СОДЕРЖАНИЕ

Том 62, Номер 5, 2022

Aborichthys bajpaii – новый вид гольцов (Nemacheilidae) из Восточных Гималаев, Индия

П. Сингх, Л. Косигин 499

Морские петухи рода *Lepidotrigla* (Triglidae) залива Нячанг и сопредельных акваторий (Вьетнам, Южно-Китайское море). Виды с короткими грудными плавниками

А. М. Прокофьев 500

О двух видах длинноусых астронестов группы "*Astronesthes cyaneus*" (Stomiidae) из Индийского океана

Р. Раджив, М. П. Раджешкумар, К. М. Мира, К. К. Карати, Н. Сараванане 524

Остеологическая характеристика *Turcinoemacheilus saadii* (Nemacheilidae) в связи с филогенетическими отношениями рода

Х. Моусави-Сабет, Х. Азими, С. Игдери, С. Ватандоуст, Е. Д. Васильева 525

Первое обнаружение аномальных отолитов у большого морского дракона *Trachinus draco* (Trachinidae) в Чёрном море

С. Йедиер 526

Морфометрия отолитов астерискусов серебряного карася *Carassius gibelio* (Cyprinidae): сравнение четырёх популяций в провинции Самсун, Турция

Р. Акбай, С. Йилмаз, М. Оспиджак, С. Сайгин, Н. Полат 527

Инверсия пола, половой диморфизм и морфологические различия *Spicara flexuosa* (Sparidae)

У. Карадурмуш, Д. Устаоглу, М. Айдын 528

Ихтиофауна реки Падма в районе размещения АЭС "Руппур" (Народная Республика Бангладеш)

Ю. В. Сорокин, А. В. Панов 529

"Пресноводные компоненты" в популяциях кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Salmonidae) на севере ареала вида (Камчатка)

К. В. Кузищин, М. А. Груздева, А. М. Малютина, Д. С. Павлов 541

Пересмотр молекулярной филогении щиповок рода *Sabanejewia* (Osteichthyes: Cobitidae)

Е. Д. Васильева, Е. Н. Соловьева, В. П. Васильев 556

Цитогенетический анализ двух видов *Brachyhypopomus* (Hypopomidae): новые представления о кариотипической диверсификации у травяных рыб-ножетелок

Ф. Г. Такагуи, А. Д. Кардосо, Дж. Ф. Дионисио, О. А. Шибатта, Л. Джулиано-Каэтано 557

Подвержены ли островные инвазивные виды рыб генетическим вариациям? Пример острова Гекчеада на западе Турции

С. Агдамар 558

Видовой состав, численность, особенности распределения и размерные характеристики рыб рода *Liparis* (Liparidae) в морях Восточно-Сибирском и Лаптевых

Е. В. Смирнова, Н. В. Чернова, О. В. Карамушко 559

Особенности биологии массовых рыб в российских водах Чукотского моря. 2. Семейства камбаловые Pleuronectidae, рогатковые Cottidae

А. В. Датский, Е. В. Ведищева, А. О. Трофимова 572

Мелкий, но многочисленный: распределение и биология арктического шлемоносца *Gymnocanthus tricuspis* (Cottidae) в Карском море

А. М. Токранов, П. О. Емелин, А. М. Орлов 594

Пространственные и сезонные изменения упитанности, соматического индекса и соотношения длина–масса у *Capoeta banarescui* (Cyprinidae) из реки Чорох, Северо-Восточная Анатолия, Турция

С. Бекташ, М. Арслан 595

Рост и возраст клюворылой антиморы *Antimora rostrata* (Moridae) в водах банки Флемиш-Кап (Северо-Западная Атлантика)

Н. Б. Коростелев, Р. Баньон, А. М. Орлов 596

Созревание и стадии зрелости гонад тихоокеанской песчанки *Ammodytes personatus* (Ammodytidae)

К. А. Жукова, М. Р. Бэйкер 609

Эмбрионально-личиночное развитие и некоторые данные по репродуктивной биологии *Cantherhines pardalis* (Monacanthidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам)

А. М. Шадрин, Н. Г. Емельянова 610

Трофическая специализация симпатрических форм мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) озера Азабачье, Камчатка

О. Ю. Бусарова 621

Реореакция *Danio rerio* (Cyprinidae): влияние скорости потока и доступности зоны без течения

Д. С. Павлов, В. Ю. Паршина, В. В. Костин 634

Звукогенерация у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae) во время питания

А. О. Касумян, Е. С. Михайлова 645

Влияние антагониста каппа-опиоидных рецепторов 5'-гуанидиноналтриндола во время реакции на репродуктивный стресс у мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae)

Виджаялакшми, С. Б. Ганеш 653

Жирнокислотный профиль мышц молоди *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae) из заливов Конгсфьорд и Рипфьорд, архипелаг Шпицберген

С. Н. Пеккоева, В. П. Воронин, С. Фальк-Петерсен, Й. Берге, Н. Н. Немова, С. А. Мурзина 654

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae) из разных биотопов Белого моря

М. В. Чурова, Н. С. Шульгина, М. Ю. Крупнова, М. А. Родин, Н. Н. Немова 664

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О некоторых малоизученных рыбах прибрежья Вьетнама

А. М. Прокофьев 670

Новые данные о характере роста четырёх рыб из реки Ланьцан, Китай

Б. Танг, Дж. Тао, К. Динг 676

EDN: CSDCFD
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 499

УДК 597.08

ABORICHTHYS BAJPAII – НОВЫЙ ВИД ГОЛЬЦОВ (NEMACHEILIDAE) ИЗ ВОСТОЧНЫХ ГИМАЛАЕВ, ИНДИЯ[#]

© 2022 г. П. Сингх[1], Л. Косигин[1, *]

[1]*Секция пресноводных рыб Зоологической службы Индии, Калькутта, Индия*

*****E-mail: lkzsi5@yahoo.com*

Поступила в редакцию 13.10.2021 г.
После доработки 07.02.2022 г.
Принята к публикации 07.02.2022 г.

Новый вид – *Aborichthys bajpaii* – описан из реки Сианг, бассейн реки Брахмапутра, штат Аруначал-Прадеш, Индия. Он отличается от всех известных представителей рода следующей комбинацией признаков: анальное отверстие ближе к основанию хвостового плавника, чем к концу рострума; на теле 17–22 полос, сходящихся к дорсальной линии; полосы 28–36 расходятся; имеются вертикальные полосы на хвостовом стебле; боковая линия неполная, продолжается до окончания грудного плавника; голова длинная (20.2–21.5% *SL*); тело высокое (12.2–15.3% *SL*); в грудном плавнике 9½ разветвлённых лучей; начало спинного плавника равноудалено от конца рострума и основания хвостового плавника; начало брюшного плавника ближе к началу грудного плавника, чем к началу анального; два–три неправильных ряда чёрных полос на спинном плавнике; верхнечелюстной усик заходит за пределы заднего края орбиты; хвостовой плавник усечённый с двумя–четырьмя неправильными чёрными полосами. Приведена определительная таблица для видов *Aborichthys*.

Ключевые слова: Aborichthys, новый вид, бассейн Брахмапутры, Индия.

DOI: 10.31857/S004287522205023X

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: UOWMWY
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 500–523

УДК 597.556.31

МОРСКИЕ ПЕТУХИ РОДА *LEPIDOTRIGLA* (TRIGLIDAE) ЗАЛИВА НЯЧАНГ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ АКВАТОРИЙ (ВЬЕТНАМ, ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ). ВИДЫ С КОРОТКИМИ ГРУДНЫМИ ПЛАВНИКАМИ

© 2022 г. А. М. Прокофьев*

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

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

Поступила в редакцию 27.01.2022 г.
После доработки 11.03.2022 г.
Принята к публикации 14.03.2022 г.

Приведён обзор морских петухов рода *Lepidotrigla* залива Нячанг и сопредельных вод. В указанной акватории встречено шесть видов с короткими грудными плавниками, не заходящими за шестой луч анального плавника: *L. deasoni*, *L. firmisquamis*, *L. marisinensis*, *L. punctipectoralis*, *L.* cf. *spiloptera* и *L. venusta*. Приведены их детальные иллюстрированные описания. Виды *L. deasoni* и *L. marisinensis* впервые отмечены в ихтиофауне Вьетнама. Выявлен ряд отличий вьетнамских экземпляров от типичных *L. spiloptera* из индо-австралийских вод, не позволяющих исключать принадлежность вьетнамского материала к неописанному виду. Помимо указанных видов, в изученной акватории известны представители рода с длинными грудными плавниками, относимые к группе видов "*L. japonica*", систематика которой нуждается в серьёзной ревизии. Составлен ключ для определения видов *Lepidotrigla*, известных из Южно-Китайского моря.

Ключевые слова: Scorpaeniformes, *Lepidotrigla*, систематика, фаунистика, определительный ключ, Западная Пацифика.

DOI: 10.31857/S0042875222050174

Род *Lepidotrigla* Günther, 1860 является наиболее богатым видами в семействе Triglidae: в настоящее время считаются валидными 54 вида, населяющие умеренные и тропические воды Восточной Атлантики и Индо-Вест-Пацифики, с максимальным видовым разнообразием в водах Южной Японии, Южно-Китайского моря, Индо-Австралийского архипелага и Австралии (Fricke et al., 2022). Видовой состав этого рода до сих пор окончательно не установлен и до настоящего времени продолжаются находки новых для науки видов (Gomon, Kawai, 2018; Gomon, Psomadakis, 2018; Prokofiev, Yato, 2020). В фауне Вьетнама ранее было отмечено 10 видов (Nguyen, 1999), хотя ряд определений могут быть ошибочными. Так, указания на присутствие в Южно-Китайском море японского вида *L. kanagashira* Kamohara, 1936, по данным Ли (Li, 1981), относятся к описанным им видам *L. lepidojugulata* и *L. longimana*. Тем не менее, в будущем можно ожидать новые находки для фауны Вьетнама, так как всего в Южно-Китайском море встречено не менее 18 видов рода (Randall, Lim, 2000; Prokofiev, Yato, 2020), причём в их перечень не были включены виды *L. kishinoueyi* Snyder, 1911 и *L. microptera* Günther, 1873, указываемые для Тонкинского залива Нгуеном (Nguyen, 1999), хотя *L. microptera* приводится для Южно-Китайского моря и в ряде других источников (Ochiai, Yatou, 1985; Yamada, 2002). Виды рода *Lepidotrigla* отличаются от представителей других родов триглид присутствием развитых ростральных выступов (отростков), крупной чешуёй, выступающими наружу в виде щитков и/или шипов пластинчатыми разрастаниями птеригиофоров как колючей, так и мягкой части *D* и наличием посторбитальной бороздки (Richards, Jones, 2002).

В собранной мною коллекции прибрежно-морских рыб южной части Центрального Вьетнама (заливы Нячанг, Ванфонг и Фантьет) присутствуют представители шести видов рода *Lepidotrigla*. Настоящая публикация посвящена описанию этого материала. Не считая недавнего описания нового вида по этим сборам (Prokofiev, Yato, 2020), сведения о присутствии видов *Lepidotrigla* во Вьетнаме до сих пор относились исключительно к Тонкинскому заливу (Nguyen, 1999). Все рассматриваемые в данной работе виды относятся к короткоплавниковым представителям *Lepidotrigla*, у которых *P* не заходит далее середины длины основания *A* (Prokofiev, Yato, 2020). Помимо них в рассматриваемой акватории известны виды с длинными *P*, простирающимися за сере-

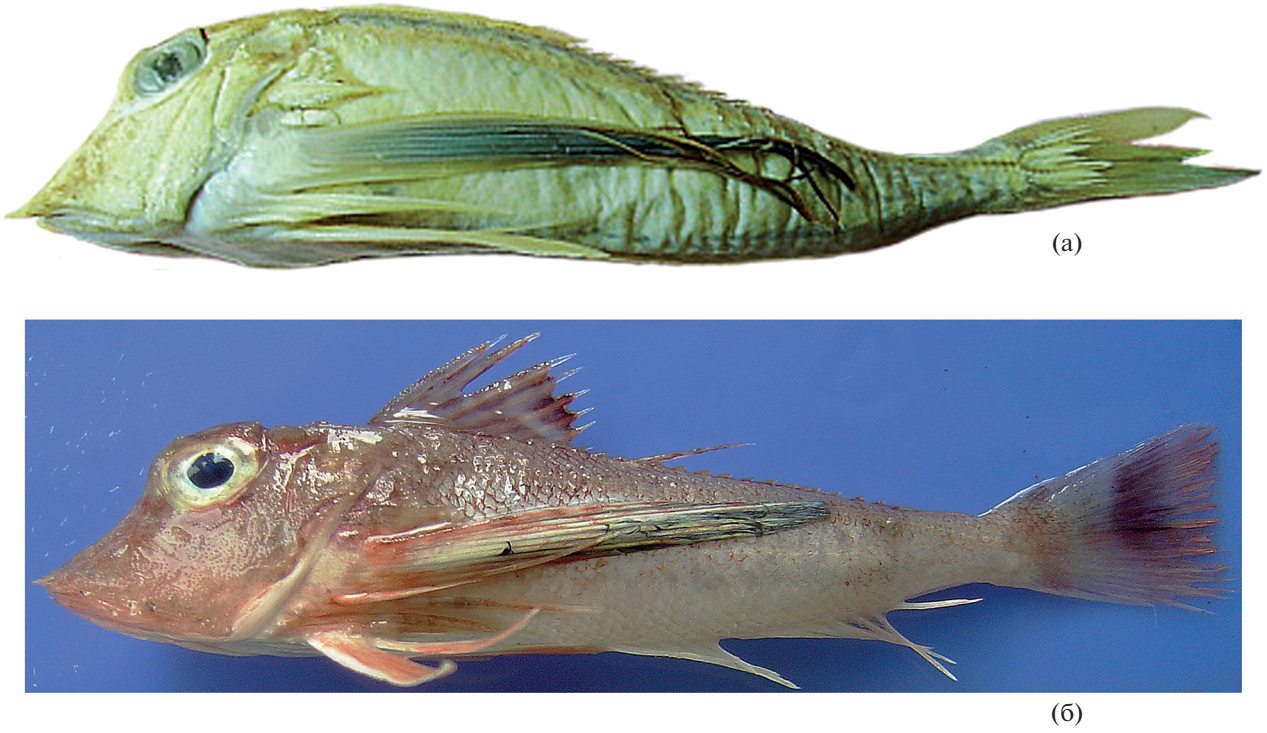


Рис. 1. *Lepidotrigla* cf. *japonica SL* 154 мм (а) и *L.* cf. *pectoralis SL* 68 мм (б).

дину длины основания (иногда за конец) *A*, и с не покрытой чешуёй превентральной областью. В фауне Вьетнама такие морские петухи обычно определяются как *L. japonica* (Bleeker, 1854) (Nguyen, 1999; Prokofiev, Yato, 2020; Shao, 2022). Хотя в моих сборах из зал. Нячанг длинноплавниковые виды не обнаружены, один экземпляр был найден в коллекции Института океанографии (г. Нячанг) (рис. 1а). Ещё один длинноплавниковый экземпляр *Lepidotrigla* (ювенильный) добыт у о-вов Кото в южной части зал. Халонг (Тонкинский залив) (рис. 1б). От экземпляра из коллекции Института океанографии он отличается гораздо более короткими и широкими ростральными отростками и наличием тёмного (при жизни – красного) пятна в заднем отделе колючей части *D*. Группа видов "*L. japonica*" нуждается с серьёзной ревизии, определение её номинальных видов затруднительно (Gomon, Kawai, 2018). Учитывая крайнюю ограниченность собственного материала и неразработанность систематики группы, в настоящий обзор длинноплавниковые виды не включены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал хранится в коллекции Института океанологии РАН, Москва. Рыбы были получены из траловых уловов местного промысла, в связи с чем при перечислении материала я ограничиваюсь указанием города, на рынках которого был куплен соответствующий экземпляр. Молодь *Lepidotrigla* достаточно часто встречалась при проведении траловой съёмки в прибрежье Вьетнама, однако из-за значительной морфологической трансформации в онтогенезе и совершенно неразработанных критериев диагностики ювенильных особей этот материал оставлен за рамками настоящей статьи. Признаки, приведённые в видовых описаниях, относятся только к изученному материалу, однако в диагнозах учтены данные литературы по соответствующему виду. Анализ меристических и пластических признаков проведён согласно описанной ранее методике (Hubbs, Lagler, 1958; Richards, Saksena, 1977; Prokofiev, Yato, 2020). Последний разделённый до основания луч вертикальных плавников принят за один. Номенклатура гребней головы дана в соответствии с приведённой ранее (Gomon, Kawai, 2018; Prokofiev, Yato, 2020). Длина шипов головы измерена от основания гребня шипа. Типы строения ростральных отростков даны по работе Прокофьева и Ято (Prokofiev, Yato, 2020). В тексте использованы следующие сокращения: *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P*, *V* и *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *LL*, *LL–D* и *LL–A* – соответственно боковая линия, число чешуй между *LL* и началами *D* и *A*; USNM – Национальный музей, Смитсоновский институт, Вашингтон (США); MNHN – Парижский национальный музей естественной истории, Франция.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Lepidotrigla deasoni Herre et Kauffman, 1952

(рис. 2, 3)

Материал. 1 экз. *SL* 204 мм, г. Нячанг (рис. 2а).

Сравнительный материал. USNM 202504 – голотип *L. deasoni*, фотографии в разных ракурсах.

Диагноз. Ростральные выступы короткие треугольные, с дополнительными вершинами кнутри от главной; заглазничная бороздка широко прерванная; преорбитальные и посторбитальные шипы имеются, сфенотикальные имеются или отсутствуют, париетальные шипы отсутствуют; *P* короткий, его внутренняя сторона у фиксированных рыб с очень размытым просветлением над интенсивно-чёрным участком пигментации; чешуя легко опадающая, на груди отсутствует; *LL* 55–58.

Описание (рис. 2а). *D* VIII (+I) + 15 (в скобках указана аберрантно расположенная колючка), *A* 15, *P* 11 + 3, *V* I + 5, *LL* 58, *LL*–*D* 3, *LL*–*A* 14.

Ростральные выступы (рис. 2б–2г) короткие, в форме равнобедренного треугольника; их вершины расходящиеся, но за счёт того, что выступы сравнительно короткие и с широким основанием, соизмеримы с длиной выступа, степень их расхождения кажется небольшой (в действительности же угол, образуемый продольной осью отростка и срединно-брюшной осью тела, составляет около 25°). Боковые края ростральных выступов практически прямые; наружный край несёт мелкие зубчики, едва превышающие по величине бугорки скульптуры покровных костей черепа; внутренний край с тремя маленькими выступами, постепенно уменьшающимися по величине от ближайшего к главной вершине к наиболее дальнему от неё, за которым следует ряд из более мелких бугорков краевой скульптуры предглазничной кости. Интерростральный промежуток заметно превышает межглазничный. Передний край интеррострального промежутка вогнут посередине. На щеке имеется слабый продольный гребень, начинающийся на уровне конца передней трети орбиты, переходящий на praeoperculum и оканчивающийся тупым выступом (с правой стороны – маленьким шипом). Надглазничные гребни слабо обособлены, параллельны, межглазничный промежуток между ними глубоко вогнут. Преорбитальных шипов два, небольшие, но отчётливые (задний – чуть крупнее), острые, расставленные (рис. 2г). Посторбитальные шипы с левой стороны очень малы, с правой – практически не выражены, в виде бугорков. Верхний посторбитальный шип направлен назад, нижний – вбок и немного вниз. Сфенотикальный шип с левой стороны маленький, но отчётливый, острый, с правой отсутствует (здесь не выражен даже его гребень) (у голотипа отсутствует с обеих сторон). Париетальные гребни малы, едва заметны; париетальные шипы отсутствуют. Посторбитальная бороздка глубокая, но короткая, не заходит за медиальную границу надглазничного гребня (рис. 2г, 2д). Оперкулярный и посттемпоральный шипы хорошо выражены, острые, соизмеримые по величине. Оперкулярный шип направлен вершиной назад и немного вверх (слева) или вниз (справа). Вершина оперкулярного шипа расположена позади уровня вершины посттемпорального шипа. Клейтральный шип хорошо развит, острый, заметно длиннее остальных шипов, расположен вентрально от оперкулярного шипа, его вершина оканчивается на вертикали основания шестой колючки *D*. Покровные кости черепа и плечевого пояса густо усеяны мелкими бугорками, организованными в ряды.

Челюсти равной длины. Верхняя челюсть оканчивается на вертикали переднего края орбиты. Симфиз praemaxillaria отчётливо вогнут между передними концами зубных рядов соседних сторон, в эту выемку входит вершина симфиза dentalia. В челюстях мелкие бугорковидные зубы полосками; озубление praemaxillaria полностью видно при закрытом рте. Сошник и нёбные кости без зубов. Язык очень массивный, широкий, едва обособленный. Жаберных тычинок на 1-й дуге в наружном ряду 10 (1 + 6 + iii) (семь развитых + три бугорковидных; кроме них, между тычинками на ceratobranchiale с первой по шестую имеется по плоскому бугорку), во внутреннем – восемь; в наружном ряду на 2-й дуге – 10 (i + 7 + ii). Есть щель позади четвёртой жаберной дуги. Ложножабра крупная, из 29 элементов.

Вдоль оснований обоих спинных плавников парный ряд из 23 костных щитков, из которых восемь под основанием колючей части *D*, один в интердорсальном промежутке, а остальные – под основанием мягкой части *D* (последний – под его 14-м лучом); начиная с третьего щитки оканчиваются шипами, спереди многовершинными (на первых двух щитках они заменены бугорками), а с шестого (справа – с седьмого) – одним острым и сильным шипом. В колючей части *D* первые три колючки наибольшие и значительно толще и массивней остальных, особенно первая и вторая; вторая колючка самая длинная, в 1.2 раза длиннее третьей и в 1.3 раза длиннее первой; последующие колючки постепенно уменьшаются. С левой стороны в основании первой колючки (постеролатерально) присутствует аберрантная дополнительная маленькая колючка (в 4.5 раза меньше длины основной колючки), которая нормально сочленена с первым дорсальным птеригиофором (рис. 3а, 3б). Передняя и переднебоковые поверхности первых двух колючек *D* мелко зазубрены, на переднебоковых сторонах третьей колючки прослеживаются нечёткие мелкие бугорки; поверхность последующих колючек гладкая. Колючки *D*, прижатые

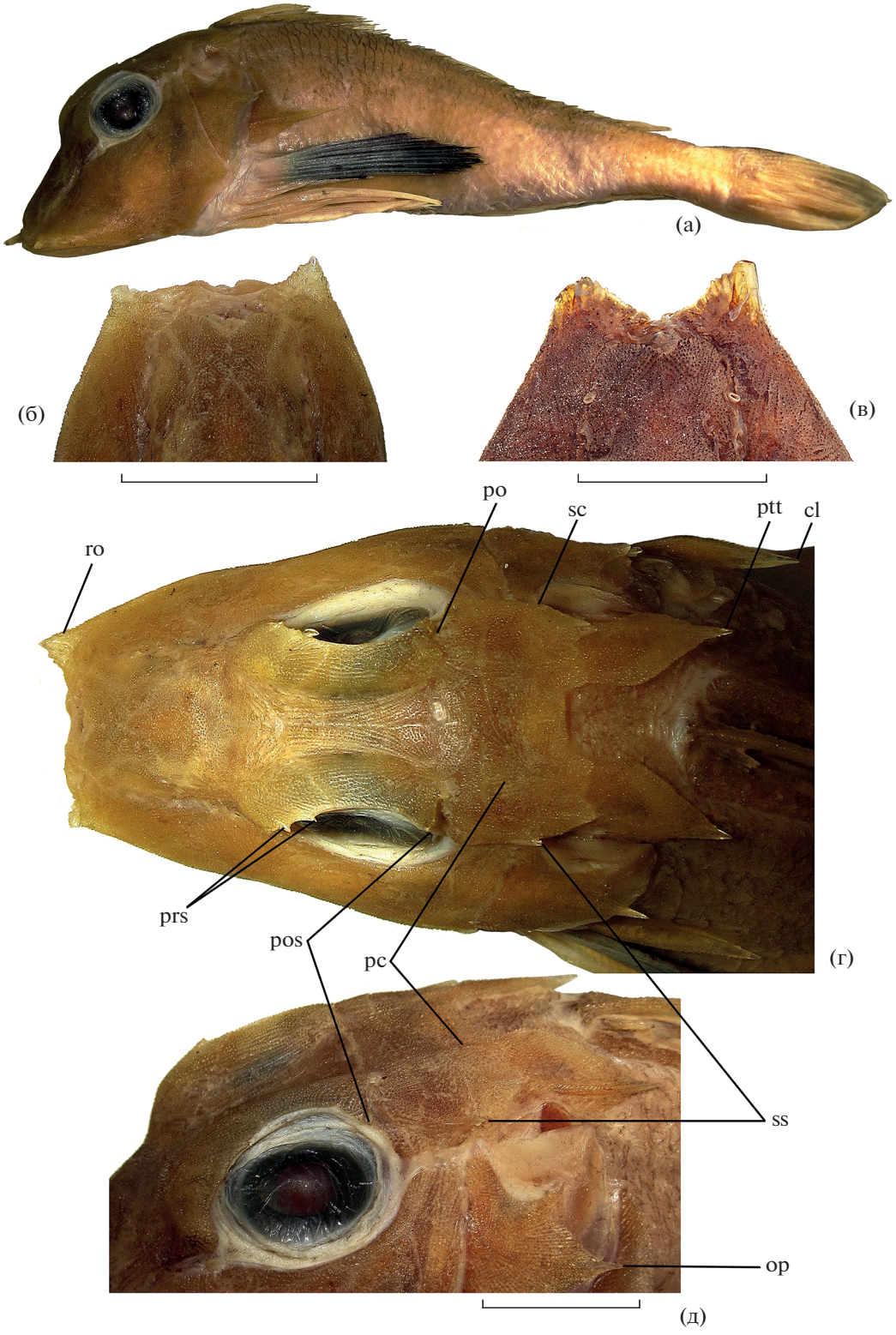


Рис. 2. *Lepidotrigla deasoni SL* 204 мм, г. Нячанг (а, б, г, д) и голотип USNM 202504 (в): а – общий вид; б, в – ростральные выступы; г – голова, вид сверху; д – шипы и гребни головы, дорсолатерально. Шипы: cl – клейтральный, op – оперкулярный, ptt – посттемпоральный, pos – посторбитальные, prs – преорбитальные, ss – сфенотикальный; гребни: pc – париетальный, sc – сфенотикальный; po – посторбитальная бороздка, ro – ростральные выступы. Масштаб, мм: б – 22, в – 10; г, д – 18, линейка общая .

Рис. 3. *Lepidotrigla deasoni SL* 204 мм, г. Нячанг: а – аберрантная колючка *D* (accs), б – пигментация перепонки колючей части *D*, в – внутренняя сторона *P*. Масштаб: 15 мм.

назад, не достигают вершинами начала мягкой части *D*. Первые два мягких луча *D* неветвистые; в *A* близ самых вершин разветвляются только четыре последних луча. Нет непарного щитка перед началом *D* и колючих щитков *LL*. *P* заходят за уровень начала *A*, достигая основания его четвёртого луча; пятый и шестой соединённые лучи *P* наибольшие. Наибольший (верхний) свободный луч *P* заметно короче наибольших лучей соединённого *P*, слева достигает, справа немного не доходит до вершины *V*; средний – длиннее нижнего свободного луча *P*. *V* прикрепляются под основанием *P*, достигают начала *A*. Колючка *V* значительно короче его наибольших (третьего и четвёртого) ветвистых лучей. Анус расположен у начала *A*. *C* с неглубокой выемкой, его нижняя лопасть слегка длиннее верхней.

Ктеноидная чешуя на туловище выше уровня клейтрального шипа, а близ конца вертикальных плавников и на хвостовом стебле – выше *LL*, кроме задней половины хвостового стебля, где чешуя циклоидная, как и на других участках тела ниже вышеуказанного уровня. Циклоидная чешуя более опадающая, чем ктеноидная. На горле, груди и между основаниями *V*, в основании *P* и на небольшом участке позади и над ним, и между основаниями *P* и *V* чешуи нет. Предорсальная область покрыта чешуёй (узкий участок непосредственно перед первой колючкой *D* голый), предорсальных чешуй ~8, не образуют срединного ряда. Канал боковой линии ветвится на каждой чешуйке, с расходящимися ответвлениями (от пяти до семи на чешуях в передней части *LL*, три – на самых задних чешуях). Вокруг хвостового стебля ~14 чешуй.

Измерения приведены в таблице.

Окраска фиксированных рыб светлая, желтоватая, голые (не покрытые чешуёй) участки кожи ярко-белые; выступающие наружу покровные кости головы темнее кожи; края чешуйных карманов в передней половине туловища (примерно до конца прижатого к телу *P*) выше уровня клейтрального шипа, далее назад, выше *LL*, – тёмные, сероватые. Участки нечёткого тёмного пигмента на межлучевой перепонке между первой и второй, второй и третьей и третьей и четвёртой колючками *D*, вероятно, при жизни формировали продольную субдистальную полосу (рис. 3б). Мягкие части *D*, *A* и *V* не окрашены.

В средней части верхней и нижней лопасти *C* прослеживаются очень слабые размытые прерывистые скопления сероватых меланофоров, маркирующих возможную срединную перевязь на *C* при жизни. Внутренняя сторона *P* серо-чёрная, интенсивно зачернена близ оснований пятого–десятого лучей и далее назад между восьмым, девятым и десятым лучами, лишена оформленного светлого рисунка, но с размытым просветлением в проксимальной половине выше участка интенсивно-чёрной пигментации; перепонка между 10-м и 11-м лучами не пигментирована (рис. 3в). Ротожаберная полость светлая.

Сравнительные замечания. Описанный экземпляр хорошо соответствует признакам голотипа *L. deasoni*, за исключением широкого и полого вогнутого интеррострального промежутка (рис. 2б, 2г), тогда как у голотипа он имеет вид глубокой V-образной вырезки (рис. 2в). Поскольку подобные вариации отмечены в моём материале для *L.* cf. *spiloptera*, я не склонен придавать большого значения этому различию. Оно может быть связано с ростом, так как описанная рыба значительно крупнее экземпляров типовой серии (*SL* 80–97 мм). К тому же, голотип *L. deasoni* зафиксирован с приподнятыми жаберными крышками, что может искажать пропорции. Главная вершина рострального выступа у голотипа *L. deasoni* более массивная, чем у вьетнамского экземпляра (рис. 2б, 2в), но это отличие также лежит в пределах изменчивости других видов рода. Изученный экземпляр позволяет добавить к характеристике вида два признака пигментации, которые, к сожалению, не могут быть проверены на голотипе, поскольку последний почти полностью обесцветился. На перепонке колючей части *D* прослеживается очень неясная продольная субдистальная полоса, которая при жизни, очевидно, была красной. На внутренней стороне *P* в дорсопроксимальной части прослеживается размытый участок просветления, возможно, видоспецифичный, поскольку такие участки не обнаружены у других видов, после фиксации имеющих внутреннюю сторону *P* без рисунка (*L. firmisquamis*, *L. marisinensis*, *L. venusta*). В первоописании внутренняя сторона *P* охарактеризована лишь как “большей частью чёрная (largely blackish)” (Herre, Kauffman, 1952. P. 29).

Среди видов, встречающихся за пределами акватории Вьетнама, *L. deasoni* наиболее близок к *L. abyssalis* Jordan et Starks, 1904 и *L. hime* Matsubara et Hiyama, 1932, известными от Южной Японии и из Восточно-Китайского моря (Yamada, 2002), отличаясь от перечисленных видов лишь более короткими ростральными отростками и перепонкой соединённого *P*, непигментированной только между двумя самыми нижними лучами (против трёх или четырёх у сравниваемых видов). Кроме того, в отличие от *L. abyssalis* у описываемого вида меньше чешуй в *LL* (55–58 против 60–64), а в отличие от *L. hime* –интерростральный промежуток шире межглазничного, а не наоборот, и верхняя челюсть не достигает переднего края зрачка. Интересно отметить, что для сравниваемых видов также характерна красноватая субдистальная полоса на перепонке колючей части *D*.

Распространение. Для фауны Вьетнама указывается впервые. Вид был ранее известен

Морфометрические признаки шести видов рода *Lepidotrigla* из зал. Нячанг и сопредельных вод

Признак	*L. deasoni*	*L. firmisquamis*	*L. marisinensis*	*L. punctipectoralis*		*L.* cf. *spiloptera*	*L. venusta*
	n = 1	*n* = 7	*n* = 2	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 8	*n* = 8
SL, мм	204	72–125	113–130	87–92	206	90–148	90–114
				В % *SL*			
Длина головы	33.8	34.8–38.9 / 36.6	32.3–33.6	32.6–34.5	35.0	33.1–37.8 / 35.0	30.7–33.3 / 31.6
Длина рыла	13.7	13.4–17.5 / 15.8	13.8–15.9	13.0–13.8	17.5	11.8–15.5 / 13.9	9.6–11.7 / 10.8
Горизонтальный диаметр глаза	8.8	9.0–10.4 / 9.5	9.2–9.5	9.8–10.1	5.3	8.6–9.7 / 9.0	9.4–10.4 / 9.9
Ширина межглазничного промежутка	7.8	6.8–9.0 / 7.5	9.2–9.7	7.1–8.0	7.3	6.8–8.1 / 7.4	6.8–7.2 / 7.0
Интерростральная ширина	10.8	11.9–14.5(17.4)* / 13.2	15.0–15.4	8.7–9.2	12.1	11.3–13.3 / 12.4	9.5–10.8 / 9.9
Длина рострального отростка	2.7	6.7–9.7 / 7.6	6.9–7.7	3.3–4.0	5.8	4.8–6.1 / 5.3	3.7–4.5 / 4.1
Ширина основания рострального отростка	2.7	4.5–4.8(5.2)* / 4.8	4.0–4.6	2.7–4.6	3.4	3.6–4.8 / 4.1	3.3–3.7 / 3.5
Длина верхней челюсти	13.2	11.6–13.6 / 12.7	11.5–12.0	13.0–14.4	12.6	12.8–13.5 / 13.0	12.1–13.2 / 12.5
Преорбитальная высота	14.2	11.6–15.2 / 12.8	12.3–12.8	10.9–12.1	13.1	12.2–13.7 / 12.8	8.8–10.8 / 10.0
Суборбитальная высота	11.8	9.7–12.0 / 11.3	10.0–10.6	9.8–10.9	12.1	10.7–11.5 / 11.0	10.1–11.7 / 10.8
Длина клейтрального шипа	9.8	10.5–13.2 / 11.7	10.8–13.7	8.1–9.2	12.1	9.4–12.2 / 11.2	8.0–10.5 / 9.4
Длина посттемпорального шипа	6.4	7.1–8.5(9.4)* / 7.7	6.9–8.0	7.6–8.6	7.8	7.4–8.9 / 7.9	6.3–7.4 / 6.7
Длина оперкулярного шипа	3.9	6.7–8.4 / 7.5	6.1–6.5	5.4–7.5	7.8	7.2–7.9 / 7.6	6.6–7.2 / 7.1
Затылочно-предорсальная длина	5.9	4.2–4.9 / 4.6	4.8–5.3	5.7–6.0	5.1	4.7–6.8 / 5.6	4.7–5.7 / 5.3
Первое предорсальное расстояние	33.8	33.0–38.9 / 35.6	33.1–35.4	32.6–34.5	33.5	33.8 – 35.1 / 34.4	29.8–32.4 / 31.0

Окончание таблицы

Признак	*L. deasoni*	*L. firmisquamis*	*L. marisinensis*	*L. punctipectoralis*		*L.* cf. *spiloptera*	*L. venusta*
	n = 1	*n* = 7	*n* = 2	*n* = 2	*n* = 1	*n* = 8	*n* = 8
Второе предорсальное расстояние	52.9	52.6–57.0 55.5	54.6–54.9	56.3–56.5	55.3	52.7–55.9 54.1	52.6–54.1 53.2
Преанальное расстояние	52.9	54.5–59.0 56.5	54.6–57.1	53.3–58.6	53.4	52.7–59.1 54.8	52.6–53.2 52.8
Превентральное расстояние	29.4	28.6–33.3 31.7	27.7–31.0	23.9–27.6	28.15	29.0–30.4(24.4)** 29.6	25.5–27.4 26.6
Длина соединённого *P*	29.4	30.7–36.0 32.6	28.5–31.0	32.1–34.5	29.1	28.4–33.3 30.1	32.1–34.8 33.1
Длина первого свободного луча *P*	26.5	23.2–25.2 24.3	23.9–24.6	21.7–25.3	25.2	23.3–26.9 25.7	25.5–27.6 26.6
Длина второго свободного луча *P*	22.1	18.8–22.4 20.3	19.5–21.5	18.5–21.8	21.4	20.1–22.3 21.4	21.4–23.4 22.5
Длина третьего свободного луча *P*	16.2	13.6–15.8(19.4)* 15.2	15.0–16.9	15.2–18.4	17.0	15.5–16.9 16.1	18.7–19.8 19.1
Длина *V*	25.5	25.7–29.0 27.2	24.6–26.6	23.9–27.6	24.8	25.0–28.0 26.2	26.3–29.5 27.9
Высота первой колючки *D*	13.2	13.2–17.1 14.9	13.8–15.9	15.8–17.2	17.0	14.8–18.9 16.4	15.8–18.4 16.8
Высота второй колючки *D*	16.9	16.1–20.0 17.8	15.4–18.1	19.6–20.7	20.4	19.6–21.1 20.5	17.5–20.5 19.4
Высота третьей колючки *D*	14.2	16.1–20.9 18.1	15.7–16.8	18.5–19.5	18.45	17.0–20.9 19.2	16.7–18.9 18.3
Длина *C*	22.1	20.8–24.8 22.9	20.8–22.1	21.7–23.6	19.9	19.4–23.7 21.4	22.8–23.7 23.3
Максимальная высота тела	23.5	20.2–27.4 23.8	23.1–23.9	21.8–30.7	21.8	21.7–24.7 23.1	21.9–25.3 23.7
Минимальная высота тела	5.9	6.3–7.0 6.7	6.7–7.1	5.2–5.4	5.3	5.4–6.5 5.9	5.4–6.3 5.8
Длина хвостового стебля	15.7	13.2–16.1 14.8	13.1–15.0	13.6–17.2	16.5	14.3–16.9 15.1	13.5–15.8 14.5

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение; в скобках – уклоняющиеся значения признаков ювенильных экземпляров (не учтены при вычислении средней): * *SL* 72 мм, ** *SL* 90 мм; *n* – число рыб, экз.

только по типовой серии из Манильского залива (о. Лусон, Филиппины).

Lepidotrigla firmisquamis Prokofiev et Yato, 2020

Материал. Типовая серия (Prokofiev, Yato, 2020).

Диагноз. Ростральные выступы длинные треугольные, внутренние дополнительные вершины, если имеются, намного короче главной; заглазничная бороздка глубокая, широко прервана; преорбитальные и посторбитальные шипы имеются, сфенотикальные имеются или отсутствуют, париетальные шипы отсутствуют; *P* короткий, его внутренняя сторона без светлого рисунка у фиксированных рыб; чешуя крепко сидящая, на груди отсутствует; *LL* 54–58.

Измерения приведены в таблице.

Замечания. Детальное описание вида опубликовано ранее (Prokofiev, Yato, 2020). От большинства видов из региона, за исключением *L. alata* и *L. marisinensis*, он легко отличим по крепко сидящей чешуе и *LL*–*D* 4, а от *L. alata* и *L. marisinensis* – по наличию развитых пре- и посторбитальных шипов и глубокой, хотя и широко прерванной, заглазничной бороздки.

Распространение. Известен из заливов Нячанг и Халонг, Вьетнам.

Lepidotrigla marisinensis (Fowler, 1938)

(рис. 4)

Материал. 2 экз. *SL* 113 мм (г. Фантьет) и *SL* 130 мм (г. Нячанг).

Диагноз. Ростральные выступы длинные треугольные, без внутренних дополнительных вершин; заглазничная бороздка почти полностью редуцирована; преорбитальные, посторбитальные, сфенотикальные и париетальные шипы отсутствуют; *P* короткий, его внутренняя сторона без светлого рисунка у фиксированных рыб; чешуя плотно сидящая, на груди отсутствует; *LL* 58–62.

Описание (рис. 4а). *D* IX + 15–16, *A* 15–16, *P* 11 + 3, *V* I + 5, *LL* 58–60, *LL*–*D* 4, *LL*–*A* 17–20.

Ростральные выступы длинные, уплощённые, в форме равнобедренного треугольника; ширина их основания явственно меньше длины; вершины заострённые, отчётливо расходящиеся (угол, образуемый продольной осью отростка и срединно-брюшной осью тела, составляет 25°–35°). Ростральный выступ с единственной центральной вершиной, боковые края которой несут мелкие бугорки, такие же как на покровных костях (рис. 4б). Интерростральный промежуток заметно превышает по ширине межглазничный, от полого вогнутого до V-образного с угловатой срединной выемкой; симфизный конец нижней челюсти немного не достигает симфиза praemaxillaria. У экз. *SL* 113 мм очень слабый продольный гребень прослеживается лишь в задней части щеки, позади вертикали середины орбиты, переходит на praeoperculum, но не образует на конце шипа; у экз. *SL* 130 мм отсутствует. Надглазничные гребни пологие, валиковидные, параллельные, межглазничный промежуток между ними глубоко вогнут. Преорбитальные и посторбитальные шипы отсутствуют (рис. 4в), у задневерхнего края орбиты имеются очень слабые, маленькие, трудноразличимые вырезки, маркирующие остатки посторбитальной бороздки, таким образом, совершенно не развитой. Сфенотикальный гребень едва заметен, в виде валика, протягивающегося от конца надглазничного гребня до основания посттемпорального, покрыт обычной скульптурой, без каких-либо выделяющихся шипиков. Париетальные гребни и шипы отсутствуют. Оперкулярный и посттемпоральный шипы короткие, на вершинах заострённые; посттемпоральные шипы сверху и снизу несут расширения, за счёт которых приобретают листовидную форму. Оперкулярный шип короче посттемпорального, оканчивается далеко перед вершиной последнего, направлен вершиной назад и немного вверх. Клейтральный шип наиболее длинный, острый, расположен на равном расстоянии от основания оперкулярного шипа и верхнего края основания *P*, его вершина оканчивается на вертикали основания пятой колючки *D*. Кости черепа и плечевого пояса густо скульптированы мелкими бугорками, организованными в ряды; на ветвях нижней челюсти они образуют продольные ряды медиальнее и латеральнее нижнечелюстного канала.

Симфиз верхней челюсти нависает над вершиной нижней, озубление praemaxillaria полностью видно при закрытом рте. Верхняя челюсть оканчивается под передней третью орбиты. В челюстях мелкие бугорковидные зубы полосками; сошник и нёбные кости без зубов. Язык очень массивный, широкий, едва обособленный. Жаберных тычинок на первой дуге в наружном ряду 10–11 (1 + 6–7 + iii), во внутреннем – 7–8; в наружном ряду на 2-й дуге – 9 (0–1 + 6–7 + ii). Есть щель позади четвёртой жаберной дуги. Ложножабра крупная, из 20–25 элементов.

Вдоль оснований обоих спинных плавников парный ряд из 23–24 костных щитков, из которых восемь под основанием колючей части *D*, один в интердорсальном промежутке, а остальные – под основанием мягкой части *D* (последний – под его предпоследним или последним лучом). Первые восемь щитков с множественными выступами (первые два слиты и покрыты многочисленными бугорками), начиная с интердорсального, оканчиваются одним острым и сильным шипом. Первые четыре колючки *D* заметно толще и массивней остальных (особенно первая и вторая); вторая или вторая и третья колючки – наибольшие,

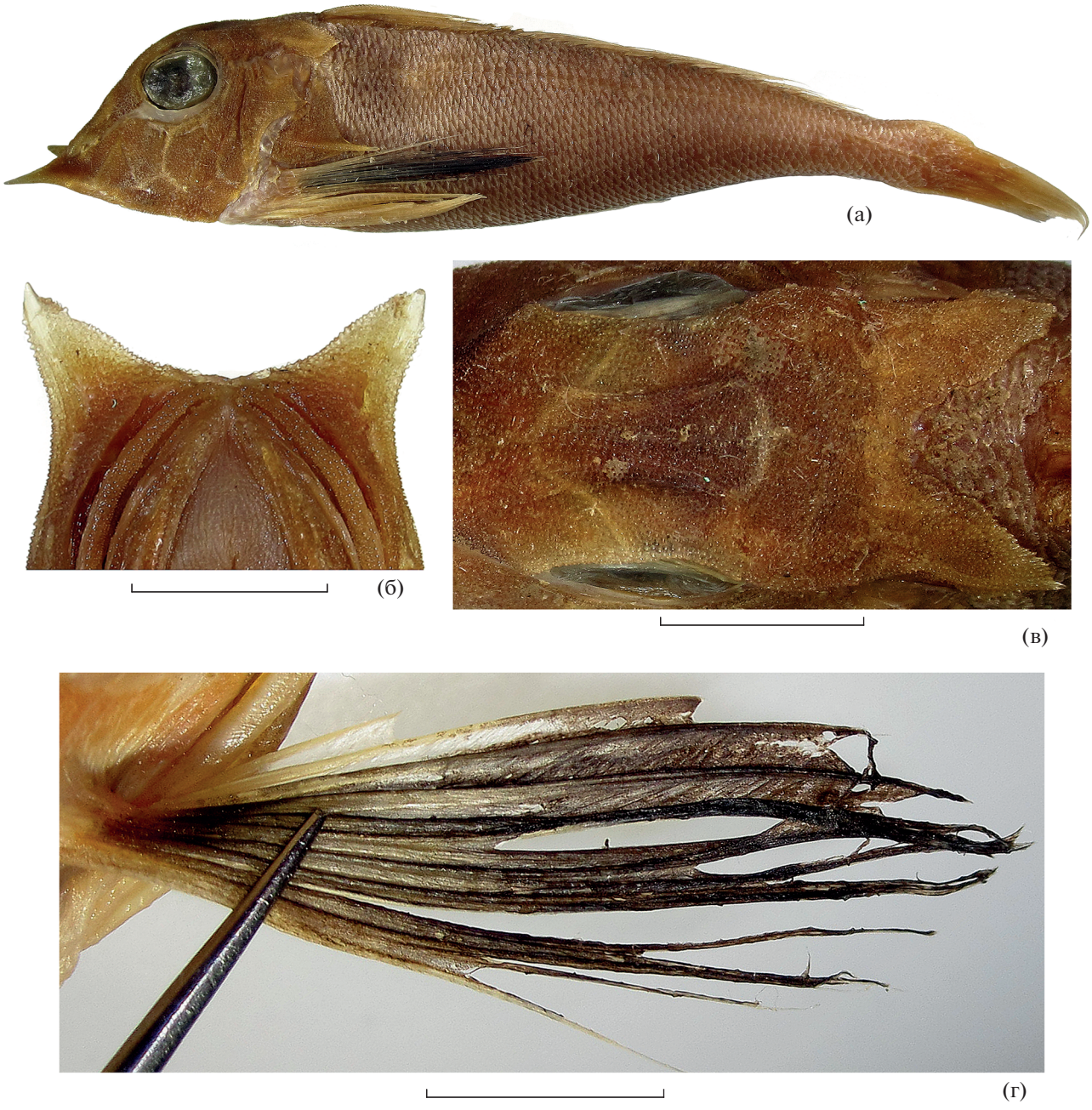


Рис. 4. *Lepidotrigla marisinensis SL* 130 мм, г. Нячанг: а – общий вид, б – ростральные выступы, в – гребни и шипы крыши черепа (не развиты), г – внутренняя сторона *P*. Масштаб, мм: б, г – 10; в – 12.

но лишь в 1.1 раза длиннее первой; последующие колючки постепенно уменьшаются по длине. Передняя и переднебоковые поверхности первых двух и передняя поверхность третьей колючки *D* мелко зазубрены; поверхность последующих колючек гладкая. Колючки *D*, прижатые назад, далеко не достигают вершинами начала мягкой части *D*. Первые два мягких луча *D* неветвистые; в *A* близ самых вершин разветвляются четыре–пять последних лучей. Нет непарного щитка перед началом *D*. *P* заходят за начало *A*, достигая вертикали основания его четвёртого луча; четвёртый–шестой соединённые лучи *P* наибольшие. Наибольший (верхний) свободный луч *P* заметно короче наибольших лучей соединённого *P*, достигает или не достигает вершины *V* (но в последнем случае всё же достигает ануса); средний – длиннее нижнего свободного луча *P*. *V* прикрепляется

под основанием *P*, достигает или едва заходит за начало *A*. Колючка *V* значительно короче наибольших ветвистых лучей, самые длинные ветвистые лучи этого плавника – третий и четвёртый. Анус расположен вблизи начала *A*. *C* слабовыемчатый, его лопасти равной длины.

Чешуя ктеноидная, но ктении слабо выражены на чешуях вентральной стороны туловища, совсем пропадают на чешуях на участке позади оснований *P* и *V*. Чешуя повсеместно крепко сидящая. Горло, грудь, участки между и перед основаниями *P* и *V* и позади оснований *V* голые; брюхо покрыто чешуёй. Предорсальная область покрыта чешуёй (очень узкий участок непосредственно перед *D* голый), предорсальных чешуй шесть или семь. Канал боковой линии ветвится на каждой чешуйке, с расходящимися ответвлениями (до восьми на чешуях в передней половине туловища, от четырёх до двух на самых задних чешуях). Вокруг хвостового стебля 21 чешуя.

Измерения приведены в таблице.

Окраска фиксированных рыб довольно тёмная, коричневато-жёлтая, покровные кости окрашены практически одинаково с телом, голые (не покрытые чешуёй) участки кожи – ярко-белые. Плавники, кроме соединённой части *P*, светлые. Внутренняя сторона *P* серо-чёрная, более интенсивно-чёрная в нижней половине, без рисунка; перепонка между двумя нижними соединёнными лучами (у меньшего экземпляра – также в проксимальных двух третях между девятым и десятым лучами) светлая (рис. 4г). Ротожаберная полость светлая.

Сравнительные замечания. Этот вид очень близок к *L. alata*, известному от Японии до Южно-Китайского моря, и отличия между ними нуждаются в дальнейшем уточнении, хотя и представляются реальными. Они суммированы в нижеприведённом определительном ключе.

Распространение. Для фауны Вьетнама отмечен впервые. Ранее был известен по голотипу, пойманному в Южно-Китайском море в районе 21°42′ с.ш. и 114°50′ в.д. (Fowler, 1938).

Lepidotrigla punctipectoralis Fowler, 1938

(рис. 5, 6)

Материал. 3 экз. *SL* 87–206 мм, г. Нячанг.

Диагноз. Ростральные выступы от конических у молоди до длинных треугольных у взрослых рыб, с дополнительными вершинами кнутри от главной; заглазничная бороздка широко прерванная (у молоди сохраняются следы сплошной бороздки); преорбитальные, посторбитальные и сфенотикальные шипы имеются, париетальные отсутствуют; *P* короткий, его внутренняя сторона у фиксированных рыб с диагональными пятнышками, не заходящими за границу интенсивно-чёрной пигментации; чешуя легко опадающая, на груди отсутствует; *LL* 59–64.

Описание (рис. 5а, 5б). *D* IX–X + 16, *A* 15–17, *P* 11 + 3, *V* I + 5, *LL* 59–64, *LL*–*D* 3, *LL*–*A* 12–14.

