium yendoi* Yamada. а – внешний вид растений из аквариума; б – молодое растение с ризоидальными выростами на пластине; в – ризоиды на пластине под микроскопом. Масштаб: а и б – 2 см, в – 2 мкм.

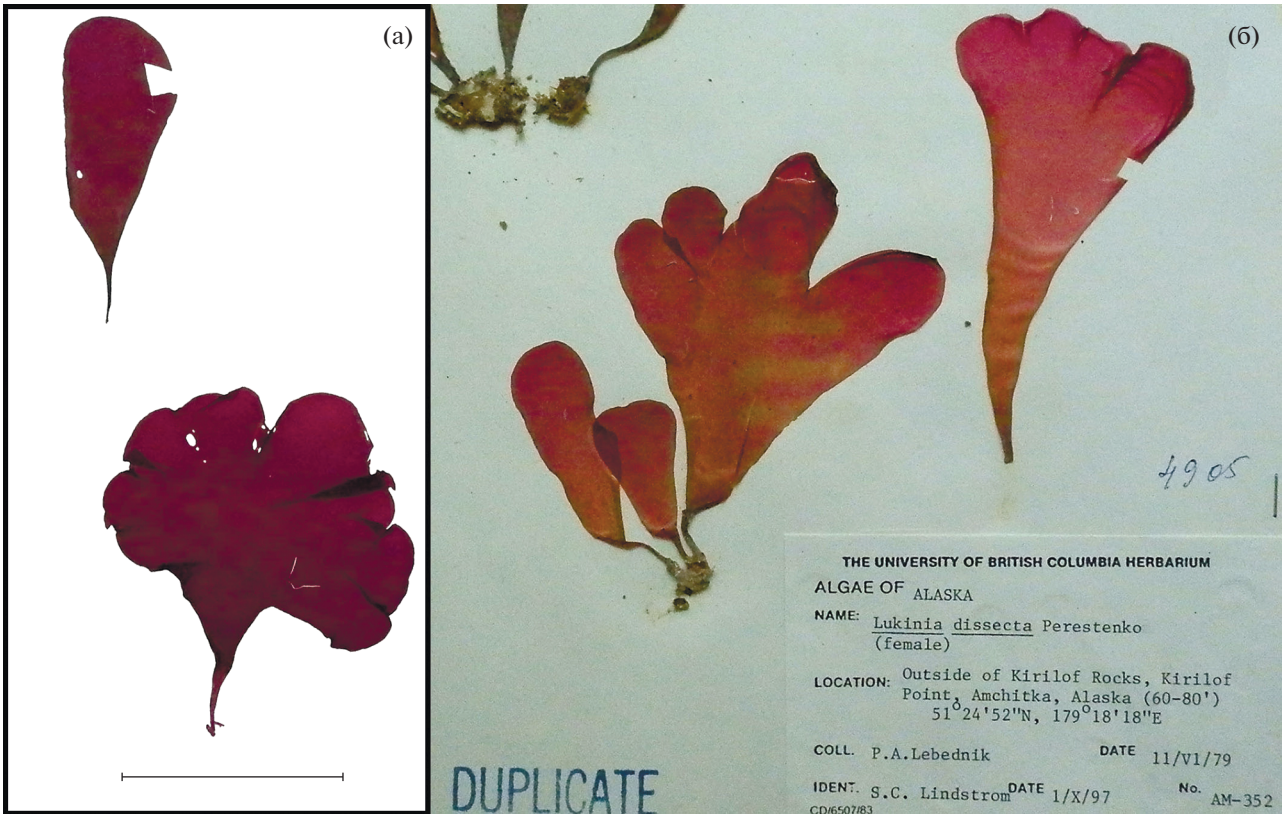

Рис. 3. *Lukinia dissecta* Perestenko. а – растения из аквариума, б – образцы из гербария Университета Британской Колумбии (Канада). Масштаб – 4 см.

ная, рассеченная на лопасти, узкоклиновидная при основании, с коротким стволиком. Прикрепляется подошвой. Сердцевина из длинных разветвленных нитей; клетки внутренней коры вытянутые, довольно крупные; клетки наружной коры мелкие, округлые. Обнаружены женские фертильные образцы с цистокарпами (до 1 мм в поперечнике), выпуклыми с одной стороны пластины и рассеянными по ее поверхности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Делессериевая водоросль *Acrosorium yendoi* первоначально была описана из Японии (Yamada, 1930) и отмечена в южных районах Дальнего Востока России (Японское море: Татарский пролив, зал. Петра Великого) (Перестенко, 1994; Клочкова, 1996; Kozhenkova, 2020). Кроме Японии (Yoshida, 1998; Yoshida et al., 2015) и России вид *A. yendoi* обнаружен в Китае (Liu, 2008; Tseng, 2009) и Корее (Lee, Kang, 2001; Nam, Kang, 2012). В отечественной фикологической литературе *A. yendoi* принято считать бореально-тропическим пацифическим приазиатским видом (Перестенко, 1980) или приазиатским низкобореально-субтропическим видом (Клочкова, 1996). Находка этого вида в нашем аквариуме является первой для Камчатки.