Ростральные выступы умеренно длинные, на вершинах заострённые, вершины расходящиеся; угол, образуемый продольной осью отростка и срединно-брюшной осью тела, составляет ~30°. У экз. *SL* 206 мм ростральные выступы по форме близки к прямоугольному треугольнику, ширина их основания заметно меньше длины (рис. 5в). У молоди *SL* 87 и 92 мм ростральные выступы более широкие и короткие, ширина их основания едва больше или едва меньше длины (рис. 6а). Внешний боковой край рострального выступа спрямлён, в дистальной половине гладкий, в проксимальной несёт ряд зубчиков, несколько более крупных, чем бугорки скульптуры покровных костей черепа. Главная вершина рострального выступа у экземпляра *SL* 206 мм в виде сильного уплощённого шипа с гладкими в дистальной половине краями, вовнутрь от неё расположено три зубчика гораздо меньшего размера, прогрессивно уменьшающихся по величине от ближайшего к главной вершине к наиболее дальнему от неё, за последним следует ряд из более мелких зубчиков, переходящих в бугорки краевой скульптуры предглазничной кости (рис. 5в). У молоди главная вершина лишь немногим длиннее следующего зубца, дополнительные зубцы прогрессивно уменьшаются в размере от наружных к внутренним (рис. 6а). Интерростральный промежуток заметно превышает межглазничный. Передний край интерростального промежутка вогнутый. На щеке имеется слабый продольный гребень, начинающийся на уровне вертикали переднего края орбиты, переходящий на praeoperculum и оканчивающийся небольшим преоперкулярным шипом (острым с левой стороны и притуплённым с правой). У молоди этот гребень в суборбитальной области отчётливо вогнут книзу. Надглазничные гребни слабо обособлены, параллельны, межглазничный промежуток между ними глубоко вогнут. Преорбитальных шипов два (рис. 6б), небольшие, но отчётливые, их выступающие концы соизмеримы по величине, острые, расставленные. У экземпляра *SL* 206 мм верхний посторбитальный шип маленький, но отчётливый, направлен назад и немного вбок. У двух меньших экземпляров верхний посторбитальный шип не выражен. Нижний посторбитальный шип у экз. *SL* 92 мм отчётливый, у двух других образует массивный треугольный выступ заднебокового конца надглазничного гребня, несущий мелкие шипики, которые слабо различаются по величине и лишь немногим превышают размер бугорков скульптуры костей (но у экз. *SL* 206 мм с правой стороны один из бугорков увеличен). Сфенотикальный шип хорошо выражен, с сильным шельфовидным боковым гребнем. Париетальные гребни

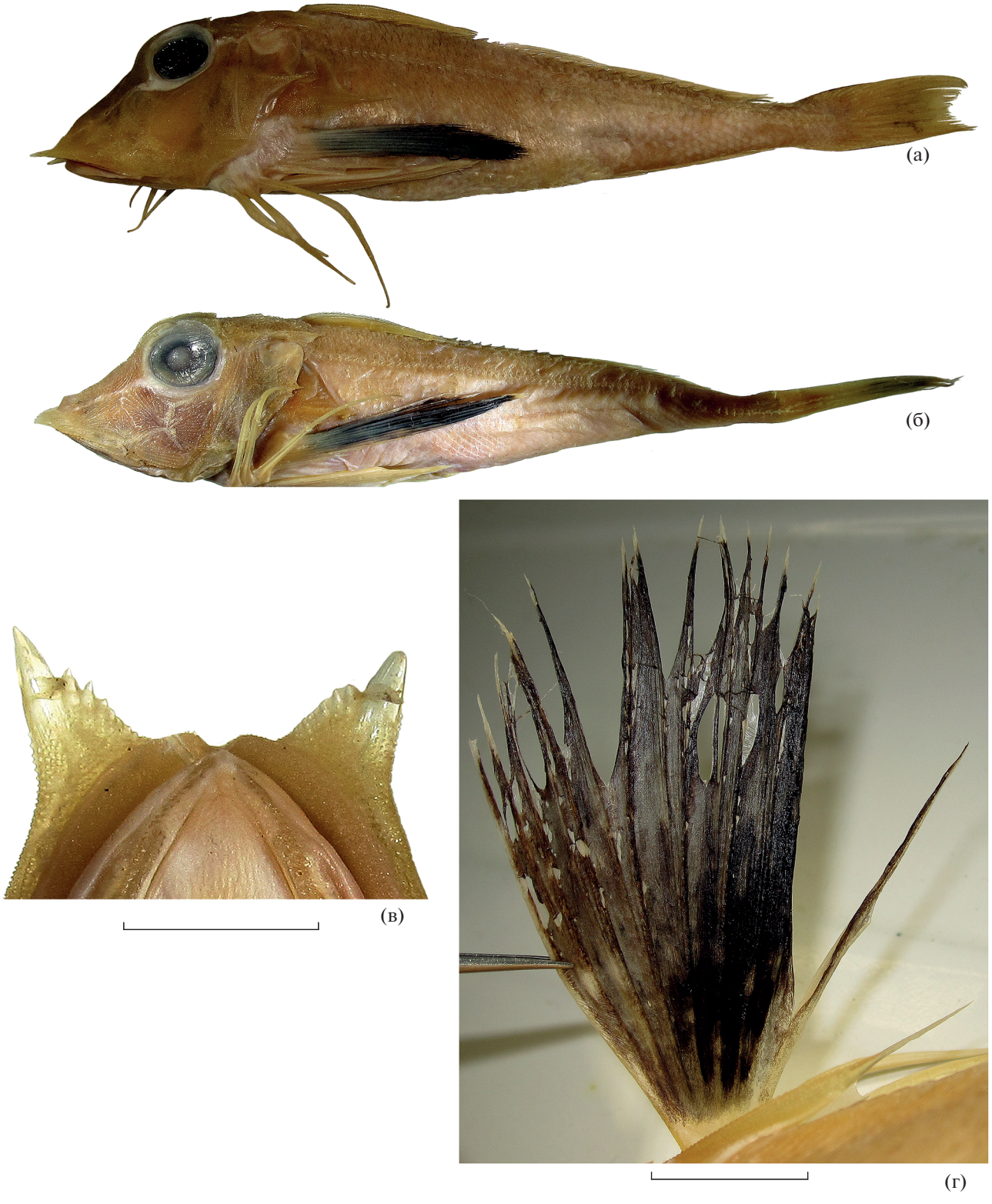


Рис. 5. *Lepidotrigla punctipectoralis SL* 206 мм (а, в, г) и *SL* 87 мм (б): а, б – общий вид; в – ростральные выступы, г – внутренняя сторона *P*. Масштаб, мм: в – 12, г – 15.

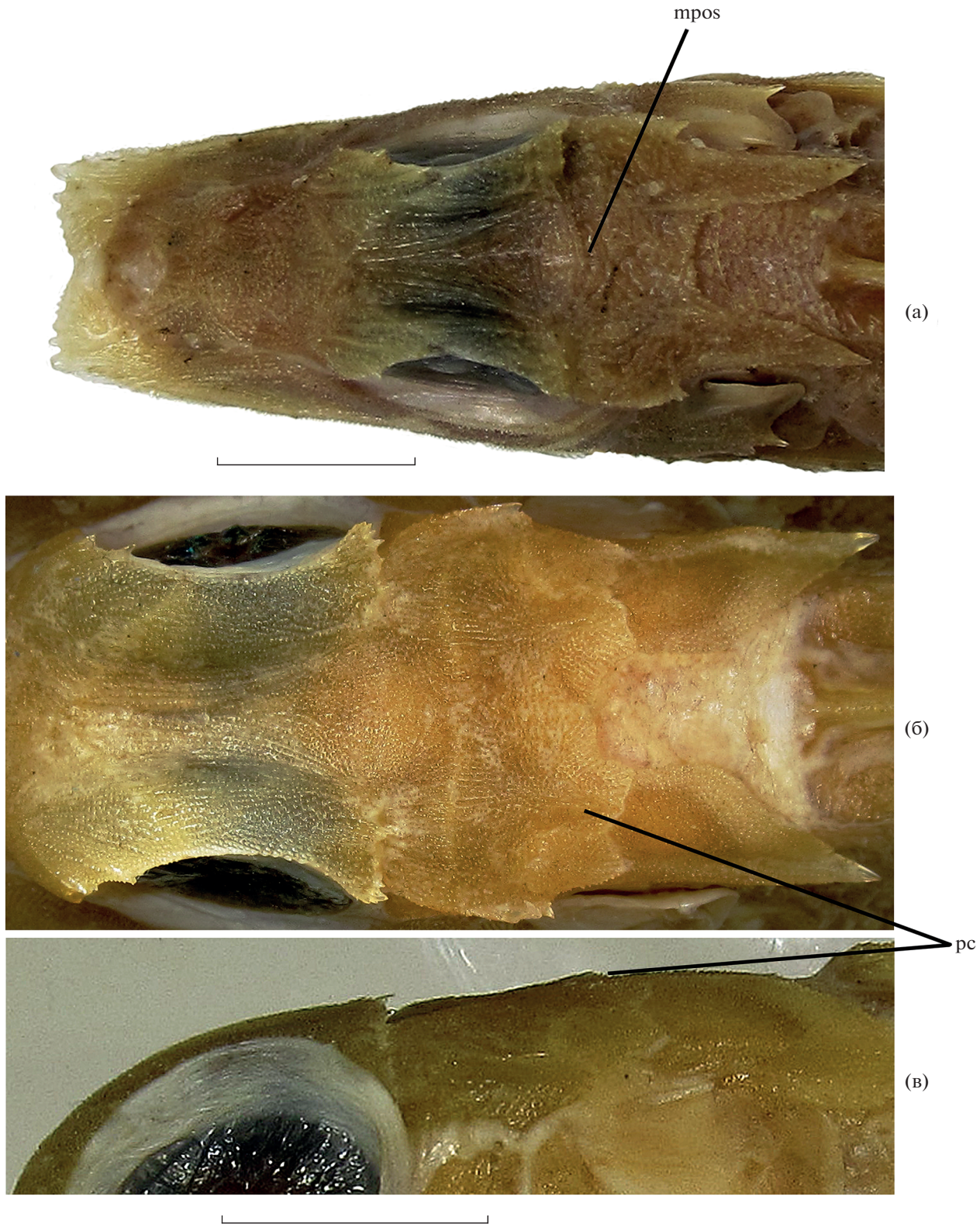


Рис. 6. *Lepidotrigla punctipectoralis SL* 87 мм (а) и *SL* 206 мм (б, в), вооружение головы. Вид: а, б – сверху; в – сбоку; mpos – сплошная посторбитальная бороздка, pc – париетальные гребни. Масштаб, мм: в – 12, г – 15.

слабые, короткие, зазубренные; париетальные шипы не развиты (рис. 6б, 6в). Посторбитальная бороздка глубокая, но короткая, у экземпляра *SL* 206 мм не заходит за медиальную границу надглазничного гребня (рис. 6б). У молоди глубокие вырезки у задних концов надглазничных гребней соединяются очень слабой поперечной бороздкой (рис. 6а). Оперкулярный и посттемпоральный шипы хорошо выражены, острые, направлены назад, оперкулярный короче посттемпорального у молоди и равен ему у экземпляра *SL* 206 мм, его вершина не достигает вертикали вершины посттемпорального шипа. Клейтральный шип хорошо развит, острый, заметно длиннее остальных шипов, расположен вентрально от оперкулярного шипа, его вершина оканчивается на вертикали основания четвёртой–шестой колючки *D*. Кости черепа и плечевого пояса густо усеяны мелкими бугорками, организованными в ряды; на ветвях нижней челюсти скульптура слабо выражена у рыб *SL* 87 и 92 мм.

Челюсти равной длины. Верхняя челюсть оканчивается на вертикали переднего края орбиты. У экземпляров *SL* 92 и 206 мм симфиз praemaxillaria отчётливо вогнут между передними концами зубных рядов соседних сторон, в эту выемку входит вершина симфиза dentalia (у экз. *SL* 87 мм нижнечелюстной симфиз оканчивается перед этой выемкой). В челюстях мелкие бугорковидные зубы полосками; озубление praemaxillaria полностью видно при закрытом рте. Сошник и нёбные кости без зубов. Язык очень массивный, широкий, едва обособленный. Жаберных тычинок на 1-й дуге в наружном ряду 10–12 (0–1 + 6–7 + iii–v) (7 развитых + 3–5 бугорковидных; кроме них между тычинками на ceratobranchiale с первой по шестую имеется по плоскому бугорку), во внутреннем – 8 (7 + i); в наружном ряду на 2-й дуге – 9–10 (9 + i или i + 8). Есть щель позади четвёртой жаберной дуги. Ложножабра крупная, из 24–32 элементов (их число увеличивается с ростом рыб).

Вдоль основания *D* парный ряд из 24–25 костных щитков, из которых восемь или девять под основанием колючей части *D*, один в интердорсальном промежутке, а остальные – под основанием мягкой части *D* (последний – под его последним или предпоследним лучом). Два передних щитка покрыты бугорками, на трёх последующих переходящих во множественные шипы; последующие щитки оканчиваются одним острым и сильным шипом. Первые три колючки *D* заметно длиннее, толще и массивней остальных; вторая колючка наибольшая, в 1.1 раза длиннее третьей и в 1.2 раза длиннее первой; последующие колючки постепенно уменьшаются по длине. Передняя и переднебоковые поверхности первой, второй и дистальной трети третьей (у молоди – только первой и второй) колючек *D* мелко зазубрены; поверхность последующих колючек гладкая. Колючки *D*, прижатые назад, достигают вершинами начала мягкой части этого плавника, но не заходят за него. Первые два мягких луча *D* неветвистые; в *A* близ вершин разветвляются только четыре последних луча. Нет непарного щитка перед первой колючкой *D*. *P* заходят за вертикаль начала *A*, достигая основания его четвёртого–шестого луча; пятый и шестой лучи соединённого *P* наибольшие. Наибольший (верхний) свободный луч *P* заметно короче наибольших лучей соединённого *P*, почти достигает своим концом вершины брюшных плавников; средний длиннее нижнего свободного луча *P*. *V* прикрепляется под основанием *P*, достигает начала *A*. Колючка *V* значительно короче его наибольших ветвистых лучей, второй–четвёртый или третий и четвёртый ветвистые лучи самые длинные. Анус расположен у начала *A*. *C* с неглубокой выемкой; его лопасти равной длины.

Чешуя на туловище ктеноидная выше уровня клейтрального шипа, а близ конца вертикальных плавников и на хвостовом стебле – выше *LL*, на более низких участках и на дорсальной поверхности задней половины хвостового стебля переходит в циклоидную. Циклоидная чешуя сильнее опадающая, чем ктеноидная. На горле, груди и между основаниями *V*, в основании *P* и на небольшом участке над ним и позади него, а также между основаниями *P* и *V* чешуи нет. Предорсальная область покрыта чешуёй (участок непосредственно перед началом *D* голый), предорсальных чешуй от 5 (*SL* 206 мм) до ~8 (*SL* 87–92 мм). Канал *LL* ветвится на каждой чешуйке, с расходящимися ответвлениями (обычно четыре или пять на передних чешуях, к хвостовому стеблю их число снижается до трёх). Вокруг хвостового стебля 14 чешуй.

Измерения приведены в таблице.

Окраска фиксированных рыб светлая, желтоватая, голые (не покрытые чешуёй) участки кожи ярко-белые; выступающие наружу покровные кости головы и плечевого пояса более тёмные; края чешуйных карманов в передней половине туловища (примерно до конца прижатого к телу *P*) выше уровня клейтрального шипа, далее назад – выше *LL*, тёмные, сероватые. Плавники, кроме *P* и *C*, не окрашены. У экз. *SL* 206 мм посередине *C* прослеживаются размытые скопления сероватых меланофоров, вероятно, образовывавшие сплошную срединную перевязь. У экз. *SL* 92 мм помимо срединной прослеживается поперечная перевязь в основании *C*, на обеих перевязях пигментация заметно сильнее выражена на дорсальной лопасти. У экз. *SL* 87 мм такая пигментация распределена по всей дистальной части *C*. Внутренняя сторона *P* серо-чёрная, с интенсивно-чёрным диагонально вытянутым пятном между четвёртым и девятым лучами; перепонка между 9-м и 11-м лучами белая. На интенсивно-чёрном участке пигментации имеются немногочисленные раз-

мытые (у молоди более резкие и чёткие) белые пятнышки, не заходящие за границы пятна, организованные в нечёткие диагональные ряды (рис. 5г). Ротожаберная полость светлая.

Сравнительные замечания. Этот вид отличается от других западнотихоокеанских представителей рода, имеющих короткие *P* и не покрытую чешуёй превентральную область, за исключением *L. kishinouyei* Snyder, 1911 и *L. spiloptera* Günther, 1880, наличием у фиксированных рыб белых пятен на внутренней стороне *P*. От *L. kishinouyei* он легко отличим длинным верхним свободным лучом *P*, который у *L. kishinouyei* далеко не достигает вершины *V*. В отличие от *L. spiloptera* у описываемого вида белые пятна более редкие и ограничены в своём распространении только участком интенсивно-чёрной пигментации. Эта характерная особенность пигментации внутренней стороны *P* была подмечена уже в первоописании (Fowler, 1938). Помимо этого *L. punctipectoralis* отличается от *L. spiloptera* отсутствием париетальных шипов и, возможно, несколько более мелкой чешуёй (*LL* 59–64 против 57–61). В литературе оба вида, по-видимому, часто смешиваются (например: Shen et al., 1993. Pl. 63. Fig. 8).

Среди видов, встречающихся за пределами акватории Вьетнама, белые пятна на участке интенсивно-чёрной пигментации внутренней стороны *P* у фиксированных рыб присутствуют ещё только у *L. faurei* Gilchrist et Thompson, 1914 из западной части Индийского океана, но этот вид существенно отличается от *L. punctipectoralis* по форме ростральных отростков, имеющих вид закруглённых ошиплённых выступов без главной вершины (Richards, Saksena, 1977).

Распространение. Описан из вод Филиппин (пролив Сулу и между о-вами Самар и Масбате). Во Вьетнаме указывался для Тонкинского залива (Nguyen, 1999). Также был отмечен в водах Южной Японии (Ochiai, Yatou, 1985; Yamada, 2002), Тайваня (Shao et al., 2008) и в Андаманском море у берегов Юго-Западного Таиланда (Satapoomin, 2011). Указания не сопровождаются морфологическим описанием, либо приводимые иллюстрации в действительности изображают другой вид (Shen et al., 1993; Yamada, 2002). Вероятно, вид является эндемиком Южно-Китайского моря, внутренних морей Филиппин и прилегающих акваторий.

Lepidotrigla cf. *spiloptera* Günther, 1880

(рис. 7, 8)

Материал. 12 экз. *SL* ~80–148 мм, г. Нячанг.

Диагноз. Ростральные выступы длинные треугольные, внутренние дополнительные вершины короткие или отсутствуют; заглазничная бороздка сплошная; преорбитальные, посторбитальные, сфенотикальные и париетальные шипы хорошо выражены; *P* короткий, его внутренняя сторона у фиксированных рыб с мелкими чётко очерченными светлыми пятнышками по всей поверхности; чешуя легко опадающая, на груди отсутствует; *LL* 57–61.

Описание (рис. 7а, 7б). *D* IX + 15–16, *A* 15–16, *P* 11 + 3, *V* I + 5, *LL* 57–61, *LL*–*D* 2½–3, *LL*–*A* 16–18.

Ростральные выступы умеренно длинные, треугольные; ширина их основания явственно меньше длины; вершины заострённые, расходящиеся (угол, образуемый продольной осью отростка и срединно-брюшной осью тела, составляет ~30°). Внешние края ростральных выступов практически прямые, в проксимальной половине мелко зазубрены или внутренний край несёт серию мелких зубцов (до десятка), постепенно уменьшающихся по величине от самого наружного к наиболее внутреннему; в дистальной половине ростральный выступ явственно резче сужается к вершине, не так как в проксимальной, и его края гладкие (рис. 7в, 7г). Интерростральный промежуток заметно превышает межглазничный. Передний край интеррострального промежутка с треугольной выемкой посередине. На щеке имеется слабый продольный гребень, начинающийся на уровне конца передней трети орбиты, переходящий на praeoperculum и оканчивающийся небольшим, но отчётливым преоперкулярным шипом. Иногда в месте перехода суборбитального гребня с infraorbitalia на praeoperculum (на уровне задней трети или заднего края орбиты) также имеется выступ или крошечный шип, но чаще этот гребень ровный. Надглазничные гребни слабо обособлены, параллельны, межглазничный промежуток между ними глубоко вогнут. Преорбитальных шипов два, хорошо выражены, их выступающие концы соизмеримы по величине или задний несколько крупнее, острые, расставленные. Позади задневерхнего края орбиты надглазничный гребень образует треугольную площадку между верхним и нижним посторбитальными шипами; последние небольшие, но отчётливые. Верхний шип направлен назад, а нижний вбок или вбок и вниз, редко вбок и назад (или его вершина отогнута назад); обычно нижний шип несколько крупнее верхнего, реже они равны. Вершины посторбитальных шипов варьируют от заострённых до тупых и широких, иногда они замещены группой мелких шипиков или нижний шип разделён на две вершины, иногда с дополнительными очень мелкими шипиками в их основаниях. Встречаются экземпляры, у которых по всему заднему краю треугольника, образованного верхним и нижним шипами, расположены многочисленные шипики. Сфенотикальный шип хорошо развит, иногда с дополнительным выступом перед вершиной, с сильным гребнем. Париетальные шипы отчётливо выражены, с хорошо разви-

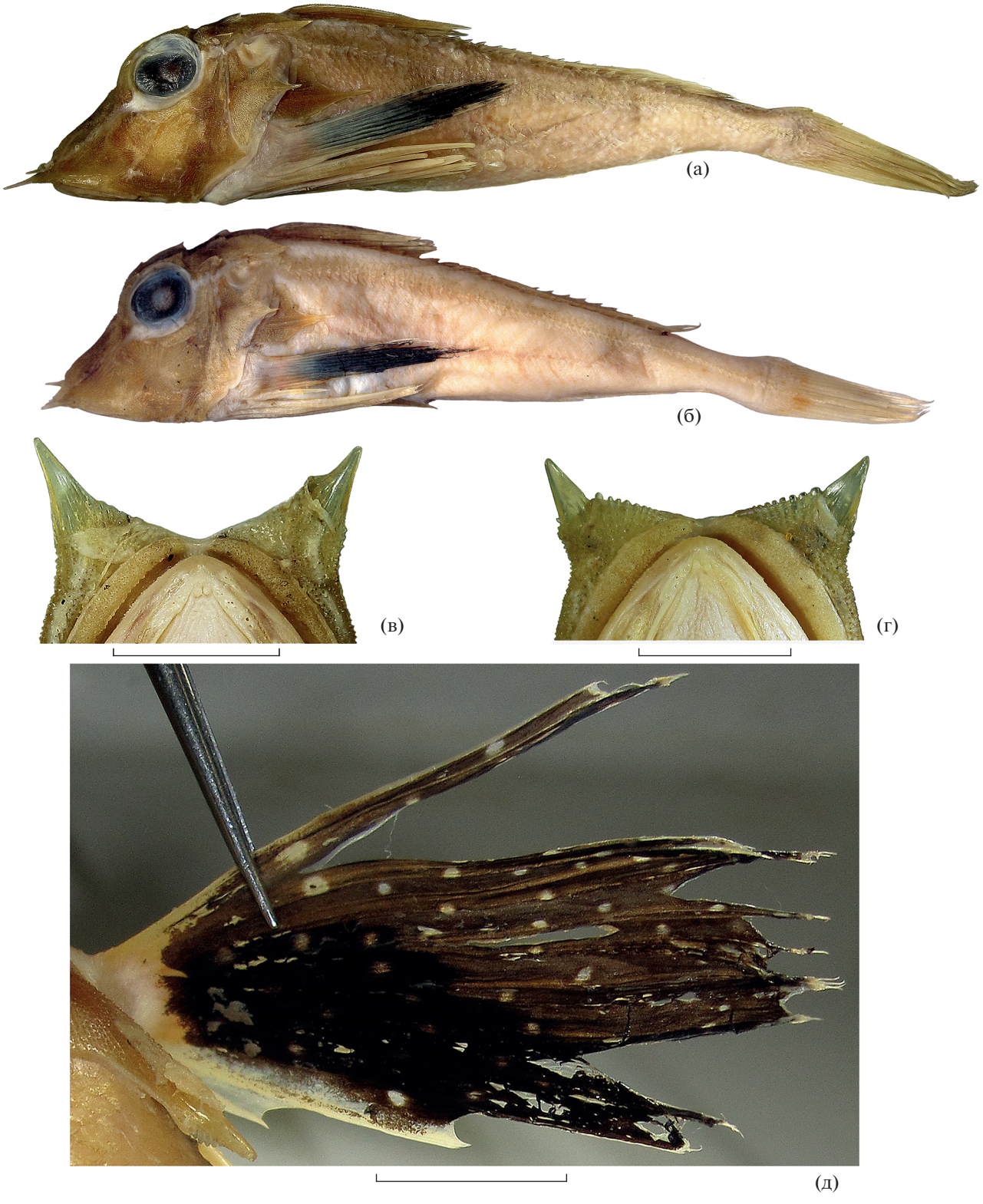


Рис. 7. *Lepidotrigla* cf. *spiloptera SL* 140 мм (а, в, д), *SL* 138 мм (г) и *SL* 97 мм (б): а, б – общий вид; в, г – варианты строения ростральных выступов; д – внутренняя сторона *P.* Масштаб: 10 мм.

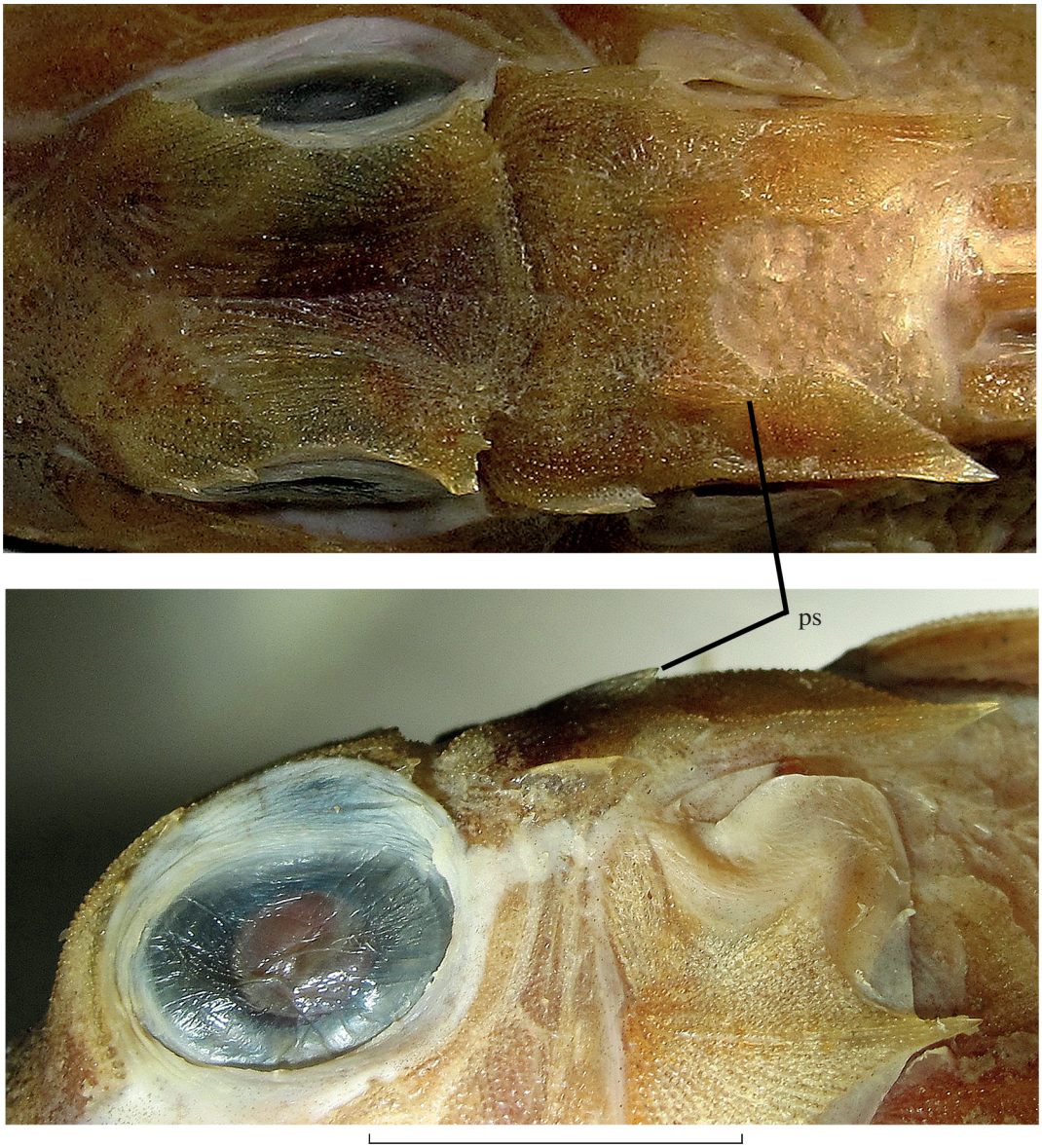


Рис. 8. *Lepidotrigla* cf. *spiloptera SL* 140 мм, гребни и шипы крыши черепа. Вид: а – сверху, б – сбоку; ps – париетальный шип. Масштаб: 12 мм, линейка общая.

тым гребнем (рис. 8). Посторбитальная бороздка сплошная, глубокая до медиального края надглазничного гребня, далее вовнутрь снижается, но всегда заметна (рис. 8а). Оперкулярный и посттемпоральный шипы хорошо выражены, острые, соизмеримые по величине. Оперкулярный шип направлен вершиной назад или назад и немного вверх. Вершина оперкулярного шипа расположена более или менее позади вертикали вершины посттемпорального шипа. Клейтральный шип хорошо развит, острый, заметно длиннее остальных шипов, расположен вентрально от оперкулярного шипа, его вершина оканчивается на вертикали основания пятой колючки *D*. Покровные кости черепа и плечевого пояса густо усеяны мелкими бугорками, организованными в ряды; скульптура на ветвях нижней челюсти слабо развита, а у рыб *SL* > 100 мм может совершенно отсутствовать.

Челюсти равной длины. Верхняя челюсть оканчивается на вертикали переднего края орбиты. Симфиз praemaxillaria с выемкой или без, в последнем случае вершина симфиза dentalia не видна сверху. В челюстях мелкие бугорковидные зубы полосками; озубление praemaxillaria полностью видно при закрытом рте. Сошник и нёбные кости без зубов. Язык очень массивный, широкий, едва обособленный. Жаберных тычинок на 1-й дуге в наружном ряду 9–11 (0–i + 6–7 + iii), во внутреннем – 7–9 (7–8 + 0–ii); в наружном ряду на 2-й дуге –

8–11 (8–9 + 0–ii). Есть щель позади четвёртой жаберной дуги. Ложножабра крупная, из 23–35 элементов (их число увеличивается с ростом рыб).

Вдоль основания *D* парный ряд из 23–24 костных щитков, восемь из которых под основанием колючей части *D*, один в интердорсальном промежутке, а остальные – под основанием мягкой части *D* (последний – под его последним лучом). От двух до четырёх (чаще три) самых передних щитков с множественными шипами, последующие оканчиваются одним острым и сильным шипом. Первые три колючки *D* значительно длиннее, толще и массивней остальных, первая и вторая – наиболее толстые, вторая – самая длинная, в 1.00–1.15 раза длиннее третьей (как исключение – равна третьей) и в 1.30–1.35 раза длиннее первой (при *SL* > 130 мм – в (1.1)1.2–1.3 раза); последующие колючки постепенно уменьшаются по длине. Передняя и переднебоковые поверхности первых трёх колючек *D* мелко зазубрены; поверхность последующих колючек гладкая. Колючки *D*, прижатые назад, достигают вершинами начала мягкой части D или едва заходят за него. Первые два (очень редко – один) луча мягкой части *D* неветвистые; в *A* близ самых вершин разветвляются последние пять лучей. Нет непарного щитка перед началом *D*. *P* заходят за начало *A*, достигая основания его четвёртого–шестого луча; пятый–седьмой соединённые лучи *P* наибольшие. Наибольший (верхний) свободный луч *P* заметно короче наибольших лучей соединённого *P*, достигает вершины прижатых к брюху *V*; средний – длиннее нижнего свободного луча *P*. *V* прикрепляются под основанием *P*, достигают начала *A*, реже заходят за него (до уровня второго луча). Колючка *V* значительно короче наибольших ветвистых лучей; третий–четвёртый, реже второй–четвёртый ветвистые лучи этого плавника самые длинные. Анус расположен у начала *A*. *C* с неглубокой выемкой, его лопасти равной длины.

Чешуя на туловище ктеноидная от уровня клейтрального шипа, а позади вертикали середины мягкой части *D* и *A* – выше *LL* (но на хвостовом стебле, по-видимому, циклоидная); на более нижних участках – циклоидная. Чешуя сравнительно легко опадающая, особенно циклоидная. На горле, груди и между основаниями *V*, в основании *P* и на небольшом участке над и позади него, а также между основаниями *P* и *V* чешуи нет. Предорсальная область покрыта чешуёй (участок непосредственно перед первой колючкой *D* голый), от четырёх до шести предорсальных чешуй. Канал боковой линии ветвится на каждой чешуйке, с расходящимися ответвлениями (от трёх до пяти, на чешуях в передней части *LL* ответвлений больше). Вокруг хвостового стебля 14–16 (обычно 16) чешуй.

Измерения приведены в таблице.

Окраска фиксированных рыб светлая, желтоватая, голые (не покрытые чешуёй) участки кожи – ярко-белые; выступающие наружу покровные кости, напротив, гораздо темнее; края чешуйных карманов в передней половине туловища (примерно до конца прижатого к телу *P*) выше уровня клейтрального шипа, далее назад – выше *LL*, тёмные, сероватые. Скопления сероватых меланофоров на *C* очень слабо развиты, не образуют сколь-либо заметной поперечной перевязи. Внутренняя сторона *P* чёрно-серая, интенсивно-чёрная между четвёртым и девятым–десятым лучами, с мелкими чётко-очерченными белыми пятнышками, распределёнными по всей поверхности (их густота несколько варьирует индивидуально) (рис. 7д). Остальные плавники не окрашены. Ротожаберная полость светлая.

Сравнительные замечания. Описанные рыбы характеризуются специфической пигментацией внутренней стороны *P*, которая сплошь покрыта равномерно распределёнными мелкими чётко очерченными белыми пятнышками, хорошо сохраняющимися у фиксированных рыб. Среди всех видов рода подобный рисунок отмечен только для двух: *L. spiloptera* Günther, 1880 и *L. macrobrachium* Fowler, 1938. Последний вид резко отличается очень длинным *P*, соединённая часть которого заходит за конец основания *A*, а наибольший свободный луч почти достигает середины длины этого основания. Сильно приподнятые надглазничные гребни у голотипа *L. macrobrachium*, отображённые на рисунке первоописания (Fowler, 1938. Fig. 52), по-видимому, не имеют диагностического значения и связаны с его ювенильной природой, поскольку “длина” голотипа составляет всего 64 мм.

Хотя в литературе имеется много указаний на нахождения *L. spiloptera* в различных районах Индо-Вест-Пацифики, как показано Гомоном и Каваи (Gomon, Kawai, 2018), достоверно к этому виду можно отнести лишь находки в северо-восточной части Индийского океана от Малых Зондских о-вов до Северо-Западной Австралии. Указанные авторы дали переописание этого вида на основании голотипа и серии дополнительных экземпляров. Изученный вьетнамский материал в целом хорошо соответствует признакам, описанным Гомоном и Каваи, за исключением формы ростральных отростков и, как правило, более глубокой в срединной своей части посторбитальной борозды, которая у индо-австралийских рыб совсем слабая (Gomon, Kawai, 2018. Fig. 14B). Ростральные отростки у индо-австралийских экземпляров варьируют от коротких треугольных до конических (Prokofiev, Yato, 2020), их внутренние дополнительные зубцы немногим короче главной вершины, тогда как у вьетнамских рыб они длинные треугольные, а внутренние дополнительные зубцы, если и развиты, то значительно короче глав-

ной вершины. При этом форма ростральных отростков у вьетнамских рыб весьма постоянна и не подвержена возрастной изменчивости, по крайней мере, при *SL* > 80 мм. Учитывая, что форма ростральных выступов является важным диагностическим признаком в пределах рода, конспецифичность вьетнамских и индо-австралийских рыб вызывает сомнения. В то же время я пока воздерживаюсь от выделения нового вида, учитывая значительное сходство вьетнамских рыб и "типичных" *L. spiloptera* по большинству других признаков. Необходимо отметить, что указываемый для вод Южной Японии под названием "*L. punctipectoralis*" вид в действительности также, вероятно, относится к комплексу "*L. spiloptera*", поскольку для него также характерны равномерно рассеянные по внутренней поверхности *P* светлые пятна (Yamada, 2002). Ростральные отростки у японских рыб изображены в виде широких треугольных выступов, отдельные вершины в которых слиты между собой (Yamada, 2002). Этим они больше походят на вьетнамских, чем на индо-австралийских рыб. Рыбы от берегов Тайваня, приводимые под названием "*L. punctipectoralis*", судя по опубликованным фотографиям (Shen et al., 1993. Pl. 63. Figs. 7, 8), конспецифичны *L.* cf. *spiloptera* из вод Вьетнама. По всей видимости, *L. spiloptera* представляет собой комплекс близких видов, нуждающийся в детальной ревизии.

Распространение. Вид описан из моря Банда (у о-вов Кай) (Günther, 1880), в последующем указывался для Вьетнама (Тонкинский залив) (Nguyen, 1999), Филиппин (Herre, Kauffman, 1952), Юго-Западного Таиланда (Satapoomin, 2011) и Южной Индии от побережья Мадраса – "Madras Coast" (Menon, Rama Rao, 1963. P. 49), вод к югу от о-вов Бали и Ломбок и у северо-западных берегов Австралии (арх. Дампир) (Gomon, Kawai, 2018). Находки за пределами индоокеанских вод Восточной Индонезии и Северо-Западной Австралии, вероятнее всего, относятся к особым видам комплекса "*L. spiloptera*" или представляют собой ошибочные определения других видов.

Lepidotrigla venusta Fowler, 1938

(рис. 9, 10)

Материал. 10 экз. *SL* 90–114 мм, г. Нячанг.

Диагноз. Ростральные выступы конические (Prokofiev, Yato, 2020. Fig. 1C), с хорошо развитыми внутренними дополнительными вершинами; заглазничная бороздка широко прервана; преорбитальные, посторбитальные и сфенотикальные шипы имеются, париетальные отсутствуют; *P* короткий, его внутренняя сторона без светлого рисунка у фиксированных рыб; чешуя легко опадающая, хорошо развита на груди; *LL* 52–60.

Описание (рис. 9а). *D* IX + 15, *A* 15, *P* 11 + 3, *V* I + 5, *LL* 56–60, *LL*–*D* (2) 2½, *LL*–*A* 9–11.

Ростральные выступы умеренно длинные, треугольные; ширина их основания меньше длины; вершины уплощённые, заострённые, слабо расходящиеся (угол, образуемый продольной осью отростка и срединно-брюшной осью тела, не превышает 15°). Наружный край рострального выступа практически прямой, в проксимальной половине–трети своей длины несёт мелкие зазубрины, соизмеримые или лишь слегка превышающие по величине бугорки скульптуры покровных костей черепа; внутренний край сильно скошен примерно от половины длины выступа, с одним–тремя отчётливыми, постепенно уменьшающимися дополнительными зубцами, медиальнее которых располагаются ещё два или три более мелких зубца или серия зубчиков, соизмеримых по величине с бугорками скульптуры покровных костей черепа. Самый наружный дополнительный зубец (первый от главной вершины) составляет от двух третей до трети длины главной вершины (чаще всего не более половины этой длины), внутренний край главной вершины в дистальной половине может иметь небольшое боковое расширение или выступ (рис. 9б, 9в). Интерростральный промежуток превышает межглазничный. Передний край интерростального промежутка с более или менее отчётливой выемкой посередине, симфизный конец нижней челюсти при взгляде сверху в ней не виден. На щеке имеется очень слабый продольный гребень, начинающийся примерно на вертикали середины орбиты, переходящий на praeoperculum и оканчивающийся небольшим выступом, редко – маленьким шипом. Надглазничные гребни слабо обособлены, параллельны, межглазничный промежуток между ними глубоко вогнут. Преорбитальных шипов два, оба хорошо развиты, острые, расставленные, их выступающие концы соизмеримы по величине. Посторбитальные шипы образуют треугольную площадку позади задневерхнего края орбиты, внутренний (верхний) и наружный (нижний) выступы которой могут иметь вид небольших шипов или группы шипиков. Сфенотикальный гребень относительно короткий, но отчётливо шельфовидный, зазубренный, сзади оканчивается несколькими более крупными шипиками, реже – отчётливым терминальным шипом. Париетальные шипы отсутствуют, гребни едва намечены. Посторбитальная бороздка глубокая до медиального края надглазничного гребня или даже не доходит до него, затем резко сглаживается и становится едва заметной, но, тем не менее, сплошная. Оперкулярный и посттемпоральный шипы небольшие, острые, соизмеримые по величине (оперкулярный шип может быть едва короче). Оперкулярный шип направлен вершиной назад или назад и немного вверх. Вершина оперкулярного шипа расположена на одной вертикали с вершиной посттем-

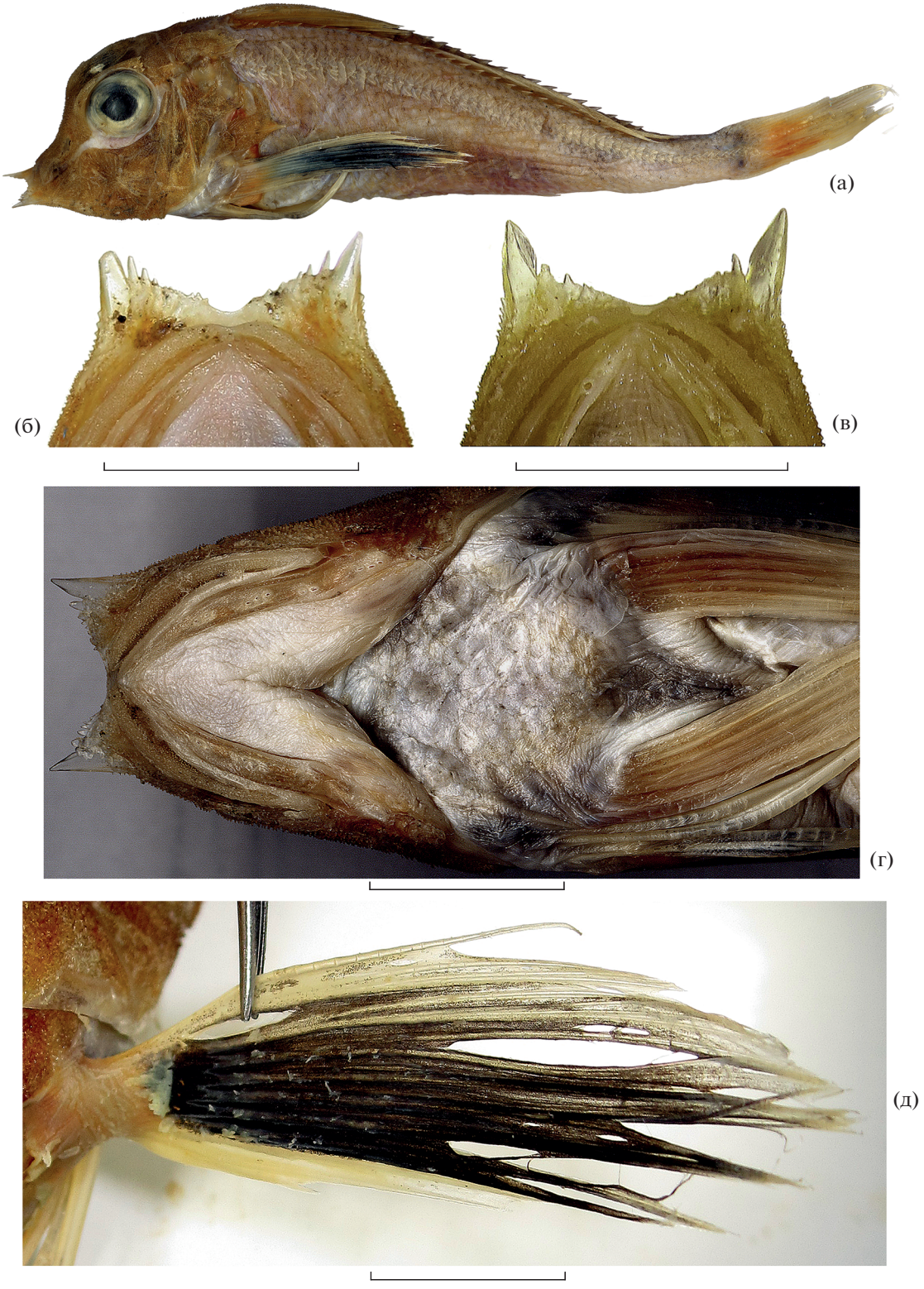


Рис. 9. *Lepidotrigla venusta SL* 114 мм (б – *SL* 106 мм): а – общий вид; б, в – варианты строения ростральных выступов; г – чешуйный покров превентральной области, д – внутренняя сторона *P.* Масштаб, мм: б–г – 5, д – 9.5.

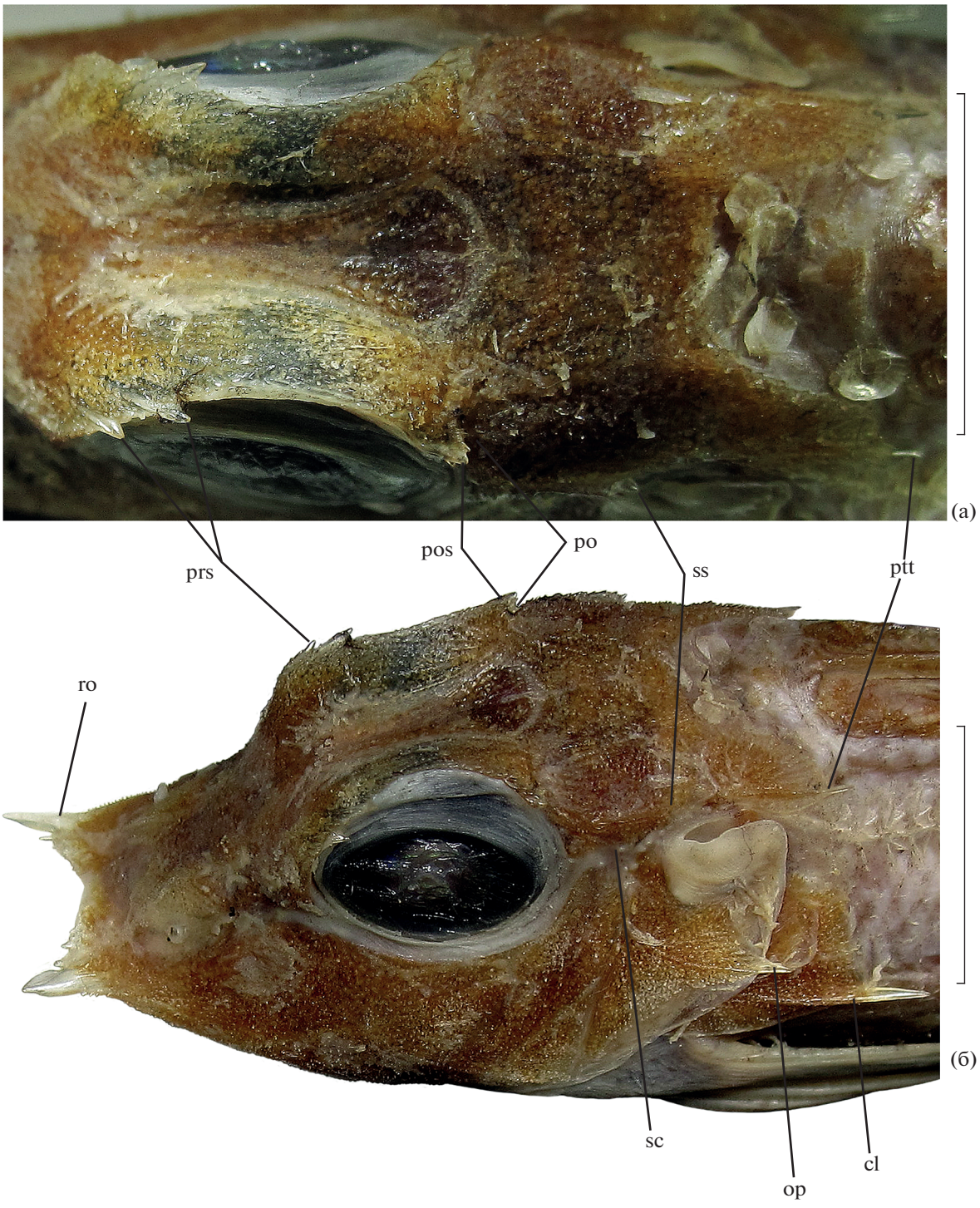


Рис. 10. *Lepidotrigla venusta SL* 114 мм, гребни и шипы крыши черепа. Вид: а – сверху, б – дорсолатерально. Обозначения см. на рис. 2. Масштаб: 11 мм.

порального шипа или немного позади неё. Клейтральный шип относительно небольшой, острый, расположен вентрально от оперкулярного шипа, его вершина оканчивается на вертикали основания третьей колючки *D* (рис. 10). Покровные кости черепа и плечевого пояса густо усеяны мелкими бугорками, организованными в ряды. Скульптура ветвей нижней челюсти даже у самых крупных рыб представлена всего одним–двумя рядами бугорков.

Нижняя челюсть чаще немного короче верхней, реже челюсти равной длины. Верхняя челюсть оканчивается на уровне передней трети–

середины орбиты. Симфиз praemaxillaria без выемки, вершина симфиза dentalia не видна сверху. В челюстях мелкие бугорковидные зубы полосками; озубление praemaxillaria полностью видно при закрытом рте. Сошник и нёбные кости без зубов. Язык очень массивный, широкий, едва обособленный. Жаберных тычинок на первой дуге в наружном ряду 8–10 (пять или шесть развитых), во внутреннем – 7; в наружном ряду на второй дуге – 9–10 (6–7 + ii–iii). Есть щель позади четвёртой жаберной дуги. Ложножабра крупная, из 18–23 элементов.

Вдоль основания *D* парный ряд из 23 костных щитков, восемь из которых под основанием колючей части *D*, один в интердорсальном промежутке, а остальные – под основанием мягкой части *D* (последний – под его терминальным лучом). Один или два (как исключение, три) самых передних щитка с несколькими выступами, последующие оканчиваются одним острым и сильным шипом (иногда все субдорсальные щитки оканчиваются единственным шипом). Первые три колючки *D* наибольшие и значительно толще и массивней остальных, из них самые толстые первая и вторая, наиболее длинная – вторая колючка, в 1.1 раза длиннее третьей и в 1.1–1.2 раза длиннее первой; последующие колючки постепенно уменьшаются по длине. Передняя и переднебоковые поверхности первой, второй и базальной половины третьей колючек *D* мелко зазубрены; поверхность последующих колючек гладкая. Колючки *D*, прижатые назад, явственно не достигают вершинами начала мягкой части *D*. Первые два мягких луча *D* неветвистые; в *A* близ самых вершин разветвляются пять последних лучей. Нет непарного щитка перед началом *D*. *P* заходят за вертикаль начала *A*, достигая основания его пятого–шестого луча; четвёртый–шестой, реже только пятый и шестой соединённые лучи *P* наибольшие. Наибольший (верхний) свободный луч *P* заметно короче наибольших лучей соединённого *P*, достигает или немного не достигает вершины прижатых к брюху *V*; средний длиннее нижнего свободного луча *P*. *V* прикрепляются под основанием *P*, достигают начала *A*. Колючка *V* значительно короче наибольших (третьего и четвёртого) ветвистых лучей. Анус расположен у начала *A*. *C* отчётливо вырезан, верхняя лопасть чаще слегка длиннее нижней или обе лопасти равной длины.

Чешуя легко опадающая, на туловище ктеноидная от уровня клейтрального шипа, а позади вертикали середины мягкой части *D* и *A* – выше *LL* (но на хвостовом стебле, по-видимому, циклоидная); на более нижних участках – циклоидная. Как циклоидная, так и ктеноидная чешуя легко опадает и частично утрачена у коллекционных экземпляров (обычно сохраняется лишь в передней части туловища (до уровня передней трети *A*) ниже *LL*). Чешуи *LL*, напротив, крепко сидящие. Грудь сплошь покрыта чешуёй (рис. 9г), голыми остаются лишь горло (вершина истмуса, но в некоторых случаях чешуйный покров доходит практически до вершины), участок между и перед основаниями свободных лучей *P* и основанием *V*, внутренняя сторона основания *P* и участок непосредственно позади основания *V*. Обычно голые участки позади оснований *V* соседних сторон разделены сплошной срединной полоской чешуек, соединяющей очешуенные участки груди и брюха, но изредка эта чешуйная полоска прерывается, и голый участок позади оснований *V* сплошной. Предорсальная область покрыта чешуёй (кроме голого участка непосредственно перед первой колючкой *D*), предорсальных чешуй от трёх до шести, обычно пять. Канал *LL* ветвится на каждой чешуйке, с расходящимися ответвлениями (обычно четыре, редко три, как исключение – пять на чешуях в передних двух третях *LL* и три на последующих чешуях). Чешуй вокруг хвостового стебля 13–15 (обычно 14).

Измерения приведены в таблице.

Окраска фиксированных рыб светлая, желтовато-розоватая, голые (не покрытые чешуёй) участки кожи – ярко-белые; выступающие наружу покровные кости головы и плечевого пояса, напротив, гораздо темнее основного фона; верхние две трети туловища сплошь покрыты тёмными меланофорами, хорошо заметными под бинокуляром, расположенными как на чешуйных карманах, так и подкожно. Плавники, кроме соединённой части *P*, не окрашены, но при увеличении на лучах мягкой части спинного, хвостового и иногда на свободных лучах грудного плавника может быть различима мелкая меланофорная пигментация. Перепонка колючей части *D* не пигментирована. Внутренняя сторона *P* серо-чёрная, более интенсивно-чёрная в нижней половине, без рисунка; перепонка между первым, вторым и дистальной частью третьего и между 9-м и 11-м лучами светлая (рис. 9д). Ротожаберная полость светлая.

Сравнительные замечания. От других видов, отмеченных в зал. Нячанг и прилегающих акваториях, легко отличим наличием чешуйного покрова в превентральной области. Сравнение с подобными видами из других районов Южно-Китайского моря дано в определительном ключе, приведённом ниже. Среди видов, известных за пределами акватории Вьетнама, *L. venusta* наиболее близок к *L. kanagashira* Kamohara, 1936 из зал. Тоза (Южная Япония), отличаясь, насколько можно судить из описаний (Kamohara, 1936; Ochiai, Yatou, 1985; Yamada, 2002), лишь более короткими *P*, не заходящими за шестой луч *A* (тогда как у *L. kanagashira* достигают девятого луча *A*). Отличия между этими видами нуждаются в дальнейшем уточнении. По личному сообщению Т. Ято (T. Yato, Kobe, Japan), изменчивость *L. venusta*

также нуждается в изучении – в пользу этого свидетельствуют и различия в числе чешуй *LL* между изученными экземплярами (56–60), рыбами типовой серии (52–54) и материалом из вод Тайваня (59–63) (Fowler, 1938; Prokofiev, Yato, 2020. Tabl. 2).

Распространение. Известен от Тайваня до Вьетнама и Филиппин. Во Вьетнаме ранее указывался для Тонкинского залива (Nguyen, 1999). Экземпляры из Манильской бухты (Herre, Kauffman, 1952), возможно, принадлежат не к этому виду, а к одному из описанных Ли (Li, 1981).

КЛЮЧ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ВИДОВ *LEPIDOTRIGLA* ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ

1 (8) Чешуя на груди имеется **2**

2 (5) Пятый луч соединённого *P* заметно удлинён по сравнению с соседними (Li, 1981) **3**

3 (4) Мягкая часть *D* с двумя рядами тёмных пятен; наибольший свободный луч *P* не заходит за анус ..... ***L. lepidojugulata*** **Li, 1981**

4 (3) Мягкая часть *D* не пигментирована; наибольший свободный луч *P* заходит за начало *A* ..... ***L. longimana*** **Li, 1981**

5 (2) Пятый луч соединённого *P* соизмерим с соседними **6**

6 (7) Конец соединённого *P* достигает 11-го луча *A*; мягкая часть *D* с двумя рядами тёмных пятен ..... ***L. argyrosoma*** **Fowler, 1938**

7 (6) Конец соединённого *P* не заходит за шестой луч *A*; мягкая часть *D* не пигментирована ..... ***L. venusta*** **Fowler, 1938**

8 (1) Грудь не покрыта чешуёй **9**

9 (12) *P* длинный, заходит за середину длины основания *A* ..... **10**[1]

10 (11) Внутренняя сторона *P* у фиксированных рыб без рисунка ..... ***L.*** **gr.** ***japonica*** **(Bleeker, 1854)**[2]

11 (10) Внутренняя сторона *P* у фиксированных рыб со светлыми пятнами (Fowler, 1938) ..... ***L. macrobrachium*** **Fowler, 1938**

12 (9) *P* короткий, не заходит за середину длины основания *A* **13**

13 (16) Наибольший свободный луч *P* далеко не достигает вершины наибольшего луча *V* **14**

14 (15) Внутренняя сторона *P* с интенсивно-чёрным пятном, несущим рисунок из мелких светлых пятнышек; главная вершина рострального выступа не более трёх раз содержится в диаметре глаза (Yamada, 2002) ..... ***L. kishinouyei*** **Snyder, 1911**[3]

14 (15) Внутренняя сторона *P* без чёрного пятна; главная вершина рострального выступа более трёх раз содержится в диаметре глаза (Yamada, 2002) ..... ***L. microptera*** **Günther, 1873**

16 (13) Наибольший свободный луч *P* слегка не достигает или едва заходит за вершину наибольшего луча *V* **17**

17 (30) Внутренняя сторона *P* у фиксированных рыб без оформленного светлого рисунка **18**

18 (23) Посторбитальная бороздка редуцирована до слабых выемок у заднебокового конца надглазничных гребней или полностью отсутствует; преорбитальные шипы редуцированы или отсутствуют **19**

19 (20) Глаз крупный, его диаметр превышает преорбитальную длину; вентральная часть туловища ниже уровня клейтрального шипа у фиксированных рыб ярко-серебристая ..... ***L. oglina*** **Fowler, 1938**

20 (19) Глаз не столь большой, его диаметр меньше преорбитальной длины; покрытые чешуёй участи тела у фиксированных рыб окрашены одинаково **21**

21 (22) Перепонка колючей части *D* с тёмным (при жизни – красным) скоплением пигмента в задней части; щитки с одиночными шипами начинаются от задней половины колючей части *D*; чешуя на вентральной стороне тела циклоидная ..... ***L. alata*** **(Houttuyn, 1782)**

22 (21) Перепонка колючей части *D* не пигментирована; щитки с одиночными шипами под колючей частью *D* отсутствуют; циклоидная чешуя обнаруживается лишь на ограниченном участке позади оснований *P* и *V* ..... ***L. marisinensis*** **(Fowler, 1938)**

23 (18) Посторбитальная бороздка всегда глубокая позади надглазничных гребней; преорбитальные шипы хорошо развиты **24**

24 (25) Ростральные отростки в виде округлых ошиплённых выступов; по телу разбросаны мелкие чёрные пятнышки ..... ***L. longifaciata*** **Yato, 1981**

25 (24) Ростральные отростки всегда с хорошо развитой главной вершиной; на теле нет пятен **26**

26 (27) Вторая колючка *D* сильно удлинена по сравнению с соседними ... ***L. guentheri*** **Hilgendorf, 1879**

[1] Номинальный вид *L. eydouxii* Sauvage, 1878, известный только по голотипу очень плохой сохранности (MNHN 6809, изучен), относится к этой тезе.

[2] Сюда же относится *L. pectoralis* Fowler, 1938. В первоописании Фаулер (Fowler, 1938. P. 104) приводит для этого вида "53 + 4" чешуйки в *LL*, однако Ричардс (Richards, 1992) указал для голотипа 76 чешуй *LL*, что заметно больше, чем у других видов рода из Западной Пацифики. Малёк из зал. Халонг (рис. 1б) хорошо подходит под первоописание *L. pectoralis*, в частности, по наличию коротких ростральных выступов и чёрного (при жизни – красного) пятна в задней части колючего *D*, чем этот вид отличается от типичных экземпляров *L. japonica*. Он имеет *LL* 54. Не имея возможности непосредственно исследовать голотип *L. pectoralis*, я оставляю вопрос о характеристике этого вида открытым.

[3] По данным японских авторов (Ochiai, Yatou, 1985; Yamada, 2002) этот вид не встречается южнее Восточно-Китайского моря, однако Нгуен (Nguyen, 1999) указывает его для Тонкинского залива.

27 (26) Вторая колючка *D* ненамного длиннее соседних **28**

28 (29) Ростральные отростки короткие треугольные (Prokofiev, Yato, 2020. Fig. 1B); внутренняя сторона *P* с размытым просветлением неопределённых очертаний в проксимальной части над интенсивно-чёрным участком, перепонка между 10-м и 11-м лучами светлая; чешуя легко опадающая; *LL*–*D* 3 ..... ***L. deasoni*** **Herre et Kauffman, 1952**

29 (28) Ростральные отростки длинные треугольные (Prokofiev, Yato, 2020. Fig. 1A); внутренняя сторона *P* однотонно серо-чёрная над интенсивно-чёрным участком, перепонка между 9-м и 11-м лучами светлая; чешуя крепко сидящая; *LL*–*D* 4 ..... ***L. firmisquamis*** **Prokofiev et Yato, 2020**

30 (17) Внутренняя сторона *P* у фиксированных рыб с белыми пятнами **31**

31 (32) Белые пятна на внутренней стороне *P* у фиксированных рыб немногочисленные, ограничены участком интенсивно-чёрной пигментации в нижней части плавника; главная вершина рострального отростка удлиняется с ростом рыб; париетальные шипы отсутствуют; заглазничная бороздка прервана, по меньшей мере, у взрослых рыб (у молоди могут прослеживаться следы сплошной бороздки)..... ***L. punctipectoralis*** **Fowler, 1938**

32 (31) Белые пятна распределены по всей внутренней стороне *P* у фиксированных рыб; главная вершина рострального отростка значительно длиннее дополнительных даже у молоди; париетальные шипы хорошо развиты; заглазничная бороздка сплошная и отчётливая на всех стадиях онтогенеза ..... ***L.*** **cf.** ***spiloptera*** **Günther, 1880**

БЛАГОДАРНОСТИ

Я искренне признателен С. Раредон (Sandra Raredon, USNM) за изготовление превосходных фотографий голотипов *L. deasoni* и *L. oglina* и Т. Ято (Takuji Yato, Kobe, Japan) за обсуждение вопросов систематики триглид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Fowler H.W. 1938. Descriptions of new fishes obtained by the United States Bureau of Fisheries steamer Albatross, chiefly in Philippine seas and adjacent waters // Proc. US Natl. Mus. V. 85. № 3032. P. 31–135. https://doi.org/10.5479/si.00963801.85-3032.31

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2022. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 03/2022).

Gomon M.F., Kawai T. 2018. A review of Indonesia's Indian Ocean species of *Lepidotrigla* gurnards (Teleostei: Scorpaeniformes: Triglidae) with descriptions of three new species from southern coastal waters // Raffles Bull. Zool. V. 66. P. 624–651. https://doi.org/10.5281/zenodo.5360523

Gomon M.F., Psomadakis P.N. 2018. Review of the *Lepidotrigla* gurnards (Teleostei: Scorpaeniformes: Triglidae) in the Bay of Bengal and Andaman Sea of Myanmar with a description of a new species // Ibid. V. 66. P. 66–77. https://doi.org/10.5281/zenodo.5360658

Günther A. 1880. Report on the shore fishes procured during the voyage of H. M. S. Challenger in the years 1873–1876 // Zoology. V. 1. Pt. 6. P. 1–82.

Herre A.W.C.T., Kauffman D.E. 1952. New and little known Philippine triglids // Proc. Biol. Soc. Wash. V. 65. P. 27–30.

Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. № 26. 213 p.

Li S.-Z. 1981. Two new *Lepidotrigla* species from the South China Sea // Zool. Res. V. 2. № 4. P. 295–300.

Kamohara T. 1936. On two new species of fishes found in Japan // Dobutsugaku Zasshi (Zool. Mag. Tokyo). V. 48. № 12. P. 1006–1008.

Menon A.G.K., Rama Rao K.V. 1963. Notes on three rare marine fishes from Madras // Ann. Zool. V. 4. № 5. P. 47–51.

Nguyen H.P. 1999. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. 5. Hochiminh: Agricult. Publ. House, 305 p.

Ochiai A., Yatou T. 1985. Family Triglidae gurnards // The fishes of the Japanese Archipelago. Pt. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 333–334.

Prokofiev A.M., Yato T. 2020. A new species of *Lepidotrigla* from the South China Sea off Vietnam (Teleostei: Scorpaeniformes: Triglidae) // Zootaxa. V. 4877. № 2. P. 373–385. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4877.2.9

Randall J.E., Lim K.K.P. 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 8. P. 569–667.

Richards W.J. 1992. Comments on the genus *Lepidotrigla* (Pisces: Triglidae) with descriptions of two new species from the Indian and Pacific Oceans // Bull. Mar. Sci. V. 51. № 1. P. 45–65.

Richards W.J., Jones D.L. 2002. Preliminary classification of the gurnards (Triglidae: Scorpaeniformes) // Mar. Freshw. Res. V. 53. № 2. P. 274–282. https://doi.org/10.1071/MF01128

Richards W.J., Saksena V.P. 1977. Systematics of the gurnards, genus *Lepidotrigla* (Pisces, Triglidae) from the Indian Ocean // Bull. Mar. Sci. V. 27. № 2. P. 208–222.

Satapoomin U. 2011. The fishes of southwestern Thailand, the Andaman Sea – a review of research and a provisional checklist of species // Phuket Mar. Biol. Cent. Res. Bull. № 70. P. 29–77.

Shao K.-T. 2022. The Fish Database of Taiwan. http://fishdb.sinica.edu.tw. Version 03/2022

Shao K.-T., Ho H.-C., Lin P.-L. et al. 2008. A checklist of the fishes of southern Taiwan, northern South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 19. P. 233–271.

Shen S.-C., Chen C.-H., Lee S.-C. et al. 1993. Fishes of Taiwan. Taipei: Natl. Taiwan Univ. Press, 960 pp.

Yamada U. 2002. Triglidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 604–609.

EDN: QOJMKK
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 524

УДК 597.08

О ДВУХ ВИДАХ ДЛИННОУСЫХ АСТРОНЕСТОВ ГРУППЫ "*ASTRONESTHES CYANEUS*" (STOMIIDAE) ИЗ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА#

© 2022 г. Р. Раджив[1], *, М. П. Раджешкумар[1], К. М. Мира[2], К. К. Карати[1], Н. Сараванане[1]

[1]*Центр морских живых ресурсов и экологии Министерства наук о земле, Кочи, Индия*

[2]*Университет рыболовства и океанологических исследований штата Керала, Кочи, Индия*

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

Поступила в редакцию 16.06.2021 г.
После доработки 28.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

Сообщается о поимке *Astronesthes* cf. *indopacificus* и *A. formosana* соответственно из Аравийского моря и центральной части Индийского океана. Первый вид предварительно идентифицирован как *A.* cf. *indopacificus*, он отличается от *A. formosana* главным образом меньшим количеством фотофоров и позвонков, а также формой светящегося пятна на предкрышке. Для Индийского океана о находке *A. formosana* сообщается впервые. У исследуемых видов наиболее варьирующими диагностическими признаками являются длина усика относительно длины головы и обилие светящихся тканей на теле.

Ключевые слова: мезопелагиаль, северная часть Индийского океана, *Astronesthes* (*cyaneus*), *Astronesthes formosana*, *Astronesthes indopacificus*, Stomiidae.

DOI: 10.31857/S0042875222050198

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: BRKKDG
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 525

УДК 597.08

ОСТЕОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *TURCINOEMACHEILUS SAADII* (NEMACHEILIDAE) В СВЯЗИ С ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИМИ ОТНОШЕНИЯМИ РОДА[#]

© 2022 г. Х. Моусави-Сабет[1, 2, *], Х. Азими[2], С. Игдери[3], С. Ватандоуст[4], Е. Д. Васильева[5]

[1]*Гилянский университет, Гилян, Иран*

[2]*Центр исследования бассейна Каспийского моря Гилянского университета, Решт, Иран*

[3]*Тегеранский университет, Карадж, Иран*

[4]*Исламский университет Азада, Мазандаран, Иран*

[5]*Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия*

******E-mail: mousavi-sabet@guilan.ac.ir*

Поступила в редакцию 08.12.2021 г.
После доработки 15.02.2022 г.
Принята к публикации 18.02.2022 г.

Представлены подробные остеологические характеристики *Turcinoemacheilus saadii* в связи с попыткой оценить их значение для группировки разных родов. В целом сравнительный остеологический анализ *T. saadii* и других изученных ранее видов рода *Turcinoemacheilus,* близкородственного рода *Paraschistura*, а также родов *Paracobitis* и *Oxynoemacheilus* показывает отсутствие диагностических признаков для общепринятых в настоящее время родов или каких-либо других групп видов. Тем не менее некоторые остеологические признаки имеют диагностическое значение на видовом уровне, прежде всего, количество базибранхиальных и гипуральных костей, позвонков, птеригиофоров, неветвистых и ветвистых лучей плавников, а также форма и положение некоторых костей и их соединений.

Ключевые слова: гольцы, остеология, филогенетическое значение, диагностическое значение, *Turcinoemacheilus saadii*, Иран.

DOI: 10.31857/S0042875222050149

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: VNLPCY
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 526

УДК 597.08

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ АНОМАЛЬНЫХ ОТОЛИТОВ У БОЛЬШОГО МОРСКОГО ДРАКОНА *TRACHINUS DRACO* (TRACHINIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ[#]

© 2022 г. С. Йедиер*

Университет Орду, Орду, Турция

**E-mail: serdar7er@gmail.com*

Поступила в редакцию 02.02.2022 г.
После доработки 26.04.2022 г.
Принята к публикации 28.04.2022 г.

Аномалии морфологии отолитов (сагитты) исследовали у *Trachinus draco* в Чёрном море. Материал получен на 118 экземплярах, отловленных у мыса Джейсон (Турция) в центральной части Чёрного моря. Аномалии отолитов исследовали с использованием рамановской спектроскопии, сканирующей электронной микроскопии и световой микроскопии. Морфометрия проведена для нормальных и аномальных отолитов; рассчитаны индексы формы отолитов. Аномальные отолиты имеют несколько выступающих кристаллических частиц на дистальной и проксимальной поверхностях левого и/или правого отолита. Доля особей с аномальными отолитами составляет 52.5%. В то время как масса, периметр и ширина нормальных и аномальных отолитов значимо ($p < 0.05$) различаются, различия по длине и площади отолита отсутствуют ($p > 0.05$). Индексы формы отолита значимо не различаются ($p > 0.05$) у нормальных и аномальных отолитов. Корреляция между долей особей с аномальными отолитами и общей длиной тела не прослеживается.

Ключевые слова: аномальные отолиты, *Trachinus draco*, морфология, кристаллография, мыс Джейсон, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875222050381

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: PGPSRK
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 527

УДК 597.08

МОРФОМЕТРИЯ ОТОЛИТОВ АСТЕРИСКУСОВ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ *CARASSIUS GIBELIO* (CYPRINIDAE): СРАВНЕНИЕ ЧЕТЫРЁХ ПОПУЛЯЦИЙ В ПРОВИНЦИИ САМСУН, ТУРЦИЯ[#]

© 2022 г. Р. Акбай[1], С. Йилмаз[1], М. Оспиджак[1, *], С. Сайгин[1], Н. Полат[1]

[1]*Университет Ондокуз Майис, Самсун, Турция*

*****E-mail: melek.zengin@omu.edu.tr*

Поступила в редакцию 14.01.2022 г.
После доработки 25.01.2022 г.
Принята к публикации 27.02.2022 г.

Приведена морфометрия отолитов лагены (астерискусов) серебряного карася *Carassius gibelio* из четырёх водоёмов провинции Самсун, Северная Анатолия: плотины Алтынкая, озера Бафра, озера Ладик и озера Сименит. Пять индексов формы отолита (фактор формы, отношение длины к ширине, отношение квадрата периметра к площади, округлость и прямоугольность) определили у 288 правых отолитов, извлечённых у особей, обитающих в четырёх водоёмах. Метод главных компонент, канонический дискриминантный анализ и непараметрический тест PERMANOVA использовали для оценки различий между популяциями. Общая доля правильной классификации особей четырёх популяций составила 56.3%. Наибольшая доля правильной классификации (81.7%) установлена для популяции озера Ладик.

Ключевые слова: Carassius gibelio, астерискус, форма отолита, многомерный анализ, провиция Самсун, Турция.

DOI: 10.31857/S0042875222050034

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: POZRLF
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 528

УДК 597.08

ИНВЕРСИЯ ПОЛА, ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ *SPICARA FLEXUOSA* (SPARIDAE)#

© 2022 г. У. Карадурмуш[1], Д. Устаоглу[2], М. Айдын[3, *]

[1]Морская профессиональная школа, Университет Бандырма Оньеди Эйлюль, Балыкесир, Турция
[2]Технический университет Караденiз, Трабзон, Турция
[3]Университет Орду, Орду, Турция
**E-mail: maydin69@hotmail.com*

Поступила в редакцию 26.11.2021 г.
После доработки 06.03.2022 г.
Принята к публикации 06.03.2022 г.

Самцы и самки *Spicara flexuosa* (Rafinesque, 1810) могут рассматриваться как две разные популяции, которые должны анализироваться и эксплуатироваться по отдельности вследствие полового диморфизма. Исследовали инверсию пола, половой диморфизм и половые морфологические различия у *S. flexuosa* Чёрного моря с использованием традиционных морфометрических признаков. Длина тела при инверсии пола составила 140 мм в соответствии с биномиальным анализом. Для самцов характерен положительный аллометрический рост, свидетельствующий о том, что энергетические затраты на прирост массы тела превышают таковые на прирост длины. Самцы имеют более высокое тело и более длинные плавники, чем самки. Самцы отличаются от самок по четырём морфологическим признакам, что подтверждает выраженный половой диморфизм.

Ключевые слова: Spicara flexuosa, протогиния, гермафродитизм, морфология, Чёрное море.
DOI: 10.31857/S0042875222050095

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: JXAFWB
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 529–540

УДК 597.574.5

ИХТИОФАУНА РЕКИ ПАДМА В РАЙОНЕ РАЗМЕЩЕНИЯ АЭС "РУППУР" (НАРОДНАЯ РЕСПУБЛИКА БАНГЛАДЕШ)

© 2022 г. Ю. В. Сорокин[1], А. В. Панов[2, *]

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

[2]Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии – ВНИИРАЭ, Обнинск, Калужская область, Россия

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

Поступила в редакцию 27.12.2021 г.
После доработки 15.02.2022 г.
Принята к публикации 16.02.2022 г.

На основе результатов исследований в рамках созданной в 2014–2017 гг. сети экологического мониторинга водных экосистем в районе размещения АЭС "Руппур" дана характеристика биоразнообразия ихтиофауны р. Падма (Ганг) в Бангладеш. В Падме идентифицировано 65 видов рыб из 12 отрядов и 22 семейств. Наиболее представительным отрядом ихтиофауны являются сомообразные (Siluriformes), включающие 22 вида из шести семейств. Вторым по численности является отряд карпообразных (Cypriniformes), насчитывающий 16 видов из семейства карповые (Cyprinidae). Состав ихтиофауны р. Падма изучали в разные периоды года, учитывая климатические особенности исследуемого региона. В сезон муссонов при паводке и разливе реки таксономический состав рыб достигает 51 вида, в межень снижается до 29. Наиболее бедный состав отмечен в засушливые периоды года (23–26 видов). Средняя масса изученных видов рыб варьирует от 0.7 ± 0.5 до 1053 ± 689 г, длина – от 4.0 ± 0.9 до 45.5 ± 14.1 см. На исследованном участке реки выявлены 17 редких и малочисленных видов рыб – объектов Красной книги Бангладеш. Отмечена важность контроля биоразнообразия ихтиофауны р. Падма как неотъемлемой части системы экологического мониторинга района размещения АЭС "Руппур".

Ключевые слова: ихтиофауна, биологический мониторинг, видовое разнообразие, сезонная динамика, биологические показатели рыб, редкие виды, река Падма (Ганг).

DOI: 10.31857/S0042875222050253

Народная Республика Бангладеш богата рыбными ресурсами. Она является третьим государством в мире по масштабам промышленного рыболовства во внутренних водоёмах. В них ежегодно вылавливается ~65% общего объёма добычи рыбной продукции страны (FAO, 2020). Рыба – значимый пищевой продукт населения Республики. Её потребление составляет >12 кг на душу населения в год и варьирует в пределах 7.5–17.2 кг для разных регионов страны. На долю рыбы приходится >50% животного белка в рационе питания жителей Бангладеш (FAO, 2014).

В реках Бангладеш зарегистрировано >260 пресноводных видов рыб из 154 родов, принадлежащих 55 семействам (Lowe-McConnell, 1987; Rahman, 2005; Status ..., 2012). Промысел рыбных ресурсов осуществляется в основном рыболовами, ведущими натуральное хозяйство. На них приходится до 75% совокупного улова (de Graaf et al., 2001). Рыбная ловля для многих людей является единственным способом пропитания. Важность рыбных ресурсов особенно возрастает в сезон паводков, когда доходы населения из других источников существенно снижаются.

В связи с бурным ростом населения Бангладеш в последние годы значительно выросли объёмы вылова рыбы. Правительство страны проводит работу по сохранению рыбных ресурсов. Так, вводится десятидневный запрет на лов гильзы *Tenualosa ilisha* (Hamilton, 1822) в период её размножения в районе основных нерестилищ, охватывающих 7000 км^2. Также происходит полное закрытие всех промыслов в водоёмах четырёх областей страны в марте–апреле. Тем не менее полного контроля над ловом рыбы установить не удаётся, поэтому потеря биоразнообразия экосистем внутренних водоёмов является важнейшей проблемой (Welcomme, 2008). Под угрозой исчезновения находятся 54 вида рыб (Red List ..., 2015; Red book ..., 2000). Снижение рыболовной нагрузки на водные экосистемы за счёт аквакультуры способствует сохранению численности редких и исчезающих видов

ихтиофауны. Основными объектами искусственного разведения в Бангладеш являются катля *Gibelion catla* (Hamilton, 1822), роху *Labeo rohita* (Hamilton, 1822), циррина *Cirrhinus mrigala* (Hamilton, 1822) и толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844). На них приходится 78% общего объёма производства прудовой аквакультуры в стране[1].

Река Падма является главным водотоком р. Ганг, протекающей по территории Бангладеш. В стране это одна из самых длинных и крупных рек, которая впадает в Бенгальский залив Индийского океана. Водный режим в бассейне р. Падма существенно зависит от сезона дождей (муссонный период). Так, в створе Фаракка среднемноголетний годовой расход воды (1949–1973) составляет 12.1 тыс. м^3/с. С июня по октябрь он увеличивается до 24.5 тыс. м^3/с, а с января по май снижается до 2.2 тыс. м^3/с. Из общего годового стока вод Падмы 80% относится к периоду муссонов (Rahman, Huda, 2012). В низовьях р. Падма видовое разнообразие ихтиофауны повышается в период муссонов (de Graaf, 2003; Craig et al., 2004). Напротив, на участке среднего течения Падмы (Ганг) в штате Бихар (Индия) отмечено увеличение числа видов в пик сухого сезона, что связано с преднерестовой миграцией рыб перед началом подъёма уровня воды (Choudhary et al., 2006). Например, *T. ilisha*, один из наиболее эксплуатируемых видов рыб, нерестится во время снижения уровня воды. Таким образом, рыбы с различной жизненной стратегией по-разному реагируют на подъём уровня воды в реке. Вследствие этого видовой состав ихтиофауны р. Падма существенно варьирует в зависимости от сезона года и гидрологического режима реки.

В 2011 г. подписано соглашение между Российской Федерацией и Народной Республикой Бангладеш о строительстве первой в стране атомной электростанции "Руппур" с двумя энергоблоками. Площадка АЭС (24°04′ с.ш. 89°03′ в.д.) расположена на берегу р. Падма рядом с населённым пунктом Руппур подокруга Ишварди. Анализ фондовых данных показал, что в районе АЭС "Руппур" ихтиофауна р. Падма может быть представлена 135 видами рыб, принадлежащими к двум классам, 16 отрядам, 33 семействам (Islam, Hossain, 1983; Bhuiyan et al., 1992; Hossain, Haque, 2005; Bhuiyan et al., 2008; Montaña et al., 2011; Mohsin et al., 2013). Доминируют отряды карпообразных (Cypriniformes) – 46 видов и сомообразных (Siluriformes) – 31 вид. В Красную книгу Бангладеш (Red List ..., 2015; Red book ..., 2000) включено 25 видов рыб, из которых пять находятся в критической опасности (категория CR), 11 – в опасности (EN) и девять – в уязвимом положении (VU).

Атомная станция будет использовать воды р. Падма для системы охлаждения реакторов и технических нужд. Рыбы относятся к высшему трофическому уровню в водных экосистемах, характеризуются относительно низкой радиоустойчивостью и служат пищей человеку. В районах размещения АЭС рыбы аккумулируют радионуклиды, поступающие по пищевой цепочке и непосредственно из воды (Трапезников, Трапезникова, 2006). Поэтому, изучение ихтиофауны в зонах влияния радиационно-опасных объектов представляет интерес с точки зрения выяснения радиоэкологических рисков как для самой рыбы за счёт её внутреннего и внешнего облучения, так и для населения, использующего рыбу в качестве продукта питания (Гудков и др., 2008; Impacts ..., 2015). Поскольку АЭС "Руппур" потенциально может оказать негативное техногенное воздействие на экосистему р. Падма (сброс техногенных радионуклидов, тяжёлых металлов и других поллютантов), в 2014–2017 гг. создана система экологического мониторинга реки в районе размещения атомной станции (Микаилова и др., 2020).

Цель работы – оценить современное биоразнообразие ихтиофауны р. Падма в районе размещения АЭС "Руппур" на основе анализа результатов 4-летних (2014–2017) экспедиционных исследований.

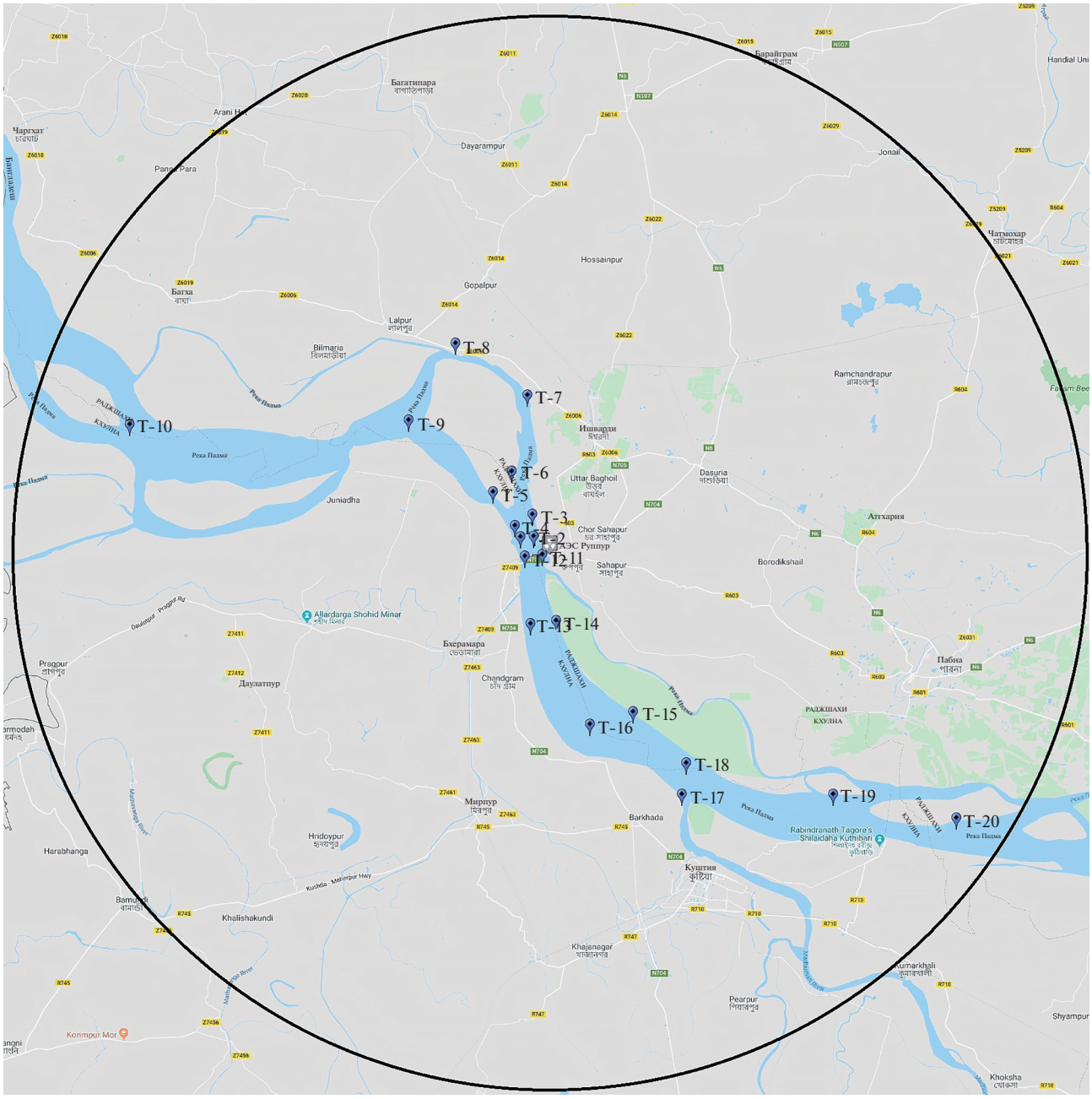
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала в р. Падма проводили на расстоянии до 30 км от места расположения АЭС "Руппур" вверх и вниз по течению на базе созданной сети экологического мониторинга (Микаилова и др., 2020). В соответствии с программой[2] мониторинга оба участка реки были условно разбиты на три зоны: 1–5, 5–15 и 15–30 км от площадки атомной станции. Ихтиофауну изучали по результатам качественно-количественных обловов выделенных зон. Вылов проводили на 20 станциях. Расположение и число облавливаемых участков реки (рисунок) устанавливали в зависимости от размера основного водотока, количества притоков Падмы и других факторов.

В период муссонов наблюдается максимальный разлив р. Падма и подъём уровня воды в реке более чем на 8 м от меженного. Учитывая значительные сезонные различия по климатическим характеристикам (муссонный сезон дождей в мае–сентябре и засушливый период в декабре–марте), проведение мониторинговых работ было органи-

[1] ICLARM. 2002. Strategies and options for increasing and sustaining fisheries and aquaculture production to benefit poor households in Asia. ADB-RETA 5945. Progress Rept. (Sept. 2001 – Feb. 2002). Penang: ICLARM – The world fish center, 111 p.

[2] АЭС "Руппур" энергоблоки 1, 2. Программа мониторинга окружающей среды по видам инженерных изысканий. 2013. М.: Атомэнергопроект, 132 с.



Карта-схема сети экологического мониторинга р. Падма в районе АЭС “Руппур” (по: Микаилова и др., 2020): (—) – 30-км радиус от места размещения АЭС; Т-1–Т-20 – контрольные точки отлова рыб.

зовано в различные периоды года: август (2014 г.), апрель (2015 г.), декабрь (2016 г.) и июнь (2017 г.).

Отлов рыб проводили неводами (длина 30 м, высота 3 м; ячея крыла – 7 мм, дель узловая; ячея кута – 5 мм, безузловая дель), ставными сетями (длина 50 м, высота 3 м, ячея 30, 40 и 50 мм; длина 30 м, высота 3 м, ячея 20, 30 и 40 мм), накидными (кастинговыми) сетями (диаметр до 5 м, ячея 20 мм), сачками-ловушками (длина 2 м, ширина 1.5 м, ячея 5, 10 и 15 мм), вершей, подъёмниками. Для получения более полной картины состава ихтиофауны в исследуемом районе, кроме собственных, анализировали уловы местных рыбаков. Из-за сложности гидрологического режима реки и разнообразия орудий лова основной задачей работы являлось исследование качественного состава ихтиофауны. Всех обнаруженных рыб разных видов фотографировали, взвешивали, некоторые экземпляры фиксировали в 10%-ном формалине для последующего определения

видовой принадлежности в лаборатории. Измеряли общую длину рыбы (*TL*). Массу целой рыбы взвешивали ли на весах N3B110 (“Ohaus”, Швейцария). Всего проанализировано 3.9 тыс. экз. Всех рыб идентифицировали до вида, используя определители (Red List ..., 2015; Nelson et al., 2016; Red book ..., 2000) и Базу данных Бангладеш (https://www.bd-fish.org. Version 07/2021). Статистическая обработка данных включала оценку среднего, стандартного отклонения, минимальных и максимальных значений с использованием Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

За четырёхлетний цикл мониторинговых исследований (2014–2017) на р. Падма в районе размещения АЭС “Руппур” идентифицировали 65 видов рыб из 12 отрядов и 22 семейств (табл. 1). Наиболее богат видами был отряд Siluriformes, включавший 22 вида из шести семейств (Bagridae, Heteropneustidae, Pangasiidae, Schilbeidae, Siluridae и Sisoridae). На втором месте по видовому богатству находился отряд Cypriniformes, насчитывавший 16 видов из одного семейства карповых (Cyprinidae). Девять видов (14% общего числа) – *Gonialosa manmina* (Hamilton, 1822), *T. ilisha*, *Amblypharyngodon microlepis* (Bleeker, 1853), *Cirrhinus reba* (Hamilton, 1822), *Mystus cavasius* (Hamilton, 1822), *Wallago attu* (Bloch et Schneider, 1801), *Glossogobius giuris* (Hamilton, 1822), *Mastacembelus armatus* (Lacepède, 1800), *Channa striata* (Bloch, 1793) – встречались в р. Падма во все годы наблюдений. Восемь видов (12%) отмечены в течение трёх лет; 21 вид (32%) выявлен дважды и 27 видов (42%) – один раз. Максимальное видовое разнообразие ихтиофауны (78% видов) отмечено в августе 2014 г. в период муссонов, минимальное (35%) – в июне 2017 г., в межень. В апреле обнаружено 45% общего числа видов, в декабре – немного меньше (42%).

В августе 2014 г. уловы были представлены 51 видом рыб из 19 семейств и 11 отрядов. По видовому составу доминировал отряд Siluriformes – 20 видов из шести семейств, причём 10 видов принадлежали семейству косатковые Bagridae. Меньшим числом видов ихтиофауны был представлен отряд Cypriniformes – 11 видов. В апреле 2015 г. видовой состав уловов был на 43% беднее по сравнению с августом 2014 г. В уловах были отмечены виды из 13 семейств и восьми отрядов. В 2016 г. (декабрь) ихтиофауна была представлена 26 видами, принадлежащими 15 семействам из восьми отрядов. В июне 2017 г. было идентифицировано 23 вида рыб из 11 семейств и девяти отрядов. По сравнению с зимним периодом видовое разнообразие и обилие уловов в июне 2017 г. в период завершения сезона засухи не существенно отличалось от декабря 2016 г. (начала сезона засухи). Так, количество пойманных видов сократилось на три, а число семейств – на четыре.

Анализ территориального распределения ихтиофауны в Падме показал, что 31 вид (48%) отмечен в разные периоды во всех шести выделенных зонах вверх и вниз по течению от АЭС “Руппур” (табл. 2). Шесть видов рыб (9%) отмечены в пяти зонах, восемь (12%) – в четырёх. Шесть видов рыб (9%) обитали в трёх, 11 видов (17%) – в двух зонах. Три вида (5%) – *Sperata seenghala* (Sykes, 1839), *Apocryptes bato* (Hamilton, 1822) и *Lepidocephalichthys guntea* (Hamilton, 1822) встречались лишь в одной выделенной зоне. В целом видовой состав ихтиофауны за весь период наблюдений был достаточно равномерно распределён по р. Падма в радиусе 30 км от площадки атомной станции.

За весь период наблюдений на изученном участке р. Падма было обнаружено 17 видов рыб из 25 занесённых в Красную книгу Бангладеш (табл. 1). Так, в уловах 2014 г. при максимальном разнообразии ихтиофауны обнаружено 14 видов, среди них четыре находятся в критической опасности (CR), шесть видов отнесено к категории “в опасности” (EN) и четыре находятся в уязвимом положении (VU). В 2015 г. обнаружено девять видов рыб, включённых в категорию наибольшей угрозы Красной книги Бангладеш: четыре вида – CR, три – EN и два – VU. В 2016 г. в уловах идентифицировано десять видов: по три CR, и EN и четыре – VU. В уловах 2017 г. обнаружено пять таких видов: два – EN и три – VU. В целом число обнаруженных краснокнижных видов рыб по годам коррелирует с общим видовым разнообразием ихтиофауны в исследуемые сезоны.

Наиболее крупными по массе были *Gibelion catla* (1053 ± 689 г.), *Pangasius pangasius* (Hamilton, 1822) (749 ± 588 г.) и *Sperata aor* (Hamilton, 1822) (641 ± 332 г.). Максимальную *TL* имели *Sperata aor* (45.5 ± 14.1 см) и *Pangasius pangasius* (40.6 ± 14.1 см). Самым многочисленным видом в уловах являлась наиболее мелкая рыба *Corica soborna* Hamilton, 1822 (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В межень (апрель) по сравнению с периодом паводка (август) отмечено существенное обеднение видового состава отряда сомообразных – с 20 до 10 видов (табл. 1). Также в сухой период не обнаружено семейств мешкожаберных сомов (Heteropneustidae) и пангасиевых (Pangasiidae). При этом если пангасиевые в сезон муссонов попадались единично, то мешкожаберные сомы были бо-

Таблица 1. Таксономический состав ихтиофауны р. Падма в районе АЭС “Руппур”

Таксон	Период исследования			
	август 2014 г.	апрель 2015 г.	декабрь 2016 г.	июнь 2017 г.
I. Отряд Osteoglossiformes (Араванообразные)				
1. Семейство Notopteridae (Спинопёрые)				
1. *Chitala chitala* (Hamilton, 1822)**	+	–	+	+
2. *Notopterus notopterus* (Pallas, 1769)*	+	–	+	–
II. Отряд Clupeiformes (Сельдеобразные)				
2. Семейство Clupeidae (Сельдевые)				
3. *Corica soborna* Hamilton, 1822	+	+	–	+
4. *Gudusia chapra* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
5. *Gonialosa manmina* (Hamilton, 1822)	+	+	+	+
6. *Tenualosa ilisha* (Hamilton, 1822)	+	+	+	+
3. Семейство Engraulidae (Анчоусовые)				
7. *Setipinna phasa* (Hamilton, 1822)	+	+	–	–
III. Отряд Cypriniformes (Карпообразные)				
4. Семейство Cyprinidae (Карповые)				
8. *Amblypharyngodon microlepis* (Bleeker, 1853)	+	+	+	+
9. *Aspidoparia jaya* (Hamilton, 1822)	–	+	–	+
10. *Chela cachius* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
11. *Cirrhinus mrigala* (Hamilton, 1822)	+	–	–	+
12. *Cirrhinus reba* (Hamilton, 1822)*	+	+	+	+
13. *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844)	+	–	–	–
14. *Gibelion catla* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
15. *Gymnostomus ariza* (Hamilton, 1807)	–	–	+	–
16. *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844)	+	–	–	–
17. *Labeo bata* (Hamilton, 1822)**	+	+	–	–
18. *Laubuka laubuca* (Hamilton, 1822)	–	–	–	+
19. *Salmostoma phulo* (Hamilton, 1822)	–	–	–	+
20. *Pethia conchonius* (Hamilton, 1822)	+	+	–	–
21. *Puntius chola* (Hamilton, 1822)	+	+	–	–
22. *Puntius sophore* (Hamilton, 1822)	–	–	+	+
23. *Puntius stigma* (Valenciennes, 1844)	+	+	–	–
IV. Отряд Siluriformes (Сомообразные)				
5. Семейство Bagridae (Косатковые, или Багровые)				
24. *Batasio batasio* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
25. *Batasio tengana* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
26. *Clarias batrachus* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	+
27. *Hemibagrus menoda* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
28. *Mystus bleekeri* (Day, 1877)	+	–	–	–
29. *Mystus cavasius* (Hamilton, 1822)	+	+	+	+
30. *Mystus tengara* (Hamilton, 1822)	+	+	–	+
31. *Mystus vittatus* (Bloch, 1794)	+	+	–	–
32. *Rita rita* (Hamilton, 1822)***	+	+	+	–
33. *Sperata aor* (Hamilton, 1822)*	+	–	–	–
34. *Sperata seenghala* (Sykes, 1839)**	+	–	–	–
6. Семейство Heteropneustidae (мешкожаберные сомы)				

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Период исследования			
	август 2014 г.	апрель 2015 г.	декабрь 2016 г.	июнь 2017 г.
35. *Heteropneustes fossilis* (Bloch, 1794)	+	–	+	–
7. Семейство Pangasiidae (Пангасиевые)				
36. *Pangasius pangasius* (Hamilton, 1822)	+	–	+	+
8. Семейство Schilbeidae (Шильбовые)				
37. *Ailia coila* (Hamilton, 1822)	+	–	+	–
38. *Ailiichthys punctata* Day, 1872	+	–	–	–
39. *Eutropiichthys vacha* (Hamilton, 1822)***	+	+	+	–
40. *Clupisoma garua* (Hamilton, 1822)***	+	+	–	–
41. *Pachypterus atherinoides* (Bloch, 1794)	–	+	+	–
9. Семейство Siluridae (Сомовые)				
42. *Ompok bimaculatus* (Bloch, 1794)**	+	–	–	–
43. *Ompok pabda* (Hamilton, 1822)**	+	+	+	–
44. *Wallago attu* (Bloch et Schneider, 1801)	+	+	+	+
10. Семейство Sisoridae (Горные сомы, или Багариевые)				
45. *Bagarius bagarius* (Hamilton, 1822)***	+	+	+	–
V. Отряд Gobiiformes (Бычкообразные)				
11. Семейство Gobiidae (Бычковые)				
46. *Apocryptes bato* (Hamilton, 1822)	–	+	–	–
47. *Glossogobius giuris* (Hamilton, 1822)	+	+	+	+
48. *Lepidocephalichthys guntea* (Hamilton, 1822)	–	–	–	+
VI. Отряд Mugiliformes (Кефалеобразные)				
12. Семейство Mugilidae (Кефалевые)				
49. *Rhinomugil corsula* (Hamilton, 1822)	+	+	–	–
VII. Отряд Beloniformes (Сарганообразные)				
13. Семейство Belonidae (Саргановые)				
50. *Xenentodon cancila* (Hamilton, 1822)	+	+	–	+
VIII. Отряд Synbranchiformes (Слитножаберникообразные)				
14. Семейство Synbranchidae (Слитножаберниковые)				
51. *Monopterus cuchia* (Hamilton, 1822)	–	+	–	–
15. Семейство Mastacembelidae (Хоботнорыловые)				
52. *Macrognathus aculeatus* (Bloch, 1786)*	+	+	–	–
53. *Macrognathus pancalus* Hamilton, 1822	+	–	–	–
54. *Mastacembelus armatus* (Lacepède, 1800)**	+	+	+	+
IX. Отряд Anabantiformes (Анабасообразные)				
16. Семейство Nandidae (Нандовые)				
55. *Nandus nandus* (Hamilton, 1822)*	–	–	+	–
17. Семейство Channidae (Змееголовые)				
56. *Channa marulius* (Hamilton, 1822)	–	–	+	–
57. *Channa orientalis* Bloch et Schneider, 1801*	–	–	–	+
58. *Channa punctata* (Bloch, 1793)	+	–	+	–
59. *Channa striata* (Bloch, 1793)	+	+	+	+
18. Семейство Anabantidae (Ползуновые)				
60. *Anabas testudineus* (Bloch, 1792)	+	–	+	–

Таблица 1. Окончание

Таксон	Период исследования			
	август 2014 г.	апрель 2015 г.	декабрь 2016 г.	июнь 2017 г.
19. Семейство Osphronemidae (Макроподовые)				
61. *Trichogaster fasciata* Bloch et Schneider, 1801	+	–	–	–
X. Отряд Pleuronectiformes (Камбалообразные)				
20. Семейство Paralichthyidae (Паралихтиевые)				
62. *Pseudorhombus arsius* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
XI. Отряд Perciformes (Окунеобразные)				
21. Семейство Ambassidae (Стеклянные окуни)				
63. *Chanda nama* Hamilton, 1822*	–	–	+	+
XII. Отряд Acanthuriformes (Хирургообразные)				
22. Семейство Sciaenidae (Горбылёвые)				
64. *Otolithoides pama* (Hamilton, 1822)	+	–	–	–
65. *Panna microdon* (Bleeker, 1849)	+	–	–	–
Всего видов	51	29	26	23

Примечание. Категории видов рыб, занесённых в Красную книгу Бангладеш: * в уязвимом положении (VU), ** в опасности (EN), *** в критической опасности (CR).

лее многочисленны. Они отмечены на всех участках р. Падма в радиусе 30 км от АЭС “Руппур”.

Видовой состав уловов зависел от видоспецифичных сроков нереста рыб. Большая часть видов рыб относится к фитофилам и пелагофилам. Необходимо отметить, что по сравнению с августом (2014 г.) в апреле (2015 г.) в Падме не отмечен толстолобик. Местные рыбаки активно облавливают временные водоёмы с выращиваемым толстолобиком и торгуют им. По всей видимости, в августе в наши уловы попадал толстолобик из фермерских прудов, оказавшийся в русле Падмы при разливе реки. Результаты наших исследований хорошо коррелируют с данными, представленными в работе по изучению динамики уловов в низовьях реки Падма (de Graaf, 2003), где показано, что уловы в период муссонов больше, чем в сухой сезон.

Поимка большезубой камбалы *Pseudorhombus arsius* (Hamilton, 1822) в 2014 г. – скорее случайность. Поймано всего 2 экз. – один в 30 км ниже размещения АЭС “Руппур”, а второй на 1 км выше. Большезубая камбала предпочитает держаться в эстуарных зонах. Неполовозрелые особи встречаются и в солоноватых водах (Amaoka, Hensley, 2001). В 2015 г. отмечен моноптерус *Monopterus cuchia* (Hamilton, 1822) (отряд Synbranchiformes, семейство Synbranchidae), который не зарегистрирован в 2014 году.

Наиболее богатый состав ихтиофауны отмечен в муссонный период в 10–15 км выше по течению Падмы от атомной станции, где река делает поворот и образует большую излучину с множеством проток. Рост видового богатства ихтиофауны, по-видимому, совпадает с увеличением разнообразия биотопов. Подобная ситуация также отмечена ниже по течению в 10–20 км от АЭС, где река разливается и формирует множество мелководий. В то же время на суженных участках русла, в частности в ближней зоне (1–2 км) от АЭС “Руппур”, где над Падмой проходят два моста и берега реки укреплены, видовой состав ихтиофауны беднее. По сравнению с муссонным периодом зимой уровень воды в реке идёт на спад, а её температура снижается до годового минимума, что влечёт за собой снижение обилия ихтиофауны. Об этом свидетельствуют и наблюдения местных рыбаков.

Многие обнаруженные виды рыб совершают регулярные миграции, которые связаны с добычей пищи или размножением. Так, например, сельдевые (Clupeidae) относятся к анадромным, кефалевые (Mugilidae) – к катадромным видам рыб, которые осуществляют нерестовые миграции соответственно из морей в реки или из рек в моря. Некоторые сомообразные, анчоусовые (Engraulidae), окунеобразные (Perciformes) и другие являются амфидромными видами – перемещаются между пресными и солёными водами в течение жизненного цикла, совершая нагульные миграции. Согласно данным трофической экологии, среди обнаруженных видов рыб значительная часть является хищниками или всеядными (Lowe-McConnell, 1987; Rahman, 2005; Nelson et al., 2016). Это почти все сомообразные, бычковые (Gobiidae), змееголовые (Channidae), саргановые (Belonidae), горбылёвые (Sciaenidae) и другие.

Выявленный нами видовой состав рыб схож с данными исследований, полученными в более ранние годы наблюдений (Islam, Hossain, 1983;

Таблица 2. Пространственное распределение ихтиофауны р. Падма в районе размещения АЭС “Руппур” в 2014–2017 гг.