Второй вид *Lukinia dissecta* описан с Командорских островов (Перестенко, 1994), отмечен на Сахалине и Курильских островах; российскими фикологами считался представителем островной флоры с дизъюнктивным ареалом (Перестенко, 1994; Клочкова и др., 2009, Selivanova, 2011; Selivanova, Zhigadlova, 2013; Лопатина, Клочкова, 2016; Скрипцова, 2020). Наши данные позволяют говорить о более обширном непрерывном ареале *L. dissecta* вдоль тихоокеанского побережья России. За пределами российского Тихоокеанского региона вид был обнаружен на Аляске (США). У авторов имеются гербарные образцы этой водоросли, любезно присланные нам доктором С.К. Линдстром (Sandra C. Lindstrom) (Университет Британской Колумбии, Канада) (рис. 3б). Однако информация о произрастании *L. dissecta* на Аляске до сих пор не опубликована и не цитируется в базе данных (Lindeberg, Lindstrom, 2010; Molinari-Novoa in Guiry and Guiry, algaebase, searched on September 2, 2021).

Чем можно объяснить обнаружение в аквариуме несвойственных для изучаемой акватории водорослей? Случайный занос спор из достоверно известных местообитаний видов исключен ввиду их географической удаленности от района исследований, поэтому мы предполагаем, что споры

или ювенильные растения содержались в воде или грунте, которые были отобраны для аквариума из Авачинского залива. В природных условиях эти виды ранее не были обнаружены, вероятно, из-за мелких размеров, малочисленности или недостаточной изученности флоры региона.

Наблюдения за развитием экосистемы аквариума показали активное разрастание бентосных водорослей разных таксономических групп, но особенно новых для Восточной Камчатки видов, относящихся к родам *Lukinia* и *Acrosorium*. При этом водоросли рода *Acrosorium*, имеющие мелкое стелющееся слоевище, оказались настолько активными, что практически захватили все подходящие поверхности субстрата и стали доминирующими (рис. 1). По-видимому, условия в аквариуме оказались благоприятными для их развития. По личному сообщению нашего коллеги К.Э. Санамяна, часто в устоявшихся морских аквариумах находят виды зообентоса, которые неизвестны в месте отбора воды, грунта и животных. Это связано с тем, что в условиях, отличных от природных, могут преобладать очень редкие для данной акватории виды. Вероятно, для водорослей свойственна та же тенденция. Подчеркнем, что в нашем случае речь идет не об инвазивных, а об аборигенных видах, которые ранее не были обнаружены в природе. Находка *Lukinia* в нашем аквариуме, содержавшем воду и грунт из Авачинского залива, неудивительна, а закономерна. Как было отмечено, она описана с Командор, позже найдена намного южнее – на Сахалине и Курилах, но попасть туда эта водоросль могла только через камчатскую акваторию благодаря системе морских течений в Тихом океане. При этом одним из промежуточных пунктов распространения вида на юг является Авачинский залив. Вид *A. yendoi*, вероятно, также произрастал в прикамчатских водах, но был редок и угнетен; в аквариуме новые условия способствовали тому, что он размножился активнее других водорослей. Можно предполагать, что температурные и химические условия, в частности избыточное содержание соединений азота и фосфора в аквариуме, оказались благоприятными для этих водорослей. В случае с *A. yendoi* лимитирующим фактором, вероятно, послужила температура. Относительно недавно выяснилось, что этот вид не так уж теплолюбив, как было принято считать (Перестенко, 1980, 1994; Клочкова, 1996). В частности, в работе китайских исследователей (Sun et al., 2010), проводивших многолетний мониторинг биоразнообразия бентосных водорослей литорали островов Нанджи (Национальный природный заповедник, Южно-Китайское море, Китай), показано, что с постепенным увеличением температуры воды в сообществе донных макроводорослей доля субтропических видов увеличилась, а умеренно-холодноводных видов заметно снизилась. Общая доля умеренно-тепловодных водорослей не претерпела явных изменений, однако количество их видов уменьшилось на 40%. Авторы предположили, что причиной прогрессивного уменьшения численности некоторых видов водорослей явилось глобальное потепление климата. Выяснилось, что обилие *A. yendoi* на литорали островов за 40 лет снизилось примерно в 1.5 раза и вид из категории доминирующих перешел в категорию обычных (Sun et al., 2010).

Значимость погодно-климатического фактора в динамике видового баланса водорослей была отмечена нами на примере литоральных сообществ Авачинского залива (Селиванова, 2015, 2016). В настоящее время Камчатка находится в мировом тренде повышения средней годовой температуры поверхностного слоя Земли и Мирового Океана. В 2014 г. Комиссией по климатологии Всемирной метеорологической организации был утвержден период в 30 лет как показательный для многолетних наблюдений, данные которых могут корректно применяться в настоящее время. При сравнительном анализе двух 30-летних периодов (1973–2003 и 1983–2013 гг.) было показано увеличение среднегодовой температуры воздуха в г. Петропавловск-Камчатский на 0.5°C (http://kammeteo.ru). Соответственно повышению температуры воздушных масс повышается температура воды, так что обнаружение считавшихся тепловодными видов морских гидробионтов в прикамчатской акватории не является неожиданностью. Можно предположить, что в связи с потеплением климата *A. yendoi* стал продвигаться на север, в том числе к берегам Камчатки, и таким образом попал в наш аквариум.

Нахождение прежде необычных для региона водорослей в аквариуме может быть индикатором их присутствия в водах Авачинского залива и послужить стимулом для поиска в этой акватории. Таким образом, обнаружение в аквариуме видов *L. dissecta* и *A. yendoi*, которые ранее не указывались в районе Восточной Камчатки, позволяет расширить и уточнить их природные ареалы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лабораторные исследования в аквариуме позволили скорректировать географический ареал двух видов красных водорослей тихоокеанского побережья России. Наши данные расширили ареал *Lukinia dissecta* от Сахалина и Курильских островов до Командорских островов через Восточную Камчатку и показали, что этот вид имеет обширный сплошной ареал, который раньше рассматривался как дизъюнктивный островной. Присутствие *L. dissecta* на Аляске позволяет предположить, что этот вид еще более широко распространен в Тихом океане и, возможно, должен рассматриваться

как бореальный интерзональный пан-пацифический вид (включающий американский сектор).

Первая находка *Acrosorium yendoi* в водах Восточной Камчатки значительно смещает ареал вида к северу по сравнению с известными ранее местообитаниями в Японском море. Таким образом, *A. yendoi*, вероятно, не следует считать бореально-тропическим, пацифическим приазиатским или приазиатским низкобореально-субтропическим видом, а необходимо признать широко бореальным азиатско-тихоокеанским видом.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны коллегам из Лаборатории гидробиологии Карену Санамян и Надежде Санамян за разрешение сбора водорослей из морского аквариума и за информацию по его функционированию, а также Елене Паниной за участие в сборе водорослей. Мы благодарим наших зарубежных коллег Хироши Каваи (H. Kawai, Япония) и Сандру Линдстром (S.C. Lindstrom, Канада) за предоставление гербарных образцов водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клочкова Н.Г. Флора водорослей макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука. 1996. 289 с.

Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 2. Красные водоросли. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 300 с.

Лопатина Н.А., Клочкова Н.Г. Род *Lukinia* (Rhodophyta: Gigartinales) в морях российского Дальнего Востока // Вестн. Камчат. гос. техн. ун-та. 2016. № 36. С. 74–78.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 1980. 231 с.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994. 331 с.

Селиванова О.Н. Изменения в составе литоральных альгоценозов Авачинского залива как показатель динамики биоразнообразия водоема // Материалы XVI междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2015. С. 138–142.

Селиванова О.Н. Новые данные о состоянии литоральных альгоценозов Авачинского залива на примере пальмариевых водорослей // Материалы XVII междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2016. С. 240–243.

Скрипцова А.В. Дополнение к флоре морских макроводорослей средних Курил // Бот. журн. 2020. Т. 105. № 10. С. 1000–1009.

Kozhenkova S.I. Checklist of marine benthic algae from the Russian continental coast of the Sea of Japan // Phytotaxa. 2020. V. 437. № 4. P. 177–205.

Lee Y., Kang S. A catalogue of the seaweeds in Korea. Jeju: Cheju National Univ. Press. 2001. 662 p. [на кор. яз.].

Lindeberg M.R., Lindstrom S.C. Field guide to seaweeds of Alaska. Alaska Sea Grant College Program. Univ. of Alaska. Fairbanks. 2010. 188 p.

Checklist of biota of Chinese seas / Ed. R.Y. Liu. Beijing: Science Press; Academia Sinica. 2008. 1267 p. [на кит. яз.].