Вид	Выше по течению от АЭС, км			Ниже по течению от АЭС, км		
	1–5	5–15	15–30	1–5	5–15	15–30
Chitala chitala	+	+			+	+
Notopterus notopterus	+		+	+	+	+
Corica soborna	+	+	+	+	+	+
Gudusia chapra	+		+		+	
Gonialosa manmina	+	+	+	+	+	+
Tenualosa ilisha	+	+	+	+	+	+
Setipinna phasa	+	+		+	+	+
Amblypharyngodon microlepis	+	+	+	+	+	+
Aspidoparia jaya	+	+	+	+	+	+
Gibelion catla		+	+	+	+	+
Chela cachius	+	+	+	+	+	+
Cirrhinus mrigala		+	+	+	+	
Cirrhinus reba	+	+	+	+	+	+
Hypophthalmichthys molitrix	+			+	+	
Gymnostomus ariza		+	+		+	+
Labeo bata	+	+	+	+	+	+
Laubuka laubuca	+		+			
Salmostoma phulo	+	+	+	+	+	+
Pethia conchonius	+	+	+	+	+	+
Puntius chola	+	+	+	+	+	+
Puntius sophore	+	+	+	+	+	+
Puntius stigma	+	+	+	+	+	+
Ctenopharyngodon idella			+	+		
Batasio batasio	+				+	
Batasio tengana			+	+		+
Clarias batrachus		+	+	+	+	
Hemibagrus menoda	+			+		+
Mystus bleekeri	+		+	+	+	
Mystus cavasius	+	+	+	+	+	+
Mystus tengara	+	+	+	+	+	+
Mystus vittatus	+	+	+	+	+	+
Rita rita	+	+	+	+	+	+
Sperata aor				+		+
Sperata seenghala	+					
Heteropneustes fossilis	+	+	+	+	+	+
Pangasius pangasius	+	+	+		+	+
Ailia coila	+	+	+	+	+	+

Таблица 2. Окончание

Вид	Выше по течению от АЭС, км			Ниже по течению от АЭС, км		
	1–5	5–15	15–30	1–5	5–15	15–30
Ailiichthys punctata	+			+		
Eutropiichthys vacha	+	+	+	+	+	+
Clupisoma garua	+	+	+	+	+	+
Pachypterus atherinoides		+	+		+	+
Ompok bimaculatus	+			+		
Ompok pabda	+	+	+	+	+	+
Wallago attu	+	+	+	+	+	+
Bagarius bagarius	+		+		+	
Apocryptes bato		+				
Glossogobius giuris	+	+	+	+	+	+
Lepidocephalichthys guntea		+				
Rhinomugil corsula	+	+	+	+	+	+
Xenentodon cancila	+	+	+	+	+	+
Monopterus cuchia	+	+			+	+
Macrognathus aculeatus					+	+
Macrognathus pancalus	+	+	+	+	+	+
Mastacembelus armatus	+	+	+	+	+	+
Nandus nandus	+					+
Channa marulius	+		+	+	+	+
Channa orientalis	+		+			
Channa punctatus	+	+	+	+		+
Channa striata	+	+	+	+	+	+
Anabas testudineus	+	+	+	+	+	+
Trichogaster fasciata	+			+		+
Pseudorhombus arsius	+					+
Chanda nama	+	+	+	+	+	+
Otolithoides pama	+			+	+	+
Panna microdon				+		+
Всего видов	53	43	47	49	49	50

Bhuiyan et al., 1992; de Graaf, 2003). Это говорит о достаточно благополучной экологической обстановке в р. Падма в районе атомной станции до начала её эксплуатации. Ведение мониторинга биоразнообразия ихтиофауны должно являться неотъемлемой составляющей в общей системе экологической безопасности региона АЭС “Руппур”. При этом программа мониторинга должна учитывать сезонные особенности региона (паводковый и меженный периоды). Представленные результаты могут быть использованы не только для обеспечения радиационной и продовольственной (за счёт контроля биоресурсов) безопасности населения Бангладеш, но и для оценки экологических рисков от воздействия АЭС “Руппур” на референтные организмы водной биоты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы работы признательны сотрудникам российских компаний (проектировщикам и строителям АЭС “Руппур”), оказавшим содействие в проведении

Таблица 3. Длина (*TL*) и масса рыб р. Падма в районе АЭС “Руппур”

Вид	*TL*, см		Масса, г		Число рыб, экз.
	min–max	$M \pm \sigma$	min–max	$M \pm \sigma$	
Chitala chitala	12.9–60.9	29.5 ± 19.4	11.3–1650.0	472.0 ± 359.0	7
Notopterus notopterus	12.3–29.4	22.0 ± 4.5	57.0–220.0	114 ± 56.0	17
Corica soborna	2.5–5.7	4.0 ± 0.9	0.2–1.7	0.7 ± 0.5	1173
Gudusia chapra	5.6–18.5	10.7 ± 3.8	3.7–94.1	22.9 ± 18.4	17
Gonialosa manmina	4.5–15.6	11.2 ± 2.9	3.7–85.0	19.2 ± 8.9	57
Tenualosa ilisha	15.0–43.0	23.4 ± 7.6	75.5–850.0	203 ± 118	54
Setipinna phasa	15.8–31.5	22.2 ± 4.4	18.7–190.0	71.6 ± 31.8	24
Amblypharyngodon microlepis	1.9–8.7	5.8 ± 2.1	0.1–6.4	3.1 ± 2.0	197
Aspidoparia jaya	5.0–10.0	7.3 ± 1.5	2.0–24.5	5.9 ± 3.3	170
Gibelion catla	30.0–54.0	37.2 ± 7.8	480.0–2450.0	1053.0 ± 689.0	10
Chela cachius	2.8–6.0	4.4 ± 1.3	0.24–3.0	1.6 ± 1.1	321
Cirrhinus mrigala	17.5–50.3	32.8 ± 9.2	50.0–1400.0	476.0 ± 236.0	9
Cirrhinus reba	5.6–29.5	17.5 ± 5.7	2.9–120.7	53.0 ± 31.3	166
Hypophthalmichthys molitrix	11.2–33.6	22.2 ± 8.7	14.2–464.0	182.0 ± 77.3	13
Gymnostomus ariza	7.2–15.0	10.8 ± 2.5	12.0–25.5	16.1 ± 4.5	7
Labeo bata	11.2–34.0	22.8 ± 4.2	19.7–480.0	129.0 ± 78.6	34
Laubuka laubuca	15.5–18.0	16.8 ± 1.0	22.0–28.0	25.8 ± 2.9	3
Salmostoma phulo	5.5–7.0	6.4 ± 0.6	3.5–5.0	4.3 ± 0.6	38
Pethia conchonius	3.3–10.2	6.1 ± 2.2	0.3–11.0	2.4 ± 1.8	276
Puntius chola	5.0–10.8	7.9 ± 1.7	2.0–24.0	9.3 ± 5.4	88
Puntius sophore	6.5–12.0	8.8 ± 1.5	9.0–25.0	16.4 ± 4.2	39
Puntius stigma	4.8–18.1	9.8 ± 4.9	2.0–73.0	26.0 ± 18.3	157
Ctenopharyngodon idella	16.5–23.8	20.2 ± 5.2	45.5–585.0	315.0 ± 181.0	2
Batasio batasio	3.0–8.5	6.0 ± 2.3	0.5–14.1	6.7 ± 4.0	7
Batasio tengana	3.2–11.3	7.7 ± 2.4	0.4–18.4	9.6 ± 5.9	14
Clarias batrachus	18.0–31.0	24.0 ± 5.5	10.0–70.0	43.8 ± 25.6	4
Hemibagrus menoda	10.1–16.2	13.2 ± 3.1	23.9–71.1	42.8 ± 24.9	3
Mystus bleekeri	4.6–16.7	10.2 ± 2.9	2.1–54.3	18.8 ± 12.6	16
Mystus cavasius	6.5–26.5	13.2 ± 4.4	5.0–187.9	33.1 ± 20.4	101
Mystus tengara	3.2–50.5	10.2 ± 8.1	0.6–130.0	18.5 ± 13.2	98
Mystus vittatus	2.8–16.2	8.3 ± 3.6	0.8–51.1	11.2 ± 8.7	132
Rita rita	12.0–38.9	24.1 ± 7.7	18.4–1081.0	270.0 ± 169.0	26
Sperata aor	15.9–57.5	45.5 ± 14.1	118.0–1070.0	641.0 ± 332.0	7
Sperata seenghala		39.6		192.2	1
Heteropneustes fossilis	15.7–23.2	18.5 ± 2.1	26.6–55.5	41.5 ± 8.6	31
Pangasius pangasius	18.5–54.0	40.6 ± 14.1	38.5–1530.0	749.0 ± 588.0	8
Ailia coila	6.6–17.8	12.5 ± 2.7	2.3–38.0	20.0 ± 11.0	23
Ailiichthys punctata	4.5–10.1	8.2 ± 2.6	0.8–7.3	5.0 ± 3.0	4
Eutropiichthys vacha	8.5–27.0	15.7 ± 6.8	16.5–140.6	46.5 ± 32.4	12
Clupisoma garua	5.8–38.0	17.2 ± 7.7	1.5–549.0	91.2 ± 77.4	45
Pachypterus atherinoides	3.5–22.0	10.2 ± 6.7	3.0–140.3	32.2 ± 24.6	18
Ompok bimaculatus	23.0–35.2	28.6 ± 6.2	43.2–200.0	99.9 ± 56.9	3
Ompok pabda	3.0–35.2	17.4 ± 8.9	2.1–171.2	54.0 ± 36.4	74

Таблица 3. Окончание

Вид	*TL*, см		Масса, г		Число рыб, экз.
	min–max	$M \pm \sigma$	min–max	$M \pm \sigma$	
Wallago attu	12.4–89.0	36.3 ± 17.2	10.0–4358.0	473.0 ± 365.0	28
Bagarius bagarius	6.0–75.8	30.7 ± 23.6	25.0–1530.0	512.0 ± 338.0	6
Apocryptes bato	8.0–9.0	8.5 ± 0.7	8.3–9.4	8.9 ± 0.8	2
Glossogobius giuris	7.2–22.0	12.6 ± 4.2	5.5–93.8	25.6 ± 11.8	63
Lepidocephalichthys guntea	5.5–7.0	6.3 ± 0.8	4.0–4.8	4.4 ± 0.4	12
Rhinomugil corsula	7.5–32.2	13.0 ± 4.8	9.2–81.9	25.8 ± 20.4	38
Xenentodon cancila	8.5–25.5	18.0 ± 5.3	7.3–26.7	16.8 ± 6.5	37
Monopterus cuchia	10.0–25.4	14.9 ± 4.6	2.0–42.7	16.2 ± 12.6	14
Macrognathus aculeatus	16.8–20.2	18.7 ± 1.6	15.1–30.5	22.6 ± 8.1	4
Macrognathus pancalus	6.0–17.8	10.3 ± 3.5	1.0–33.2	7.4 ± 4.2	17
Mastacembelus armatus	9.5–54.2	24.3 ± 10.6	12.5–345.0	105.0 ± 68.0	22
Nandus nandus	7.4–9.5	8.5 ± 1.5	30.5–34.5	32.5 ± 2.8	2
Channa marulius	5.8–9.5	7.5 ± 1.2	12.0–18.5	15.5 ± 2.1	7
Channa orientalis	18.0–24.0	21.0 ± 2.6	90.0–130.0	105.0 ± 19.1	3
Channa punctatus	7.0–23.9	14.5 ± 5.5	3.5–136.4	49.8 ± 22.3	35
Channa striata	10.5–45.0	29.1 ± 11.1	16.2–985.0	329.0 ± 201.0	14
Anabas testudineus	9.4–19.0	13.0 ± 3.2	15.0–152.6	57.7 ± 35.4	11
Trichogaster fasciata	4.4–10.0	8.0 ± 1.8	2.1–19.3	12.8 ± 5.9	15
Pseudorhombus arsius	22.8–26.9	24.9 ± 2.9	12.1–29.2	20.7 ± 12.1	2
Chanda nama	1.5–6.2	4.2 ± 1.8	2.0–6.5	3.9 ± 1.0	58
Otolithoides pama	9.0–42.1	23.0 ± 8.9	8.2–476.0	131.0 ± 126.0	29
Panna microdon	17.9–30.4	22.0 ± 5.7	48.0–184.1	91.0 ± 64.1	3

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя, $M \pm \sigma$ – среднее значение и стандартное отклонение.

данного исследования: А.Л. Аврамчику и А.А. Голубеву (АО “Институт “Оргэнергострой”), С.А. Исмаилову и Ю.А. Елшину (АО “Атомэнергопроект”), Ю.М. Кошелеву (АО “Атомстройэкспорт”). Авторы также благодарны анонимным рецензентам за критический анализ статьи и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гудков Д.И., Каглян А.Е., Киреев С.И. и др. 2008. Основные дозообразующие радионуклиды в рыбе зоны отчуждения Чернобыльской АЭС // Радиацион. биология. Радиоэкология. Т. 48. № 1. С. 48–58.

Микаилова Р.А., Курбаков Д.Н., Сидорова Е.В. и др. 2020. Комплексный радиационно-экологический мониторинг водных экосистем в регионе размещения АЭС “Руппур” (Народная Республика Бангладеш) // Мор. биол. журн. Т. 5. № 3. С. 30–54.

Трапезников А.В., Трапезникова В.Н. 2006. Радиоэкология пресноводных экосистем. Екатеринбург: Изд-во УрГСХА, 390 с.

Amaoka K., Hensley D.A. 2001. Paralichthyidae. Sand flounders // The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 6. Bony fishes. Part 4. (Labridae to Latimeriidae), Estuarine Crocodiles, Sea Turtles, Sea Snakes and Marine Mammals. Rome: FAO. P. 3842–3862.

Bhuiyan A.S., Islam M.N., Hossain M.T. 1992. A check-list of the fishes of Rajshahi // The Rajshahi Univ. Stud. Part B. V. 20. P. 287–306.

Bhuiyan S.S., Joadder M.A.R., Bhuiyan A.S. 2008. Occurrence of fishes and non-fin fishes of the river Padma near Rajshahi, Bangladesh // Univ. J. Zool. Rajshahi Univ. V. 27. P. 99–100.
https://doi.org/10.3329/ujzru.v27i0.1965

Choudhary S.K., Smith B.D., Dey S. et al. 2006. Conservation and biomonitoring in the Vikramshila Gangetic Dolphin Sanctuary, Bihar, India // Oryx. V. 40. № 2. P. 189–197.
https://doi.org/10.1017/S0030605306000664

Craig J.F., Halls A.S., Barr J.J.F. et al. 2004. The Bangladesh floodplain fisheries // Fish. Res. V. 66. № 2–3. P. 271–286.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(03)00196-6

de Graaf G. 2003. Dynamics of floodplain fisheries in Bangladesh, results of 8 years fisheries monitoring in the compartmentalization pilot project // Fish. Manag. Ecol. V. 10. № 3. P. 191–199.
https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.2003.00339.x

de Graaf G.J., Born B., Uddin K.A., Martin F. 2001. Floods, fish and fishermen. Dhaka: Univ. Press Ltd., 127 p.

FAO. 2014. The State of World Fisheries and Aquaculture 2014. Rome: FAO, 243 p.

FAO. 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Rome: FAO, 206 p. https://doi.org/10.4060/ca9229en

Hossain M.A., Haque M.A. 2005. Fish species composition in the river Padma near Rajshahi // J. Life Earth Sci. V. 1. № 1. P. 35–42.

Impacts of the Fukushima Nuclear Accident on Fish and Fishing Grounds. 2015. Tokyo et al.: Springer, 239 p. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55537-7

Islam M.S., Hossain M.A. 1983. An account of the fishes of the Padma River near Rajshahi // Raj. Fish. Bull. V. 1. № 2. P. 1–31.

Red Book of threatened fishes of Bangladesh. 2000. Dhaka: IUCN Bangladesh, 116 p.

Red List of Bangladesh. 2015. Volume 5: Freshwater Fishes. Dhaka: IUCN Bangladesh, xvi + 360 p.

Lowe-McConnell R.H. 1987. Ecological Studies in Tropical Fish Communities. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 392 p.

Mohsin A.B.M., Haque M.S.M., Galib S.M. et al. 2013. Seasonal Abundance of Fin Fishes in the Padma River at Rajshahi District, Bangladesh // World J. Fish Mar. Sci. V. 5. № 6. P. 680–685. https://www.idosi.org/wjfms/wjfms5%286%2913/18.pdf

Montaña C.G., Choudhary S.K., Dey S., Winemiller K.O. 2011. Compositional trends of fisheries in the River Ganges, India // Fish. Manag. Ecol. V. 18. № 4. P. 282–296. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2010.00782.x

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p. https://doi.org/10.1002/9781119174844

Rahman A.K.A. 2005. Freshwater fishes of Bangladesh. Dhaka: Zool. Soc. Bangladesh, xviii+394 p.

Rahman M.A., Huda M. 2012. Study of the Seasonal Variations in physicochemical and biological aspects of the Padma River at Paturia Ghat, Manikganj // Jahangirnagar Univ. Env. Bull. V. 1. P. 55–66. https://doi.org/10.3329/jueb.v1i0.14548

Status of Fish and Fisheries of Ganga River. 2012. GRB EMP: Ganga River Basin Environment Management Plan. Bombay et al.: Indian Inst. Tech., 58 p. http://cganga.org/wp-content/uploads/sites/3/2018/11/030_ENB.pdf

Welcomme R.L. 2008. World prospects for floodplain fisheries // Ecohydrol. Hydrobiol. V. 8. № 2–4. P. 169–182. https://doi.org/10.2478/v10104-009-0013-0

EDN: NNEVMU
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 541–555

УДК 597.552.51.574.32

"ПРЕСНОВОДНЫЕ КОМПОНЕНТЫ" В ПОПУЛЯЦИЯХ КУНДЖИ *SALVELINUS LEUCOMAENIS* (SALMONIDAE) НА СЕВЕРЕ АРЕАЛА ВИДА (КАМЧАТКА)

© 2022 г. К. В. Кузищин[1, *], М. А. Груздева[1], А. М. Малютина[1], Д. С. Павлов[1, 2]

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

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

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

Поступила в редакцию 13.05.2022 г.
После доработки 17.05.2022 г.
Принята к публикации 18.05.2022 г.

Рассматриваются разнообразие типов жизненной стратегии и структура популяций кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) на Камчатке. Установлено, что на севере ареала вида популяции кунджи неоднородны. Основная роль в воспроизводстве принадлежит анадромной кунджe, но в составе популяций существуют группировки, реализующие свой жизненный цикл исключительно в пресных водах. Выявлено, что в реках разного типа карликовые самцы обычны. В сложной по геоморфологии реке (Коль) обитает ещё и речная реодромная кунджа, представленная самцами и самками. Ключевыми параметрами, определяющими наличие речной реодромной кунджи, являются подходящие биотопы – завалы и заломы древесного материала на глубоких плёсах, которые есть только в реках предгорного типа. Показано, что на севере ареала у кунджи разнообразие особей с разными типами жизненной стратегии сопоставимо с таковым на юге – в бассейне Японского моря, который считается зоной экологического оптимума вида.

Ключевые слова: кунджа, жизненная стратегия, анадромия, резидентность, карликовые самцы, речные реодромные особи, структура популяции, геоморфология, Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875222050125

Кунджа *Salvelinus leucomaenis* – вид гольцов, приуроченный к азиатскому побережью Тихого океана. Его ареал охватывает водоёмы бассейнов Японского, Охотского и юго-западной части Берингова морей. По сравнению с другими видами гольцов рода *Salvelinus* кунджа остаётся слабо изученным видом (Kawanabe 1989; Yamamoto et al., 1999; Гриценко, 2002; Hosoya, 2002; Nakamura, 2003; Dunham et al., 2008; Рыбы ..., 2012; Yamaguchi et al., 2016). Наибольшее разнообразие кунджи наблюдается в южной части ареала – на Японских о-вах Хоккайдо и Хонсю. Там, помимо номинального подвида *S. l. leucomaenis*, приуроченного к водоёмам о-ва Хоккайдо, выделяют ещё три подвида на о-ве Хонсю (*S. l. imbrius, S .l. pluvius/pluvicus*, *S. l. japonicus*), ведущих пресноводный образ жизни и различающихся по окраске и некоторым морфологическим и генетическим особенностям (Kawanabe 1989; Nakajima, Fujio, 1995; Hosoya, 2002; Yamamoto et al., 2004; Yamaguchi et al., 2010, 2016). В составе подвида *S. l. leucomaenis* на Хоккайдо в разных реках описаны симпатричные и аллопатричные экологические группировки кунджи с разной степенью выраженности анадромии и резидентости. В ряде случаев резидентные и анадромные особи являются взаимодействующими элементами одной популяционной системы, в других случаях они могут быть изолированы друг от друга физическими барьерами (Yamamoto et al., 1999, 2004; Morita, Yamamoto, 2002; Kikko et al., 2009; Morita et al., 2013). Таким образом, на юге ареала в настоящее время наблюдается широкий спектр внутривидовых группировок кунджи и имеются детальные описания разнообразных случаев сосуществования и взаимоотношений жилых и проходных рыб.

В то же время по кунджe северной части ареала данных немного (Kawanabe 1989; Yamamoto et al., 1999; Yamamoto, Morita, 2002; Черешнев и др., 2002; Dunham et al., 2008; Morita et al., 2013). В литературе имеются сведения по структуре популяций анадромной кунджи и единичные описания озёрно-речных и речных группировок из некоторых рек материкового побережья Охотского моря (Волобуев, Никулин, 1975; Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987; Гудков, 1991; Гудков и др., 1991; Черешнев и др., 2002). Кунджа из рек Камчатки остаётся наименее изученной (Черешнев и др., 2002;

Таблица 1. Геоморфологические параметры бассейнов рек Коль и Кехта (по: Ресурсы ..., 1973; Павлов и др., 2008, 2009; с дополнениями и изменениями)

Параметр	Бассейн р. Коль	Бассейн р. Кехта
Длина реки, км	~130	~60
Площадь водосбора, км^2	1580	657
Уклон ложа, м/км	>5	<3
Тип реки	Разветвлённое русло, горный и предгорный характер	Русло канального типа, тундровый характер на всем протяжении
Притоки	Множество; тундрового и горного типов, последние преобладают; длина 5–30 км, бóльшая часть – 5–10 км	Единичны, только тундрового типа; короткие – 1–3 км, узкие – примерно 1 м
Встречаемость древесного материала в русле	Повсеместно, множество завалов и заломов	Единично
Наличие глубоких проточных ям	Единичны	Многочисленны в нижнем и среднем течении реки
Строение плёсов	Длина 100–300 м, глубина до 3 м, скорость течения 0.6–0.7 м/с, на дне галька и гравий, всегда есть завалы деревьев	Длина 200–400 м, глубина до 2 м, скорость течения ~0.3 м/с, дно сложено песком, древесного материала почти нет
Наличие солоноватоводного лимана при впадении реки в море	Отсутствует. Река впадает в море единым устьем, глубина в устье 1.2–2.1 м, перед впадением в море в реке только пресная вода	Имеется, длина 1.0–1.3 км, ширина ~40–45 м, глубина до 4 м в прилив, солёность 5–12‰

Савваитова и др., 2007). По пресноводным группировкам кунджи на Камчатке имеется только несколько упоминаний о “речной кундже в бассейне крупных камчатских рек” (Черешнев и др., 2002; Есин, Маркевич, 2017). Единственное описание обоеполой ручьевой популяции относится к одному термальному ручью на восточном побережье Камчатки (Есин, Сорокин, 2012).

В связи с этим цель нашего исследования – изучить структуру локальных популяций кунджи на Камчатке из рек с разной геоморфологией и выявить пресноводные группировки в их составе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор полевого материала проводили по единой схеме с применением одинаковых подходов и методов на реках Коль в 2002–2008 гг. и Кехта в 2003–2008 гг. на западном побережье Камчатского п-ова. Работы в 2003–2006 гг. на обеих реках осуществляли непрерывно с мая по октябрь от истоков до устья.

Несмотря на близкое расположение (расстояние между устьями составляет ~8 км), реки Коль и Кехта сильно различаются по своему строению (табл. 1, рис. 1). Река Коль предгорного типа с разветвлённым руслом, большим уклоном ложа, быстрым течением; Кехта – тундрового типа с канальным руслом и слабым течением (Павлов и др., 2008, 2009; Кузищин, 2010).

Отлов рыб проводили в основном русле рек, их притоках тундрового и горного типов, в водоёмах придаточной системы, в лимане р. Кехта, в море в приустьевой зоне закидными неводами, жаберными сетями, входящими в стандартный набор (шаг ячеи от 20 до 75 мм), и удебными снастями. Молодь, карликовых самцов и производителей на нерестилищах отлавливали с применением электролова Smith-Root 24L (“Smith-Root”, США) в щадящем режиме (Bird, Cowx, 1993) с переменным импульсным током (напряжение 350–400 В, частота 40–60 Гц, длительность импульса 2 мс). После отлова всех особей обездвиживали растворами MS-222 или гвоздичного масла (Kouřil et al., 2009; Микодина и др., 2011). Для оценки плотности молоди использовали метод трёхкратного облова (Zippin, 1956), показатели плотности и биомассы молоди рыб определяли для участков площадью не менее 150 м^2 каждый. Сбор материала проведён на >50 участках р. Коль и >25 участках р. Кехта (рис. 1). Всего проанализировано >50 тыс. экз. разновозрастной молоди. Поведение рыб во время нереста изучали методом визуальных подводных наблюдений и с использованием камеры GoPro (GoPro, Inc, США) (Кузищин и др., 2008; Груздева и др., 2013, 2017).

Для >600 экз. половозрелых рыб и 10 тыс. экз. молоди выполнен биологический анализ (Правдин, 1966). У всех рыб определяли пол и стадию зрелости гонад (Мурза, Христофоров, 1991). Для

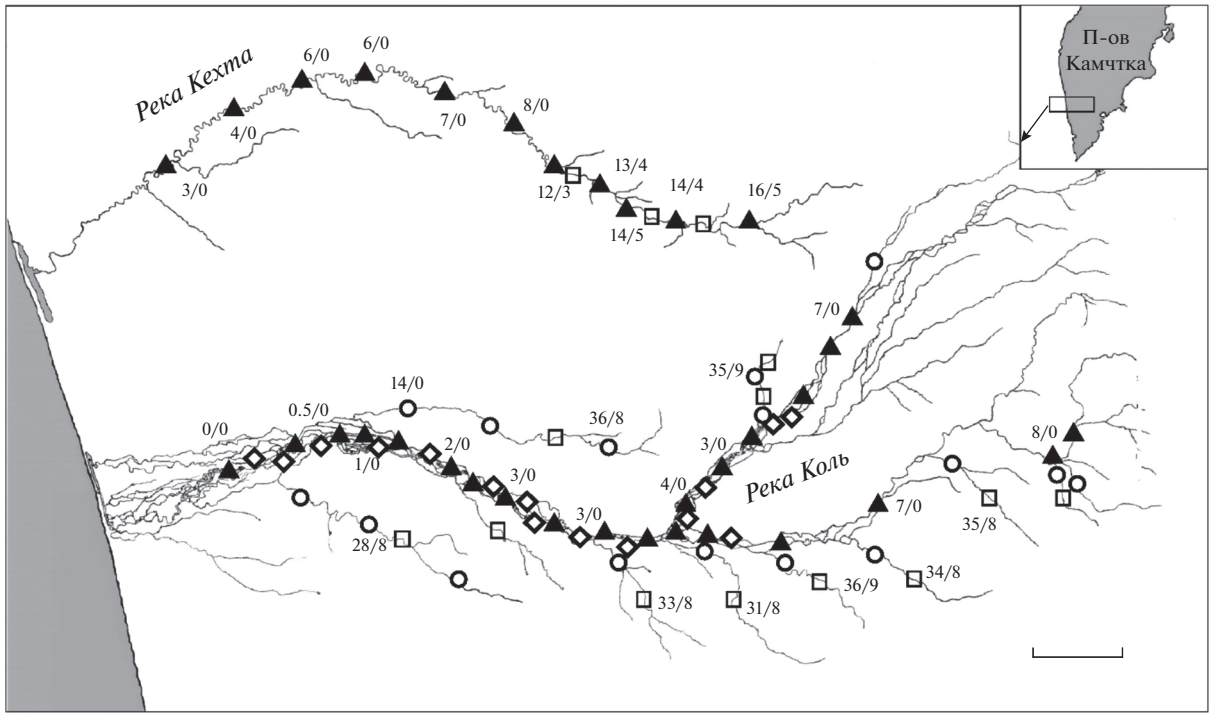


Рис. 1. Карта-схема района работ, места сбора материала: (▲) – в основном русле, (◇) – в боковых протоках, (○) – в притоках, (□) – установленные нерестилища кунджи *Salvelinus leucomaenis*. Цифры, %: до черты – численность кунджи по отношению к суммарному количеству особей всех остальных видов лососёвых, после черты – численность карликовых самцов по отношению к суммарному количеству молоди кунджи. Масштаб: 4 км.

части рыб выполнен морфометрический анализ по модифицированной схеме для лососёвых рыб (Павлов и др., 2001): оценивали 25 пластических и 10 меристических признаков. Возраст рыб определяли по отолитам (сагитта). При оценке возраста, выявлении пресноводного и морского периодов жизни учитывали рекомендации Гудкова (1991), Гудкова с соавторами (1991) и Тиллера (2007). Для уточнения периодизации пресноводного и морского периодов жизни параллельно проводили оценку соотношения ионов стронция и кальция на шлифах отолитов с использованием рентгенофлуоресцентного анализа – важнейшие результаты приведены ранее (Павлов и др., 2013, 2016; Павлов, Скоробогатов, 2014). Для оценки особенностей питания изучали состав пищевого комка счётно-весовым методом (Шорыгин, 1952; Руководство ..., 1961). Конкретные объёмы выборок по разным видам анализа указаны в соответствующих разделах публикации. Статистический анализ результатов проводили стандартным унивариантным методом (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура популяции кунджи в реках Коль и Кехта установлена на основании изучения размерного, возрастного, полового составов; оценки численности и анализа сезонного распределения рыб в речной системе, лимане (для р. Кехта) и приустьевой части моря (для обеих рек).

В р. Коль популяция кунджи состоит из анадромной и резидентной (пресноводной) компонент. Первая представлена особями, выходящими на нагул в море в летнее время, вторая – разновозрастной речной молодью (пестрятками) и мигрирующей в море покатной молодью на разных этапах серебрения (смолтами). В речном бассейне также обнаружены особи, достигающие половой зрелости в реке, – карликовые самцы, по внешнему облику и окраске имеющие сходство с неполовозрелой молодью, и речные реодромные особи, которые имеют ряд отличий от молоди, карликовых самцов и анадромных рыб по пропорциям тела, размерам и окраске (табл. 2, рис. 2). Под “речными реодромными” (по: Павлов, Скоробогатов, 2014) мы понимаем рыб, жизненный цикл которых реализуется в пределах реки, где они совершают миграции между нерестовыми притоками и основным руслом, протяжённость их миграций составляет десятки километров. Популяция кунджи р. Кехта также состоит из анадромной и резидентной компонент. В составе резидентной обнаружены пестрятки, смолты и карликовые самцы.

В бассейне р. Коль недифференцированная молодь кунджи – пестрятки – встречаются в ос-

Таблица 2. Морфометрическая характеристика кунджи *Salvelinus leucomaenis* разных группировок из реки Коль

Признак	Пестрятки, 3+ (n = 25)	Смолты, 3+ (n = 25)	Карликовые самцы (n = 25)	Речные реодромные (n = 31)	Анадромные (n = 50)
FL, мм	172.1 (128–192)	212.3 (201–221)	219.6 (196–229)	355.5 (324–427)	516.8 (497–603)
			в % *FL*		
c	22.49 ± 0.18 (21.2–23.5)	21.30 ± 0.17 (18.9–22.3)	23.53 ± 0.39 (22.4–24.6)	23.87 ± 0.31 (21.8–24.9)	21.42 ± 0.24 (20.2–23.2)
ao	5.44 ± 0.12 (4.4–6.2)	5.14 ± 0.13 (4.3–6.1)	6.64 ± 0.16 (5.3–7.0)	5.98 ± 0.17 (5.5–7.3)	7.01 ± 0.12 (6.4–8.2)
o	5.31 ± 0.10 (4.5–5.8)	4.32 ± 0.12 (3.9–5.0)	4.87 ± 0.13 (4.1–5.1)	5.16 ± 0.12 (4.5–6.0)	2.61 ± 0.14 (2.1–3.8)
op	12.42 ± 0.15 (11.8–13.5)	12.65 ± 0.13 (11.3–13.1)	13.29 ± 0.16 (12.3–14.3)	14.37 ± 0.13 (12.7–15.1)	12.39 ± 0.15 (11.5–12.8)
io	6.48 ± 0.14 (5.6–7.4)	6.18 ± 0.11 (5.3–7.0)	6.88 ± 0.14 (6.1–7.7)	7.42 ± 0.14 (6.9–8.1)	7.45 ± 0.13 (6.7–8.3)
hcz	14.56 ± 0.21 (12.8–16.0)	13.04 ± 0.13 (12.4–14.6)	16.42 ± 0.19 (16.1–17.9)	15.26 ± 0.15 (13.2–17.3)	13.15 ± 0.18 (12.0–14.7)
lm	11.46 ± 0.19 (10.4–12.6)	10.88 ± 0.12 (9.9–11.7)	13.72 ± 0.18 (12.6–14.1)	13.88 ± 0.17 (12.1–15.3)	12.21 ± 0.13 (11.4–13.9)
Hm	2.26 ± 0.05 (1.9–2.6)	1.76 ± 0.09 (1.5–1.9)	2.79 ± 0.11 (2.3–3.2)	2.33 ± 0.12 (2.1–2.7)	2.01 ± 0.09 (1.6–2.3)
lmd	13.17 ± 0.17 (12.5–14.3)	12.87 ± 0.12 (11.6–13.7)	13.55 ± 0.18 (12.9–14.8)	15.06 ± 0.15 (13.2–16.8)	13.85 ± 0.18 (12.4–16.2)
H	19.78 ± 0.48 (17.0–22.1)	17.33 ± 0.20 (16.2–18.8)	24.37 ± 0.32 (22.9–25.8)	20.06 ± 0.21 (17.8–22.3)	21.55 ± 0.20 (19.5–22.9)
h	8.63 ± 0.14 (7.8–9.4)	8.23 ± 0.17 (7.3–9.0)	9.17 ± 0.16 (8.4–9.5)	9.05 ± 0.18 (7.9–10.1)	8.63 ± 0.12 (7.8–9.2)
pl	17.71 ± 0.21 (17.2–18.9)	18.22 ± 0.19 (17.3–20.1)	17.13 ± 0.21 (16.1–17.5)	16.56 ± 0.19 (15.7–17.2)	16.81 ± 0.14 (15.9–18.1)
lD	12.68 ± 0.29 (11.2–13.9)	12.32 ± 0.12 (10.9–13.5)	15.74 ± 0.25 (14.8–16.8)	14.23 ± 0.18 (12.9–15.4)	11.07 ± 0.13 (9.7–12.2)
hD	16.25 ± 0.41 (13.5–18.0)	13.12 ± 0.13 (12.0–14.0)	17.04 ± 0.33 (14.2–18.7)	16.76 ± 0.22 (15.3–17.7)	11.14 ± 0.12 (9.6–13.6)
lA	9.14 ± 0.15 (8.1–10.0)	9.16 ± 0.11 (8.2–10.0)	9.18 ± 0.16 (8.3–10.1)	8.98 ± 0.17 (8.0–10.0)	7.98 ± 0.10 (6.9–8.8)
hA	14.51 ± 0.23 (13.1–16.2)	12.11 ± 0.13 (11.7–13.8)	14.77 ± 0.21 (13.6–16.2)	13.71 ± 0.18 (11.9–14.3)	11.85 ± 0.11 (10.5–13.1)
lP	16.08 ± 0.33 (14.2–18.3)	14.51 ± 0.14 (13.2–15.4)	17.30 ± 0.35 (15.5–18.2)	16.79 ± 0.16 (15.3–18.4)	12.38 ± 0.13 (11.8–14.2)
lV	12.73 ± 0.24 (10.5–13.6)	11.46 ± 0.12 (10.9–12.6)	12.05 ± 0.21 (11.0–13.8)	12.57 ± 0.18 (11.3–14.2)	11.56 ± 0.13 (10.7–12.6)
aD	42.43 ± 0.48 (39.6–43.5)	41.77 ± 0.19 (39.4–42.8)	42.72 ± 0.52 (39.8–44.6)	40.11 ± 0.23 (38.5–43.1)	43.89 ± 0.22 (41.2–45.7)
pD	38.65 ± 0.37 (36.7–40.9)	39.37 ± 0.18 (37.2–41.8)	36.75 ± 0.44 (35.0–38.2)	38.72 ± 0.24 (36.5–40.8)	41.18 ± 0.20 (39.6–42.5)
aV	48.50 ± 0.42 (45.7–51.4)	49.02 ± 0.22 (46.7–50.8)	49.36 ± 0.52 (47.7–52.1)	48.54 ± 0.25 (45.4–50.8)	51.23 ± 0.25 (49.2–54.2)
aA	67.22 ± 0.65 (65.4–69.3)	69.37 ± 0.25 (66.9–71.2)	64.55 ± 0.74 (63.3–68.9)	64.67 ± 0.30 (62.3–68.2)	70.14 ± 0.33 (68.1–72.2)
P–V	30.08 ± 0.31 (25.8–35.0)	30.29 ± 0.23 (26.1–33.6)	30.37 ± 0.35 (26.3–34.5)	27.54 ± 0.22 (25.3–29.2)	29.53 ± 0.23 (26.7–31.6)
V–A	20.07 ± 0.29 (18.4–23.1)	21.42 ± 0.21 (18.9–23.8)	19.65 ± 0.28 (18.6–21.4)	17.66 ± 0.18 (15.3–20.3)	19.69 ± 0.21 (18.9–21.9)

Примечание. Перед скобками – среднее значение и его ошибка, в скобках – пределы варьирования признака. *FL* – длина по Смитту, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *op* – заглазничное расстояние, *io* – межглазничное расстояние, *hcz* – высота головы на уровне затылка, *lm* – длина верхнечелюстной кости, *Hm* – ширина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *pl* – длина хвостового стебля, *lD* – длина основания спинного плавника, *hD* – высота спинного плавника, *lA* – длина основания анального плавника, *hA* – высота анального плавника, *lP* –длина грудного плавника, *lV* – длина брюшного плавника; расстояния: *aD* – антедорсальное, *pD* – постдорсальное, *aV* – антевентральное, *aA* – антеанальное, *P–V* – пектовентральное и *V–A* – вентроанальное.

Рис. 2. Внешний вид кунджи *Salvelinus leucomaenis* из бассейна р. Коль, Западная Камчатка: а – пестрятка *FL* 134 мм, возраст 2+, самка, II стадия зрелости гонад (руч. Симовый, 03.09.2004 г.); б – карликовый самец *FL* 194 мм, 3+, V (руч. Симовый, нерестилища кунджи, 03.09.2004 г.); в – речная реодромная особь *FL* 329 мм, 6+, самец, IV (основное русло р. Коль, 35 км от устья, 18.08.2007 г.); г – анадромная особь *FL* 636 мм, 9+, самка, IV (устье р. Коль, 28.08.2006 г.).

новном в притоках горного и тундрового типов, где их численность может достигать >30% по отношению к суммарному количеству молоди всех остальных видов лососёвых рыб (рис. 1). Пестрятки кунджи в притоках потребляют широкий спектр кормовых объектов, с первого лета жизни они становятся хищниками и охотятся на молодь мальмы *S. malma*; в возрасте 1+ и старше, рыбная пища у них составляет >30% рациона (табл. 3). В основном русле и боковых протоках молодь кунджи встречается единично.

В р. Кехта пестрятки кунджи обитают на значительном протяжении – от зоны влияния морского прилива до истоков (рис. 1). Наибольшие скопления и наиболее сложный возрастной состав молоди кунджи обнаружены в среднем и верхнем течении. Сеголетки кунджи обитают по всему сечению реки, прячась в расщелинах валунов и крупной гальке; пестрятки старшего возраста располагаются под крутыми берегами или среди россыпей крупных валунов, а также в небольших подперекатных ямах в зонах воротного течения. В основном русле р. Кехта кунджа занимает 4-е место по численности, уступая молоди мальмы, микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* (36 контрольных обловов, восемь участков). Молодь кунджи в р. Кехта с возраста сеголетки, как и в р. Коль, начинает потреблять рыбную пищу, с возраста 1+ уже >30% её рациона составляет молодь других лососёвых рыб, а в более старшем возрасте рыбная пища становится доминирующей (табл. 3).

Карликовые самцы кунджи в бассейне р. Коль отличаются от неполовозрелых рыб массивной головой, верхняя челюсть у них слегка изогнута вверх (у неполовозрелых рыб прямая), профиль спины между головой и началом спинного плавника более крутой, больше высота тела (23.1–24.3 против 20.4–21.8% *FL* у неполовозрелой молоди), тело и хвостовой стебель почти округлые в сечении (у неполовозрелых рыб они отчётливо сжаты с боков), хвостовой стебель более короткий (16.2–17.1 против 17.3–18.2% *FL* у молоди) и высокий (8.4–9.5 против 7.4–8.5% *FL*), грудные плавники у карликовых самцов широкие, веерообразные, хвостовой плавник слабовыемчатый с закруглёнными лопастями (табл. 2, рис. 2).

У неполовозрелых рыб на боках тела всегда хорошо видны 9–10 мальковых пятен-полос, у карликовых самцов они имеют размытый край и становятся заметными только в боковом свете, а во время нереста сливаются с фоном тела. У карликовых самцов первый луч брюшных и анального плавников молочно-белый, резко контрастирует с тёмным фоном остальной части плавника; брюшко имеет хорошо выраженный оранжевый или красноватый цвет, которого никогда не бывает у неполовозрелых особей; пятна на боках тела в течение всего года светлые или со слабым жёлтым оттенком. Во время нереста карликовые самцы становятся более тёмными; их грудные, брюшные и анальный плавники – оранжевыми; брюшко менее яркое и покрывается чёрной пигментной сеточкой, цвет пятен на боках не меняется.

Карликовые самцы р. Коль обнаружены только в нерестовых притоках, где занимают участки среднего и верхнего течения. Их численность невысокая – обычно в июле–августе на плёсе длиной 20–30 м можно обнаружить только одного карликового самца (данные по 237 плёсам шести притоков). В нерестовых притоках численность карликовых самцов по отношению к суммарному количеству неполовозрелой молоди кунджи всех возрастных классов наименьшая по сравнению с другими видами лососёвых рыб (табл. 4). В пределах плёса карликовые самцы выбирают специфические биотопы – они располагаются в местах с наибольшей глубиной (в среднем 0.73 ± 0.10 м, но не менее 0.65 м, $n = 38$), где имеются разнообразные укрытия. Чаще всего это нависающий над водой участок дерновины или корни околоводных деревьев, реже – упавший в ручей ствол дерева. Обычно карликовые самцы обитают в нишах под подмытыми берегами, тем самым в подавляющем большинстве случаев выбирают на плёсе точку с укрытиями типа “крыша над головой”. Как правило, в месте расположения карликового самца скорость течения составляет 0.53 ± 0.11 м/с ($n = 44$). Донный субстрат не имеет решающего значения при выборе биотопа, примерно в 60% случаев обнаружения карликовых самцов дно было сложено песком и гравием, реже – крупной галькой (~35%) или на дне были валуны. Почти всегда карликовые самцы держались в среднем слое воды между дном и поверхностью. В притоках р. Коль карликовые самцы кунджи – одиночные хищники, >70% их рациона составляет молодь мальмы и кижуча (табл. 3). На основании наблюдений и целевых обловов удебными снастями установлено, что свою добычу карликовые самцы схватывают у берега, совершая броски из своего укрытия, и после успешной охоты стремятся немедленно вернуться обратно под нависающий берег. Карликовые самцы активно питаются в летний период, но прекращают питание в период нереста.

В р. Кехта карликовые самцы кунджи обнаружены в участках среднего и верхнего течения. Из-за строения и больших размеров основного русла реки их биотоп несколько иной, чем в притоках р. Коль. В верхнем течении р. Кехта, где дно сложено крупнообломочным материалом (валуны размером до 60 см и глыбы с острыми краями), карликовые самцы располагаются в углублениях-“цирках” между крупных валунов на перекатах, будучи укрытыми со всех сторон. Однако как таковой “крыши над головой” у карликовых самцов нет, но над верхней границей валунов всегда имеется локальный

Таблица 3. Характеристика питания внутрипопуляционных группировок кунджи *Salvelinus leucomaenis* (доля компонента, % массы пищи) в бассейнах рек Коль и Кехта (соответственно до черты и после)

Показатель	Сеголетки 0+	Пестрятки		Карликовые самцы*	Речные реодромные**	Анадромные***
		1+	2+			
Личинки Chironomidae и мошек Simuliidae	23/22	9/6	7/1	1/–		
Личинки Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera	34/25	21/20	16/14	9/5	7	
Икра тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp.	27/27	27/21	22/18	11/10	12	
Имаго и личинки наземных насекомых	12/21	14/20	13/21	8/5	<1	
Сеголетки мальмы *Salvelinus malma FL* < 50 мм	4/5	16/18	21/20	23/26	15	
Сеголетки кижуча *O. kisutch FL* < 70 мм		13/15	18/18	18/23	11	
Пестрятки мальмы *FL* > 50 мм			2/6	18/19	26	
Пестрятки кижуча *FL* > 70 мм			1/1	12/12	23	
Покатная молодь горбуши *O. gorbuscha* и кеты *O. keta*			–/1		5	11/18
Морские мизиды (Mysidae)						12/27
Молодь звёздчатой камбалы *Platichthys stellatus FL* 70–130 мм						56/43
Молодь желтопёрой камбалы *Limanda aspera FL* 80–90 мм						<1/–
Молодь рогатковых (Cottidae) *FL* 80–110 мм						8/10
Молодь наваги *Eleginus gracilis FL* 100–150 мм						4/–
Мойва *Mallotus villosus catervarius FL* 120–190 мм						3/–
Трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus FL* 60–90 мм						3/<1
Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius FL* 40–60 мм						<1/<1
Колючий люмпен *Acantholumpenus mackayi FL* 200–250 мм						<1/–
Число рыб, экз.	88/30	124/50	35/30	21/15	23/–	28/30

Примечание. * Август, особи двух возрастных классов – 3+ и 4+; ** только для р. Коль: летний период, июль–август, в целом по группировке, возраст рыб 4+–8+, *FL* 270–430 мм; *** период морского нагула – конец июня–август, в целом по группировке, 5+–8+, *FL* 400–650 мм.

Таблица 4. Параметры отдельных участков нерестовых притоков реки Коль и относительная численность на них карликовых самцов (до черты) и пестряток (после черты) кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и симы *Oncorhynchus masou*

Приток	Длина	Ширина	Глубина средняя	Площадь, м^2	Число рыб, экз.		
	м				кунджа	мальма	сима
Река Красная	271.8	3.6	0.33	993.6	3/583	72/825	24/552
Ручей:							
– Глинистый	188.5	2.6	0.30	511.4	2/301	41/637	8/279
– Сквичик	201.5	3.5	0.36	734.8	2/469	55/751	11/412
– Симовый	233.5	2.6	0.32	642.6	4/388	48/722	22/433

водный вихрь. Обычно над биотопом глубина потока составляет 0.3–0.5 (в среднем 0.39) м, его скорость над верхней кромкой валунов – 0.6–0.8 (в среднем 0.73) м/с. На одном перекате шириной 15–17 м и длиной 10–12 м могут располагаться два–три карликовых самца кунджи, разобщённых расстояниями в 8–10 м. На плёсах р. Кехта карликовые самцы не обнаружены даже в том случае, когда имеются упавшие в воду небольшие стволы деревьев или подмытые берега. Численность карликовых самцов кунджи существенно ниже, чем таковых мальмы и симы *O. masou* – обычно на перекатах на одного карликового самца кунджи приходится 15–20 карликовых самцов мальмы и до десяти карликовых самцов симы. Как и в притоках р. Коль, в русле р. Кехта карликовые самцы кунджи потребляют в основном рыбную пищу. Перекаты верхнего течения р. Кехта, сложенные валунами, также населяет молодь разных видов лососёвых рыб (прежде всего, молодь мальмы и кижуча), которая является основным кормом для карликовых самцов кунджи. Примечательно, что ни разу не был установлен факт поедания карликовыми самцами кунджи сеголеток и пестряток микижи, которые по численности сопоставимы с молодью мальмы и кижуча.

Речные реодромные особи обнаружены только в бассейне р. Коль. Они имеют плоскую массивную голову (23–24% *FL*), изогнутую вверх верхнюю челюсть, цилиндрическое тело, овальный хвостовой стебель, усечённый или даже слегка овальный хвостовой плавник, широкие веерообразные грудные плавники, спинной и анальный плавники имеют выпуклый неровный наружный край. Окраска покровительственная – тело имеет серовато-оливковый фон, брюхо серое; пятна на боках тела светлые или светло-серые, слабо контрастные; червеобразные светлые пятна на спине (характерный признак проходных особей) выражены слабо, чаще встречаются слегка вытянутые пятна с неровным краем (рис. 2). Во время нереста тело речных реодромных рыб становится тёмно-серым; голова, включая нижнюю челюсть, чёрной; все плавники – почти чёрными с голубоватым отливом; первый луч грудных, брюшных и анального, а также нижние неветвистые лучи хвостового плавников становятся молочно-белыми и резко контрастируют с остальной их частью. Пятна на боках тела приобретают светло-розовый цвет. Речные реодромные самцы имеют более тёмную окраску в период нереста по сравнению с самками.

Речные реодромные особи кунджи обитают в основном русле реки и крайне редко в крупных боковых протоках. Типичный их биотоп – глубокий ламинарный участок крупного плёса (глубина 1.3–3.0, в среднем 1.7 ± 0.2 м), где скорость течения в межень (июль–сентябрь) составляет 0.5–0.6 м/с и где имеются упавшие в воду деревья или завалы деревьев. В таких местах было >95% поимок речной реодромной кунджи. Рыбы располагались в придонном слое воды под упавшими стволами или “в полводы” среди ветвей и стволов, почти всегда над рыбой была “крыша над головой”, как и у карликовых самцов в притоках. Речная реодромная кунджа ведёт одиночный и скрытный образ жизни, редко в крупных заломах держатся по две–три особи. Это хищник, из укрытий совершающий выходы в сторону высокого берега, где в межень потребляет молодь мальмы (~40% рациона), реже – кижуча (~30%) (табл. 3) и единично – молодь других видов лососёвых (чавыча *O. tshawytscha*, нерка *O. nerka*), стараясь находиться в зоне глубокой воды. В отличие от мальмы речная реодромная кунджа в русле реки переходит на питание икрой тихоокеанских лососей только в годы урожайного поколения горбуши, доля икры в пищевом комке составляет ~12% (в среднем по годам, данные для середины–конца августа).

Речная реодромная кунджа приурочена преимущественно к среднему течению реки, ~80% её поимок были отмечены в основном русле на участке 20–80 км от устья. В зоне предгорных участков, где широких и спокойных плёсов немного, она редка. Во все годы наблюдений речные реодромные особи кунджи не были встречены и в самых нижних участках реки. В летнее время в реке они не совершают значительных перемеще-

ний, почти в 100% случаев после вылова особи в конкретном месте обитания другая особь там не появлялась до осеннего паводка или появлялась только в следующем году. Перераспределение речных реодромных рыб в реке связано с паводками или нерестом: половозрелая часть этих рыб в конце августа–начале сентября заходит в притоки, а после нереста, в середине сентября, скатывается обратно в основное русло и занимает новые русловые биотопы. Таким образом, речная реодромная кунджа в бассейне р. Коль является типичным русловым хищником, приуроченным к относительно просторным (широким и глубоким) участкам речного русла.

Численность речной реодромной кунджи в р. Коль невысокая. По оценкам нерестовых ассоциаций в разных притоках реки в разные годы, доля речных реодромных особей составляет 3–5% производителей. По данным целевых обловов завалов на плёсах, численность речных реодромных особей составляет 1–2 экз. на плёсе длиной 120–170 м.