Molinari-Novoa E.A. // Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. 2021. http://www.algaebase.org; searched on 2 September 2021.

Nam K.W., Kang P.J. Algal flora of Korea. V. 4. № 7. Rhodophyta: Florideophyceae: Ceramiales: Delesseriaceae: 22 genera including *Acrosorium*. Incheon: National Institute of Biological Resources. 2012. P. 1–129.

Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Martynov A., Korshunova T. A new species of *Ernstia* (Porifera, Calcarea) described form marine aquarium // Zootaxa. 2019. V. 4603. № 1. P. 192–200.

Selivanova O.N. Marine macrophytic algae of the western sector of North Pacific (Russia) // The dynamical processes of biodiversity – Case studies of evolution and spatial distribution / Eds O. Grillo, G. Venora. Rijeka; Croatia: Intech. d.o.o. 2011. Ch. 8. P. 187–210.

Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine benthic algae of the Commander Islands (Pacific coast of Russia) with checklist revised in 2012 // ISRN Oceanogr. V. 2013. Art. ID 470185.
https://doi.org/10.5402/2013/470185

Sun J.-Z., Ning X.-R., Le F.-F. et al. Long term changes of biodiversity of benthic macroalgae in the intertidal zone of the Nanji Islands // Acta Ecol. Sin. 2010. V. 30. P. 106–112.

Tseng C.K. Seaweeds in Yellow Sea and Bohai Sea of China. Beijing: Science Press. 2009. 1– 453 p. [На кит. яз.]

Yamada Y. Notes on some Japanese algae. I // J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 1930. V. 1. P. 27–36.

Yoshida T. Marine algae of Japan. Tokyo: Uchida Rokakuho Publishing Co., Ltd. 1998. 1222 p. [На яп. яз.]

Yoshida T., Suzuki M., Yoshinaga K. Checklist of marine algae of Japan (revised in 2015) // Jpn. J. Phycol. 2015. V. 63. P. 129–189.

The Finding of Algae New to Southeastern Kamchatka in a Laboratory Marine Aquarium

O. N. Selivanova[a] and G. G. Zhigadlova[a]

[a] *Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far Eastern Division, Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatski 683000, Russia*

Acrosorium yendoi Yamada (Delesseriaceae, Ceramiales, Rhodophyta) and *Lukinia dissecta* Perestenko (Phyllophoraceae, Gigartinales, Rhodophyta) were found in a laboratory marine aquarium containing water and substratum from Avachinskiy Gulf (Eastern Kamchatka). These algae were previously unknown from the region. *L. dissecta* was only recorded from Sakhalin and the Kuril and Commander Islands. Its occurrence in waters of southeastern Kamchatka considerably extends the distribution area of the species, which was earlier thought to be disjunctive and exclusively insular. Obviously, it should be recognized that *L. dissecta* has a continuous and extended distribution range and it is not only confined to islands. *A. yendoi* was previously known from Russian waters of the Sea of Japan, as well as from Japan, China, and Korea. This is the first record of occurrence of this species at Eastern Kamchatka, extending the species range to the north and changing its phytogeographic characteristics.

Keywords: Acrosorium, *Lukinia*, Kamchatka, species range, aquarium studies, climate warming

EDN: WICEMF
БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 2, с. 140–144

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.355.3

ПЕРВОЕ ОПИСАНИЕ РЕДКОГО ГЛУБОКОВОДНОГО СКАТА *BATHYRAJA SPINOSISSIMA* (BEEBE ET TEE-VAN, 1941) (RAJOIDEI: ARHYNCHOBATIDAE) ИЗ ВОД РОССИИ

© 2022 г. В. Н. Долганов*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

**e-mail: vndolganov@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.05.2021 г.
После доработки 17.09.2021 г.
Принята к публикации 05.10.2021 г.

Приведено полное описание глубоководного ската *Bathyraja spinosissima* (Arhynchobatidae) из вод России. Сообщаются данные о пластических признаках, строении неврокраниума, скапулокоракоида, птеригоподиев, количестве туловищных и хвостовых позвонков, лучей грудного плавника, рядов зубов и оборотов спирального клапана кишечника.

Ключевые слова: скат *Bathyraja spinosissima*, Охотское море, морфометрические данные, неврокраниум, скапулокоракоид, птеригоподии, дермальные чешуи, позвонки, зубы, спиральный клапан

DOI: 10.31857/S0134347522020036

Скат *Bathyraja spinosissima* (Beebe et Tee-Van, 1941) (Rajoidei: Arhynchobatidae) был описан в 1941 г. по эмбриону из яйцевой капсулы, отловленной у о-ва Кокос (Коста-Рика). Вдоль тихоокеанских берегов Северной Америки он известен по единичным экземплярам на глубине 1260–2917 м (Miller, Lee, 1972; McEachran, Miyake, 1990; Kuhnz et al., 2019; Orr et al., 2019), вследствие этого даже внешнее описание ската недостаточно, а данные по яйцевой капсуле и внутреннему строению отсутствуют. Во время экспедиции Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии на НПС "Дарвин" в 1989 г. на материковом склоне Охотского моря впервые в водах России было поймано 9 скатов *B. spinosissima*, включая молодь и взрослых особей. Собранный материал позволил значительно дополнить недостающие сведения о строении этого редкого вида.

Номенклатура строения неврокраниума, скапулокоракоида, птеригоподиев и их скелета, используемая в работе, соответствует общепринятой (Ishiyama, 1958; Stehmann, 1970; McEachran, Compagno, 1982).

Морфологический материал: 9 экз. *TL* 264–2034 мм, *DW* 170–1172 мм, Охотское море, 1989 г., НПС "Дарвин", донный трал, глубина 1250–2100 м. Коллектор В.Н. Долганов.

Описание. Диск ромбовидный со слабо закругленными внешними и задними углами грудных плавников, его длина составляет 72.9–86.5% ширины (рис. 1а, 1б). Рыло заостренное, у взрослых особей образует угол около 80°, у молоди – до 100°. Глаза небольшие, широко расставленные, содержатся в межорбитальном расстоянии 2.5–3.0 раза. Размер брызгальца у молодых особей приблизительно равен диаметру глаза, но у взрослых особей значительно превышает его. Носовой клапан с неглубокой выемкой. Длина хвоста от середины ануса меньше предхвостового расстояния. Передняя лопасть брюшного плавника маленькая, около 1/3 его длины. Спинные плавники маленькие, с заостренными задними краями, приблизительно равны по размерам. Хвостовой плавник в виде невысокой складки. Хвостовые боковые кожные складки начинаются от основания хвоста и продолжаются вдоль всей его длины.

Верхняя и нижняя поверхности диска и хвоста в любом возрасте животного покрыты мелкими шипиками, которые отсутствуют вокруг рта, ануса и на передней лопасти брюшных плавников. Шипы на диске отсутствуют. Хвостовая серия шипов срединного ряда начинается на уровне тазовых бугров и состоит из 26–37 шипов. Междорзальный шип обычно отсутствует. Эректильные (аларные) колючки не полностью взрослых самцов (2 экз.: *TL* 1642 и 1555 мм) расположены в 18 сериях по 2 колючки в каждой.

Яйцевая капсула светло-коричневая, крупная; ее длина 211 мм, ширина 104 мм. Длина передних роговидных отростков составляет 95 мм, задних – 77 мм, боковых килей – 11 мм. Поверхность капсулы шероховатая с выростами разной формы, расположенными правильными рядами в виде невысоких гребней (рис. 1в).

Измерения нефиксированных особей *B. spinosissima*. В процентах ширины диска: *TL* 154.0–172.1; длина диска 72.9–86.5, хвоста 69.5–87.1, головы 24.7–32.0, основания 1-го и 2-го спинных плав-