Анадромная кунджа р. Коль в период нагула приурочена к эстуарной зоне реки со стороны моря. В первой половине лета после ската из реки смолты кунджи нагуливаются в зоне стыка фронтов солёных и пресных вод. Они совершают периодические кочёвки в сторону реки и в сторону моря в зависимости от погодных условий и состояния приливно-отливной волны. Так, в хорошую тихую погоду, когда в море формируется шлейф пресной воды поверх более плотных и холодных морских вод, кунджу можно встретить на удалении до 3.5 км от устья реки, бóльшая часть рыб нагуливается в ~1 км от устья. При этом отмечено, что кунджа держится под слоем пресной воды в придонной, более солёной (18–22‰) зоне, где питается морскими организмами, среди которых наибольшее значение имеет молодь камбал (Pleuronectidae), а также крупные мизиды (Mysidae) (табл. 3). При сильном волнении или шторме кунджа уходит в речной лиман и концентрируется преимущественно в устьевой зоне реки. Несколько иное распределение наблюдается в конце июня–начале июля. В этот короткий промежуток времени кунджа сосредоточена в устьевой зоне реки, где питается покатной молодью тихоокеанских лососей. Однако очень быстро по сравнению с другими видами (эстуарной и речной эстуарной микижей и мальмой) кунджа переходит на питание более крупными объектами – звёздчатой *Platichthys stellatus* и желтопёрой *Limanda aspera* камбалами и навагой *Eleginus gracilis*.

Анадромная кунджа р. Кехта приурочена преимущественно к солоноватоводному лиману, по которому совершает кочёвки в придонном слое воды. Её редко можно видеть вблизи берега, в летнее время она держится на глубине >1 м, наиболее крупные особи – в самых глубоких участках лимана на глубине 3–5 м. Её выход за пределы лимана отмечали редко и только в конце июня–начале июля, когда происходит скат молоди тихоокеанских лососей. Всего вероятнее, анадромная кунджа покидает лиман, преследуя стаи покатной молоди кеты *O. keta* и других видов лососёвых. Хотя в лимане кунджа ведёт бродячий образ жизни, не было установлено, чтобы она в течение лета покидала лиман и заходила непосредственно в реку. Зона обитания анадромной кунджи – придонный слой лимана с солёностью 12–18‰ в зависимости от фазы прилива, тогда как солёность поверхностного слоя (0–1 м) меняется от 1.5‰ в отлив до 23‰ в прилив. Основу питания кунджи в лимане р. Кехта составляет молодь рогатковых (Cottidae) и звёздчатой камбалы, а также морские мизиды (табл. 3). Во второй половине июня и до конца первой декады июля анадромная кунджа активно питается покатной молодью тихоокеанских лососей, при этом избирательности нет – это наиболее массовые виды, в основном кета. Существенную долю рациона составляют морские мизиды, которые в лимане в летнее время образуют значительные скопления. В то же время крупные особи анадромной кунджи $FL > 400$ мм потребляют почти только рыбу, мизиды в их желудках встречаются крайне редко.

Анадромная миграция кунджи из моря в сторону нерестилищ в обеих реках проходит в августе. В отличие от других видов проходных лососёвых рыб выраженного нерестового хода у кунджи в р. Коль не наблюдается. Проходные особи кунджи идут поодиночке или по 2–4 экз., как правило, вдоль обрывистого берега, стремясь двигаться в стороне от мигрирующей горбуши и кеты. Чаще всего идущую вверх по течению анадромную кунджу можно встретить вдоль обрывистых берегов, сильно захламлённых древесным материалом, она избегает мелководий вдоль пологого берега или русловых отмелей у речных осерёдков. На короткий период анадромная кунджа может концентрироваться в крупных глубоких и широких подперекатных ямах, но только тогда, когда в них нет скоплений тихоокеанских лососей. В целом мигрирующая вверх по течению анадромная кунджа в р. Коль ведёт весьма скрытный образ жизни. По данным подводных наблюдений, особи кунджи очень плотно ассоциированы с дном реки, особенно там, где низкая освещённость из-за завалов или свисающих над водой ветвей деревьев. Часто особи анадромной кунджи располагаются на плёсах среди завалов деревьев – там же, где обитает речная реодромная кунджа. Были установлены случаи, когда при движении анадромной кунджи от завалов вверх по течению за ними начинали мигрировать особи речной реодромной кунджи, образуя совместные стаи. В условиях подводного полумрака окраска обеспечивает ей высокоэффективную маскировку. Кунджа очень редко поднимается в сред-

Таблица 5. Возрастной состав группировок кунджи *Salvelinus leucomaenis* из рек Коль и Кехта (среднемноголетние данные, 2003–2008), %

Возраст	Река Коль	Река Кехта
	Карликовые самцы	
3+	41.6	100
4+	58.4	
Число рыб, экз	361	44
	Речные реодромные	
5+	43.5	
6+	48.2	
7+	8.3	
Число рыб, экз.	120	
	Анадромные	
5+	21.5	20.4
6+	28.8	23.3
7+	23.5	25.2
8+	14.3	15.7
9+	8.3	9.3
10+	3.6	3.9
11+		2.2
Число рыб, экз.	302	209

ний слой воды. При преодолении мелководных перекатов она почти всегда стремится держаться среди валунов на дне. В конце августа анадромная и речная реодромная кунджа р. Коль концентрируются вблизи устьев нерестовых притоков, заход обеих в притоки происходит одновременно. При заходе в нерестовый приток анадромная и речная реодромная кунджа продолжают вести скрытный образ жизни, используют любые укрытия в ручье – подмытые берега, корни деревьев, завалы, нависающие дерновины. В целом обнаружить зашедших в нерестовые ручьи производителей очень трудно. В р. Коль и её притоках характер миграций и выбираемые кунджей биотопы во многом сходны с таковыми для симы, особенно в притоках. Однако к моменту анадромной миграции кунджи (середина августа) все производители симы уже гибнут после нереста.

В р. Кехта анадромная кунджа перемещается в сторону нерестилищ в течение всего августа. Выраженного хода производителей не установлено, кунджа образует группы по три–шесть разноразмерных особей, которые двигаются по самому стрежню реки на максимальной глубине в придонном слое воды. Места отдыха рыб – под крутыми подмытыми берегами или в глубоких русловых ямах. В р. Кехта анадромная кунджа всегда использует любые укрытия – упавшие в воду отдельные стволы деревьев, подмытый берег, крупные куски берега, сползшие в воду и другие. При достижении участков среднего течения, где расположены её нерестилища, анадромные особи кунджи размещаются в подперекатных ямах на максимальной глубине. В р. Кехта, которая по сравнению с р. Коль отличается меньшими размерами и глубиной, кунджа ведёт ещё более скрытный образ жизни.

Возрастной, размерно-весовой и половой состав кунджи. В р. Коль карликовые самцы кунджи принадлежат к двум возрастным классам 3+ и 4+, в р. Кехта обнаружены карликовые самцы только четырёхлетнего возраста. Речные реодромные рыбы вступают в нерестовое стадо в шестилетнем возрасте (5+), их максимальная продолжительность жизни не превышает восьми лет, большую часть группировки представляют рыбы возрастного класса 6+. Возрастной состав анадромных рыб наиболее сложный, половозрелая часть популяции представлена особями шести (в р. Коль) и семи (в р. Кехта) возрастных классов. Анадромные самцы и самки достигают половой зрелости после двух выходов в море (биографическая группа R.2+, где R – число полных лет в реке, 2+ – последующие два года жизни с выходами в летнее время в море), доживают до возраста 10–11 лет (табл. 5).

Карликовые самцы в обеих реках имеют наименьшие среди производителей длину и массу тела, при этом в р. Кехта их размеры несколько больше, чем в р. Коль. Длина тела речных реодромных особей из р. Коль варьирует от 257 до 436 (в среднем 336) мм, масса тела – от 250 до 850 (в среднем 443) г. Для анадромных особей в одновозрастных классах характерны наибольшие длина и масса тела (табл. 6).

По оценкам скоплений производителей на нерестилищах, среди речных реодромных рыб доля самок варьирует от 28 до 36% в разные годы и в разных притоках. Среди анадромных производителей самки несколько преобладают, их доля варьирует от 58 до 63% в разные годы.

Плодовитость самок. В р. Коль у самок анадромной кунджи *FL* 410–613 мм плодовитость варьирует от 1472 до 3256 (в среднем 2234.2) икринок ($n = 75$), у речных реодромных самок *FL* 302–436 мм – от 356 до 1223 (в среднем 802.4) икринок ($n = 25$) (рис. 3). Плодовитость самок коррелирует с размерами особей: $r = 0.82 \pm 0.038$, $p < 0.01$ у речных реодромных самок; $r = 0.86 \pm 0.041$, $p < 0.01$ – у анадромных. Индивидуальная плодовитость речных реодромных самок существенно ниже, чем анадромных. Диаметр икринки у анадромных самок варьирует от 4.61 до 5.32 (в среднем 5.04 ± 0.08) мм, у речных реодромных самок – от 4.42 до 5.24 (в среднем 4.92 ± 0.07) мм, различия недостоверны ($t_{st} = 1.13$, $p > 0.95$). Анадромные и речные реодромные самки различаются по цвету икринок – у первых они имеют оранжевый цвет, у вторых – бледно-жёлтый. Плодовитость самок анадромной кунджи р. Кехта *FL* 465–690 мм варьирует от

Таблица 6. Длина (*FL*) и масса тела половозрелой кунджи *Salvelinus leucomaenis* разных группировок из рек Коль и Кехта

Возраст	Река Коль			Река Кехта		
	FL, мм	Масса, г	Число рыб, экз	*FL*, мм	Масса, г	Число рыб, экз
	Карликовые самцы					
3+	198.5 (188–217)	103.6 (92–131)	179	207.3 (190–222)	122.3 (108–185)	38
4+	232.8 (223–247)	134.5 (105–155)	156			
	Речные реодромные					
5+	285.4 (257–374)	260.5 (250–500)	35			
6+	327.1 (285–400)	377.5 (284–704)	32			
7+	410.6 (380–436)	660.7 (455–850)	10			
	Анадромные					
5+	380.5 (298–486)	505.7 (304–1050)	65	401.8 (355–461)	661.0 (442–1000)	42
6+	461.1 (386–590)	902.8 (480–2000)	52	471.7 (431–528)	1063.4 (722–1631)	45
7+	522.8 (430–564)	1450.2 (933–2200)	73	533.5 (442–623)	1614.4 (720–2300)	49

Примечание. Перед скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования показателя.

1432 до 3887 (в среднем 2763.3) икринок; плодовитость определяется размерами тела ($r = 0.81 \pm 0.054$, $p < 0.01$). Диаметр икринки анадромных самок из р. Кехта варьирует от 4.74 до 5.96 (в среднем 5.76 $\pm$ $\pm$ 0.10) мм, икринки имеют более насыщенный оранжевый цвет по сравнению с таковыми у анадромных самок из р. Коль. Это может быть связано с особенностями питания – кунджа из р. Кехта в большей степени потребляет морских ракообразных (мизид) (табл. 3).

Взаимоотношения рыб разных внутрипопуляционных группировок. В летнее время в период нагула анадромные, речные реодромные и карликовые самцы разобщены в речных системах. Однако в период нереста наблюдается формирование единой нерестовой совокупности. Нерест кунджи в притоках р. Коль проходит во второй декаде сентября. На участках, где располагаются нерестилища кунджи, речные реодромные и карликовые самцы размножаются совместно с парой проходных производителей. Обычно с одной анадромной самкой размножается один анадромный самец, один речной реодромный и один (очень редко два) карликовый самец. По нашим наблюдениям (62 случая нереста, 3 притока, 3 года), анадромный самец нерестится только с одной самкой, тогда как речные реодромные и карликовые самцы могут менять партнёра-самку и размножаться с несколькими анадромными самками. Речная реодромная самка размножается с наиболее мелкими анадромными самцами, речными реодромными и карликовыми самцами. Таким образом, все компоненты локальной популяции кунджи составляют единую систему.

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным литературы считалось, что к северу от Хоккайдо, на Камчатке и в реках материкового побережья Охотского моря внутривидовое разнообразие кунджи невысокое, а вид, за редким исключением, представлен “проходной формой” (Fausch et al., 1994; Yamamoto et al., 1999, 2000; Hosoya, 2002; Morita et al., 2013).

Результаты нашего исследования показывают, что на севере ареала в реках Камчатки локальные популяции кунджи имеют более сложную структуру, чем считалось ранее (Kawanabe, 1989; Черешнев и др., 2002). Помимо анадромных особей в по-

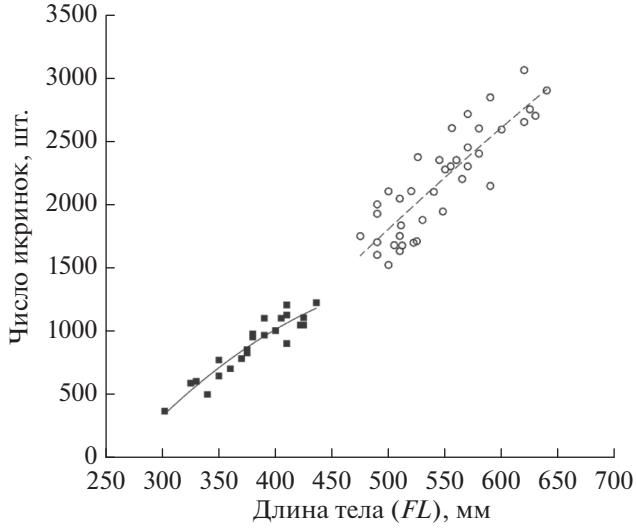


Рис. 3. Плодовитость самок кунджи *Salvelinus leucomaenis* р. Коль: (○) – анадромные, $n = 75$; (■) – речные реодромные, $n = 25$.

пуляциях присутствуют ещё и карликовые самцы, и речные реодромные рыбы, реализующие свой жизненный цикл в пресных водах. При этом карликовые самцы встречаются в обеих реках – Коль и Кехта, – как горного, так и тундрового типа. Карликовые самцы были обнаружены и в других реках Камчатки (Савваитова и др., 2007; Павлов и др., 2016). Очевидно, что карликовые самцы – универсальный пресноводный компонент структуры популяций кунджи на Камчатке в отличие от мелких "ручьевых" самок, созревающих в пресных водах в ювенильном облике, которые нами не были обнаружены. Единственная "ручьевая" популяция кунджи, представленная половозрелыми самцами и самками, обнаружена только в одном термальном ручье на восточном побережье Камчатки (Есин, Сорокин, 2012).

Анализ встречаемости в речной системе особей пресноводных группировок указывает на высокую степень мозаичности их распределения и приуроченность к специфическим биотопам. Так, карликовые самцы обнаружены только в нерестовых притоках (р. Коль) или в непосредственной близости от нерестовых участков (р. Кехта). Речные реодромные особи обнаружены только в р. Коль, причём они встречаются исключительно на глубоких плёсах, где имеются завалы и заломы. Зоной обитания анадромных рыб является устьевая зона реки и прилегающая часть моря. В результате в летнее время наблюдается пространственное разобщение рыб разных внутрипопуляционных группировок. Интегрирующим фактором становится их совместный нерест: карликовые самцы, реодромные и анадромные самцы и самки формируют единую репродуктивную совокупность, которая обеспечивает перекрёстное скрещивание.

Обращает на себя внимание то, что относительная численность рыб, реализующих свой жизненный цикл в пресных водах, в целом невелика по сравнению с анадромной группировкой, благодаря которой в основном обеспечивается воспроизводство локальной популяции. В то же время важно отметить, что в бассейне р. Коль среди речной реодромной группировки доля половозрелых самок составляет 30% и более. Наши данные говорят о том, что на севере ареала заметную долю в воспроизводство локальной популяции могут вносить самки с резидентным типом жизненной стратегии. Хотя вклад речных реодромных самок кунджи, созревающих в пресных водах, в воспроизводстве популяции существенно меньше, чем анадромных, первых можно рассматривать как важный резерв, обеспечивающий популяции дополнительную устойчивость в мозаичных условиях экосистем лососёвых рек.

Численность реодромной кунджи в р. Коль невысока, и скорее всего она является следствием ограниченности пригодных для её обитания специфических биотопов в речном бассейне. Поскольку это небольшая речная система и подходящие для обитания резидентной кунджи биотопы сосредоточены лишь на ограниченном участке среднего течения, где типичными элементами строения речного русла являются глубокие плёсы с завалами древесных стволов, которые образуют укрытия для рыб, есть все основания полагать, что именно наличие специфического биотопа – "древесный завал на глубоком плёсе" – является лимитирующим фактором для существования в р. Коль речных реодромных рыб. По нашим данным, речная реодромная кунджа по сравнению со всеми другими видами лососёвых рыб в р. Коль (микижа и мальма с резидентным типом жизненной стратегии, карликовые самцы мальмы и симы) характеризуется наиболее ярко выраженной приуроченностью к строго определённым биотопам. Ранее на выраженную тенденцию выбора биотопа "с укрытиями", в том числе и "с крышей над головой", для резидентной кунджи в реке неоднократно указывали японские исследователи (Yagyu, 2009; Hasegawa, Yamamoto, 2009; Nakamura, 2011; Miyamoto, Araki, 2019). Для некоторых рек о-вов Хоккайдо и Хонсю выявлена высокая корреляция между строением плёсов и численностью речных особей в реке (Hasegawa, Maekawa, 2008; Kikko et al., 2011).

То, что наличие биотопа "завал на плёсе" является критическим фактором для существования речной реодромной кунджи, подтверждается отсутствием рыб этой экологической группировки в р. Кехта, где таких завалов нет. Причиной тому – слабое развитие древесной растительности на берегах, менее выраженные процессы эрозии берегов за счёт слабого течения и меньшего уклона ложа. Примечательно, что и в некоторых других реках тундрового типа, сопоставимых по размерам и водности с р. Коль, речная реодромная кунджа не обнаружена, например, в р. Утхолок (Павлов и др., 2016) и р. Сопочная (наши наблюдения 1997–2002 гг.). Вероятно, именно отсутствие заломов на глубоких плёсах и является главной причиной отсутствия речной реодромной кунджи в реках тундрового типа. Таким образом, разнообразие на популяционном уровне организации у кунджи определяется геоморфологией рек, в которых обитает локальная популяция. Сходные закономерности были установлены и для микижи в реках Камчатки (Павлов и др., 2008; Кузищин, 2010).

В связи с этим есть все основания полагать, что в реках предгорного типа, где хорошо выражены русловые процессы эрозии берегов и имеются завалы древесного материала в русле, высока вероятность существования в составе локальных популяций кунджи речной реодромной группировки. Соответственно, на севере ареала "русловой" вариант жизненной стратегии у кунджи встречается более широко, чем это считалось ранее.

Полученные данные позволяют расширить представления о внутривидовой структуре кунджи в пределах ареала. Ранее считалось, что разнообразные внутрипопуляционные группировки (анадромные, речные реодромные, карликовые обоеполые ручьевые, карликовые самцы) у кунджи встречаются только в водоёмах бассейна Японского моря, который рассматривается зоной экологического оптимума. В частности, подчёркивалось, что наибольшее разнообразие кунджи в южных участках ареала обусловлено её теплолюбивостью (Kawanabe, 1989; Yamamoto et al., 1996; Morita et al., 2000; Morita, Morita, 2002; Morita, Yamamoto, 2002; Morita, Yokota, 2002; Рыбы ..., 2012; Morita et al., 2019). Существование единственной (пока) ручьевой обоеполой популяции кунджи на Камчатке из термального ручья также обусловлено стабильными высокими температурами в течение года (Есин, Сорокин, 2012). Однако наши данные говорят о том, что на севере ареала, на Камчатке, несмотря на более суровый климат, чем в бассейне Японского моря, разнообразие кунджи сопоставимо с таковым на юге ареала. При этом необходимо отметить, что на севере ареала соотношение анадромных и резидентных рыб в составе популяций смещено в сторону анадромных. На юге ареала в популяциях кунджи соотношение анадромных и резидентных особей либо равное, либо резидентные преобладают. По-видимому, разное соотношение анадромных и резидентных рыб на ареале кунджи можно рассматривать как проявление клинальной изменчивости, выраженной в увеличении доли резидентных особей в зоне экологического оптимума вида.

Таким образом, и на севере ареала у вида кунджа наблюдаются те же локальные адаптации, что и на юге, в бассейне Японского моря – существуют анадромные и резидентные компоненты, благодаря которым происходит освоение потенциала речной системы и поддержание полиморфизма на популяционном уровне организации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем участникам экспедиций по сбору полевого материала на реках Коль и Кехта в 2002–2008 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100-5, проекта МГУ “Ноев ковчег” (обработка материалов, подготовка сводных таблиц и рисунков), а также при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П (подготовка рукописи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волобуев В.В. 1987. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pall.) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 89–100.

Волобуев В.В., Никулин О.А. 1975. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pall.) Мотыклейского залива // Гидробиологические исследования внутренних водоёмов Северо-Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 354–375.

Волобуев В.В., Максимов В.А., Рогатных А.Ю. 1985. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pall.) // Вопр. ихтиологии. Т. 25. № 4. С. 546–552.

Грицепко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин. М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.

Груздева М.А., Малютина А.М., Кузищин К.В. и др. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 587–602. https://doi.org/10.7868/S0042875213050056

Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Там же. Т. 57. № 5. С. 534–552. https://doi.org/10.7868/S0042875217050101

Гудков П.К. 1991. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* Охотского моря // Там же. Т. 31. № 6. С. 898–909.

Гудков П.К., Скопец М.Б., Черешнев И.А. 1991. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна Охотского моря. Характеристика биологических параметров симпатрических проходных гольцов из рек залива Шелихова // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 21–36.

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

Есин Е.В., Сорокин Ю.В. 2012. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* из термального ручья, впадающего в Семлячикский лиман (Кроноцкий заповедник, Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 207–214.

Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.

Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) Камчатки и факторы среды, определяющие его особенности // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 45–56.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 347 с.

Микодина Е.В., Седова М.А., Пьянова С.В. и др. 2011. Руководство по применению анестетика “гвоздичное масло” в аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО, 64 с.

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.

Павлов Д.С., Скоробогатов А.М. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 200 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 42–49.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника "Река Коль"). М.: Т-во науч. изд. КМК, 152 с.

Павлов Д.С., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. РАН. Т. 450. № 2. С. 240–244.
https://doi.org/10.7868/S0869565213150267

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. и др. 2016. Состояние биоразнообразия лососёвых рыб и рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 322 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеоиздат, 365 с.

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

Рыбы Курильских островов. 2012. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пичугин М.Ю. и др. 2007. Систематика и биология кунджи *Salvelinus leucomaenis* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 58–71.

Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.

Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 268 с.

Bird D.J., Cowx I.G. 1993. The selection of suitable pulsed currents for electric fishing in fresh waters // Fish. Res. V. 18. № 3–4. P. 363–376.
https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90163-2

Dunham J., Baxter C., Fausch K. et al. 2008. Evolution, ecology, and conservation of dolly varden, white-spotted char, and bull trout // Fisheries. V. 33. № 11. P. 537–550.
https://doi.org/10.1577/1548-8446-33.11.537

Fausch K.D., Nakano S., Ishigaki K. 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales // Oecologia. V. 100. № 1–2. P. 1–12.
https://doi.org/10.1007/BF00317124

Hasegawa K., Maekawa K. 2008. Potential of habitat complexity for mitigating interference competition between native and non-native salmonid species // Can. J. Zool. V. 86. № 5. P. 386–393.
https://doi.org/10.1139/Z08-015

Hasegawa K., Yamamoto S. 2009. Effects of competitor density and physical habitat structure on the competitive intensity of territorial white spotted charr *Salvelinus leucomaenis* // J. Fish Biol. V. 74. № 1. P. 213–219.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02133.x

Hosoya K. 2002. Salmonidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press, P. 299–304.

Kawanabe H. 1989. Japanese char(r)s and masu salmon problems: a review // Physiol. Ecol. Japan. Spec. V. 1. P. 13–24.

Kikko T., Kai Y., Nakayama K. 2009. Relationships among tributary length, census population size and genetic variability of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in the Lake Biwa water system // Ichthyol. Res. V. 56. № 1. P. 100–104.
https://doi.org/10.1007/s10228-008-0063-0

Kikko T., Kataoka Y., Nishimori K. et al. 2011. Size at maturity of fluvial white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, around the Lake Biwa water system varies with habitat size // Ibid. V. 58. № 4. P. 370–376.
https://doi.org/10.1007/s10228-011-0229-z

Kouřil J., Mikodina E., Mikulin A. et al. 2009. Different sensitivity between adult salmonids fish species and grayling to an anaesthetic clove oil // Abstr. Internat. Conf. "Aquaculture Europe 2009". Trondheim, Norway. P. 89.

Morita K., Morita S.H.M. 2002. Rule of age and size at maturity: individual variation in the maturation history of resident white-spotted charr // J. Fish Biol. V. 61. № 5. P. 1230–1238.
https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2138

Morita K., Yamamoto S. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations // Conserv. Biol. V. 16. № 5. P. 1318–1323.
https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01476.x

Morita K., Yokota A. 2002. Population viability of stream-resident salmonids after habitat fragmentation: a case study with white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) by an individual-based model // Ecol. Modell. V. 155. № 1. P. 85–94.
https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00128-X

Morita K., Yamamoto S., Hoshino N. 2000. Extreme life history change of white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) after damming // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № 6. P. 1300–1306.
https://doi.org/10.1139/f00-050

Morita K., Morita S.H., Nagasawa T., Kuroki M. 2013. Migratory patterns of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* in Eastern Hokkaido, Japan: the solution to a mystery? // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 809–819.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100068

Morita K., Sahashi G., Miya M. et al. 2019. Ongoing localized extinctions of stream-dwelling whitespotted charr populations in small dammed-off habitats of Hokkaido Island, Japan // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 207–213.
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3891-1

Miyamoto K., Araki H. 2019. Effects of water depth and structural complexity on survival and settlement of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) // Ibid. V. 840. № 1. P. 103–112.
https://doi.org/10.1007/s10750-019-3887-x

Nakajima M., Fujio Y. 1995. Genetic differentiation among local populations of Japanese char *Salvelinus leucomaenis* // Fish. Sci. V. 61. № 1. P. 11–15.
https://doi.org/10.2331/fishsci.61.11

Nakamura T. 2003. Meristic and morphometric variations in fluvial Japanese charr between river systems and among tributaries of a river system // Environ. Biol. Fish. V. 66. № 2. P. 133–141.
https://doi.org/10.1023/A:1023674523652

Nakamura T. 2011. Relationships between physical characteristics of pools and the residency of stream-dwelling white-spotted charr // Aquac. Sci. V. 59. № 3. P. 427–433.
https://doi.org/10.11233/aquaculturesci.59.427

Yagyu M. 2009. Foraging microhabitat of Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, in a mountain stream // Jpn. J. Ichthyol. V. 56. № 2. P. 111–118.
https://doi.org/10.11369/jji.56.111

Yamaguchi K., Nakajima M., Taniguchi N. 2010. Loss of genetic variation and increased population differentiation in geographically peripheral populations of Japanese char *Salvelinus leucomaenis* // Aquaculture. V. 308. Suppl. 1. P. S20–S27.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.07.032

Yamaguchi K., Nakajima M., Taniguchi N. 2016. Population structure and conservation genetics of anadromous white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) on Hokkaido Island: detection of isolation-by-distance. // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 6–7. 513–525.
https://doi.org/10.1007/s10641-016-0494-9

Yamamoto S., Morita K. 2002. Interpopulation comparison of size and age at smolting of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis* // Ecol. Freshw. Fish. V. 11. № 4. P. 281–284.
https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2002.00021.x

Yamamoto S., Takahashi I., Kitano S., Goto A. 1996. Residual female parr in an anadromous population of white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* in southern Hokkaido, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 43. № 4. P. 101–104.
https://doi.org/10.11369/jji1950.43.101

Yamamoto S., Morita K., Goto A. 1999. Geographic variations in life-history characteristics of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) // Can. J. Zool. V. 77. № 6. P. 871–878.
https://doi.org/10.1139/z99-055

Yamamoto S., Kuhara M., Sawamoto Y., Tsukisaka M. 2000. Variation of spots in Japanese char *Salvelinus leucomaenis* in the rivers of Nagano prefecture, Japan // Bull. Nagano Pref. Fish. Exp. Stn. № 4. P. 16–23.

Yamamoto S., Morita K., Koizumi I., Maekawa K. 2004. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: spatial-temporal changes in gene frequencies // Conserv. Genet. V. 5. № 4. P. 529–538.
https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000041029.38961.a0

Zippin C. 1956. An evaluation of the removal method of estimation animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–189.
https://doi.org/10.2307/3001759

EDN: VWRSWY
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 556

УДК 597.08

ПЕРЕСМОТР МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИИ ЩИПОВОК РОДА *SABANEJEWIA* (OSTEICHTHYES: COBITIDAE)#

© 2022 г. Е. Д. Васильева[1], *, Е. Н. Соловьева[1], В. П. Васильев[2]

[1]Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия
[2]Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия
*****E-mail: vas_katerina@mail.ru*

Поступила в редакцию 02.02.2022 г.
После доработки 30.03.2022 г.
Принята к публикации 06.04.2022 г.

Филогенетические отношения видов рода *Sabanejewia*, выявленные на основании изменчивости митохондриального гена цитохрома *b* ($n = 95$) и ядерного гена RAG-1 ($n = 46$) на расширенном наборе данных, включающем *S. caspia*, *S. aralensis*, восточноевропейские и азиатские популяции ранее проанализированных видов, показывают, что *S. caspia*, *S. larvata* и *S. romanica* представляют собой три сильно различающиеся линии митохондриальной ДНК, независимо и последовательно ответвляющиеся ранее остальных клад. Однако *S. caspia* и *S. larvata* объединены в общую кладу на филогенетическом дереве, построенном на основе изменчивости RAG-1 (хотя и с низкой поддержкой), что соответствует кариологическому сходству этих видов. Из-за глубокой генетической дивергенции и наблюдаемых морфологических отличий *S. caspia* и *S. larvata* отнесены к особому новому подроду *Andrzhewia* subg. n., который характеризуется относительно коротким хвостовым стеблем, коротким рылом и специфической окраской тела. В пределах дунайско-балканского комплекса, выделяемого Пердисес с соавторами, настоящий анализ выявил монофилетическую линию митохондриальной ДНК *S. vallachica*, обнаруживающую высокую поддержку; смешанный состав других линий этого комплекса, по-видимому, связан с неразработанной системой диагностических признаков, что приводит к неправильной идентификации особей, участвующих в филогенетическом анализе. *S. baltica*, ранее считавшаяся монофилетической линией, распространённой в бассейнах Чёрного (Днестр, Днепр, Дон) и Балтийского (Висла и Одер) морей, в данном анализе представлена двумя дифференцированными филогенетическими группами. Первая группа включает особей из бассейна Балтийского моря и системы Днестра и соответствует *S. baltica* s. stricto; ко второй группе относятся особи из бассейна Дона, которых следует считать новым криптическим видом *Sabanejewia*. *S. kubanica*, *S. caucasica* и *S. aralensis* выделяются как отдельные монофилетические субклады митохондриальнойДНК, что подтверждает их видовой статус; *S. aurata* определяется как полифилетическая группа.

Ключевые слова: филогеография, цитохром *b*, RAG-1, Европа, Передняя и Средняя Азия, *Sabanejewia*.
DOI: 10.31857/S0042875222050332

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: CLWKTO
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 557

УДК 597.08

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДВУХ ВИДОВ *BRACHYHYPOPOMUS* (HYPOPOMIDAE): НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О КАРИОТИПИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ У ТРАВЯНЫХ РЫБ-НОЖЕТЕЛОК#

© 2022 г. Ф. Г. Такагуи[1, *], А. Д. Кардосо[2], Дж. Ф. Дионисио[1], О. А. Шибатта[3], Л. Джулиано-Каэтано[1]

[1]Государственный университет Лондрины, Лондрина, Бразилия
[2]Институт биологических наук Государственного университета Паулиста, Ботукату, Бразилия
[3]Музей зоологии Государственного университета Лондрины, Лондрина, Бразилия
**E-mail: fabiotakagui@hotmail.com*

Поступила в редакцию 01.02.2022 г.
После доработки 23.03.2022 г.
Принята к публикации 25.03.2022 г.

Среди тупоносых рыб-ножетелок семейства Hypopomidae род *Brachyhypopomus* является наиболее крупным, насчитывающим 28 видов, представители которого широко распространены в речных системах Южной Америки. Он считается монофилетическим, однако некоторые группы рода остаются сложными комплексами видов и требуют таксономической ревизии. В настоящем исследовании *Brachyhypopomus* cf. *draco* и *B. gauderio* были проанализированы с помощью методов цитогенетики, чтобы найти видоспецифические маркеры и предложить эволюционные тренды в этом роде. *Brachyhypopumus* cf. *draco* имел $2n = 26$ ($2m + 24a$) и 18S концевые участки рДНК в хромосомной паре 23. У *B. gauderio* выявлена система множественных половых хромосом, у самок $2n = 42$ ($X_1X_1X_2X_2$), у самцов $2n = 41$ (X_1X_2Y), с многочисленными ядрышкообразующими районами у особей обоего пола. Оба вида рыб-ножетелок имели сходный гетерохроматический рисунок: перицентромерные, промежуточные и концевые блоки, совпадающие с ядрышкообразующими районами. Использование программы Chromevol обнаружило, что $2n = 44$ является плезиоморфной характеристикой *Brachyhypopomus*. Эволюция кариотипа этой группы представляет собой динамический процесс, основанный на робертсоновских транслокациях, перицентрических инверсиях и интенсивной реорганизации гетерохроматических элементов.

Ключевые слова: диплоидный набор, робертсоновские транслокации, река Паранапаема, половые хромосомы, река Трамандаи, 18S рДНК.

DOI: 10.31857/S0042875222050277

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: KDZIPO
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 558

УДК 597.08

ПОДВЕРЖЕНЫ ЛИ ОСТРОВНЫЕ ИНВАЗИВНЫЕ ВИДЫ РЫБ ГЕНЕТИЧЕСКИМ ВАРИАЦИЯМ? ПРИМЕР ОСТРОВА ГЕКЧЕАДА НА ЗАПАДЕ ТУРЦИИ[#]

© 2022 г. С. Агдамар*

Школа прикладных наук Гекчеады Университета Чанаккале, Чанаккале, Турция

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

Поступила в редакцию 04.01.2022 г.
После доработки 23.03.2022 г.
Принята к публикации 04.04.2022 г.

Во всём мире отмечается распространение видов из нативного ареала в новую среду обитания. При этом географические барьеры на пути распространения инвазивных видов быстрыми темпами уничтожаются в результате действий человека из-за преднамеренных или случайных интродукций. В данном контексте для понимания сценариев инвазии ненативных видов может быть полезным использование молекулярных маркеров. Цель этого исследования – выяснить генетическое разнообразие и характер распространения ненативных видов (*Carassius gibelio*, *Gambusia holbrooki* и *Pseudorasbora parva*) из наиболее западной части Турции (о. Гекчеада) с использованием митохондриального маркера *COI*. Результаты настоящего исследования позволяют сделать три основных вывода: 1) в общей сложности было обнаружено 13 гаплотипов *COI*, из которых 11 были уникальными; 2) высокое генетическое разнообразие было выявлено у всех ненативных видов (h = 0.680 для *C. gibelio*, h = 0.776 для *G. holbrooki* и h = 0.479 для *P. parva*); 3) ненативные виды, возможно, проникли в Турцию сначала из Европы (т.е. из зоны инвазии) после того, как были завезены из своих родных районов распространения, а затем уже на о. Гекчеада из материковой части (т.е. из Анатолии) в результате обычной практики рыборазведения. Результаты настоящего исследования показали, что ненативные виды появились на острове в результате вселения или всё ещё продолжают вселяться на остров. Если результаты этого исследования будут востребованы, то деятельность по управлению процессами биологических инвазий на острове может быть организована лучше.

Ключевые слова: ненативные виды, островная экосистема, генетическое разнообразие, многократные интродукции, цитохромоксидаза I.

DOI: 10.31857/S0042875222050022

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: QVFHTU
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 559–571

УДК 597.58.591.9.591.52

ВИДОВОЙ СОСТАВ, ЧИСЛЕННОСТЬ, ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И РАЗМЕРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЫБ РОДА *LIPARIS* (LIPARIDAE) В МОРЯХ ВОСТОЧНО-СИБИРСКОМ И ЛАПТЕВЫХ

© 2022 г. Е. В. Смирнова[1, *], Н. В. Чернова[2], О. В. Карамушко[1]

[1]*Мурманский морской биологический институт РАН – ММБИ РАН, Мурманск, Россия*

[2]*Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия*

*****E-mail: smirnova@mmbi.info*

Поступила в редакцию 07.10.2021 г.
После доработки 27.10.2021 г.
Принята к публикации 30.10.2021 г.

Представлены сведения о распределении и встречаемости трёх видов липарисов – *Liparis bathyarcticus* Parr, 1931, *L.* cf. *fabricii* Krøyer, 1847 и *L. tunicatus* Reinhardt, 1836 на шельфе моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря в зависимости от температуры, солёности и типов грунтов по данным траловых съёмок 2014 и 2017 гг. Наиболее распространённым видом на обследованной акватории является *L.* cf. *fabricii* с частотой встречаемости в море Лаптевых – 22.4%, в Восточно-Сибирском море – 24.7%. Общие относительные численность и биомасса всех видов липарисов в Восточно-Сибирском море (377.7 экз/км^2 и 9.14 кг/км^2) были несколько выше, чем в море Лаптевых (326 экз/км^2 и 8.32 кг/км^2). Максимальная длина *L. tunicatus* в Восточно-Сибирском море (172 мм) превышает известную ранее (160 мм). Средние значения длины и массы рыб всех трёх видов липарисов в Восточно-Сибирском море больше, чем в море Лаптевых.

Ключевые слова: Liparis bathyarcticus, *Liparis* cf. *fabricii*, *Liparis tunicatus*, распределение, экология, море Лаптевых, Восточно-Сибирское море.

DOI: 10.31857/S0042875222050241

Представители рода *Liparis* являются одним из значимых структурных элементов арктической ихтиофауны (Карамушко, 2013), хотя их разнообразие в северных морях России ограничено небольшим числом видов (табл. 1). В морях Восточно-Сибирском и Лаптевых в настоящее время указывают четыре из них: *L. bathyarcticus* Parr, 1931, *L. fabricii* Krøyer, 1847, *L. laptevi* Popov, 1933 и *L. tunicatus* Reinhardt, 1836 (Андрияшев, 1954; Чернова, 1991, 2018; Орлов и др., 2020а, 2020б). Общие сведения об этих рыбах можно найти в ряде сводных работ (Андрияшев, 1954; Able, McAllister, 1980; Чернова, 1991, 2013а, 2013б; Парин и др., 2014). При этом следует иметь в виду, что представления о видах и их номенклатура претерпели заметные изменения. Ранее в арктических морях различали два вида липарисов: все экземпляры со светлым перитонеумом относили к *L. liparis* (Linnaeus, 1766), а особей с чёрным перитонеумом – к *L. koefoedi* Parr, 1931 (Андрияшев, 1954). Затем в ревизии канадских авторов (Able, McAllister, 1980; Able, 1990) широко распространённый вид *L. liparis* (описанный из европейских бореальных вод) был разделён с выделением в Арктике холодолюбивого *L. tunicatus*. Чернобрюхого липариса *L. koefoedi* из вод архипелага Шпицберген авторы посчитали идентичным описанному ранее из тех же вод *L. fabricii*. В синонимы последнего включили также имеющего пигментированную брюшину *L. laptevi* Popov 1933 из моря Лаптевых (Able, 1990). Липарис Парра из вод архипелага Шпицберген, имеющий светлый перитонеум и описанный как подвид *L. liparis bathyarcticus*, был в этой ревизии включён в синонимы дальневосточного горбатого липариса *L. gibbus* Bean 1881 на основании наличия у обоих длинного жаберного отверстия и формы зубов (что отличает их от короткожаберных *L. liparis* и *L. tunicatus*). В результате в сибирской Арктике упомянутые авторы указывали три вида липарисов: *L. tunicatus*, *L. gibbus* и *L. fabricii*. Этим представлениям следовали некоторое время (Антонов, Чернова, 1989; Чернова, 1991; Chernova, Neyelov, 1995). Затем были найдены различия между *L. bathyarcticus* и *L. gibbus* по признакам ольфакторной системы, имеющим диагностическое значение в группе липаровых: для *L. bathyarcticus* характерен уменьшенный диаметр ноздрей задней пары (они в два раза меньше передних ноздрей, имеют вид небольшой поры); а у лектотипа *L. gibbus* (USNM 24047, восточная часть Берингова моря, о. Св. Павла, Прибыло-

Таблица 1. Видовой состав рыб рода *Liparis* в северных морях России (Андрияшев, 1954; Чернова, 1991, 2018; Datsky, 2015; Mecklenburg et al., 2018; Randall et al., 2019; Орлов и др., 2020а, 2020б)

№	Вид	Море					
		Баренцево	Белое	Карское	Лаптевых	Восточно-Сибирское	Чукотское
1	*L. bathyarcticus* Parr 1931 – липарис Парра	+	+	+	+	+	+
2	*L.* cf. *fabricii* Krøyer 1847 – чернобрюхий липарис	+	+	+	+	+	+
3	*L. gibbus* Bean 1881 – горбатый липарис	–	–	–	–	–	+
4	*L. laptevi* Popov, 1933 – лаптевоморский липарис	–	–	+	+	+	–
5	*L. liparis* (Linnaeus, 1766) – европейский липарис	+	–	–	–	–	–
6	*L. montagui* (Donovan, 1804) – липарис Монтегю	+	–	–	–	–	–
7	*L. ochotensis* Schmidt, 1904 – охотский липарис	–	–	–	–	–	+
8	*L. tunicatus* Reinhardt 1836 – гренландский липарис	+	+	+	+	+	+
	Всего	5	3	4	4	4	5

вы о-ва) ноздри задней пары по диаметру сходны с передними, на крае имеется клапановидный вырост (Chernova, 2008; Чернова, 2008, 2018). В настоящее время *L. bathyarcticus* и *L. gibbus* принимают как самостоятельные виды (Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2018).

Экземпляры, имеющие чёрную пигментацию перитонеума и простые (у половозрелых особей) зубы, традиционно определяют как *L. fabricii*. В таком понимании он представляет собой видовой комплекс, включающий *L. fabricii* s. str. (перитонеум имеет серебристую гуаниновую пигментацию на чёрном фоне), *L. koefoedi* (перитонеум чернильно-чёрный, голова сжатая с боков, её ширина 63–70% длины головы), *L. laptevi* (перитонеум с разреженными меланофорами на светлом несеребристом фоне; голова широкая – 80% длины головы; спинной плавник низкий над туловищем и заметно расширяется только в хвостовой части тела) (Chernova, 2008; Чернова, 2018).

Среда обитания арктической ихтиофауны в последние два десятилетия претерпевает значительные изменения. Глобальное повышение температуры оказывает существенное влияние на Арктику, что уже привело к сокращению площади ледового покрова с 2002 по 2017 гг. на 50% (Kwok, 2018). Прежде всего, изменения коснулись мелководных шельфовых морей, в том числе Лаптевых и Восточно-Сибирского, что позволило провести исследования в районах, ранее недоступных для донных тралений (Чернова, 2015; Глебов и др., 2016а, 2016б; Орлов и др., 2020а, 2020б; Syomin, Zimina, 2020). Настоящее исследование представляет результаты обработки сборов, полученных в ходе масштабных траловых съёмок в вышеуказанных морях в 2014 и 2017 гг. Благоприятные условия навигации позволили обследовать значительную акваторию, что дало возможность оценить как разнообразие рыб в целом, так и количественные характеристики отдельных таксономических групп, являющихся неотъемлемой частью холодноводных экосистем. Результаты по бельдюговым рыбам рода *Lycodes* опубликованы ранее (Смирнова и др., 2019).

Цель настоящей работы – проанализировать распределение, экологию, размерный состав и массу рыб рода *Liparis* по результатам донных траловых съёмок в морях Восточно-Сибирском и Лаптевых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в акватории моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря на НИС “Дальние Зеленцы” (Мурманский морской биологический институт – ММБИ) в сентябре–октябре 2014 г. и августе–сентябре 2017 г. (рис. 1). Границы морей указаны в соответствии с общепринятой демаркацией акватории Мирового океана (Атлас ..., 1980).

Рельеф дна шельфа морей Восточно-Сибирского и Лаптевых в районе исследований представляет собой холмистую равнину, которая не имеет глубоких впадин и высоких поднятий, с преобладающими глубинами 20–50 м. В северной части

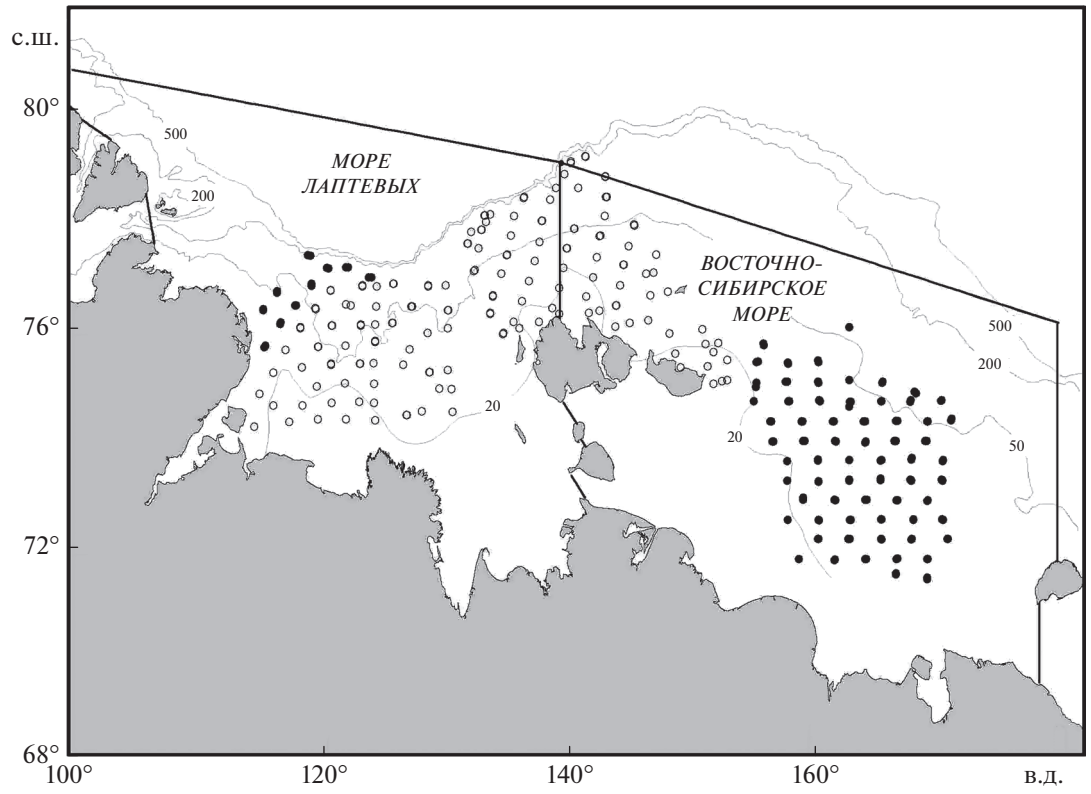


Рис. 1. Карта-схема траловых станций, выполненных в морях Восточно-Сибирском и Лаптевых в сентябре–октябре 2014 г. (○) и августе–сентябре 2017 г. (●). Здесь и на рис. 2, 3: (—) – изобаты, (—) – граница морей (по: Атлас ..., 1980).

морей на континентальном склоне глубины резко возрастают и на абиссальной равнине достигают величин >1000 м в море Лаптевых и >900 м в Восточно-Сибирском море (Залогин, Косарев, 1999). Подавляющее большинство тралений выполнено до глубины 200 м и только несколько – в самой верхней части континентального склона. Диапазон исследованных глубин составил 10–436 м в море Лаптевых и 9.3–277.0 м в Восточно-Сибирском море.

На станциях с глубинами >20 м лов осуществляли конвенционным донным тралом (чертёж 2837-00-000) с мелкоячейной (12 мм) вставкой. Длительность траления составляла 30 мин, скорость – 2.5 узла. Пелагические съёмки выполнены учётно-промысловым разноглубинным тралом, настроенным на пелагическое траление, при скорости 3.5–4.0 узла и длительности буксировки 15 мин. На станциях с глубинами <20 м использовали трал Сигсби с входной рамой 100 × 30 см (0.3 м^2) и ячеёй мешка 7 мм; продолжительность траления – 10 мин. Всего за экспедиционный период на 199 станциях от континентального склона на севере до прибрежных районов на юге проведено 312 тралений: донным и пелагическим тралами (284), тралом Сигсби (28). Липарисы встречались в 35.9% уловов. Всего поймано 393 экз. рыб рода *Liparis*.

Температуру и солёность воды измеряли на каждой станции, используя автоматический СТД-зонд SBE 19 plus (“Sea-bird Electronics”, США). Пробы грунта отбирали дночерпателем Ван-Вина. Тип грунта определяли по наиболее часто пользуемым характеристикам (Клёнова, 1960). Анализ зависимости распределения липарисов от типов грунтов выполнен только для акватории моря Лаптевых.

Общую длину тела рыб (*TL*) измеряли с точностью до 1 мм, массу – с точностью до 0.1 г. Плотность распределения липарисов по массе (относительную биомассу) рассчитывали на основании количественных данных по составу уловов и площади облова по формуле (Аксютина, 1968): $M' = M/1.852vt0.001H$, где M – фактическая масса рыб в улове за 1 ч траления, кг; v – скорость хода с тралом, узлы; t – продолжительность траления, ч; H – горизонтальное раскрытие устья трала, м; 1.852 – число километров в морской миле; 0.001 – коэффициент перевода метров в километры. По аналогичной формуле рассчитывали относительную численность рыб. Коэффициент уловистости в расчётах не использовали, так как он для применённых типов тралов и исследованных видов рыб неизвестен.

Таблица 2. Частота встречаемости (ЧВ), средняя плотность распределения, длина (*TL*) и масса рыб рода *Liparis* в уловах 2014 и 2017 гг. в морях Восточно-Сибирском и Лаптевых

Вид	*n*, экз	ЧВ, %	Плотность		*TL*, мм	Масса, г
			экз/км^2	кг/км^2		
	Море Лаптевых					
L. bathyarcticus	81	20.1	121.3	4.95	37–270 108.3 ± 7.6	1.0–327.05 4.4 ± 7.6
L. cf. *fabricii*	86	22.4	71.9	0.70	40–156 84.5 ± 2.6	0.7–53.0 10.5 ± 1.1
L. tunicatus	39	11.2	132.8	2.67	34–134 55.3 ± 3.5	1.1–31.0 3.7 ± 1.0
	Восточно-Сибирское море					
L. bathyarcticus	80	16.3	88.2	6.29	55–285 146.3 ± 7.2	2.8–358.0 76.5 ± 9.2
L. cf. *fabricii*	87	24.7	65.5	1.30	56–165 103.6 ± 2.5	1.8–89.0 19.0 ± 1.5
L. tunicatus	51	11.8	224.0	1.55	54–172 88.6 ± 3.4	2.2–83.0 12.3 ± 1.9

Примечание. *n* – общее число рыб в уловах; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка.

Русские и латинские названия рыб даны в соответствии с современной номенклатурой (Парин и др., 2014; Fricke et al., 2021), за исключением русского названия *L. bathyarcticus* – липарис Парра (по: Чернова, 2013а), поскольку предложенное для него позднее наименование “арктический” (Парин и др., 2014) прежде использовалось для вида *L. tunicatus*. За последним, во избежание путаницы, сохранено название “гренландский”, предложенное в номенклатурно-фаунистической сводке, широко вошедшей в научный обиход (Парин и др., 2014). Учитывая, что группа чернобрюхих липарисов требует таксономического уточнения и полевое определение видов этого комплекса в ходе траловых съёмок было затруднительно, чернобрюхий липарис представлен в настоящей работе как *L.* cf. *fabricii*. Следует отметить, что *L. laptevi* включён в список видового состава липарисов в морях Восточно-Сибирском и Лаптевых по результатам траловой съёмки 2019 г. (Орлов и др., 2020а, 2020б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав. Из 30 валидных родов семейства Liparidae непосредственно в Арктике встречаются только четыре (Chernova et al., 2004; Mecklenburg et al., 2018), среди которых и род *Liparis*, насчитывающий в северных морях России, от Белого до Чукотского, восемь видов (табл. 1). Наибольшее число видов отмечено в Баренцевом и Чукотском морях, наименьшее – в Белом.

В период наших исследований в уловах были встречены три вида: липарис Парра *L. bathyarcticus*, чернобрюхий *L.* cf. *fabricii* и гренландский *L. tunicatus*. Все они характерны для арктических морей, в том числе Лаптевых и Восточно-Сибирского (Андриашев, 1954; Чернова, 1991, 2013а, 2013б). Лаптевоморский липарис *L. laptevi* в наших уловах не отмечен.