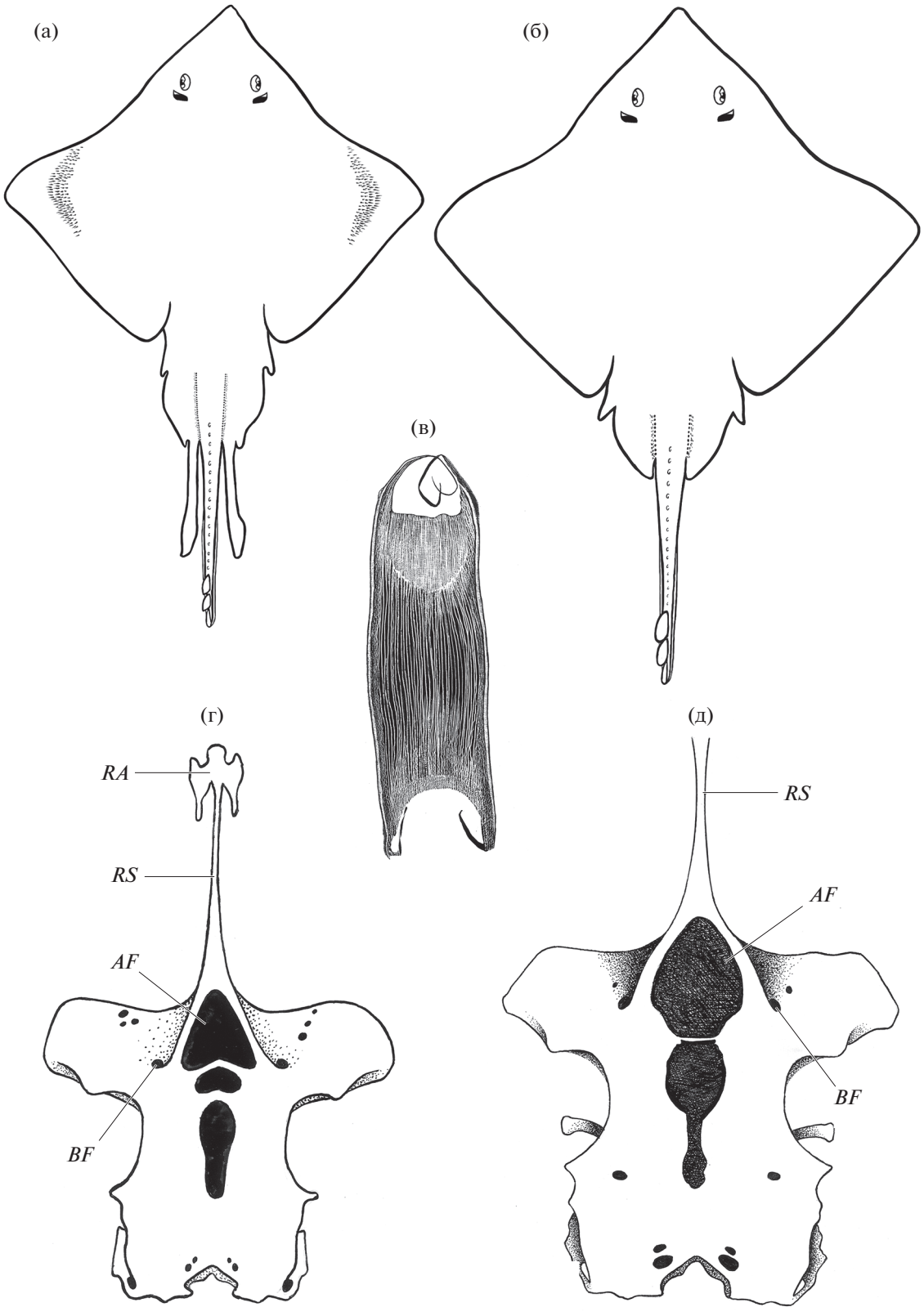

Рис. 1. *Bathyraja spinosissima*. а – взрослый самец *TL* 1642 мм; б – взрослая самка *TL* 2034 мм; в – яйцевая капсула *TL* 211 мм; г – неврокраниум самца *TL* 654 мм и д – самки *TL* 2034 мм. *AF* – передняя фонтанель, *BF* – базальные отверстия, *RA* – боковые ростральные отростки, *RS* – рострум.