Частота встречаемости и пространственное распределение. В период исследований наиболее обычным видом рода *Liparis* в море Лаптевых и Восточно-Сибирском был чернобрюхий липарис, что отмечали и ранее (Андриашев, 1954; Чернова, 1991; Орлов и др., 2020а, 2020б). Особи данного вида обнаружены в море Лаптевых в 22.4% уловов, в Восточно-Сибирском – в 24.7% (табл. 2). Чернобрюхий липарис встречался в северной части обследованной акватории, включая район севернее архипелага Новосибирские острова. Учитывая данные литературы (Чернова, 1991; Chernova, Neyelov, 1995), можно отметить, что распространение вида приурочено в большей степени к внешней части шельфа исследованных морей (рис. 2).

Наименьшая встречаемость отмечена для гренландского липариса (11.2% – в море Лаптевых и 11.8% – в Восточно-Сибирском море). В отличие от чернобрюхого липариса он не был обнаружен на севере вдоль кромки шельфа, а к северу от архипелага Новосибирские острова встречался исключительно в прибрежье (рис. 2в). Такое распределение может быть обусловлено преимуще-

ственным обитанием вида на приматериковом мелководье, бóльшая часть которого не была охвачена нашими траловыми съёмками.

Пространственное распределение липариса Парра на востоке моря Лаптевых и к северу от Новосибирских островов обширно и сходно с распределением чернобрюхого липариса, а в средней части Восточно-Сибирского моря его уловы, по сравнению с другими видами, были наименьшими (рис. 2а). Частота его встречаемости в море Лаптевых составила 20.1%, в Восточно-Сибирском море – 16.3% (табл. 2).

В целом частота встречаемости всех трёх видов *Liparis* в исследуемых морях составила 35.9%.

Относительные численность и биомасса. Средняя численность *L. bathyarcticus* составила в море Лаптевых 121.3 экз/км^2, в Восточно-Сибирском море – 88.2 экз/км^2 (табл. 2). Наибольшие значения его биомассы отмечены на обширной акватории от архипелага Новосибирские острова до свала глубин (рис. 3а). Наиболее высокая среди трёх видов липарисов средняя биомасса (6.29 кг/км^2) *L. bathyarcticus* зарегистрирована в Восточно-Сибирском море; в море Лаптевых этот показатель составил 4.95 кг/км^2.

Показатели численности чернобрюхого липариса различаются в двух морях в меньшей степени, чем у других видов (табл. 2). Распределение биомассы *L.* cf. *fabricii* менее равномерно и различается почти двукратно: 0.7 в море Лаптевых против 1.3 кг/км^2 в Восточно-Сибирском море (рис. 3б).

Хотя частота встречаемости гренландского липариса на исследованной акватории была минимальной, его относительная численность была выше, чем у других видов, составляя в среднем 132.8 экз/км^2 в море Лаптевых и 224.0 экз/км^2 в Восточно-Сибирском море (табл. 2). Наибольшие значения относительной биомассы гренландского липариса отмечены в западной части Восточно-Сибирского моря, в прибрежье Новосибирских островов и в ограниченном районе на юге моря Лаптевых (рис. 3в), а средние показатели для морей в целом составляли соответственно 1.55 и 2.67 кг/км^2.

В целом общие показатели относительной численности и биомассы всех видов липарисов в Восточно-Сибирском море были незначительно выше, чем в море Лаптевых, составляя в первом соответственно 377.7 экз/км^2 и 9.14 кг/км^2, во втором – 326 экз/км^2 и 8.32 кг/км^2.

Батиметрическое распределение. Все три вида липарисов отмечены на обследованной акватории в сходном и относительно широком диапазоне глубин, но их батиметрическое распределение несколько различалось.

Липарис Парра в море Лаптевых обнаружен на глубинах 15–307 м, в Восточно-Сибирском море – на глубинах 22–277 м, но наибольшее число особей отмечено в диапазоне 10–50 м (рис. 4а, 4б). В море Лаптевых с увеличением глубины численность и биомасса особей изменяются разнонаправленно: количественная доля особей (%) снижается,

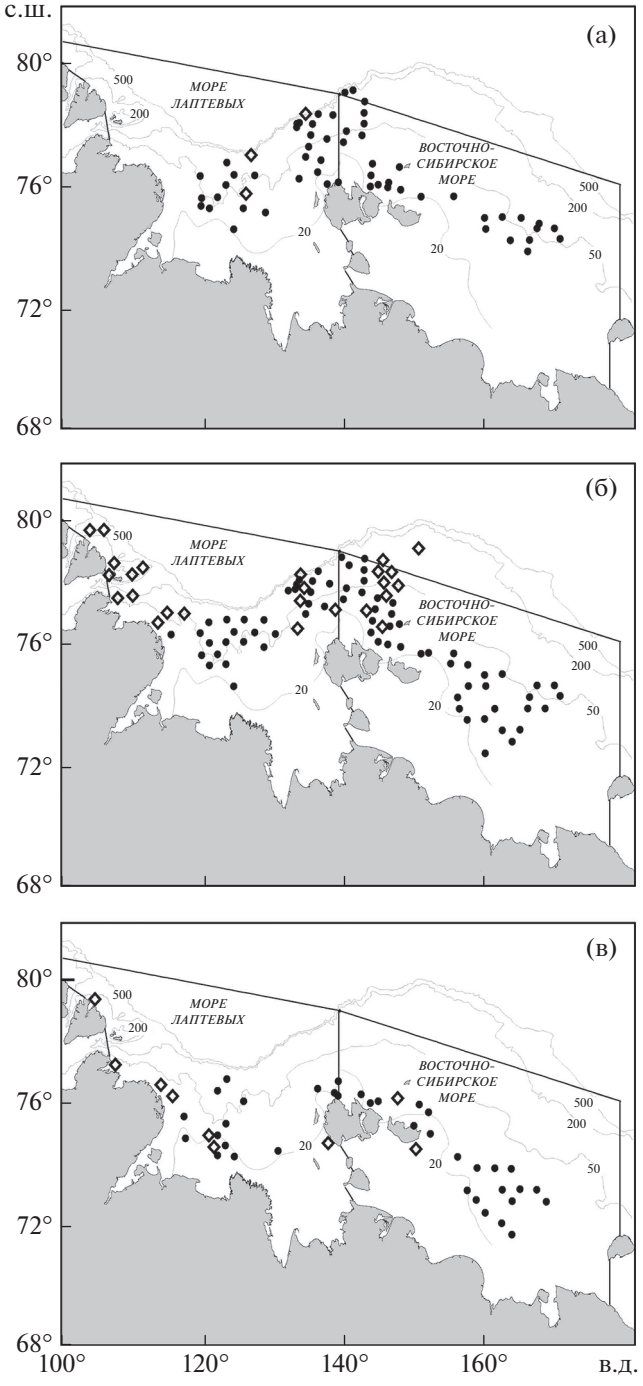


Рис. 2. Места поимок особей *Liparis bathyarcticus* (а), *L.* cf. *fabricii* (б) и *L. tunicatus* (в) в море Лаптевых и Восточно-Сибирском в 2014 и 2017 гг.: (●) – наши данные, (◇) –данные литературы по: Чернова, 1991; Chernova, Neyelov, 1995.

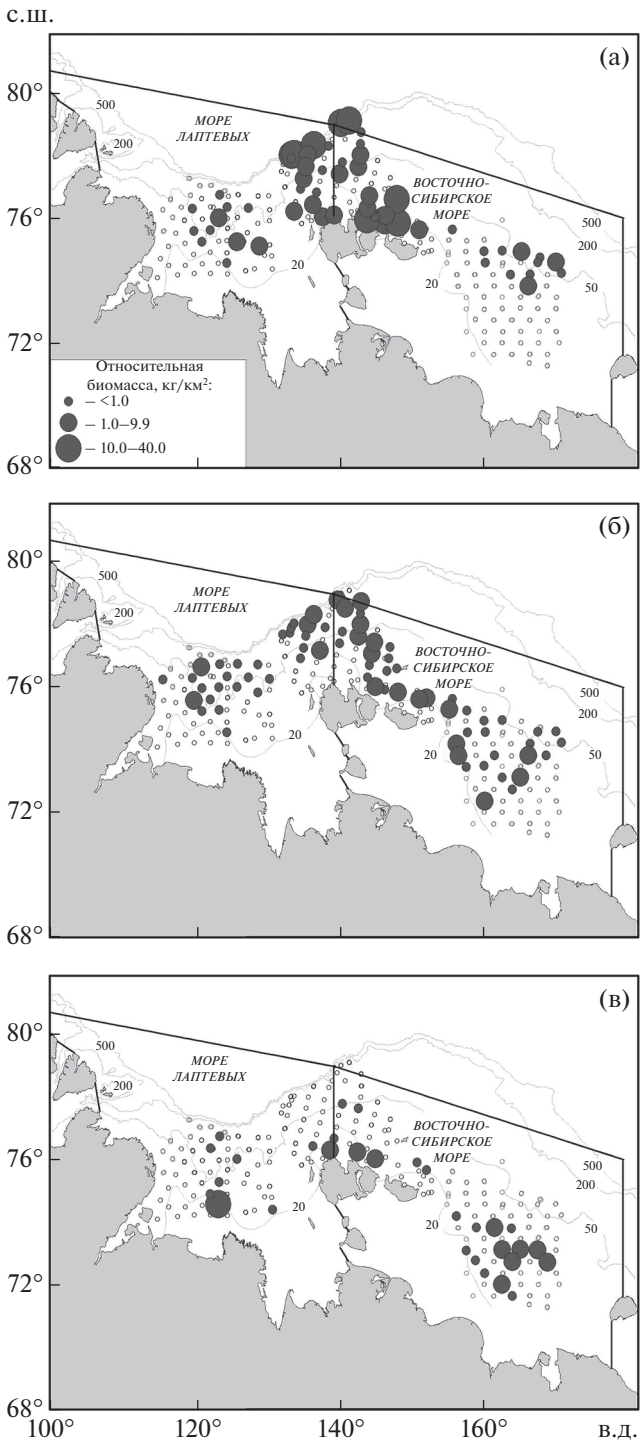


Рис. 3. Распределение *Liparis bathyarcticus* (а), *L.* cf. *fabricii* (б) и *L. tunicatus* (в) в море Лаптевых и Восточно-Сибирском в 2014 и 2017 гг. , (○) – станции без улова липарисов,

а биомасса возрастает, что связано с особенностями батиметрического распределения рыб разного размера (крупные особи держатся на бóльших глубинах, чем молодь). В Восточно-Сибирском море численность и биомасса данного вида с глубиной снижаются. В пределах своего обширного ареала липарис Парра (как *L. gibbus*) отмечен на глубинах от 0 м у Гренландии (Møller et al., 2010) до 647 м в водах Шпицбергена (Неелов, Чернова, 2005). Следует отметить, что молодь двух видов, *L. bathyarcticus* и *L. tunicatus*, легко спутать (Møller et al., 2010, наши данные), и мелкие особи, отловленные на мелководье, весьма вероятно, могут относиться к гренландскому липарису, обитающему преимущественно у побережий.

Liparis cf. *fabricii* в море Лаптевых обнаружен на глубинах 28–307 м, в Восточно-Сибирском море – 18–101 м (рис. 4в, 4г). Основная доля рыб как по количеству, так и по массе отмечена на глубинах <100 м, причём в Восточно-Сибирском море бóльшая часть особей поймана в ещё более мелководном районе – 10–50 м. Кроме того, в море Лаптевых чернобрюхий липарис обнаружен на трёх сравнительно глубоководных станциях верхней части континентального склона (191–307 м), где данный вид уже был отмечен на глубине 231–233 м (Chernova, Neyelov, 1995).

Ранее считали, что этот вид характерен для глубоких желобов в большей степени, чем для мелководий (Андрияшев, 1954), но позднее стало известно, что он широко распространён и на мелководных акваториях (Чернова, 1991). В водах Гренландии чернобрюхий липарис отмечен на глубинах 5–1460 м (Møller et al., 2010). В прибрежье архипелага Северная Земля он найден водолазным сбором на глубинах 7–20 м (Chernova et al., 2021). Указания на обнаружение чернобрюхого липариса на глубине 1880 м (Кириллов и др., 2016) вызывают сомнения, поскольку предполагается, что он был пойман в пелагиали над указанной глубиной (Able, 1990; Mecklenburg et al., 2018). Широкий батиметрический диапазон может свидетельствовать о сборном характере таксона *Liparis* cf. *fabricii*.

Liparis tunicatus – наиболее мелководный вид рода в морях Арктики. Он обнаружен практически от поверхности – 0 м (Møller et al., 2010) и мелководья – 7–13 м (Chernova et al., 2021) до глубины 620 м (Coad, Reist, 2004), но глубже 150 м встречается редко (Парин и др., 2014). В море Лаптевых и Восточно-Сибирском отмечен нами в диапазонах соответственно 10–94 и 12–54 м. Бóльшая часть рыб как по количеству, так и по массе зарегистрирована на глубинах <50 м (рис. 4д, 4е).

Температурный диапазон обитания. В морях Восточно-Сибирском и Лаптевых существенное изменение температуры с увеличением глубины отмечается только в летний период, когда верхний слой может прогреваться до 10°С (Залогин, Косарев, 1999; Экологический атлас ..., 2017). С увеличением глубины температура водных масс моря Лаптевых резко понижается и уже с горизонта

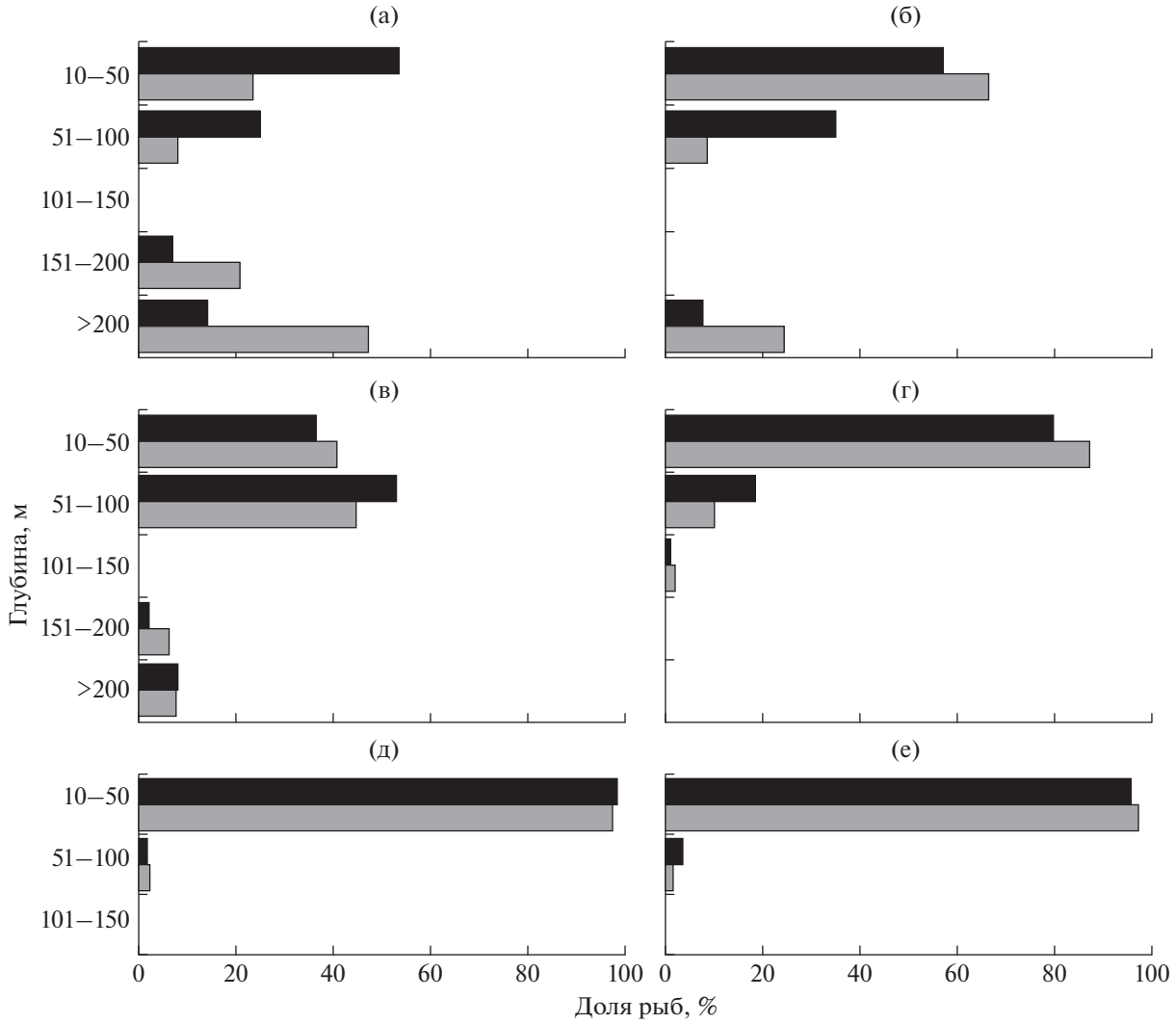


Рис. 4. Батиметрическое распределение *Liparis bathyarcticus* (а, б), *L.* cf. *fabricii* (в, г) и *L. tunicatus* (д, е) в море Лаптевых (а, в, д) и Восточно-Сибирском море (б, г, е) в 2014 и 2017 гг.: (■) – численность, (▩) – биомасса.

≤25 м имеет отрицательные значения (до –1.5°C). На континентальном склоне отрицательные значения температуры прослеживаются до глубины ~100 м и >300 м, а промежуточный слой из-за влияния тёплых атлантических вод характеризуется положительной температурой в пределах 0.6–0.8°C. В Восточно-Сибирском море температурная стратификация выражена в меньшей степени (Залогин, Косарев, 1999).

Все виды рода *Liparis*, встречающиеся в исследованных морях, относятся к арктическим (Андриашев, 1954; Парин и др., 2014) и хорошо адаптированы к отрицательным значениям температуры. Наибольший термический диапазон (6.4°C) в пределах ареала имеет *L.* cf. *fabricii*, встречающийся при температуре –1.9–+4.5°C (Чернова, 2018; Mecklenburg et al., 2018). В период исследований в море Лаптевых чернобрюхий липарис встречался при температуре –1.8–+0.45 (диапазон 2.25)°C, в Восточно-Сибирском море – –1.7–+2.8 (4.50)°C. Бóльшая часть особей в этих морях (соответственно 97 и 84%) поймана в водах с отрицательными значениями температуры (рис. 5).

Гренландский липарис в пределах ареала отмечен при температурах –1.8–+3.8°C (Jørgensen et al., 2005; Mecklenburg et al., 2018), термический диапазон вида составляет 5.6°C. В море Лаптевых вид пойман практически при таких же значениях температуры: –1.77–+3.74 (5.51)°C, причём в отличие от чернобрюхого гренландский липарис предпочитает положительные температуры (рис. 5д, 5е). В Восточно-Сибирском море гренландский липарис был пойман в водах с температурой –1.60...+4.20°C при несколько более высоком её максимальном значении: на 0.4°C выше, чем было известно для вида ранее. Термический диапазон

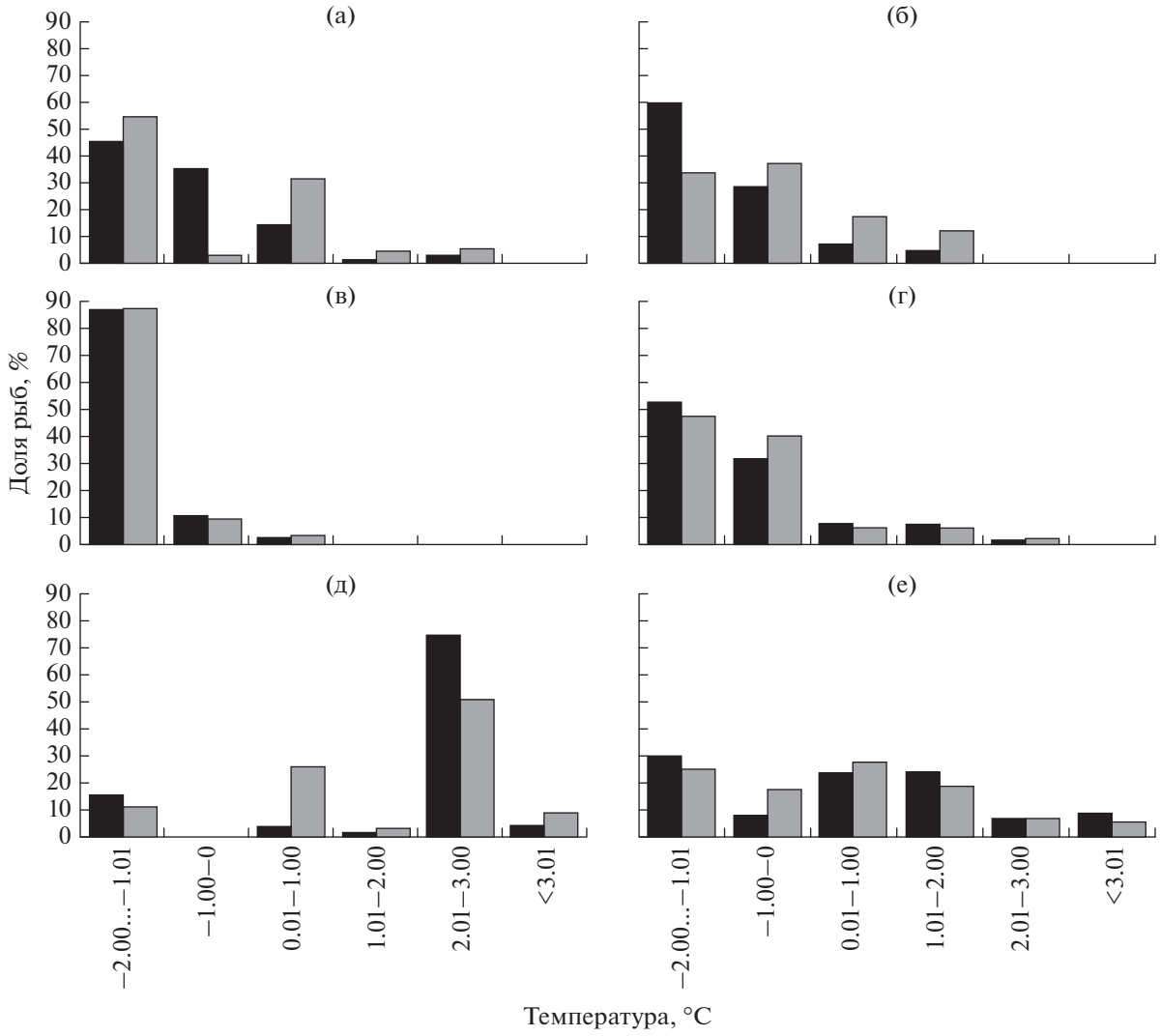


Рис. 5. Распределение *Liparis bathyarcticus* (а, б), *L.* cf. *fabricii* (в, г) и *L. tunicatus* (д, е) при разной температуре воды в море Лаптевых (а, в, д) и Восточно-Сибирском море (б, г, е) в 2014 и 2017 гг., обозначения см. на рис. 4.

(5.80°C) также больше прежнего значения. Таким образом, верхний предел положительной температуры для гренландского липариса возрос и составляет в настоящее время 4.20°C. На первый взгляд, это может показаться незначительным фактом, но только до тех пор, пока не будет затронут вопрос выживаемости вида в условиях наблюдаемого потепления Арктики.

Липарис Парра в пределах ареала встречается при температуре от −1.78 (Пономаренко, 1995) до 3.7°C (Mecklenburg et al., 2018), с термическим диапазоном 5.48°C. В море Лаптевых *L. bathyarcticus* отмечен при температуре −1.77–+2.73 (4.50)°C, в Восточно-Сибирском от −1.70 до +1.92 (3.62)°C. Бóльшая часть рыб в указанных морях (соответственно 81 и 88%) поймана в водах с отрицательными значениями температуры (рис. 5а, 5б).

Солёностный диапазон встречаемости. В море Лаптевых увеличение солёности воды наблюдается с юго-востока на северо-запад и север. Заметную роль в формировании солёностного режима моря играет приток континентальных пресных вод, ежегодный объём которого составляет от 541 (Bauch et al., 2009) до 720 км^3 (Залогин, Косарев, 1999). На мелководных южных и юго-восточных участках солёность варьирует в пределах 1–5‰, на северо-западе увеличивается до 34‰, а в среднем варьирует в пределах 20–30‰ (Залогин, Косарев, 1999). В Восточно-Сибирском море солёность воды увеличивается с юго-запада на северо-восток и от прибрежья до свала глубин. В прибрежной зоне величины поверхностной солёности составляют 18–22‰, а на севере у кромки тающих льдов – 24–26‰. В мелководных районах до глубин 20–25 м распреснение затрагивает всю толщу воды. В

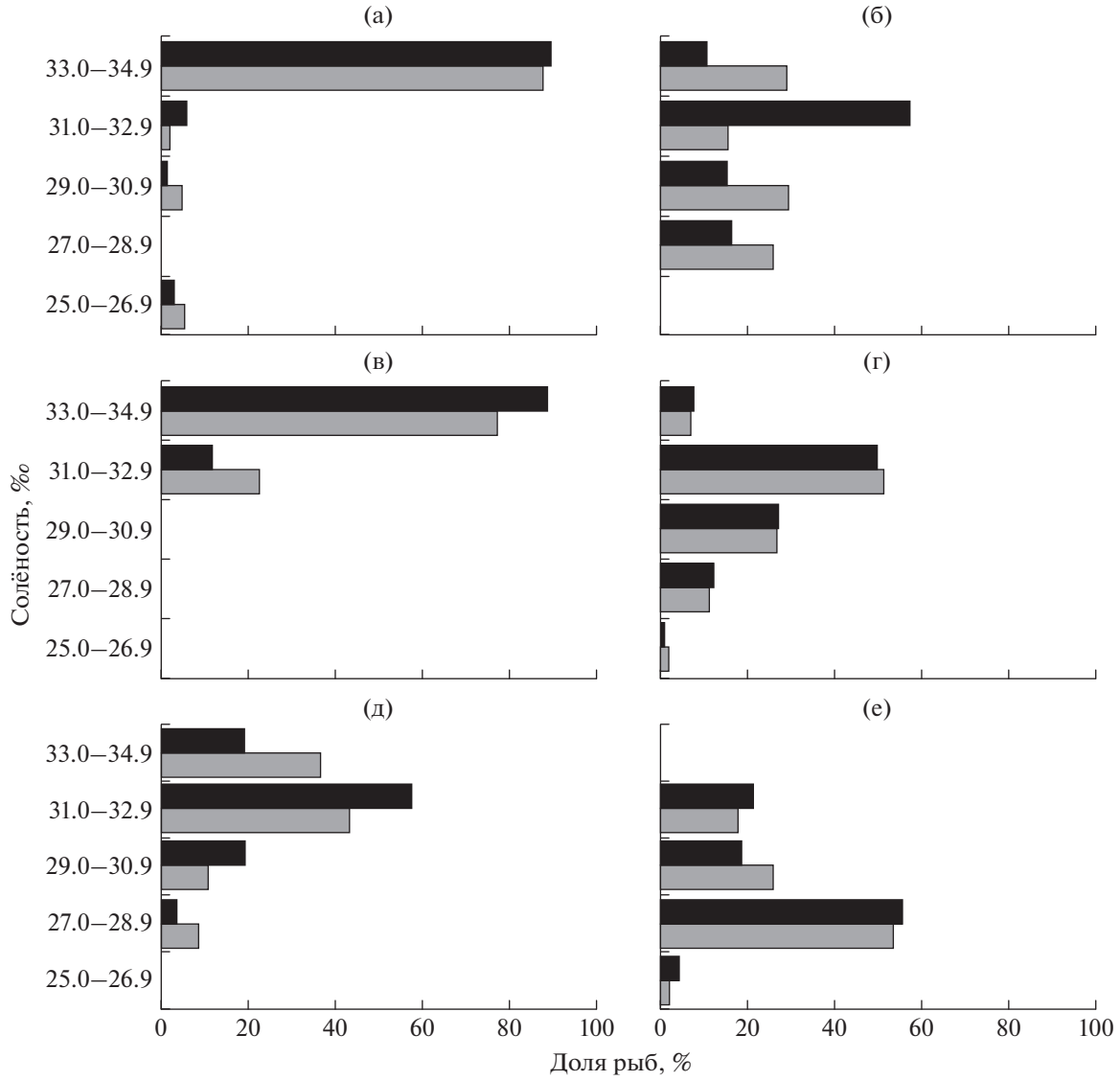


Рис. 6. Распределение *Liparis bathyarcticus* (а, б), *L.* cf. *fabricii* (в, г) и *L. tunicatus* (д, е) при разной солёности воды в море Лаптевых (а, в, д) и Восточно-Сибирском море (б, г, е), 2014 и 2017 гг., обозначения см. на рис. 4.

более глубоководных районах на севере и востоке моря на горизонтах 5–10 м (местами 10–15 м) солёность резко возрастает и далее с глубиной растёт незначительно (Залогин, Косарев, 1999). Очевидно, что обитающие в подобных условиях липарисы должны обладать определенной эвригалинностью.

Среди рассматриваемых видов наиболее эвригалинным является чернобрюхий липарис, который в пределах ареала отмечен при солёности от 24.40 (Есипов, 1952) до 35.03‰ (Неелов, Чернова, 2005). В период наших исследований в море Лаптевых вид встречался в сравнительно узком диапазоне океанической солёности – 32.52–34.76‰ (большей частью выше 33.0‰). В Восточно–Сибирском море диапазон солёности для *L.* cf. *fabricii* был заметно шире – 26.70–34.29‰, причём бóльшая часть особей зарегистрирована при солёности 29–33‰ (рис. 6).

Солёность воды, при которой отмечен липарис Парра в пределах ареала, составляет от 28.67 (Mecklenburg et al., 2018) до 34.86‰ (Chernova, Neyelov, 1995). По нашим данным, этот диапазон оказался более широким. В море Лаптевых он составляет 25.25–34.80‰ (причём до 90% особей встречались при солёности >33‰), в Восточно-Сибирском море – 27.50–34.84‰ при более равномерном распределении особей в градиенте солёности (рис. 6а, 6б).

Гренландский липарис *L. tunicatus* указан в водах с солёностью 32.4–33.5‰ (Mecklenburg et al., 2018). По нашим данным, вид более эвригалин-

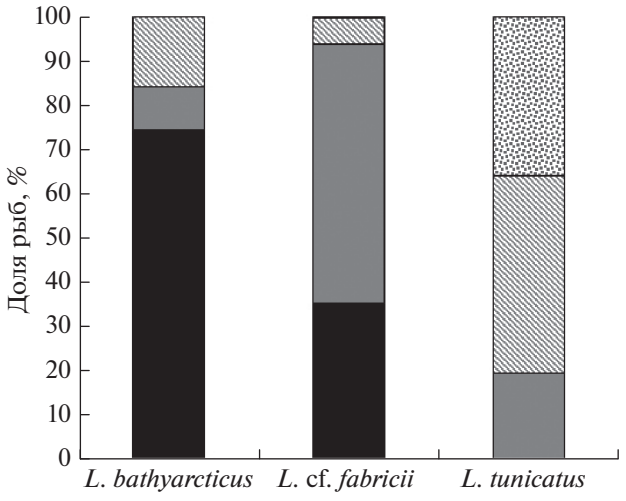


Рис. 7. Встречаемость (доля по биомассе) особей трёх видов рода *Liparis* на грунтах разных типов в море Лаптевых в 2014 и 2017 гг.: (▨) – песок, (▧) – илистый песок, (■) – песчанистый ил, (■) – ил.

ный, поскольку в море Лаптевых он обнаружен в диапазоне солёности 27.30–34.76‰ (около 80% особей – >29‰), а в Восточно-Сибирском море – 26.70–32.50‰ (более половины рыб – <29.0‰) (рис. 6д, 6е). Таким образом, диапазон солёности обитания гренландского липариса существенно шире по сравнению с имевшимися ранее данными.

Распределение по типу донных грунтов. В море Лаптевых на мелководье донные осадки состоят из песка и ила с включениями гальки и валунов, а в более глубоководных районах дно покрыто илами (Суховей, 1986; Большиянов и др., 2007). Почти все разновидности грунтов содержат в своём составе серую вязкую глину.

Полученная в процессе исследований информация о характере донных осадков в местах вылова липарисов показала, что они обитают в районах с грунтами четырёх основных типов (рис. 7). Липарис Парра был пойман преимущественно в районах с илистым дном и только изредка в местах, где донные осадки представлены песчанистым илом или илистым песком. В районах поимок чернобрюхого липариса отмечены те же типы грунтов, но в другом соотношении. Этот вид был наиболее обычным на станциях, где присутствует песчанистый ил. Гренландский липарис обитает в районах с песчаными или в разной степени заиленными грунтами (илистый песок, песчанистый ил) и не встречался в местах с илистым дном.

Размерный состав и масса тела. В районе исследований наиболее крупным видом является липарис Парра, который может достигать *TL* 287 мм (о. Ян-Майен) (Чернова, 1991, как *L. gibbus*). В Восточно-Сибирском море был пойман экземпляр почти такой же длины – 285 мм (2014 г., глубина 315 м). В целом на обследованной акватории встречались особи *TL* 37–285 мм и массой 1.0–358.0 г, причём в Восточно-Сибирском море рыбы заметно крупнее (табл. 2). Соотношение между линейными размерами (*TL*) и массой тела липариса Парра, аппроксимированное степенной функцией, показало, что рыбы одной и той же массы тела в море Лаптевых достигают при меньшей длине (рис. 8а, 8б), но показатели средней длины и массы тела рыб были выше в Восточно-Сибирском море (табл. 2). Возможно, что липарис Парра может достигать и более крупных размеров. Предположение основано на поимке в бухте Провидения особи *TL* 385 мм и определенного как *L. gibbus* (Барсуков, 1958). Но, как известно (Chernova, 2008; Чернова, 2008, 2018), после ревизии видовых характеристик горбатого липариса восстановлен статус *L. bathyarcticus*, который ранее регистрировался как *L. gibbus*. Липарис Парра может встречаться в Анадырском заливе (ЗИН 34378) и в целом на севере Берингова моря (Mecklenburg et al., 2016, 2018). Обычно размеры горбатого липариса в пределах его современного ареала не превышают 273 мм (Mecklenburg et al., 2018), поэтому крупный экземпляр, пойманный в бухте Провидения, мог быть и липарисом Парра.

Известная к настоящему времени максимальная длина чернобрюхого липариса была зафиксирована в Баренцевом море и составляет 210 мм (Wienerroither et al., 2011). Размеры рыб из наших сборов в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море заметно меньше. Длина особей в море Лаптевых варьировала в пределах 40–156 мм, а масса – 0.7–53.0 г, в Восточно-Сибирском море – соответственно 56–165 мм и 1.8–89.0 г (табл. 2). Как и у липариса Парра, максимальные и средние значения длины и массы тела *L.* cf. *fabricii* были более высокими в Восточно-Сибирском море. В то же время при одинаковой длине масса чернобрюхого липариса и в море Лаптевых, и в Восточно-Сибирском была практически идентична (рис. 8в, 8г).

Наибольшая длина гренландского липариса составляет 160 мм (Чернова, 1991). Встречаются и другие сведения по максимальным размерам (190–200 мм), но определение видовой принадлежности этих особей, видимо, было ошибочным (Mecklenburg et al., 2018). В наших сборах длина *L. tunicatus* достигала 172 мм, что превышает зарегистрированную ранее. Длина гренландского липариса варьировала в пределах 34–134 мм в море Лаптевых и 54–172 мм в Восточно-Сибирском море, а масса – соответственно 1.1–31.0 и 2.2–83.0 г. Так же как и для двух других видов, средние значения длины и массы особей *L. tunicatus* выше в Восточно-Сибирском море (табл. 2). При одинаковой длине масса гренландского липариса в море Лаптевых гораздо меньше, чем в Восточно-Сибирском мо-

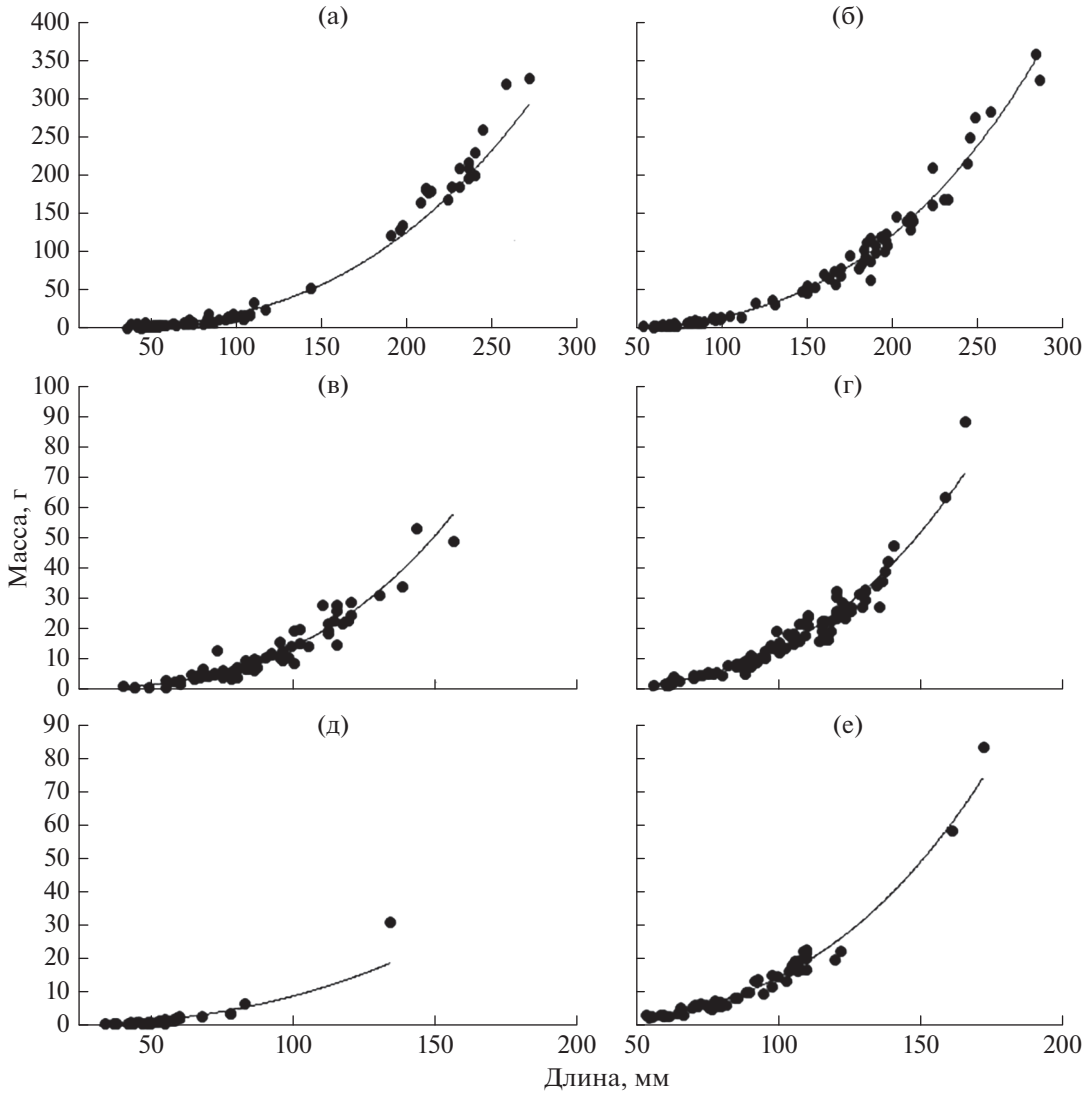


Рис. 8. Соотношение между длиной (*TL*) и массой тела *Liparis bathyarcticus* (а, б), *L.* cf. *fabricii* (в, г) и *L. tunicatus* (д, е) в море Лаптевых (а, в, д) и Восточно-Сибирском море (б, г, е) в 2014 и 2017 гг.: а – $W = 5 \times 10^{-6} TL^{2.79}$, $R^2 = 0.95$; б – $W = 10^{-5} TL^{3.02}$, $R^2 = 0.99$; в – $W = 10^{-5} TL^{3.02}$, $R^2 = 0.91$; г – $W = 5 \times 10^{-6} TL^{3.23}$, $R^2 = 0.96$; д – $W = 9 \times 10^{-5} TL^{2.5}$, $R^2 = 0.89$; е – $W = 10^{-5} TL^{3.07}$, $R^2 = 0.96$.

ре (рис. 8д, 8е), но, поскольку в наших уловах в море Лаптевых вид представлен небольшим числом особей, среди которых доля мелких (*TL* 34–50 мм) составила 50%, полученные данные следует считать предварительными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В море Лаптевых и Восточно-Сибирском море в траловых съёмках 2014 и 2017 гг. пойманы липарисы трёх видов – *L. bathyarcticus*, *L.* cf. *fabricii* и *L. tunicatus*. Наиболее распространён на исследованной акватории чернобрюхий липарис, частота встречаемости которого в море Лаптевых составила 22.4%, в Восточно-Сибирском море – 24.7%.

2. Общие относительные численность и биомасса трёх видов липарисов в Восточно-Сибирском море (соответственно 377.7 экз/км^2 и 9.14 кг/км^2) были несколько выше, чем в море Лаптевых (326 экз/км^2 и 8.32 кг/км^2).

3. Уточнены границы диапазона температуры обитания для двух видов: нижняя для *L. bathyarcticus* (–1.77 против –1.6°С, известной ранее) и верхняя для *L. tunicatus* (4.2 против 3.8°С).

4. Уточнены нижняя и верхняя границы диапазона солёности для двух видов: *L. bathyarcticus* (25.25–34.84 против 28.67–34.46‰) и *L. tunicatus* (26.70–34.76 против 32.4–33.5‰).

5. В море Лаптевых *L. bathyarcticus* обитает в основном на участках с илистым дном, *L.* cf. *fa-*

bricii – в районах с илистыми и песчанисто-илистыми грунтами, *L. tunicatus* – с илистым песком и песком.

6. Максимальная длина *L. tunicatus* в Восточно-Сибирском море составляет 172 мм, что превышает известное ранее значение (160 мм). Средние значения длины и массы рыб каждого из трёх видов липарисов больше в Восточно-Сибирском море, чем в море Лаптевых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам из ММБИ РАН: Е.В. Расхожевой, С.А. Чаусу, О.Л. Зиминой и другим участникам рейсов НИС “Дальние Зеленцы” за помощь в сборе материала. Особая благодарность уважаемым рецензентам за ценные комментарии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа Е.В. Смирновой и О.В. Карамушко частично выполнена в рамках государственной темы АААА-А20-120021790057-8. Работа Н.В. Черновой выполнена в рамках государственной темы ЗИН РАН № 122031100285-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Андриашев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.

Антонов С.Г., Чернова Н.В. 1989. Состав ихтиофауны // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР. С. 95–100.

Атлас океанов. 1980. Северный ледовитый океан. Л.: Изд-во ГУНиО МО СССР, 188с.

Барсуков В.В. 1958. Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 25. С. 130–163.

Большиянов Д.Ю., Григорьев М.Н., Шнайдер В. и др. 2007. Колебания уровня моря и формирование ледового комплекса пород на побережье моря Лаптевых в позднем неоплейстоцене // Матер. V Всерос. совещ. по изучению четвертичного периода. М.: ГЕОС. С. 45–49.

Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б. и др. 2016а. Результаты комплексных исследований в Восточно-Сибирском море в августе 2015 г. // Изв. ТИНРО. Т. 186. С. 81–92.
https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-186-81-92

Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б. и др. 2016б. Результаты комплексных биологических исследований в море Лаптевых в августе-сентябре 2015 г. // Там же. Т. 187. С. 72–88.
https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-72-88

Есипов В.К. 1952. Рыбы Карского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 146 с.

Залогин Б.С., Косарев А.Н. 1999. Моря. М.: Мысль, 400 с.

Карамушко О.В. 2013. Разнообразие и структура ихтиофауны северных морей России // Тр. КНЦ РАН. Океанология. Вып. 1. С. 127–135.

Кириллов А.Ф., Апсолихова О.Д., Жирков Ф.Н. и др. 2016. Аннотированный список рыбообразных и рыб бассейна Восточно-Сибирского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 42. С. 78–87.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.42.78-87

Клёнова М.В. 1960. Геология Баренцева моря. М.: Изд-во АН СССР, 367 с.

Неелов А.В., Чернова Н.В. 2005. Результаты исследований ихтиофауны в районе шельфа и континентального склона архипелага Шпицберген в рейсе ледокола “Поларштерн” ARK VIII/2 1991 (“EPOS II” = “SEAS”) // Арктика и Антарктика. Вып. 4 (38). С. 130–170.

Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В. и др. 2020а. Предварительные результаты рыбохозяйственных исследований в Восточно-Сибирском море на НИС “Профессор Леванидов” в сентябре 2019 г. // Тр. ВНИРО. Т. 179. С. 187–205.
https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-179-187-205

Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В. и др. 2020б. Предварительные результаты рыбохозяйственных исследований в море Лаптевых на НИС “Профессор Леванидов” в сентябре 2019 г. // Там же. Т. 179. С. 206–225.
https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-179-206-225

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

Пономаренко В.П. 1995. Новые данные по экологии рыб Карского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 137–139.

Смирнова Е.В., Карамушко О.В., Чернова Н.В. 2019. Видовой состав, распределение и некоторые аспекты биологии рыб рода *Lycodes* (Zoarcidae) в море Лаптевых в 2014 году // Там же. Т. 59. № 4. С. 416–427.
https://doi.org/10.1134/S0042875219040222

Суховей В.Ф. 1986. Моря мирового океана. Л.: Гидрометеоиздат, 288 с.

Чернова Н.В. 1991. Липаровые рыбы евроазиатской Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 112 с.

Чернова Н.В. 2008. Новые данные о липаровых рыбах шельфа арктических морей // Матер. Междунар. науч. конф. “Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики”. Вып. 8. М.: ГЕОС. С. 377–381.

Чернова Н.В. 2013а. *Liparis bathyarcticus* Parr, 1931 – липарис Парра // Рыбы в заповедниках России. Т. 2. Морские рыбы. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 313–315.

Чернова Н.В. 2013б. *Liparis tunicatus* Reinhardt, 1837 – арктический липарис // Там же. С. 325–327.

Чернова Н.В. 2015. Ихтиологические результаты комплексной экспедиции в море Лаптевых // Тез. докл. отчетной сессии по итогам работ 2014 г. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 32–33.

Чернова Н.В. 2018. Семейство Liparidae // Атлас-определитель рыб Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С 156–185.

Экологический атлас. Море Лаптевых. 2017. М.: Аркт. науч. центр, 303 с.

Able K.W. 1990. A revision of Arctic snailfishes of the genus *Liparis* (Scorpaeniformes: Cyclopteridae) // Copeia. № 2. P. 476–492.

Able K.W., McAllister D.E. 1980. Revision of the snailfish genus *Liparis* from Arctic Canada // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. № 208. 52 p.

Bauch D., Dmitrenko I.A., Wegner C. et al. 2009. Exchange of Laptev Sea and Arctic Ocean halocline waters in response to atmospheric forcing // J. Geophys. Res. V. 114. № C5. Article CO5008.
https://doi.org/10.1029/2008JC005062

Coad B.W., Reist J.D. 2004. Annotated list of the Arctic marine fishes of Canada // Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. № 2674. 112 p.

Chernova N.V. 2008. Systematics and phylogeny of the genus *Liparis* (Liparidae, Scorpaeniformes) // J. Ichthyol. V. 48. № 10. P. 831–852.
https://doi.org/10.1134/S0032945208100020

Chernova N.V., Neyelov A.V. 1995. Fish caught in the Laptev Sea during the cruise of RV Polarstern in 1993 // Ber. Polarforsch. № 176. P. 222–227.

Chernova N.V., Stein D.L., Andriashev A.P. 2004. Family Liparidae Scopoli 1777 – snailfishes // Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes. № 31. 72 p.

Chernova N.V., Spiridonov V.A., Syomin V.L., Gavrilo M.V. 2021. Notes on the fishes of the Severnaya Zemlya archipelago and the spawning area of polar cod *Boreogadus saida* (Gadidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 325. № 2. P. 248–268.
https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.2.248

Datsky A.V. 2015. Fish Fauna of the Chukchi Sea and Perspectives of Its Commercial Use // J. Ichthyol. V. 55. №. 2. P. 185–209.
https://doi.org/10.1134/S0032945215020022

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 06/2021).

Jørgensen O.A., Hvingel C., Møller P.R., Treble M.A. 2005. Identification and mapping of bottom fish assemblages in Davis Strait and southern Baffin Bay // Can. J. Fish. Aquat. Sci. № 62. P. 1833–1852.
https://doi.org/10.1139/f05-101

Kwok R. 2018. Arctic sea ice thickness, volume, and multiyear ice coverage: losses and coupled variability (1958–2018) // Environ. Res. Lett. V. 13. № 10. Article 105005.
https://doi.org/10.1088/1748-9326/aae3ec

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri: CAFF, 398 p.

Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. Marine fishes of the Arctic region. V. 1. Akureyri: CAFF, 342 p.

Møller P.R., Nielsen J.G., Knudsen S.W. et al. 2010. A checklist of the fish fauna of Greenland waters // Zootaxa. Sect. Monograph. V. 2378. № 1. 84 p.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.2378.1.1

Randall J.R., Busby M.S., Spear A.H., Mier K.L. 2019. Spatial and temporal variation of late summer ichthyoplankton assemblage structure in the eastern Chukchi Sea: 2010–2015 // Polar Biol. V. 42. № 10. P. 1811–1824.
https://doi.org/10.1007/s00300-019-02555-8

Syomin V.L., Zimina O.L. 2020. Distribution of Polychaetes in the Laptev Sea and New Siberian Shoal and Its Relation with Environmental Factors // Oceanology. V. 60. № 3. P. 316–330.
https://doi.org/10.1134/S0001437020020095

Wienerroither R., Johannesen E., Dolgov A. et al. 2011. Atlas of the Barents Sea fishes // IMR/PINRO Joint Report Series 1–2011. Bergen; Murmansk: IMR/PINRO, 273 p.

EDN: AKENLF
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 572–593

УДК 597.556.35.597.556.31

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ МАССОВЫХ РЫБ В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЧУКОТСКОГО МОРЯ. 2. СЕМЕЙСТВА КАМБАЛОВЫЕ PLEURONECTIDAE, РОГАТКОВЫЕ COTTIDAE

© 2022 г. А. В. Датский[1, *], Е. В. Ведищева[1], А. О. Трофимова[1]

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

******E-mail: adatsky@vniro.ru*

Поступила в редакцию 22.09.2021 г.
После доработки 06.12.2021 г.
Принята к публикации 06.12.2021 г.

По материалам исследований 1995–2020 гг. выделены массовые и потенциально промысловые рыбы российских вод Чукотского моря. Из 72 видов, отмеченных в траловых уловах, 16 видов, принадлежащих шести семействам, являлись массовыми, среди которых семейства камбаловые (Pleuronectidae) и рогатковые (Cottidae) составляли в среднем соответственно 4.8 и 0.9% всей промысловой биомассы морских рыб. Основу запасов этих рыб формировала северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus*, уловы прочих видов были не столь значительны. Для массовых видов камбаловых и рогатковых проанализированы размерно-возрастные и весовые характеристики, особенности линейного и весового роста, сроки, масштабы и условия нереста. Проведено сравнение биологических показателей рыб из Чукотского и Берингова морей. Отмечено, что большинство видов (северная палтусовидная, желтопёрая *Limanda aspera*, сахалинская *L. sakhalinensis* и хоботная *L. proboscidea* камбалы, бородавчатый керчак *Myoxocephalus verrucosus*) в пределах чукотского шельфа имели меньшие размеры тела, нежели рыбы из северо-западной части Берингова моря. Среди отдельных представителей (желтобрюхая *Pleuronectes quadrituberculatus* и звёздчатая *Platichthys stellatus* камбалы, арктический шлемоносец *Gymnocanthus tricuspis*) присутствовали более крупные особи. Прочие виды (чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*, несколько видов бычков) были представлены исключительно молодью и неполовозрелыми особями.

Ключевые слова: семейство камбаловые Pleuronectidae, северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus*, желтобрюхая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus*, желтопёрая камбала *Limanda aspera*, чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*, рогатковые Cottidae, бородавчатый керчак *Myoxocephalus verrucosus*, арктический шлемоносец *Gymnocanthus tricuspis*, биология, Чукотское море, Берингово море.

DOI: 10.31857/S0042875222050071

В нашей предыдущей работе (Датский и др., 2022) были опубликованы многолетние материалы по промысловой биомассе морских рыб и особенностям биологии представителей доминирующего семейства тресковых (Gadidae) в пределах российских вод Чукотского моря. Для четырёх видов (минтай *Gadus chalcogrammus*, треска *G. macrocephalus*, навага *Eleginus gracilis*, сайка *Boreogadus saida*) проанализированы размерно-возрастные и весовые характеристики рыб, особенности их линейного и весового роста, сроки, масштабы и условия нереста в исследованном водоёме и прилегающей к нему акватории северо-западной части Берингова моря. В настоящей статье приведены аналогичные данные по массовым видам семейств камбаловых (Pleuronectidae) и рогатковых (Cottidae).

Информация о материале и методике, а также о промысловой биомассе массовых рыб в целом приведена нами ранее (Датский и др., 2022). Отметим, что основой послужили материалы девяти комплексных траловых съёмок с 1995 по 2020 гг., проведённых на научно-исследовательских судах Базы исследовательского флота ВНИРО (до 2018 г. БИФ ТИНРО), в ходе которых выполнено 366 тралений. Исследованиями в летне-осенний период была охвачена значительная акватория российского сектора Чукотского моря, за исключением его прибрежной мелководной части с глубинами <26 м. Траловые съёмки в 2003, 2007 и 2008 гг. были пелагическими, в прочие годы – донными (в начале сентября 2020 г. помимо донных проведены также пять пелагических тралений). Результаты исследования биологии рыб чукотского шельфа сопоставляли с материалами траловых съёмок в северо-за-

Таблица 1. Длина, масса и соотношение полов у северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* из уловов в российских водах Чукотского моря

Сроки работ	*n*, экз.	Длина (*FL*), см				Масса, г				Соотношение самки : самцы
		Неполовозрелые	Половозрелые			Неполовозрелые	Половозрелые			
			самки	самцы	оба пола		самки	самцы	оба пола	
09.2010	233	7.0–16.2 / 10.8	10.0–29.0 / 17.9	12.0–20.8 / 14.5	10.0–29.0 / 16.8	3.0–35.0 / 12.3	15.0–200.0 / 66.7	15.0–90.0 / 29.6	15.0–200.0 / 54.6	2.1 : 1.0
08–09.2018	235	7.3–17.7 / 11.1	11.2–45.5 / 21.6	11.1–19.9 / 16.7	11.1–45.5 / 20.1	2.0–43.0 / 11.7	9.0–813.0 / 106.9	11.0–78.0 / 37.0	9.0–813.0 / 86.5	2.6 : 1.0
08.2019	272	4.3–12.5 / 9.1	8.4–29.3 / 19.2	10.5–19.2 / 13.7	8.4–29.3 / 17.5	1.0–16.0 / 5.3	7.0–235.0 / 75.4	4.0–55.0 / 20.2	4.0–235.0 / 57.3	2.0 : 1.0
08–09.2020	75	–	–	–	7.8–29.7 / 17.5	–	–	–	4.0–308.0 / 65.5	–

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение; здесь и в табл. 2–4: "–" – данные отсутствуют, *n* – число рыб.

падной части Берингова моря, ранее приведёнными в отдельных публикациях (Датский, Андронов, 2007; Datsky, 2015; Датский, Мазникова, 2017), а также с данными по прочим арктическим морям.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семейство камбаловые Pleuronectidae

Северная палтусовидная камбала Hippoglossoides robustus в северной части Тихого океана достигает длины тела по Смитту (*FL*) 58 см, массы 1.8 кг и возраста 27 лет, в уловах преобладают особи *FL* 27–40 см и массой 0.23–0.88 кг (Фадеев, 1987; Munk, 2001). Данный вид камбал, наряду с минтаем и сайкой, входит в список рыб, наиболее многочисленных в российских водах Чукотского моря (Датский и др., 2022. Табл. 2). Его основные скопления приурочены к юго-западной части моря (Mecklenburg et al., 2016; Орлов и др., 2019). Уловы были представлены рыбами *FL* 4–46 см с преобладанием (до 88%) в разные годы особей *FL* 10–23 см (рис. 1). Более крупные камбалы, а также молодь *FL* 4–7 см, отмеченная в основном в пелагиали (рис. 1б, 1в), встречались в значительно меньших количествах. Наибольшие размеры рыб отмечены в сравнительно тёплые годы: в 1997, 2018–2020 гг.

В целом северная палтусовидная камбала, пойманная на чукотском шельфе, была значительно мельче рыб из прилегающей к нему акватории Берингова моря. Так, в Чукотском море преобладали особи *FL* 12–22 см в возрасте 5–9 лет, в то время как в северо-западной части Берингова моря доминировала камбала *FL* 14–29 см в возрасте 8–15 лет (рис. 2). Ещё более заметно увеличение доли рыб меньших размеров в направлении с юга на север. Наиболее крупные представители вида отмечены в Корякском районе и западной части Анадырского залива, сходные размерно-возрастные ряды характерны для смежных районов – чукотского шельфа и бассейна Чирикова (рис. 3).

Масса неполовозрелых особей северной палтусовидной камбалы *FL* 4–18 см в районе исследований составляла 1–43 г. Среди половозрелых рыб самки были крупнее самцов: соответственно 9–46 см, 7–813 г и 11–21 см, 4–90 г (табл. 1). При этом первые численно преобладали над последними, что весьма характерно для данного вида и в других районах его обитания (Золотов, 2007; Датский, Мазникова, 2017). Зависимость массы (*W*, г) от длины (*FL*, см) описывается уравнением: $W = 0.005FL^{3.1942}$ ($r = 0.97$, $n = 711$ экз.).

Наибольшие приросты камбал в пределах чукотского шельфа отмечены у 2–7-годовалых особей с максимумом в возрасте 3–4 года (до 3.7 см в год). Масса рыб начинала ускоренно возрастать несколько позже, по достижению 5-го года жизни, при этом у 6–7-годовалых особей прирост массы был наибольшим – до 50 г в год (табл. 2). Учитывая, что самцы северной палтусовидной камбалы массово созревают в возрасте 3–5 лет при *FL* 14–19 см, а самки – 7–9 лет при *FL* 21–24 см (Золотов, 2007; Датский, Мазникова, 2017), можно предположить, что ускоренные приросты массы тела рыб обусловлены процессом полового созревания. В целом данному виду при его преимущественном обитании в холодоводных акваториях в отличие от прочих видов камбал характерна низкая скорость роста при более раннем половом созревании (Золотов, 2007).

Палтусовидные камбалы относятся к весенненерестующим видам: в северо-западной части Берингова моря нерестятся с середины апреля до середины июня на глубинах <100 м при температуре

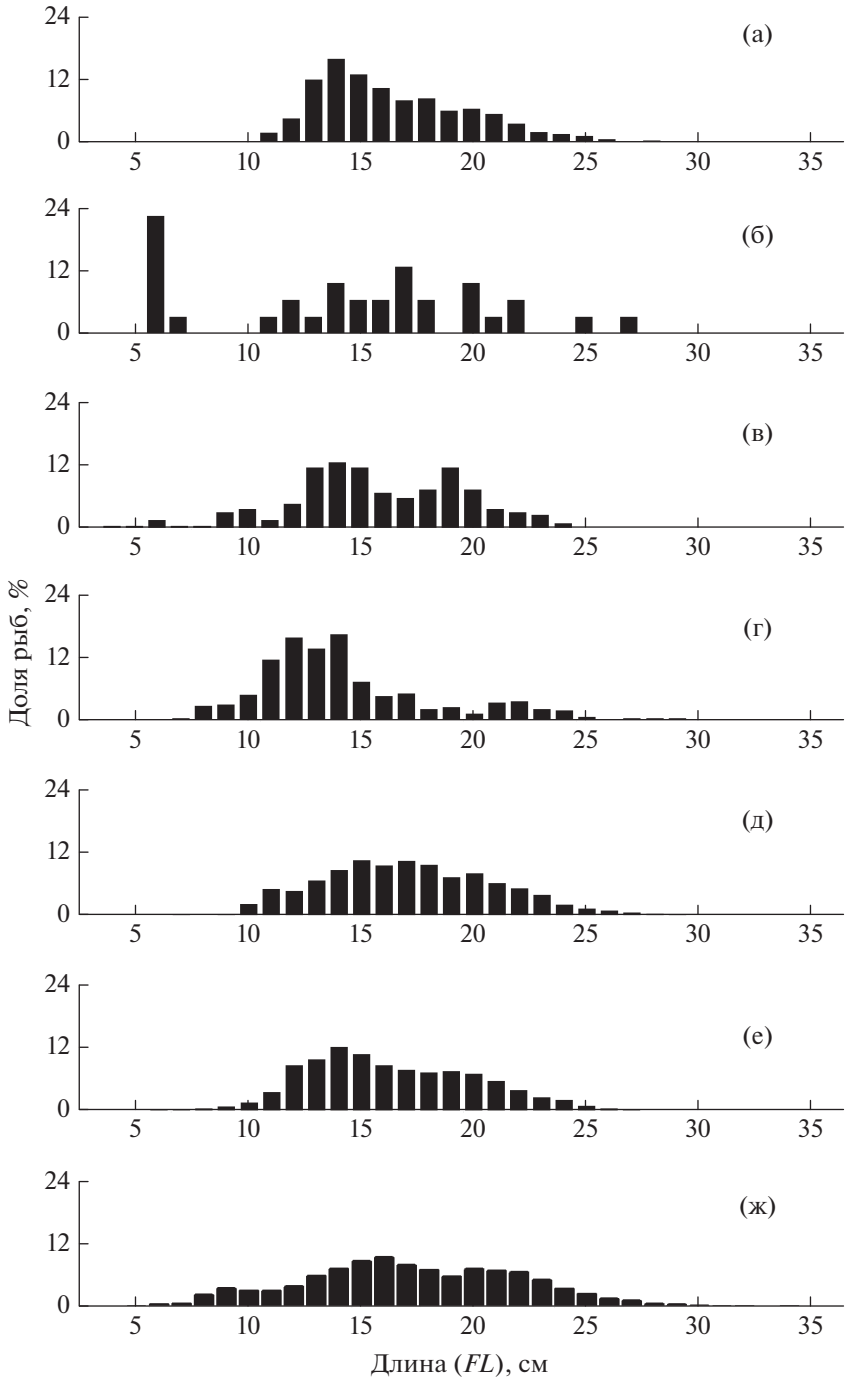


Рис. 1. Размерный состав северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* из траловых уловов в российских водах Чукотского моря: а – август–сентябрь 1997 г. (M = 16.6 см, n = 513 экз.), б – август 2007 г. (M = 14.6 см, n = 33 экз.), в – сентябрь 2008 г. (M = 15.7 см, n = 194 экз.), г – сентябрь 2010 г. (M = 14.3 см, n = 341 экз.), д – сентябрь 2018 г. (M = 17.4 см, n = 3103 экз.), е – август 2019 г. (M = 16.4 см, n = 4533 экз.), ж – август–сентябрь 2020 г. (M = 17.2 см, n = 5244 экз.).

придонного слоя воды –1.7–2.4°С (Перцева-Остроумова, 1961; Фадеев, 1987), в Чукотском море – с мая по сентябрь (Дьяков, 2011). Наибольшие скопления икры северной палтусовидной камбалы (до 71 шт/м^2) отмечены в юго-западной части Анадырского залива, на траверзе б. Угольная, над глубиной 65 м (Перцева-Остроумова, 1961). К сожалению, в Чукотском море и прилегающих акваториях Берингова моря до сих пор не обнаружены места массового размножения вида и последующего обитания личинок и мальков. При этом нахождение некоторых рыб (до 23% самок и 8% самцов) в послене-

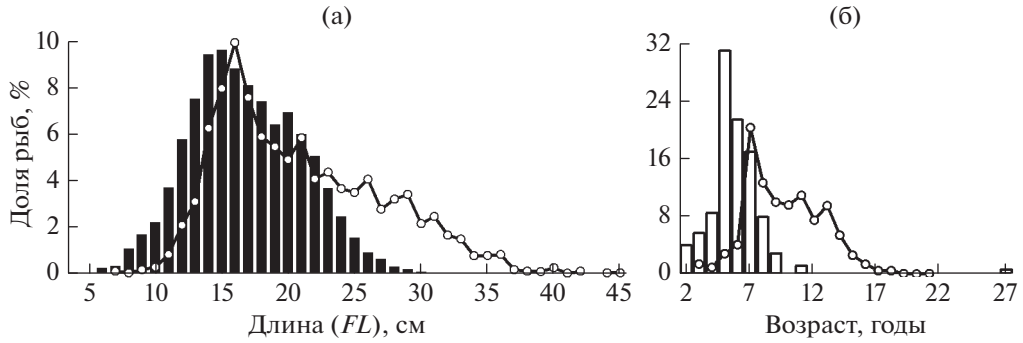


Рис. 2. Размерный (а) и возрастной (б) состав северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* из донных траловых уловов в российских водах в 1997–2020 гг.: (■), (□) – Чукотское море (*M* = 16.4 см, средний возраст – 5.8 года, *n* = 13734 экз.); (–○–) – Берингово море (*M* = 20.9 см, 9.6 года, *n* = 5875 экз.).

рестовом состоянии (гонады VI–II стадий зрелости) в августе 2019 г. (табл. 3) позволяет предположить, что вид в пределах чукотского шельфа может нереститься летом. Косвенным подтверждением этого можно считать присутствие в августе–сентябре икры и личинок северной палтусовидной камбалы в северо-восточной части Чукотского моря (Logerwell et al., 2020), что может быть результатом их выноса в эту акваторию течениями. Увеличение средней продолжительности сроков нереста и его смещение на более поздние сроки в Чукотском море, вероятно, представляют собой адаптации камбал к суровым условиям среды (Дьяков, 2006). У большинства производителей в конце лета–начале осени проходил процесс формирования новых половых продуктов с ускоренным их созреванием у самцов (табл. 3).

Желтобрюхая камбала Pleuronectes quadrituberculatus является крупным видом, достигая наибольших *FL* 66 см, массы 3.8 кг и возраста 30 лет в северо-западной части Берингова моря. При этом основу уловов составляют половозрелые рыбы *FL* 25–51 см и массой 0.3–1.4 кг в возрасте 8–17 лет (Датский, Андронов, 2007). В Чукотском море она не столь многочисленна, как северная палтусовидная камбала, однако в отдельные годы может формировать локальные промысловые скопления (Датский и др., 2022. Табл. 2).

Желтобрюхая камбала на чукотском шельфе была представлена рыбами *FL* 19–45 см с преобладанием размерной группы 26–29 см (39%). Учитывая, что массовое половое созревание самцов и самок этого вида в пределах прилегающего к району исследований Берингова моря происходит при длине соответственно 23–24 и 27–30 см (Фадеев, 1987; Датский, Мазникова, 2017), доля неполовозрелых рыб *FL* < 23 см была весьма незначительна – 7.7% (рис. 4). В целом отсутствие в Чукотском море, в

Таблица 2. Длина и масса северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* разного возраста из уловов в российских водах Чукотского моря, по данным 2018 г.

Возраст, годы	Длина (*FL*), см		Масса, г		*n*, экз.
	min–max	*M*	min–max	*M*	
2	7.0–10.0	8.8	2–7	5	7
3	11.1–12.6	11.9	11–17	13	10
4	13.5–17.4	15.6	18–40	28	15
5	15.7–20.8	17.9	25–94	45	55
6	18.2–24.3	21.0	42–134	83	38
7	22.1–25.8	24.2	71–220	133	30
8	23.8–28.3	25.9	128–234	162	14
9	26.4–29.0	27.4	180–229	204	5
10	–	–	–	–	0
11	30.6–32.7	31.6	274–365	320	2
27	–	45.5	–	813	1

Примечание. Min–max – пределы варьирования показателя, *M* – среднее значение.

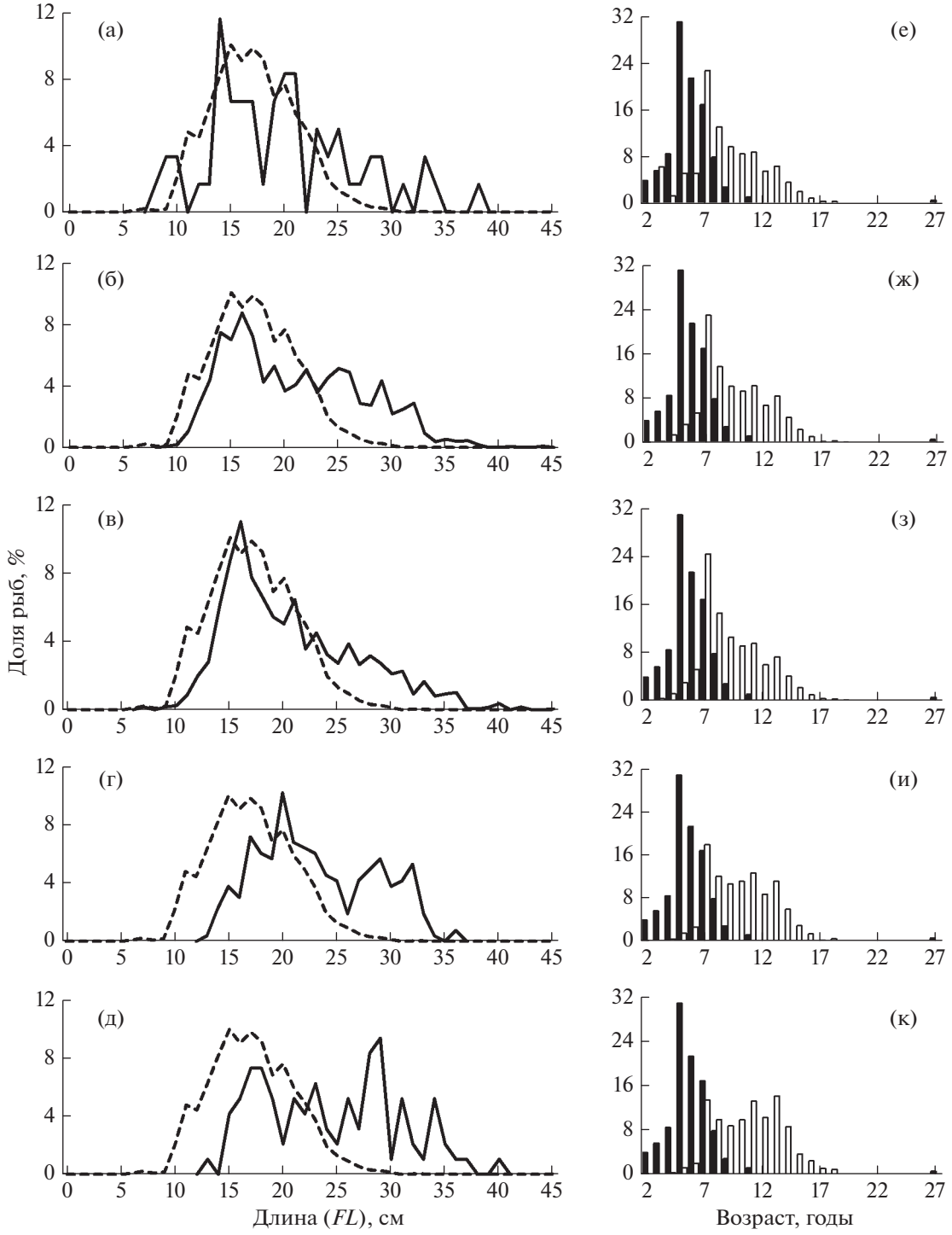


Рис. 3. Размерный (а–д) и возрастной (е–к) состав северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* в донных траловых уловах из российских вод в 1997–2020 гг.: (а–к), (- -), (■) – Чукотское море (M = 17.4 см, средний возраст – 5.8 года, n = 3103 экз.); (—), (□) – Берингово море: а, е – бассейн Чирикова (M = 19.8 см, 8.7 года, n = 90 экз.); б, ж – северная (M = 21.0 см, 9.4 года, n = 1604 экз.); в, з – центральная (M = 20.7 см, 9.2 года, n = 3823 экз.); г, и – западная части Анадырского залива (M = 23.1 см, 10.1 года, n = 263 экз.); д, к – Корякский район (M = 25.0 см, 10.7 года, n = 95 экз.).

отличие от северо-западных беринговоморских вод, молоди камбал $FL < 19$ см и старшевозрастных особей $FL > 45$ см можно объяснить как особенностями биологии вида, так и малыми сборами первичного материала из траловых уловов. При этом присутствие на чукотском шельфе среднеразмерных рыб вполне закономерно. Они имеют наиболее широкое пространственное распределение

Таблица 3. Распределение северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* по стадиям зрелости гонад в российских водах Чукотского моря в августе–сентябре 2007–2019 гг., %

Месяц, год	Пол	Стадия зрелости гонад					*n*, экз.
		II	III	IV	V	VI–II	
Август, 2007	Самки	100.0	0	0	0	0	1
	Самцы	0	0	0	0	0	0
Сентябрь, 2010	Самки	54.6	23.7	20.6	1.1	0	97
	Самцы	44.7	38.3	17.0	0	0	47
Сентябрь, 2018	Самки	43.1	51.0	5.9	0	0	153
	Самцы	11.7	36.7	43.3	8.3	0	63
Август, 2019	Самки	40.4	51.3	0	0	8.3	156
	Самцы	65.8	7.6	3.8	0	22.8	76

(Датский, Андронов, 2007) и в разные годы формируют северную границу ареала вида в зависимости от гидрологических условий (Allen, Smith, 1988; Дьяков, 2011; Mecklenburg et al., 2018).

Размерный состав желтобрюхой камбалы в уловах наглядно продемонстрирован на рис. 5. Наиболее крупные особи придерживались северной и центральной частей Анадырского залива. На чукотском шельфе, в западной части залива и акватории юго-западнее м. Наварин встречались преимущественно рыбы средних размерных классов. При этом в двух последних районах и частично на севере залива отмечена и молодь. В целом желтобрюхая камбала отдает предпочтение более солёным и тёплым водам Наваринского течения (Харитонова и др., 1999), по мере его выхолаживания и опреснения в северном направлении её численность снижается.

Средние линейно-весовые показатели у самок желтобрюхой камбалы выше, чем у самцов: обычно самые крупные особи были самками. К примеру, для северо-западной части Берингова моря разница в длине и массе между рыбами разных полов в среднем составляла соответственно 5.8 см и 570 г с численным преобладанием самок в траловых уловах (Датский, Мазникова, 2017). Для Чукотского моря данных для такого анализа недостаточно, можно лишь отметить, что две подвергнутые биологическому анализу камбалы *FL* 45 см были самками и имели массу тела 1190 и 2000 г.

В северо-западной части Берингова моря желтобрюхая камбала нерестится в мае–июне на глубинах 180–200 м. Вымет икры происходит как у дна при температуре воды –1.7–1.4°C, так и в поверхностных слоях при температуре –1.5–3.1°C (Фадеев, 1987). Личинки длиной 5.9–6.5 мм держатся на местах нереста или вблизи от них на глубинах 71–100 м, молодь длиной 5.8–8.7 см концентрируется в бухтах на глубине 9–10 м (Перцева-Остроумова, 1961). Данные по районам икрометания желтобрюхой камбалы в Чукотском море не найдены, вероятность их обнаружения невелика, ес-

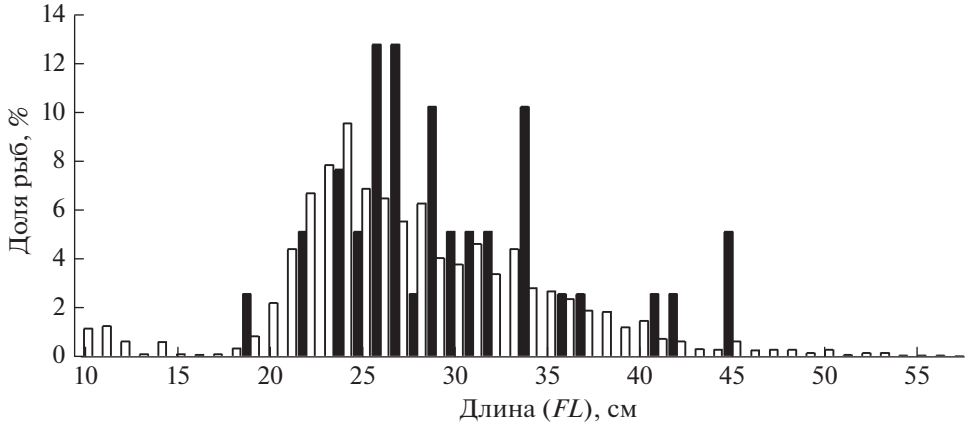


Рис. 4. Размерный состав желтобрюхой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в донных траловых уловах на российском шельфе в 1996–2020 гг.: (■) – Чукотское море (M = 29.8 см, n = 39 экз.), (□) – Берингово море (M = 27.8 см, n = = 9353 экз.).

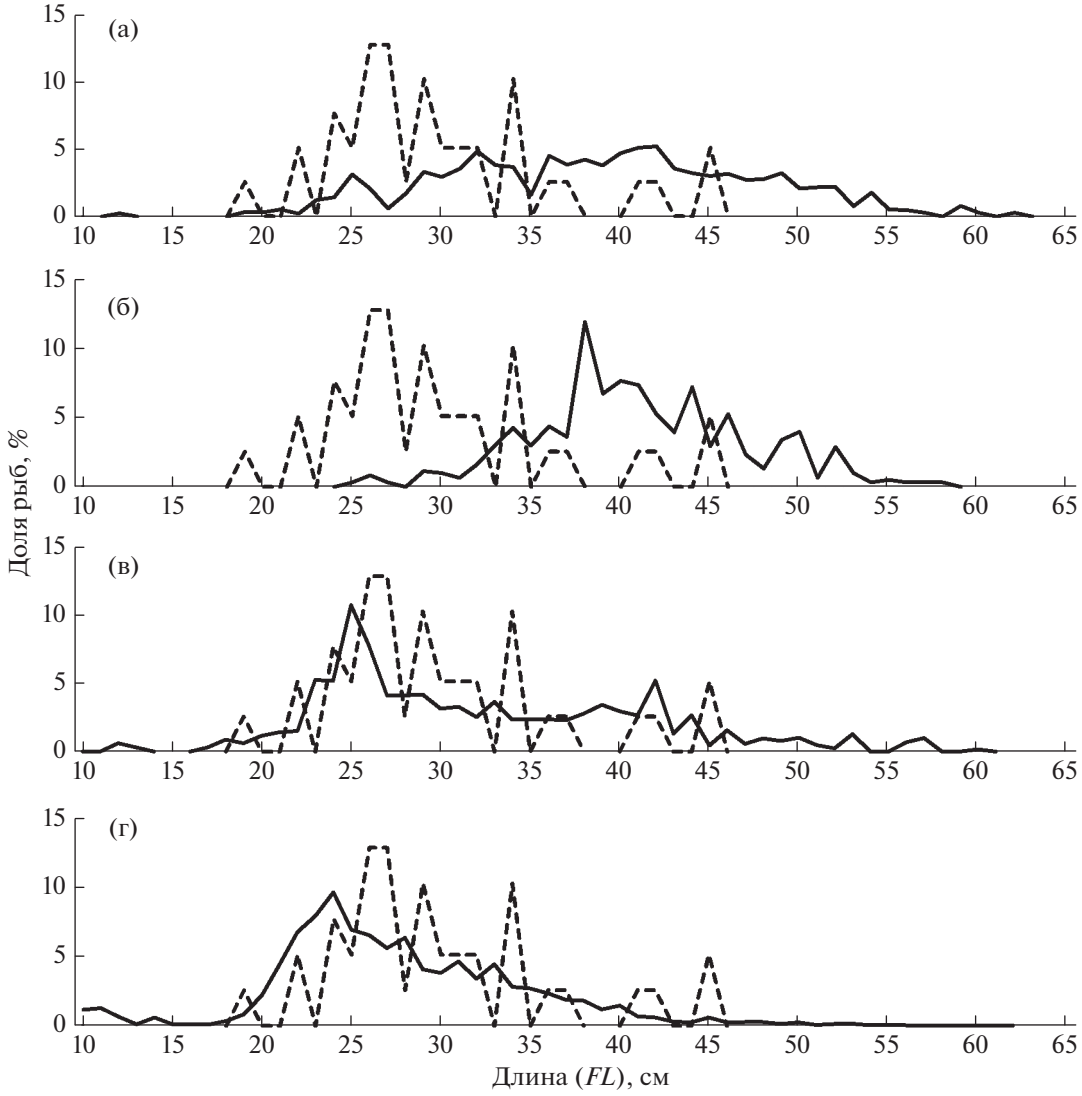


Рис. 5. Размерный состав желтобрюхой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в донных траловых уловах из российских вод в 1996–2020 гг.: (а–г), (- -) – Чукотское море (M = 29.8 см, n = 39 экз.); (—) – Берингово море: а, б, в – соответственно северная (M = 38.9 см, n = 1115 экз.), центральная (M = 41.1 см, n = 980 экз.) и западная (M = 32.3 см, n = 920 экз.) части Анадырского залива; г – Корякский район (M = 27.7 см, n = 6339 экз.).

ли принимать во внимание отсутствие крупных половозрелых рыб и указанные выше глубины нереста этой камбалы. При этом личинки данного вида обнаружены в августе–сентябре 2012–2013 гг. в восточной части моря (Logerwell et al., 2020).

Желтопёрая камбала Limanda aspera – ещё один относительно крупный и массовый вид камбаловых рыб, ареал которого простирается практически до северной границы Чукотского моря (Allen, Smith, 1988; Линдберг, Федоров, 1993; Дьяков, 2011; Mecklenburg et al., 2016, 2018). Желтопёрая камбала в пределах своего ареала достигает максимальных *FL* 49 см, массы 1.7 кг и возраста 39 лет (Фадеев, 2005; Love et al., 2016). Основные скопления этого вида, помимо Охотского моря, отмечены в северо-западной части Берингова моря на корякском шельфе. В траловых уловах здесь встречаются камбалы *FL* 12–44 см с преобладанием рыб размерных групп 17–21 и 28–32 см. Отмечена в этом районе и поимка особи *FL* 45 см, массой 1.42 кг в возрасте 19 лет (Датский, Мазникова, 2017). В Чукотском море желтопёрая камбала зарегистрирована не во всех траловых съёмках, однако с потеплением водных масс она формировала локальные скопления в летне-осенний период 2018 и 2020 гг. (Датский и др., 2022. Табл. 2).

Материалы по этой камбале свидетельствуют о присутствии на чукотском шельфе рыб *FL* 14–37 см. Наибольшую встречаемость в районе исследова-

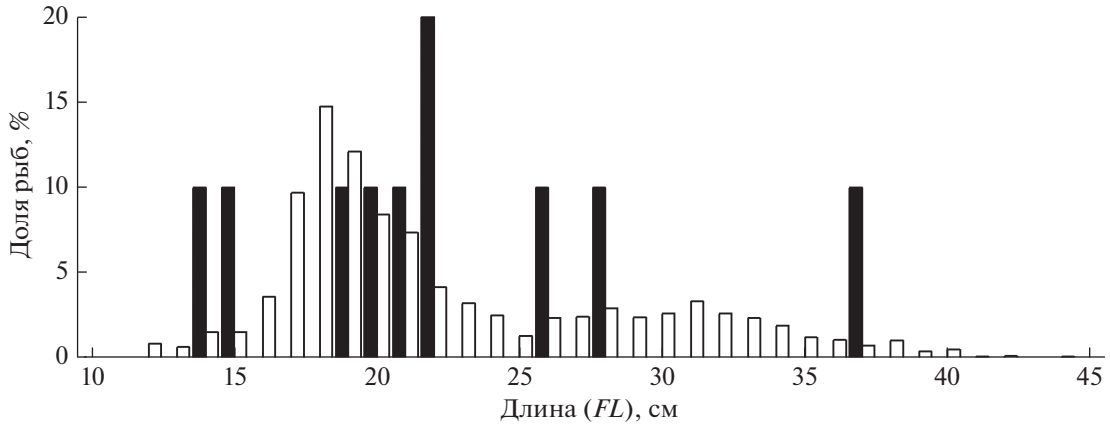


Рис. 6. Размерный состав желтопёрой камбалы *Limanda aspera* в донных траловых уловах на российском шельфе в 1999–2020 гг.: (■) – Чукотское море (M = 22.4 см, n = 10 экз.), (□) – Берингово море (M = 22.5 см, n = 7047 экз.).

ний обнаруживали среднеразмерные особи *FL* 19–22 см, также составлявшие в прилегающей северо-западной части Берингова моря основу траловых уловов (рис. 6). При этом наиболее широкий спектр размеров камбал отмечен в пределах корякского шельфа, где рыбы в целом мельче за счёт присутствия молоди *FL* < 19 см. С продвижением на север размеры камбал возрастали, увеличивалась доля старшевозрастных особей, которые предпочитали придерживаться широкого и благоприятного в кормовом плане Анадырского залива (рис. 7). Лишь часть рыб смещалась к северной границе ареала, где их появлению, вероятно, благоприятствовало тёплое Наваринское течение, усиление которого отмечено в тёплые по климатическим условиям годы (2018–2020).

В северо-западной части Берингова моря желтопёрой камбале характерны бóльшие размеры и масса самок. Самцы после наступления половой зрелости замедляли свой рост, разница между средними значениями длины и массы тела самцов и самок достигала 3.0 см и 220 г. С возрастом самки ещё больше перегоняли самцов по длине и массе, они численно преобладали в уловах (Датский, Мазникова, 2017).

Желтопёрая камбала довольно быстро растёт в первые два года, достигая *FL* 9–16 см в зависимости от района обитания. В последующем годовой прирост снижается до 3–6 см по достижению 5-годовалого возраста и до 1.5–2.0 см у рыб старших возрастов. Самцы впервые созревают в Беринговом море при *FL* 12–25 см, массово – при *FL* 17 см в возрасте 3–4 года. Самки – соответственно при *FL* 19–35 и 29 см в возрасте 8–9 лет (Фадеев, 1987). Аналогичных данных по Чукотскому морю собрать не удалось.

В западной части Берингова моря желтопёрая камбала размножается с июня по начало августа при температуре воды 1–4°С на глубинах <50 м, заканчивая нереститься иногда в конце августа–начале сентября (Перцева-Остроумова, 1961). Материалы из северо-западной части Берингова моря показали присутствие нерестующих и недавно отнерестившихся особей в августе в годы с развитием гидрологических условий по холодному типу (Датский, Мазникова, 2017). Сведений о местах нереста желтопёрой камбалы, количестве и распределении её икры на чукотском шельфе не обнаружено. Учитывая малое число производителей в районе исследований, с большой долей вероятности можно говорить о том, что вид здесь не нерестится. На это указывают и данные по распространению икры желтопёрой камбалы: её северное распространение ограничено м. Наварин (Дьяков, 2011). В то же время, как и в случае с желтобрюхой камбалой, личинки *L. aspera* обнаружены (причём в бóльших количествах) в августе–сентябре 2012–2013 гг. в восточной части Чукотского моря (Logerwell et al., 2020).

Прочие камбалы (звёздчатая *Platichthys stellatus,* сахалинская *L. sakhalinensis,* хоботная *L. proboscidea*) были менее численными на чукотском шельфе по сравнению с вышеописанными видами. Звёздчатая камбала – крупный представитель семейства, достигающий в водах западной части Берингова моря *FL* 46 см, массы тела 1.97 кг и возраста 38 лет (Золотов, 2010), за счёт своих размеров может в отдельные годы формировать в районе исследований локальный промысловый запас (Датский и др., 2022. Табл. 2). При этом для уточнения этого запаса необходимо охватывать исследованиями малые глубины, учитывая, что эта камбала предпочитает мелководный шельф Чукотского полуострова (Дьяков, 2011; Chernova, 2011). Сборы по звёздчатой камбале минимальны: в водах Чукотского моря имеются сведения о поимке трёх рыб *FL* 24, 44 и 45 см (рис. 8а), масса наиболее мелкой 190 г. Скудности данных способствовало отсутствие тралений на глубинах <25 м, где в

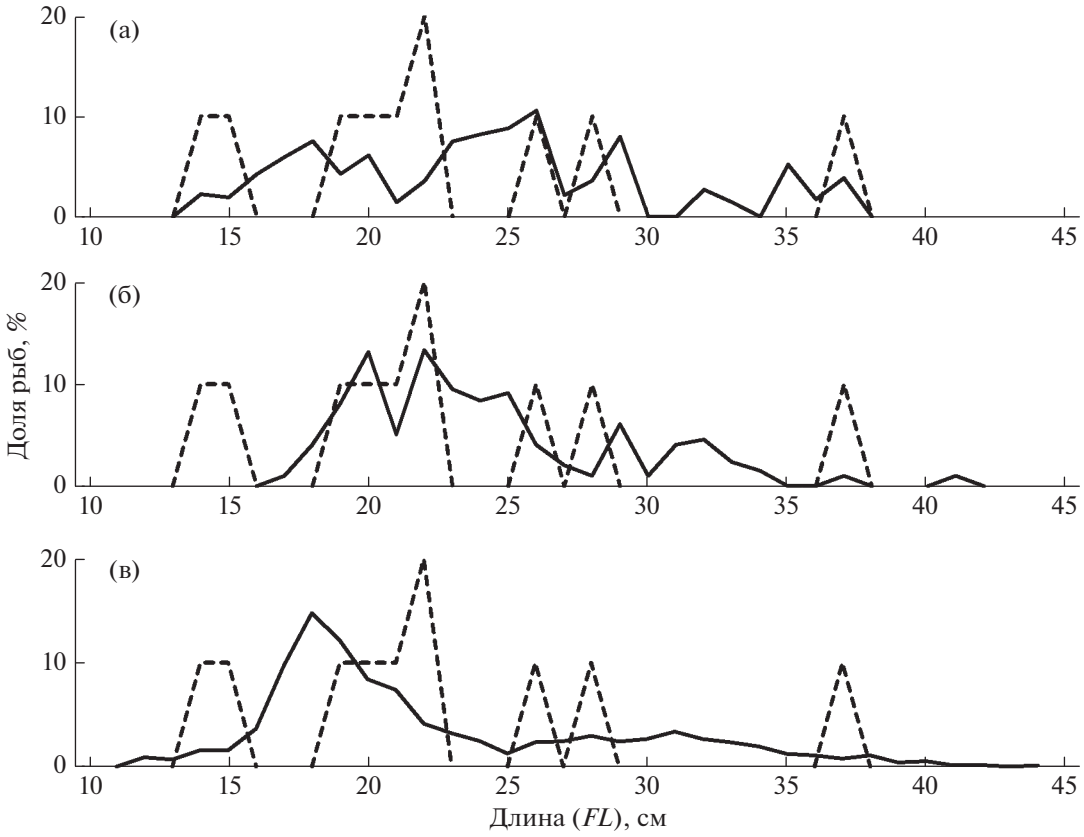


Рис. 7. Размерный состав желтопёрой камбалы *Limanda aspera* в донных траловых уловах из российских вод в 1999–2020 гг.: (а–в), (- -) – Чукотское море ($M = 22.4$ см, $n = 10$ экз.); (—) – Берингово море: а, б – соответственно северная ($M = 24.3$ см, $n = 71$ экз.) и западная ($M = 24.2$ см, $n = 99$ экз.) части Анадырского залива; в – Корякский район, $M = 22.5$ см, $n = 6877$ экз.).

летне-осенний период в основном обитает этот вид (Золотов, 2010). В то же время крупные размеры пойманных особей указывают на постоянное обитание звёздчатой камбалы на мелководье чукотского шельфа, учитывая её кормовые миграции на бóльшие глубины и то, что она не совершает протяжённых миграций в течение жизни.

Встречаемость на чукотском шельфе относительно мелких сахалинской и хоботной камбал сравнительно низкая, что вполне объяснимо, учитывая проходящую по нему северную границу их ареалов (Allen, Smith, 1988; Дьяков, 2011; Mecklenburg et al., 2018). Длина, масса и возраст первого вида достигают в западной части Берингова моря 34 см, 500 г и 17 лет (Золотов, 2010). Самые крупные рыбы зарегистрированы на корякском шельфе, с продвижением на север размеры вида снижались (рис. 8б–8г). В пределах района исследования в 2018, 2020 гг. отмечены поимки сахалинской камбалы *FL* 13, 15, 18 и 24 см, нахождению которых здесь с большой долей вероятности способствовало общее потепление водных масс, характерное для конца 2010-х гг. (Eisner, 2019). Принимая во внимание половое созревание самцов и самок этого вида при *FL* 13 и 16 см в возрасте соответственно 2 и 4 года (Золотов, 2010), можно предположить, что все камбалы на шельфе Чукотского моря были половозрелыми. Относительно хоботной камбалы, достигающей *FL* 42 см, массы 740 г и возраста 13 лет (Золотов, 2010), можно отметить поимку в 2018 г. лишь одного экземпляра *FL* 18 см. Основная масса рыб этого вида отмечена южнее Берингова пролива, для них выявлена тенденция к увеличению доли более крупных рыб в юго-западном направлении. В этой акватории самцы и самки впервые созревают при достижении *FL* 16 и 18 см на третьем–четвёртом году жизни (Золотов, 2010).

Звёздчатая и хоботная камбалы начинают нереститься в апреле, сахалинская – в мае (с пиком у всех видов в июле), заканчивают к сентябрю. Основные места нереста этих рыб располагаются в юго-западной части Берингова моря, икра и личинки не отмечены севернее м. Наварин (Дьяков, 2019). В российских водах Чукотского моря их нерест не зарегистрирован и, учитывая отсутствие большого числа производителей сахалинской и хоботной камбал, маловероятно, что и эти виды здесь нерестятся. Однако имеются сведения о на-

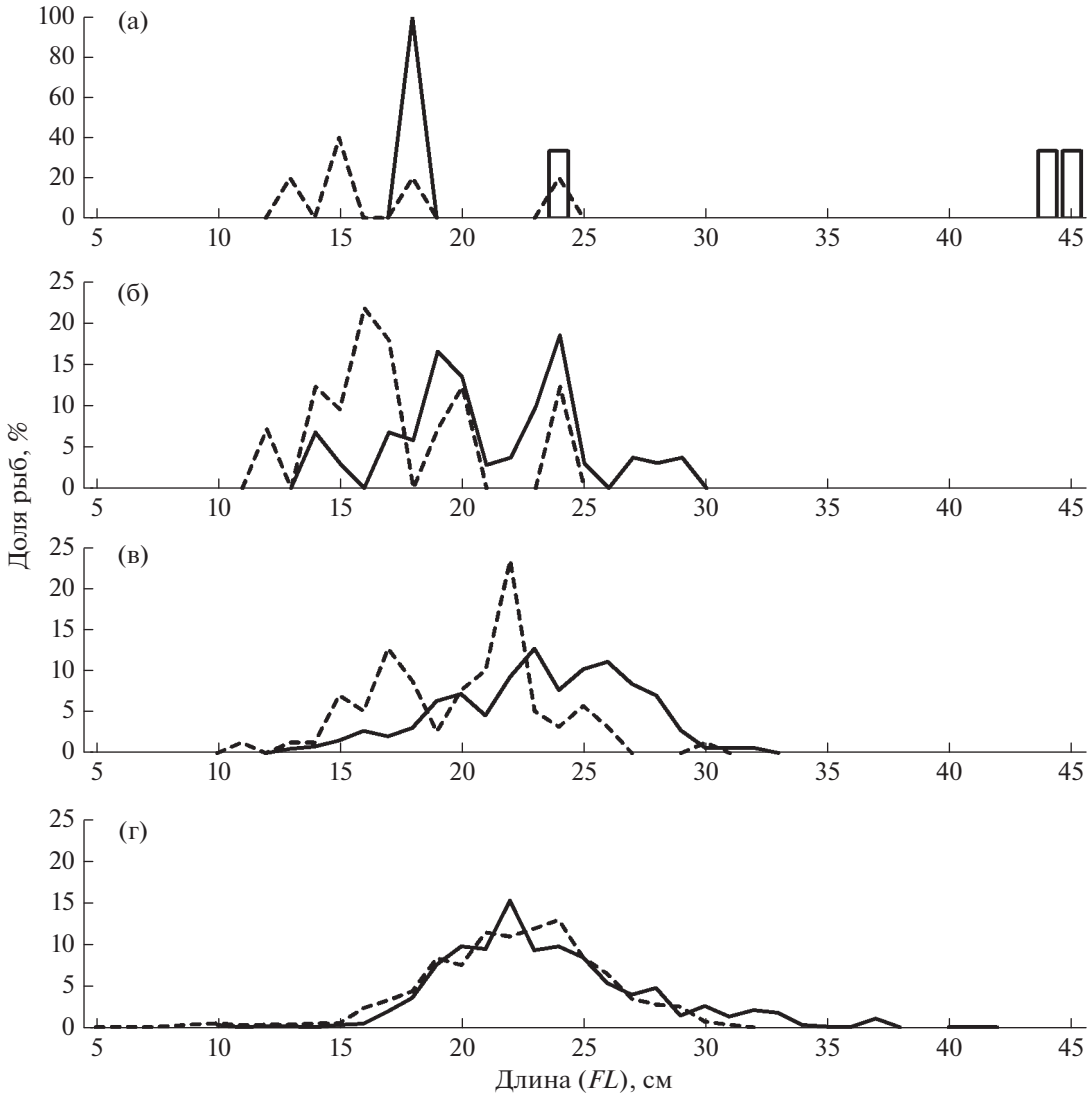


Рис. 8. Размерный состав сахалинской *Limanda sakhalinensis*, хоботной *L. proboscidea* и звёздчатой *Platichthys stellatus* камбал в донных траловых уловах из российских вод в 1996–2020 гг.: а – Чукотское море, б–г – Берингово море: б, в – соответственно северная часть и западная части Анадырского залива; г – Корякский район. Камбалы: (- -) – сахалинская (n = = 1079 экз.), (—) – хоботная (n = 856 экз.), (□) – звёздчатая (n = 3 экз.).

хождении личинок этих видов в восточной части моря (Logerwell et al., 2020). Звёздчатая камбала, по-видимому, может формировать на мелководье локальные нерестовые участки, однако для выяснения этого необходимо проводить специализированные исследования. При этом есть сведения о её размножении в арктических водах по достижению ими температуры 1.5–6.8°C (Coad et al., 1995).

Тихоокеанский чёрный палтус Reinhardtius hippoglossoides наряду с белокорым палтусом *Hippoglossus stenolepis* является наиболее крупным представителем камбаловых рыб, достигая *FL* 130 см, массы 13 кг и возраста 24 лет (Новиков, 1974; Новиков и др., 1992). В траловых уловах молодь чёрного палтуса начинает встречаться в большом количестве при *FL* 10–15 см в возрасте 1 год. При достижении *FL* ~ 30 см и возраста 3 года молодь обитает в основном в пределах шельфа, переходя по мере роста на бóльшие глубины. В пределах материкового склона (≥200 м) основу уловов составляют особи в возрасте 4–21 год при *FL* 30–90 см (Шунтов, 1971; Мазникова и др., 2015).

Учитывая закономерности батиметрического распределения чёрного палтуса, ожидаемым представляется присутствие на мелководном чукотском шельфе преимущественно молоди вида *FL* до 5–21 см в возрасте 0+–2+. Лишь в 2018 г. зафиксированы незначительные заходы рыб *FL* 22–44 см (рис. 9). Отметим, что единичные поимки палтуса *FL* 44–65 см на севере и северо-западе Чукотско-

Таблица 4. Длина, масса и соотношение полов у чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* из уловов в российских водах Чукотского моря

Сроки работ	*n*, экз.	Длина (*FL*), см				Масса, г				Соотношение самки : самцы
		Неполовозрелые	Половозрелые			Неполовозрелые	Половозрелые			
			самки	самцы	оба пола		самки	самцы	оба пола	
08–09.1997	10	9.0–21.0 / 13.7	–	–	–	9.0–100.0 / 27.4	–	–	–	–
09.2010	5	7.0–13.0 / 8.8	–	–	–	1.0–12.0 / 3.8	–	–	–	–
08–09.2018	11	5.5–7.8 / 6.5	19.4–44.2 / 30.3	24.7–38.2 / 31.0	19.4–44.2 / 30.6	1.0–2.0 / 1.3	38.0–780.0 / 312.0	103.0–489.0 / 262.0	38.0–780.0 / 291.0	1.3 : 1.0

го моря в пределах его аваншельфа на глубинах 230–370 м описаны и ранее (Циновский, 1981; Mecklenburg et al., 2014), однако массовых скоплений вида обнаружено не было. Полученные данные свидетельствуют в пользу выноса молоди чёрного палтуса на чукотский шельф (вдоль побережья Аляски до м. Лисберн и в сторону Чукотского подводного плато) посредством тихоокеанских течений через Берингов пролив из Берингова моря, где находятся основные нерестилища и нагульные акватории тихоокеанской группировки вида (Дьяков, 1990, 2011; Шунтов и др., 1994; Barber et al., 1997; Mecklenburg et al., 2002; Чернова, 2017). Подобный вынос молоди из Баренцева моря с тёплыми водами атлантического происхождения в моря Карское и Лаптевых отмечен и для северо-восточного арктического чёрного палтуса *R. hippoglossoides* (Филина, Буданова, 2015; Глебов и др., 2016). В целом удалённость Чукотского моря от мест обитания взрослых особей тихоокеанского палтуса, малое их присутствие здесь (Датский и др., 2022. Табл. 2), а также тот факт, что половое созревание рыб происходит при *FL* 42–52 см (Фадеев, 2005), свидетельствуют о небольшом промысловом значении вида в районе исследований.

Особенности распространения молоди на шельфе Чукотского и Берингова морей наглядно отражены на рис. 10, 11. Если в Чукотском море доминировали особи *FL* 6–14 см (до 83% всех рыб), то в Беринговом преобладали более крупные рыбы *FL* 22–28 см (43%) с незначительными выходами на шельф крупноразмерного палтуса. В основном поимки крупных особей отмечены в Корякском районе, где относительно узкий шельф благоприятствует кормовым миграциям в эту акваторию половозрелых рыб с материкового склона. В северном направлении присутствие таких особей в траловых уловах закономерно снижается, отражаясь на средних размерах вида. Отметим, что траловые орудия лучше отлавливают мелкоразмерных рыб, что позволяет оценить урожайность отдельных поколений вида, в то время как в донные ярусы и жаберные сети преимущественно попадают старшевозрастные особи (Мазникова и др., 2015).

В водах Чукотского моря неполовозрелые особи палтуса *FL* 6–21 см имели массу 1–100 г. Самки при бóльших предельных размерах в среднем были мельче самцов, опережая последних по массе (табл. 4). С возрастом разница в одной возрастной группе между более крупными самками и самцами достигает 7 см, при этом в уловах среди рыб *FL* < 50 см преобладают самцы, у старшевозрастных рыб самок становится в два–три раза больше (Датский, Мазникова, 2017). В нашем случае самки незначительно преобладали над самцами, однако малочисленные сборы могут не отражать истинного соотношения полов. Сходное преобладание самок среди рыб *FL* 15–45 см, только в большем соотношении (2.8 : 1.0), отмечено у палтуса морей Восточно-Сибирского и Лаптевых (Чернова, 2017).

Для чёрного палтуса в пределах чукотского шельфа зависимость длина–масса следующая: $W = 0.0022FL^{3.3793}$ ($r = 0.98$, $n = 26$ экз.).

Все проанализированные рыбы в конце лета находились преимущественно на стадии покоя половых продуктов (по 3 экз. самок и самцов), лишь у одной самки (*FL* 44.2 см, 780 г) гонады начали созревать. Полученные данные сопоставимы для этого периода со сведениями по рыбам северо-западной части Берингова и Карского морей (Филина, Буданова, 2015; Мазникова и др., 2018).