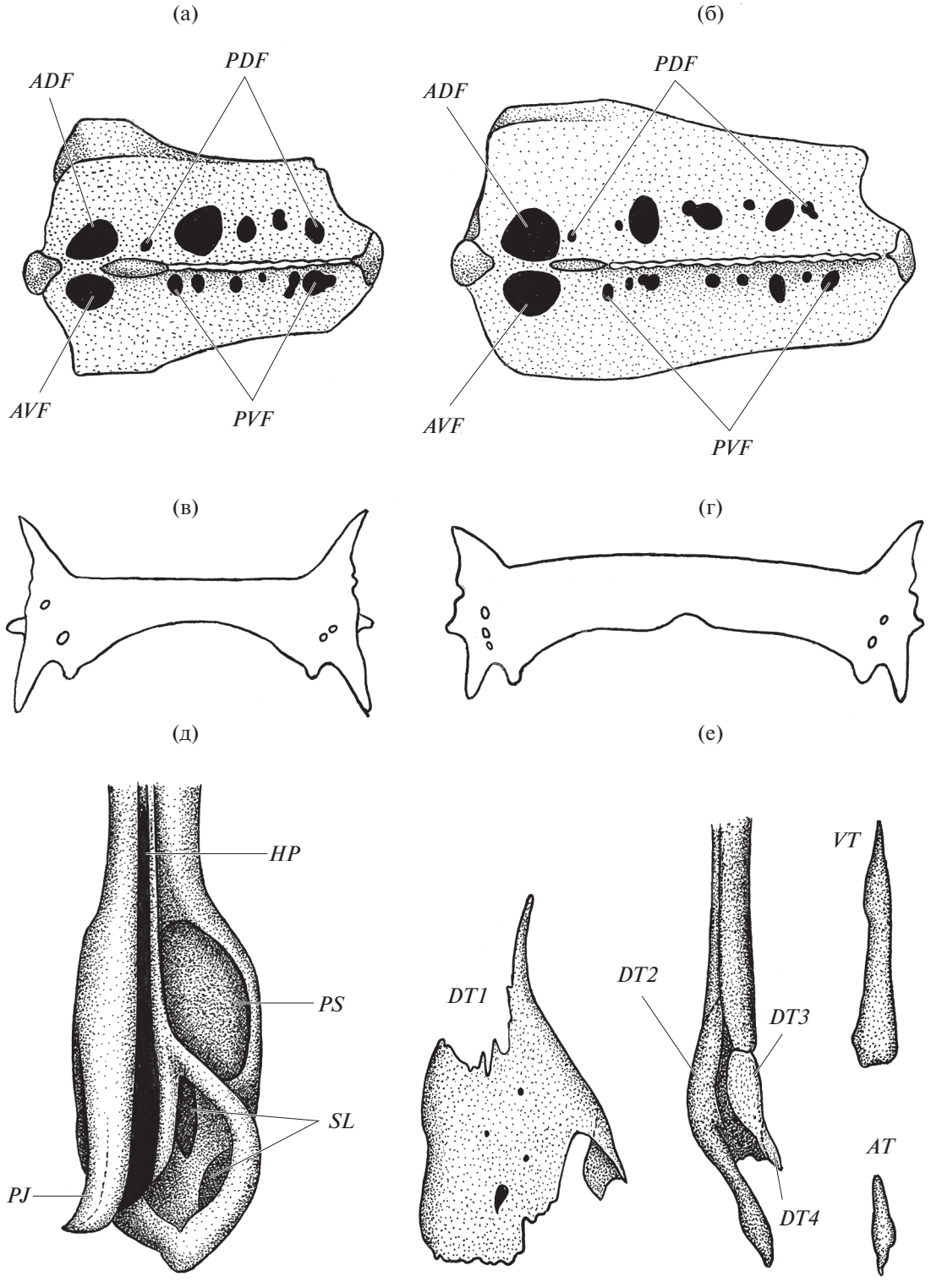

Рис. 2. *Bathyraja spinosissima*. а – скапулокоракоид самца *TL* 1642 мм и б – самки *TL* 2034 мм: *ADF* – переднее дорзальное отверстие, *AVF* – переднее вентральное отверстие, *PDF* – задние дорзальные отверстия, *PVF* – задние вентральные отверстия; в – тазовая пластина самца *TL* 1642 мм и г – самки *TL* 2034 мм; д – развернутый птеригоподиум самца *TL* 1642 мм: *HP* – гипопиле, *PJ* – отросток, *PS* – псевдосифон, *SL* – выемка; е – хрящи птеригоподиев: *DT1*, *DT2*, *DT3* и *DT4* – соответственно 1-й, 2-й, 3-й и 4-й дорзальные щитки; *AT* – добавочный хрящ; *VT* – вентральный щиток.

ников соответственно 3.4–5.3 и 3.2–5.9; высота 1-го и 2-го спинных плавников соответственно 1.3–2.4 и 1.5–2.4. В процентах длины головы: длина рыла до глаз 58.2–67.2; горизонтальный диаметр орбиты 9.3–16.7; диаметр брызгальцев 12.9–17.4; межорбитальное расстояние 27.3–35.7; длина рыла до ротовой щели 63.1–76.6; ширина рта 44.7–61.9; расстояние между ноздрями 46.9–57.1.

Туловищных позвонков 32–36, предорзальных 71–77. В грудном плавнике 74–78 лучей. Зубы с заостренными вершинами, околосимфизные крупнее боковых. В верхней челюсти 30–41 серия зубов, в нижней – 29–37 серий. Складка спирального клапана образует 10–12 полных оборотов.

Неврокраниум широкий. Ростральный хрящ цельный, слабый; у молодых особей составляет около половины всей длины черепа, у взрослых животных значительно короче. Боковые ростральные хрящи относительно маленькие (около четырех раз в длине рострума), их задние края плоские в сечении. Передняя фонтанель широкая, открывается у начала обонятельных капсул и простирается до уровня начала орбит. Иногда она разделена на две части узкой хрящевой перемычкой. Базальные отверстия носовых капсул маленькие (рис. 1г, 1д). Скапулокоракоид невысокий. Имеется перемычка (*anterior bridge*), разделяющая переднюю фонтанель на дорзальную и вентральную части. Постдорзальные отверстия намного крупнее поствентральных. Скапулокоракоид у самок пропорционально более низкий и длинный, чем у самцов (рис. 2а, 2б). Передний край тазовой пластины прямой, задний край слабовогнутый. В строении тазовой пластины также наблюдается хорошо выраженный половой диморфизм – у самок она намного шире (рис. 2в, 2г).

Птеригоподии очень длинные, у взрослых самцов они почти достигают начало 1-го спинного плавника. Псевдосифон (*pseudosiphon*) крупный. Внутренняя поверхность дорзальной доли птеригоподия с двумя неглубокими выемками (*slit*). Дорзальную и вентральную доли разделяет срединная впадина – гипопиле (*hypopyle*). С вентральной стороны к срединной впадине примыкает вытянутый к дистальному краю птеригоподия изогнутый отросток (*projection*) (рис. 2д).

Дистальная часть скелета птеригоподиев *B. spinosissima* состоит из четырех дорзальных щитков (*dorsal terminal* 1, 2, 3, 4), заостренного добавочного хряща (*accessory terminal*) и расширяющегося в задней части вентрального щитка (*ventral terminal*) (рис. 2е).

Окраска взрослых скатов сверху и снизу однотонная, серая или серо-фиолетовая. Молодые особи также серые, но края грудных и брюшных плавников почти черные.

Распространение. Охотское море (1250–2100 м), тихоокеанское побережье Америки от Орегона до Коста-Рики на глубине 1260–2917 м (Долганов, 1999; Kuhnz et al., 2019).

Дифференциальный диагноз. Скат *B. spinosissima* отличается от всех скатов северной части Тихого океана архаичным строением неврокраниума и птеригоподиев, а также уникальным сочетанием ряда внешних признаков: ошипленной нижней стороной диска и хвоста, широко расположенными глазами и брызгальцами, максимальными среди скатов рода размерами (2 м и более). Сходное внешнее строение имеет вид *B. richardsoni* из Новой Зеландии, однако вопрос о тождестве данных видов пока не может быть рассмотрен из-за отсутствия описания скелета *B. richardsoni*.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Долганов В.Н. Географическое и батиметрическое распространение скатов семейства Rajidae в дальневосточных морях России и сопредельных водах // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 3. С. 428–430.

Beebe W., Tee-Van J. Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society. XXVIII. Fishes from the tropical eastern Pacific. Part 3. Rays, Mantas and Chimaeras // Zoologica, Sci. Contrib. N. Y. Zool. Soc. 1941. V. 26. № 3. P. 245–280.

Ishiyama R. Studies on the rajid fishes (Rajidae) found in the waters around Japan // J. Shimonoseki Coll. Fish. 1958. V. 7. № 2, 3. P. 193–394.

Kuhnz L.A., Bizzarro J.J., Ebert D.A. In situ observations of deep-living skates in the eastern North Pacific // Deep Sea Res., Part I. 2019. V. 152. Art. ID 103104. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.103104

McEachran J.D., Compagno L.J.V. Interrelationships of and within *Breviraja* based on anatomical structures (Pisces: Rajoidei) // Bull. Mar. Sci. 1982. V. 32. № 2. P. 399–425.

McEachran J.D., Miyake T. Zoogeography and bathymetry of skates (Chondrichthyes, Rajoidei) // Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics, and the Status of the Fisheries / NOAA Tech. Rep., NMFS, № 90. Washington DC: US Dep. Commerce. 1990. P. 305–326.

Miller D.J., Lee R.N. Guide to the coastal marine fishes of California // Fish Bulletin № 157. Sacramento, Calif.: Dep. Fish Game. 1972. 235 p.

Orr J.W., Stevenson D.E., Hanke G. et al. Range extensions and new records from Alaska and British Columbia for two skates, *Bathyraja spinosissima* and *Bathyraja microtrachys* // Northwest. Nat. 2019. V. 100. № 1. P. 37–47.

Stehmann M. Vergleichend morphologische und anatomische Untersuchungen zur Neuordnung der Systematik der nordostatlantischen Rajidae (Chondrichthyes, Batoidei) // Arch. Fischereiwiss. 1970. V. 21. № 2. P. 73–163.

The First Description of the Rare Deep-Sea Skate *Bathyraja spinosissima* (Beebe et Tee-Van, 1941) (Rajoidei: Arhynchobatidae) from Russian Waters

V. N. Dolganov

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

A complete description of the deep-sea skate *Bathyraja spinosissima* (Arhynchobatidae) from Russian waters is provided. Information on the measurable characters, the structure of neurocranium, scapulocoracoid, pterygopodia, and the counts of abdominal and caudal vertebrae, pectoral fin rays, teeth rows, and spiral valve coils is reported.

Keywords: skate *Bathyraja spinosissima*, Sea of Okhotsk, morphometric data, neurocranium, scapulocoracoid, pterygopodia, dermal denticles, vertebral counts, teeth, spiral valve