Места размножения чёрного палтуса в Чукотском море до настоящего времени не обнаружены, есть лишь гипотезы о возможном нересте рыб в прилегающих к району исследований Северном Ледовитом океане и море Бофорта (Чернова, 2017). Можно предположить, что условия для воспроизводства в исследованном нами районе Арктики неблагоприятны для данного вида и поимка единственной особи с созревающими половыми продуктами лишь подтверждает это. Сходная ситуация отмечена и в западном секторе Арктики, где общее потепление в 2007–2010 гг. привело к появлению в

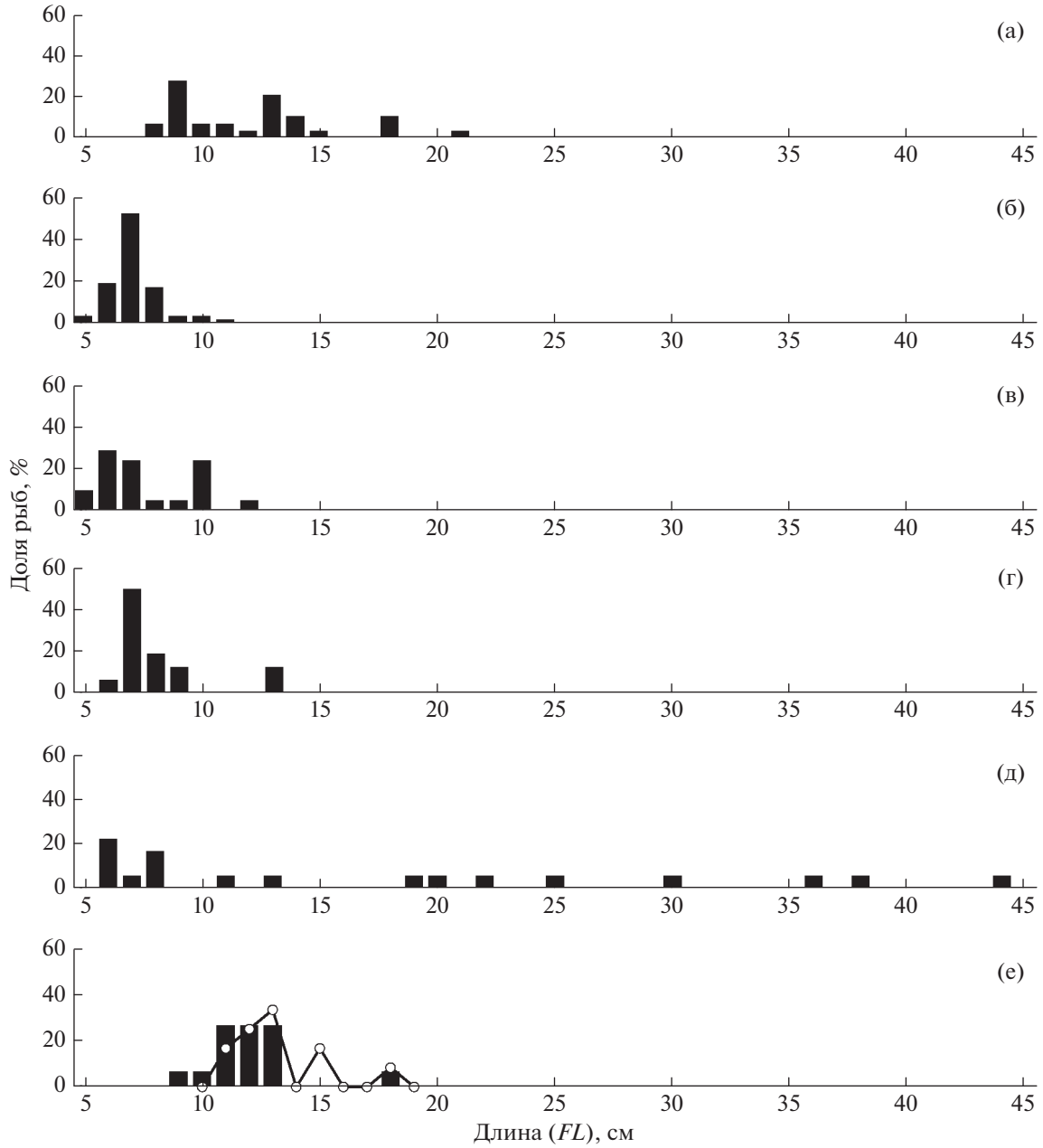


Рис. 9. Размерный состав чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в траловых уловах из российских вод Чукотского моря: а – август–сентябрь 1997 г. (M = 12.1 см, n = 29 экз.), б – август 2007 г. (M = 7.2 см, n = 117 экз.), в – сентябрь 2008 г. (M = 7.6 см, n = 21 экз.), г – сентябрь 2010 г. (M = 8.1 см, n = 16 экз.), д – сентябрь 2018 г. (M = 17.4 см, n = 18 экз.); е – август–сентябрь 2020 г.: (■) – донные научные траления (M = 12.1 см, n = 15 экз.), (–○–) – пелагические промысловые траления (M = 13.2 см, n = 12 экз.).

Карском море в небольшом количестве половозрелого палтуса в пред- и посленерестовом состоянии, указывающего на его возможный локальный нерест в этой в целом неблагоприятной для обитания вида акватории (Филина, Буданова, 2015).

В смежном с Чукотским Беринговом море палтус нерестится в октябре–декабре между прол. Унимак и о-вами Прибылова (Alton et al., 1988), а также вдоль корякского побережья и в южной части Анадырского залива, между м. Наварин и о-вом Св. Матвея на глубинах 100–680 м при температуре воды 1.0–3.5°С (Новиков, 1974). Икра созревает в толще воды на глубинах >550 м, личинки по мере развития сносятся в мелководные участки. Мальки чёрного палтуса *FL* 59–65 мм встречены в

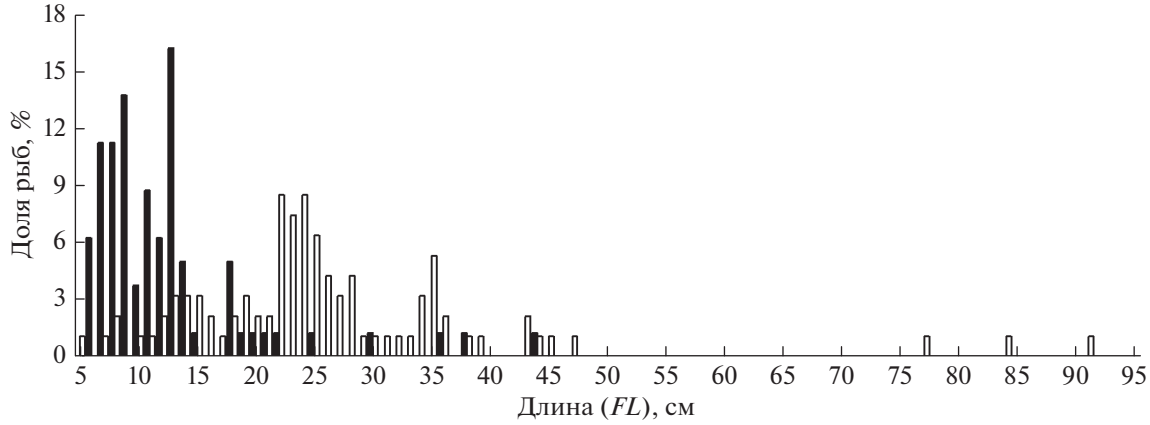


Рис. 10. Размерный состав чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в донных траловых уловах на российском шельфе в 1997–2020 гг.: (■) – Чукотское море (*M* = 12.5 см, *n* = 80 экз.), (□) – Берингово море (*M* = 26.1 см, *n* = 94 экз.).

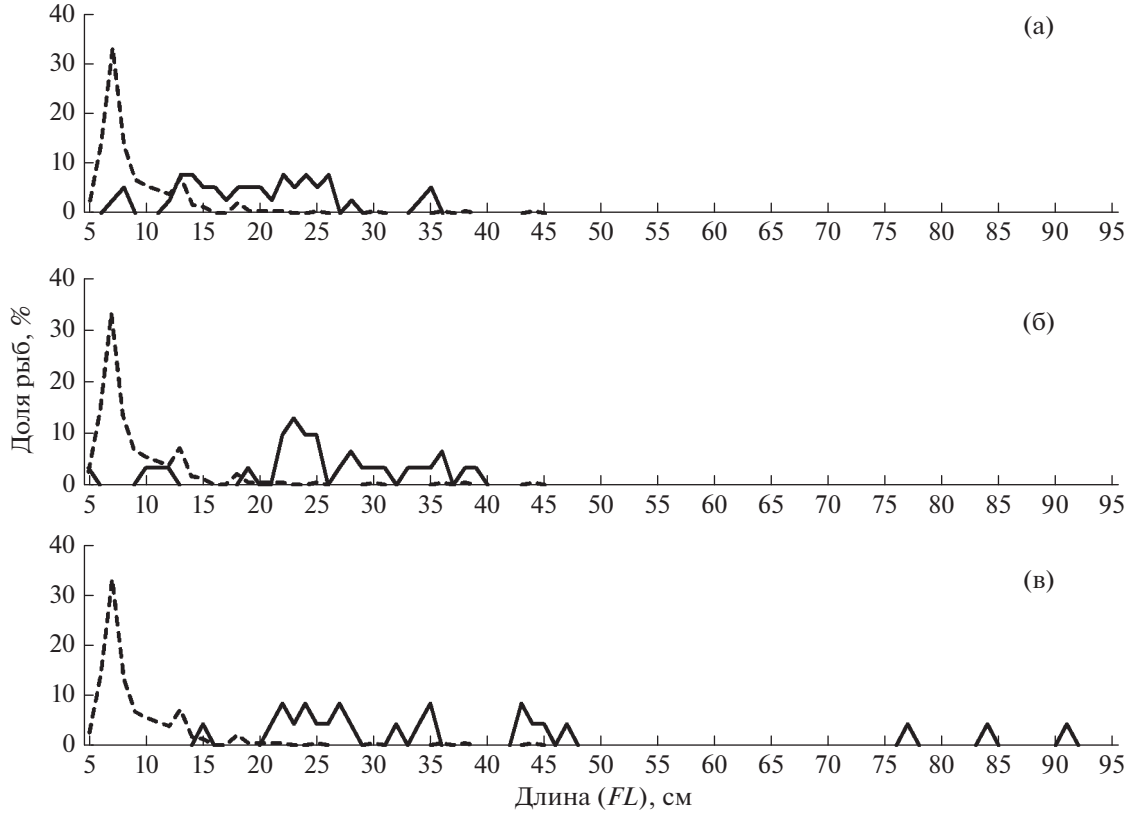


Рис. 11. Размерный состав чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в донных траловых уловах из российских вод в 1997–2020 гг.: (а–в), (- -) – Чукотское море (*M* = 9.3 см, *n* = 238 экз.); (—) – Берингово море: а, б – соответственно центральная (*M* = 19.8 см, *n* = 39 экз.) и западная (*M* = 25.3 см, *n* = 31 экз.) части Анадырского залива; в – Корякский район (*M* = 37.3 см, *n* = 24 экз.).

южной части Анадырского залива на глубинах 18–40 м (Мусиенко, 1957).

Семейство рогатковые Cottidae

Бородавчатый керчак Myoxocephalus verrucosus относится к крупным бычкам, достигая в пределах своего ареала *FL* 54 см, массы 2.2 кг и возраста 13 лет. Как правило, таких величин достигают самки данного вида, наибольшие длина и возраст самцов не превышают 26 см и 9 лет (Андрияшев, 1954; Токранов, 1986). В прилегающей к району исследования северо-западной части Берингова моря бородавчатый керчак придерживается шельфа с

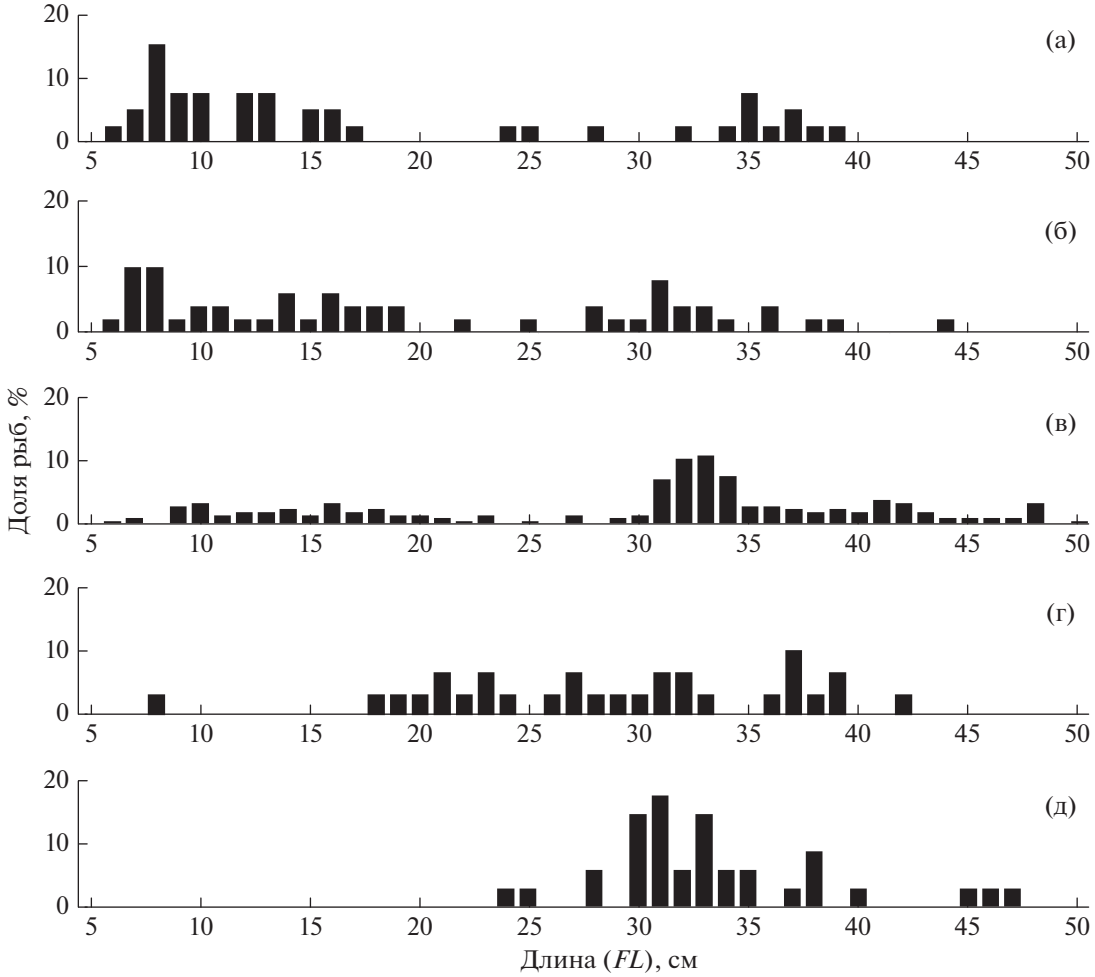


Рис. 12. Размерный состав бородавчатого керчака *Myoxocephalus verrucosus* из траловых уловов в российских водах Чукотского моря: а – август 2007 г. (M = 18.3 см, n = 39 экз.), б – сентябрь 2008 г. (M = 19.9 см, n = 51 экз.), в – сентябрь 2010 г. (M = 29.6 см, n = 213 экз.), г – сентябрь 2018 г. (M = 28.6 см, n = 29 экз.), д – август 2019 г. (M = 33.4 см, n = 34 экз.).

глубинами <70 м, абсолютно доминируя в сообществах рыб между мысами Чукотский и Дежнёва (Датский, Андронов, 2007). В Чукотском море распространён вдоль побережья Аляски до м. Лисберн (Allen, Smith, 1988), в российских водах его встречаемость также высока (Орлов и др., 2019).

На чукотском шельфе в траловых уловах встречался бородавчатый керчак *FL* 6–50 см с преобладанием особей *FL* 30–42 см (~59% по численности). Последние в основном доминировали в придонных горизонтах, в то время как в пелагиали была высока доля молоди *FL* 6–20 см (рис. 12). В целом особи вида в районе исследований несколько мельче рыб из северо-западной части Берингова моря за счёт большего присутствия неполовозрелых рыб *FL* 9–14 см и отсутствия крупноразмерных бычков *FL* > 50 см (рис. 13) в возрасте 10–11 лет (Датский, Андронов, 2007).

Если рассматривать размеры бычков по отдельным районам шельфа в пределах российских вод Чукотского и Берингова морей, то в большинстве участков рыбам с чукотского шельфа был характерен широкий диапазон значений длины особей в модальной группе (рис. 14). Наиболее сходным с чукотским шельфом размерный состав рыб был в акватории южнее Берингова пролива (бассейн Чирикова). На севере Анадырского залива отмечены наиболее мелкие рыбы, крупноразмерные особи отсутствовали. В западной части залива и на корякском шельфе, напротив, доля крупных особей была больше, нежели в Чукотском море. Исключительно половозрелые рыбы придерживались центральной части Анадырского залива, в то время как основная масса бычков предпочитала прибрежные участки шельфа с глубинами <70 м (Датский, 2017). Особенностью распределения вида в пределах чукотского шельфа следует признать и нахождение здесь значительного количества молоди *FL* < 12 см, в то время как в южных

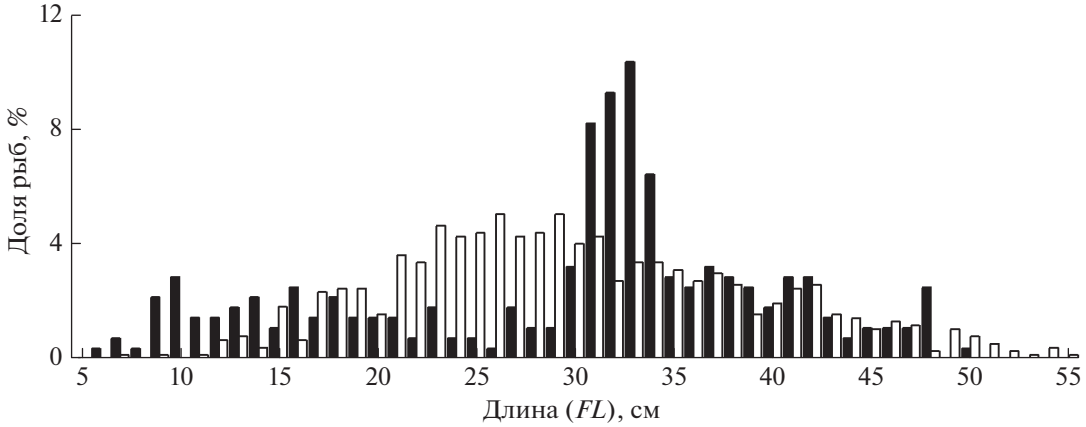


Рис. 13. Размерный состав бородавчатого керчака *Myoxocephalus verrucosus* в донных траловых уловах на российском шельфе 2001–2019 гг.: (■) – Чукотское море ($M = 29.7$ см, $n = 280$ экз.), (□) – Берингово море ($M = 30.0$ см, $n = 774$ экз.).

районах, за исключением бассейна Чирикова, она практически не отмечена в траловых уловах.

Длина и масса молоди керчаков на чукотском шельфе варьировали в пределах соответственно 7–16 см и 4–79 г. Самки были крупнее самцов: их средние размеры и масса были больше на 8.8 см (41.0 против 32.2 см) и 638 г (1178 против 540 г). На это указывают и максимальные значения длины и массы бычков в траловых уловах: у самцов – 21–38 см и 140–820 г, у самок – 22–48 см и 145–1645 г. В целом эти данные подтверждают точку зрения о половом диморфизме керчаков, проявляющемся в разных размерах самцов и самок. Последние крупнее, быстрее растут, позже созревают и дольше живут (Токранов, 1986; Борец, 1997). К примеру, в северо-западной части Берингова моря самки с четырёх лет перегоняют самцов в линейном и весовом росте, а средняя разница достигает 10.9 см и 590 г (Датский, Андронов, 2007). Зависимость длина–масса для бородавчатого керчака в пределах чукотского шельфа следующая: $W = 0.0109FL^{3.0934}$ ($r = 0.99$, $n = 40$ экз.).

В водах северо-западной части Берингова моря массовое созревание самок бородавчатого керчака происходит при *FL* 31 см в возрасте 5 лет, самцов – при *FL* 12 см в 3–4-летнем возрасте (Датский, Андронов, 2007). На чукотском шельфе у большей части самок (83.3%) половые продукты были на IV стадии зрелости, у 100% самцов гонады были III стадии. Керчаки обычно нерестятся поздней осенью на мелководных участках шельфа при температуре придонного слоя воды 1°С с численным преобладанием самок (Андрияшев, 1954).

Арктический шлемоносец Gymnocanthus tricuspis – арктический вид, южная граница ареала которого проходит в Анадырском заливе у м. Наварин (Chernova, 2011), северная – в основном в пределах шельфовой зоны арктических морей циркумполярно (Mecklenburg et al., 2016). В юго-западной части Чукотского моря этот относительно мелкий керчак встречается повсеместно (Mecklenburg et al., 2016; Орлов и др., 2019), обитание его приурочено преимущественно к глубинам <100 м при отрицательной или близкой к 0°С температуре воды (Андрияшев, 1954).

Размеры арктического шлемоносца в траловых уловах варьировали в пределах 5–20 см, в пелагических слоях преобладала молодь *FL* 6–8 см (58%), у дна доминировали особи *FL* 11–16 см (до 91%). Наиболее крупные рыбы отмечены в донных тралениях 2018–2019 гг., в 2020 г. основу скоплений формировали сравнительно мелкие керчаки *FL* 9–12 см (рис. 15). Отметим, что сходные, но несколько меньшие размеры зарегистрированы у этого вида в осенний период на шельфе Карского моря: уловы были представлены особями *FL* 4–17 см с преобладанием рыб *FL* 4–8 см (Токранов, Орлов, 2021). Вероятно, более подходящие для вида условия обитания на чукотском шельфе отразились в его бóльших по сравнению с рыбами северо-западной части Берингова моря (рис. 16) размерах. Если в районе исследований преобладали особи *FL* 10–16 см, составившие около 87% всех уловов керчака, то на североберинговоморском шельфе основу скоплений представляли рыбы *FL* 9–14 см (около 78%). Масса особей *FL* 8–10 см составляла 10–19 г. В целом арктический шлемоносец является самым мелким из шести видов рода *Gymnocanthus*: длина, масса и возраст самцов и самок не превышают соответственно 14 и 25 см, 75 и 120 г, 7 и 8 лет (Токранов, Орлов, 2021). При этом для северо-восточной части Чукотского моря имеются сведения, что самки достигают возраста как минимум 9, самцы – 8 лет (Smith et al., 1997).

Самцы арктического шлемоносца, как и у других видов шлемоносцев, в отличие от самок значительно мельче, созревают в более раннем возрасте и имеют меньшую продолжительность жизни (Токранов, 2016). В течение первого года жизни

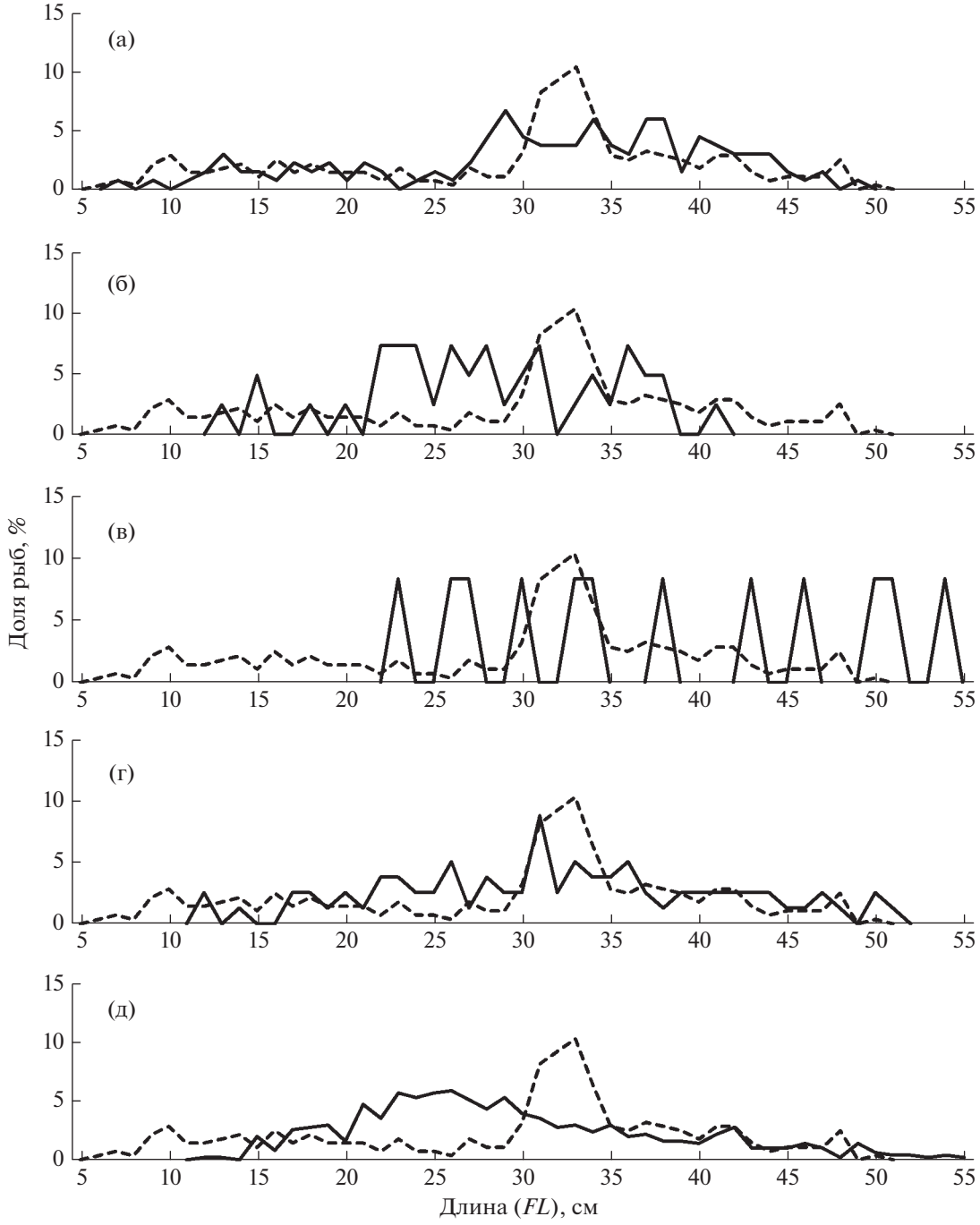


Рис. 14. Размерный состав бородавчатого керчака *Myoxocephalus verrucosus* из донных траловых уловов в российских водах в 2001–2019 гг.: (а–д), (- -) – Чукотское море (M = 29.7 см, n = 280 экз.); (—) – Берингово море: а – бассейн Чирикова (M = 31.3 см, n = 135 экз.); б, в, г – соответственно северная (M = 28.0 см, n = 41 экз.), центральная (M = 37.9 см, n = 12 экз.) и западная части (M = 31.8 см, n = 79 экз.) Анадырского залива; д – Корякский район (M = 29.4 см, n = 507 экз.).

данный вид достигает *FL* 4–5 см, второго – 7–8 см, далее самки растут быстрее самцов, достигая половозрелости к 4-му году жизни. К примеру, на шельфе Карского моря разница в длине и массе тела между рыбами разных полов достигает в возрасте 7 лет в среднем почти 1.7 см и 20 г (Токранов, Орлов, 2021).

Сроки и районы размножения арктического шлемоносца, так же, как и сроки эмбрионального периода, точно не установлены, однако он, вероятно, начиная с конца сентября нерестится в пределах мелководного шельфа (Андрияшев, 1954). Единичные поимки личинок данного вида отмечены в восточной части Чукотского моря (Logerwell et al., 2020).

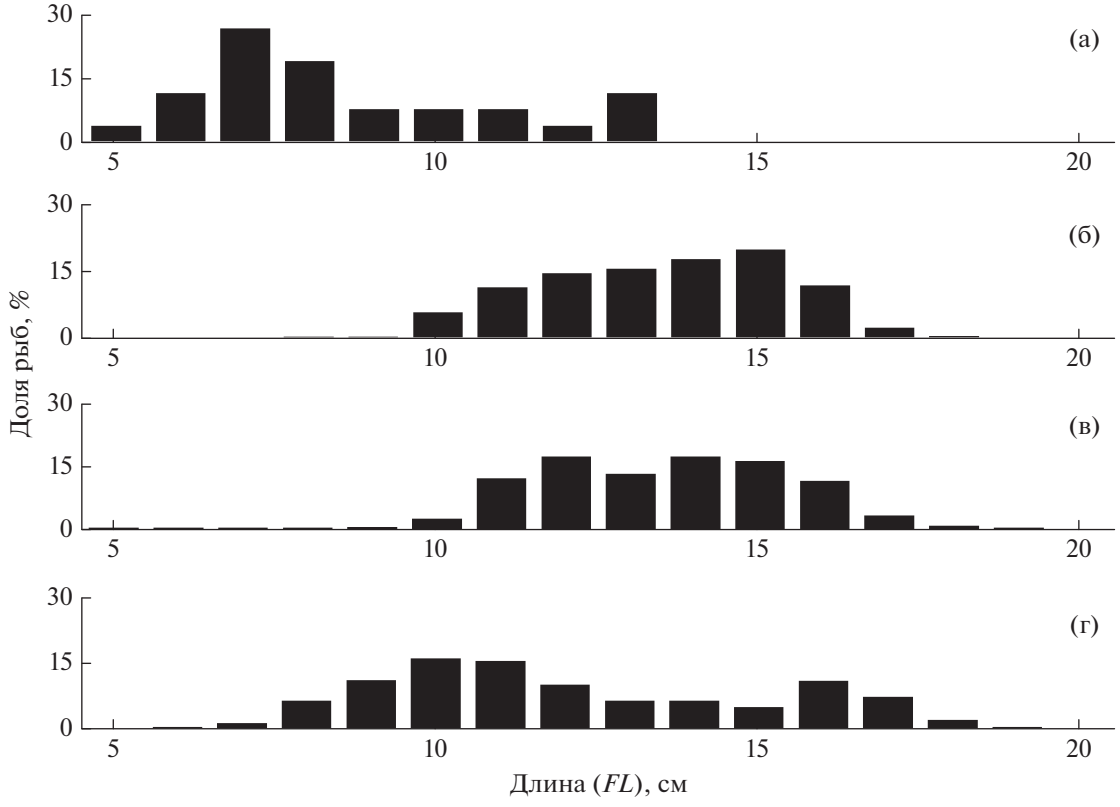


Рис. 15. Размерный состав арктического шлемоносца *Gymnocanthus tricuspis* из донных траловых уловов в российских водах Чукотского моря: а – август 2007 г. (M = 8.6 см, n = 26 экз.), б – сентябрь 2018 г. (M = 13.5 см, n = 728 экз.), в – август 2019 г. (M = 13.4 см, n = 365 экз.), г – август–сентябрь 2020 г. (M = 12.2 см, n = 522 экз.).

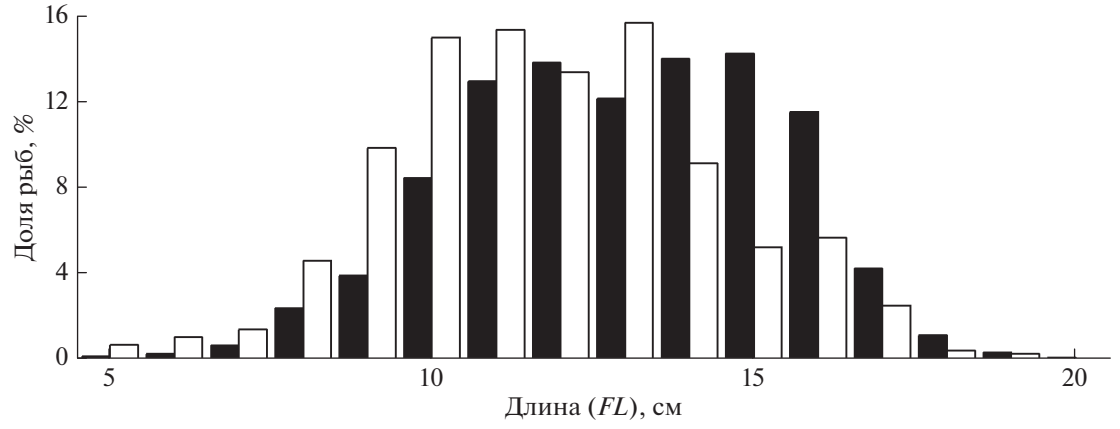


Рис. 16. Размерный состав совокупных выборок арктического шлемоносца *Gymnocanthus tricuspis* из донных траловых уловов в российских водах в 2005–2020 гг.: (■) – Чукотское море (M = 13.0 см, n = 1615 экз.), (□) – Берингово море (M = = 11.8 см, n = 605 экз.).

Прочие бычки (многоиглый керчак *M. polyacanthocephalus*, бычок-бабочка *Hemilepidotus papilio*, белобрюхий получешуйник (получешуйник Джордена) *H. jordani*, узколобый шлемоносец *G. galeatus*) относятся к крупноразмерным представителям рогатковых рыб, имеющих высокую численность в Беринговом море и прилегающих южнее водах. Несмотря на довольно обширный ареал (Тупоногов, Кодолов, 2014; Mecklenburg et al., 2018), присутствие этих рыб в российских водах в массе ограничено юго-западной частью Анадырского залива (Датский, Андронов, 2007), на чукотском шель-

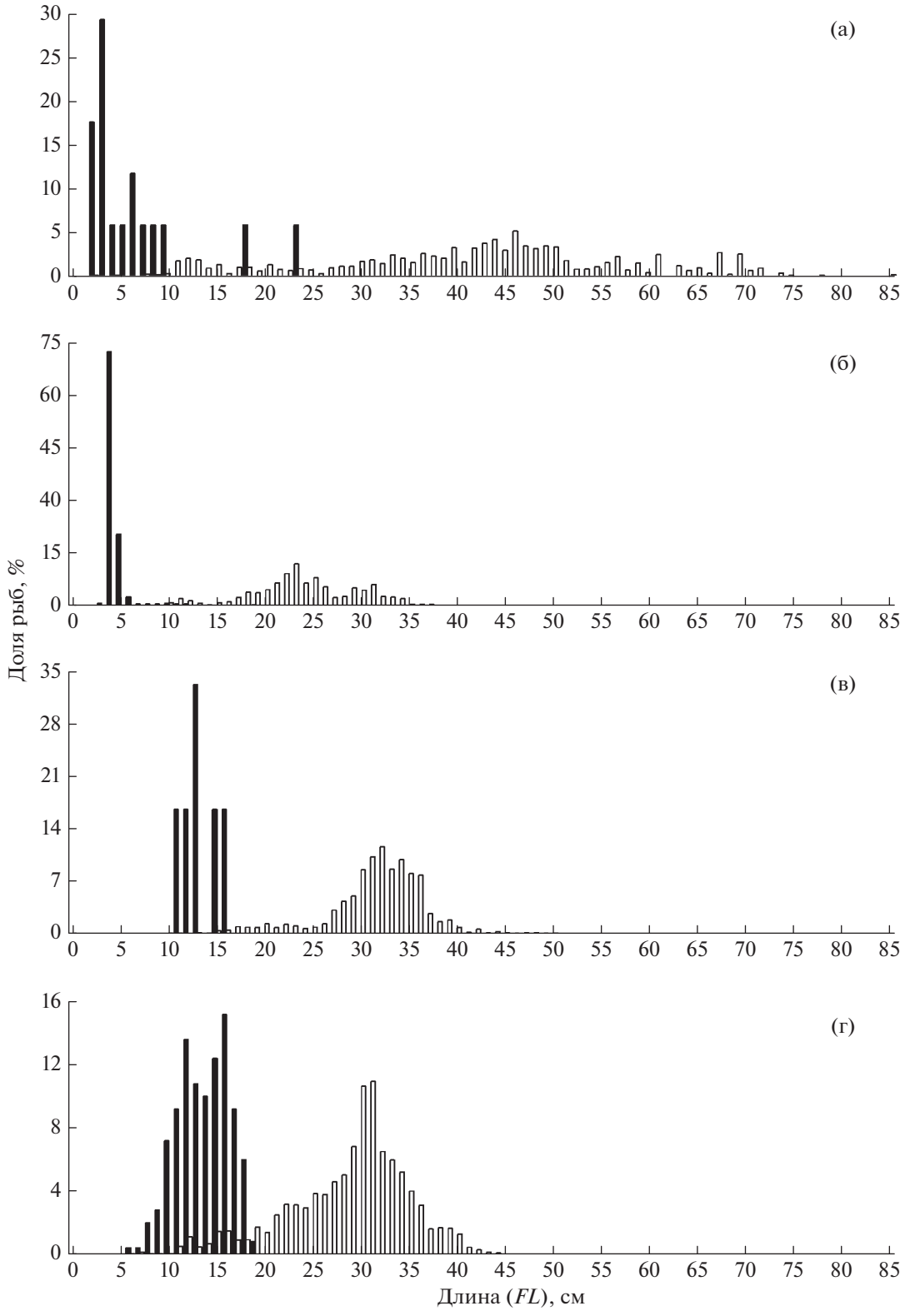


Рис. 17. Размерный состав некоторых видов семейства рогатковых (Cottidae) из траловых уловов 2001–2020 гг. в российских водах Чукотского (■) и Берингова (□) морей: а – многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Чукотское море: M = 11.2 см, n = 17 экз.; Беринговo море: M = 44.2 см, n = 2197 экз.), б – бычок-бабочка *Hemilepidotus papilio* (Чукотское море: M = 4.5 см, n = 387 экз.; Беринговo море: M = 24.0 см, n = 915 экз.), в – белобрюхий получешуйник *Hemilepidotus jordani* (Чукотское море: M = 4.5 см, n = 387 экз.; Беринговo море: M = 24.0 см, n = 915 экз.), г – узколобый шлемоносец *Gymnocanthus galeatus* (Чукотское море: M = 13.7 см, n = 250 экз.; Беринговo море: M = 28.6 см, n = 2337 экз.).

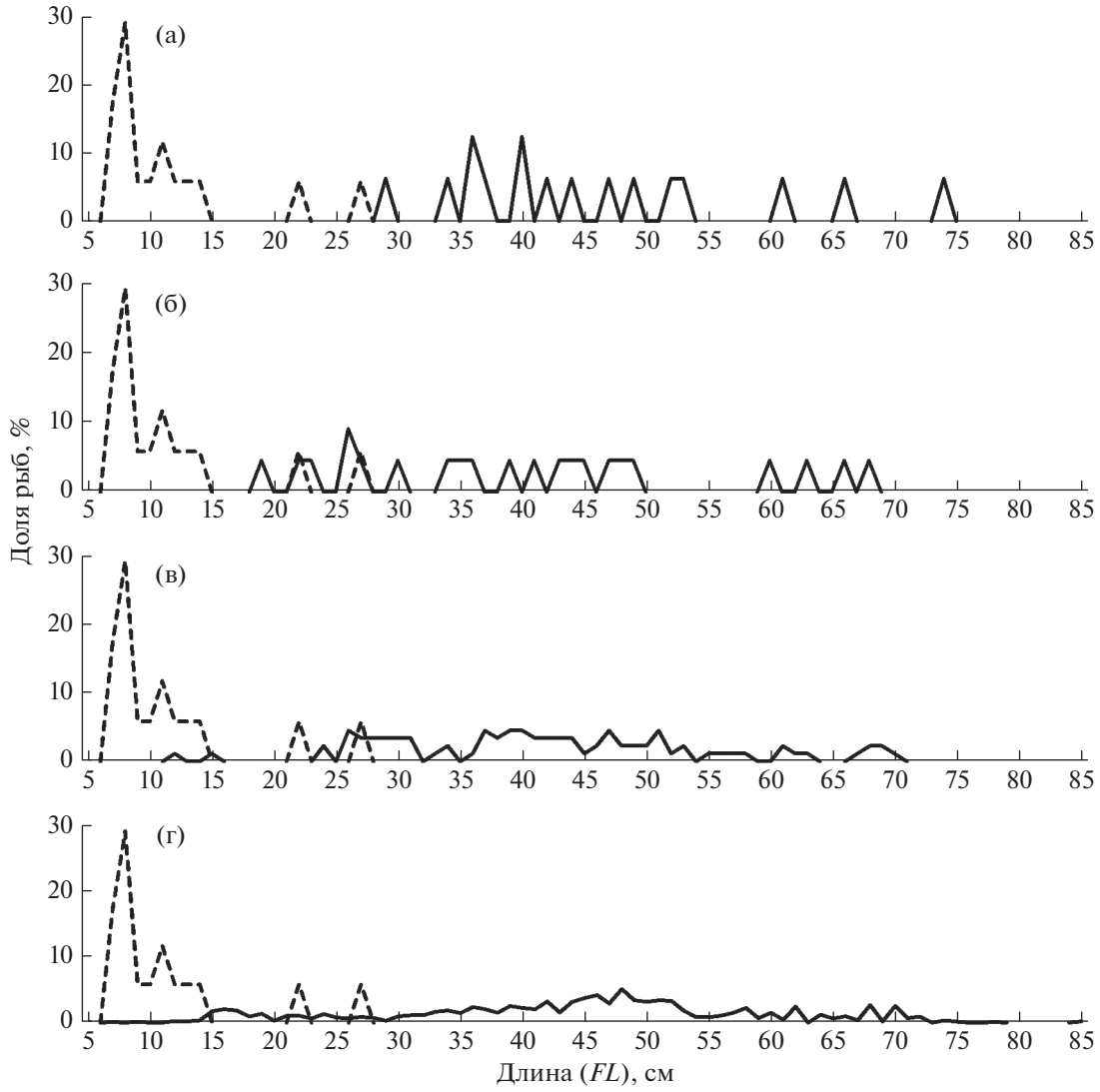


Рис. 18. Размерный состав многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* из траловых уловов в российских водах в 2001–2020 гг.: (а–г), (- -) – Чукотское море (M = 11.2 см, n = 17 экз.); (—) – Берингово море: а, б, в – соответственно северная (M = 46.3 см, n = 154 экз.), центральная (M = 40.4 см, n = 259 экз.) и западная (M = 42.1 см, n = 1123 экз.) части Анадырского залива; г – Корякский район (M = 44.2 см, n = 661 экз.).

фе отмечены исключительно неполовозрелые особи (рис. 17). Так, один из самых крупных видов бычков – многоиглый, достигающий в северо-западной части Берингова моря *FL* 85 см, массы 9 кг и возраста 16 лет (Датский, 2017), в российских водах Чукотского моря был представлен особями *FL* 7–27 см с доминированием молоди *FL* 7–11 см (70.6% всех уловов). Учитывая, что самки и самцы этого вида начинают созревать соответственно при *FL* 36–40 и 25 см (Датский, Андронов, 2007), можно констатировать полное отсутствие половозрелых рыб в районе исследований, несмотря на большое количество проведённых здесь траловых съёмок (рис. 17а). Наиболее крупные особи вида отмечены юго-западнее м. Наварин (в этой акватории пределы длины рыб наибольшие) и на севере Анадырского залива (рис. 18), гидрологические условия которого ограничивают северное распространение половозрелых рыб. Молодь же, вероятно, посредством тёплого Наваринского течения выносится в северную часть Берингова моря и на чукотский шельф. Отметим, что почти все поимки керчаков в Чукотском море выполнены пелагическими тралами.

Свыше 98% особей бычка-бабочки выловлены в пелагиали чукотского шельфа. Этот вид получешуйных бычков, имеющий в северо-западной части Берингова моря предельные значения длины и массы тела 8–37 см и 0.05–1.66 кг (Датский, 2017), в районе исследования был представлен преимущественно молодью *FL* 3–12 модальной группы 4–5 см – 93.0% всех уловов (рис. 17б). Учиты-

вая, что в ходе траловых работ отмечена лишь одна поимка особи *FL* 19 см, а половое созревание вида происходит в возрасте 4–8 лет при *FL* 18–28 см (Датский, 2017), все рыбы являлись неполовозрелыми и, скорее всего, их присутствие здесь (так же, как и молоди многоиглого керчака) обусловлено заносом тёплыми течениями Берингова моря. Отметим, что для молоди *FL* 4–5 см зарегистрировано оседание из пелагических в придонные слои как в северо-восточной части Чукотского моря (Mecklenburg et al., 2018), так и в его юго-западной части (у дна поймана молодь *FL* 4–7 см).

Ещё один вид получешуйных бычков – белобрюхий получешуйник – встречен в водах Чукотского моря в меньших количествах, нежели бычок-бабочка, что вполне объяснимо, учитывая его в целом менее северное распространение (Mecklenburg et al., 2018). Здесь также отмечены только неполовозрелые рыбы *FL* 11–16 см, присутствие которых, по-видимому, определяет северную границу ареала вида. К примеру, более благоприятные для обитания этого получешуйника условия в северо-западной части Берингова моря способствуют присутствию в акватории особей *FL* 8–53 см с модой 30–36 см – 65.2% (рис. 17в). Масса таких рыб варьирует в пределах 0.10–1.91 кг, а созревают они на 4–7-м году жизни при *FL* 26–40 см. При этом в других районах получешуйник Джордена может достигать *FL* 62 см, массы 2.8 кг и возраста 28 лет (Фадеев, 2005; Hutchinson, TenBrink, 2011; TenBrink, Buckley, 2013).

Узколобый шлемоносец, относящийся к массовым видам рогатковых рыб в Беринговом море, в пределах чукотского шельфа встречен исключительно в придонных слоях и был представлен неполовозрелыми рыбами *FL* 6–19 см модальной группы 12–16 см (62.0%). Сравнительные данные указывают на минимальные размеры вида на чукотском шельфе. К примеру, в северо-западной части Берингова моря (преимущественно южнее м. Наварин) шлемоносец имел предельные размеры 6–44 см при доминировании особей *FL* 25–35 см – 67.4% (рис. 17г). Соответственно этому, существенно различались и средние размеры рыб: 13.7 против 28.6 см. Отдельные особи бычков-шлемоносцев созревают на 4-м году жизни при *FL* 18–22 см, массовое созревание у самцов наступает в 5–6, у самок – в 6–7 лет при достижении *FL* 24–26 см (Борец, 1997). В целом данный вид является самым крупным из шести видов рода *Gymnocanthus*: длина, масса и возраст самцов и самок в западной части Тихого океана достигают соответственно 36 и 49 см, 640 и 1400 г, 11 и 17 лет (Токранов, Орлов, 2012, 2021).

Нерест вышеуказанных бычков в Чукотском море и в непосредственно прилегающих к нему водах не зарегистрирован. В прочих районах северо-западной части Тихого океана многоиглый керчак размножается осенью–зимой на глубинах 120–210 м при температуре придонного слоя воды 0.8–1.9°С. Сходные условия нереста отмечены и у шлемоносных бычков: в декабре–январе в диапазоне глубин 120–180 м при температуре воды у дна 1.3–1.8°С. Получешуйные бычки нерестятся в июне–сентябре на глубинах 10–30 м при температуре 5–10°С (Токранов, 1985, 1986, 1987; Черешнев и др., 2001). Значительные глубины, характерные для многоиглого и шлемоносных бычков, и высокая температура воды (для получешуйников) в период нереста, вероятно, не оставляют перспектив для обнаружения районов размножения этих видов на чукотском шельфе.

В целом отсутствие половозрелых рыб и их нерестилищ, низкие встречаемость и уловы указывают на неблагоприятные условия обитания для многоиглого керчака, бычка-бабочки, белобрюхого получешуйника и узколобого шлемоносца в российских водах Чукотского моря, что не позволяет говорить о перспективах их промыслового использования в этой акватории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам Тихоокеанского, Камчатского, Полярного филиалов и Центрального аппарата ВНИРО, принимавшим участие в разные годы в научно-исследовательских работах в Чукотском и Беринговом морях, а также членам судовых экипажей, оказывавшим всяческую помощь в сборе первичного материала, использованного в настоящей статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андриашев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.

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

Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б. и др. 2016. Результаты комплексных биологических исследований в море Лаптевых в августе–сентябре 2015 г. // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 72–88. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-72-88

Датский А.В. 2017. Особенности биологии массовых рыб в Олюторско-Наваринском районе и прилегающих водах Берингова моря. 4. Семейство рогатковые (Cottidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 251–263. https://doi.org/10.7868/S0042875217030031

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

Датский А.В., Мазникова О.А. 2017. Особенности биологии массовых рыб в Олюторско-Наваринском районе и прилегающих водах Берингова моря. 3. Семейство камбаловые (Pleuronectidae) // Вопр. ихтиологии.

Т. 57. № 2. С. 154–181.
https://doi.org/10.7868/S0042875217020072

Датский А.В., Ведищева Е.В., Трофимова А.О. 2022. Особенности биологии массовых рыб в российских водах Чукотского моря. 1. Промысловая биомасса рыб. Семейство тресковые (Gadidae) // Там же. Т. 62. № 4. С. 384–412.
https://doi.org/10.31857/S0042875222040075

Дьяков Ю.П. 1990. О распределении молоди тихоокеанского черного палтуса в Беринговом проливе и Чукотском море // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей Советского Союза. М.: Наука. С. 177–180.

Дьяков Ю.П. 2006. Географическая изменчивость сезонно-нерестовой структуры фауны камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) в морях северной части Тихого океана // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 8. С. 85–97.

Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 433 с.

Дьяков Ю.П. 2019. Распространение икры и личинок камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) в северной части Тихого океана // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 52. С. 5–49.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.52.5-49

Золотов А.О. 2007. О популяционной структуре палтусовидных камбал тихоокеанских вод Камчатки и западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 148. С. 113–129.

Золотов А.О. 2010. Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 20 с.

Линдберг Г.У., Федоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 272 с.

Мазникова О.А., Афанасьев П.К., Датский А.В. и др. 2015. Распределение, биология и состояние запасов тихоокеанского чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* по данным различных орудий лова в западной части Берингова моря и у восточного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. Т. 155. С. 31–55.

Мазникова О.А., Новиков Р.Н., Датский А.В. и др. 2018. Современное состояние промысла чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* (сем. Pleuronectidae) в западной части Берингова моря и у восточного побережья Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 1. С. 42–57.

Мусиенко Л.Н. 1957. Молодь камбал (сем. Pleuronectidae) дальневосточных морей. 2. Распространение, возраст и рост // Тр. ИОАН СССР. Т. 20. С. 312–346.

Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. промсть, 308 с.

Новиков Н.П., Снытко В.А., Долгих И.П. 1992. Промысловый атлас Дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 120 с.

Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В. и др. 2019. Рыбохозяйственные исследования в Чукотском море на НИС “Профессор Леванидов” в августе 2019 г.: некоторые предварительные результаты // Тр. ВНИРО. Т. 178. С. 206–220.
https://doi.org/10.36038/2307-3497-2019-178-206-220

Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 484 с.

Токранов А.М. 1985. Биология массовых видов рогатковых (сем. Cottidae) прикамчатских вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 22 с.

Токранов А.М. 1986. Керчаки и получешуйные бычки // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 319–328.

Токранов А.М. 1987. О размножении рогатковых рыб рода Gymnacanthus (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 6. С. 1026–1030.

Токранов А.М. 2016. О половом диморфизме у рогатковых рыб (Cottidae, Pisces) прикамчатских вод // Матер. XXX Любищевских чтений “Современные проблемы эволюции и экологии”. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 124–131.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2012. Особенности распределения и экологии двух видов рогатковых рыб рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 658–671.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2021. Биологическая характеристика арктического шлемоносца *Gymnocanthus tricuspis* (Cottidae) Карского моря // Матер. XII Нац. (Всерос.) науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Ч. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 76–80.

Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский Остров, 336 с.

Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы. М.: Агропромиздат, 175 с.

Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.

Филина Е.А., Буданова Л.К. 2015. О нахождении половозрелых особей чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) в Карском море // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 114–118.
https://doi.org/10.7868/S0042875214060058

Харитонова Е.В., Батанов Р.Л., Датский А.В. 1999. Особенности распределения массовых видов камбал в Анадырском заливе в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 126. Ч. 1. С. 285–295.

Циновский В.Д. 1981. Рыбы, пойманные на дрейфующей станции “Северный полюс-22” зимой 1978–79 и 1979–80 гг. // Рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 110–112.

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

Чернова Н.В. 2017. О поимках черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) на кромке шельфа морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 144–153.
https://doi.org/10.7868/S0042875217020060

Шунтов В.П. 1971. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 75. С. 3–36.

Шунтов В.П., Лапко В.В., Надточий В.В., Самко Е.В. 1994. Межгодовые изменения в ихтиоценах верхней эпипелагиали западной части Берингова моря и тихоокеанских вод Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 642–648.

Allen M.J., Smith G.B. 1988. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and northeastern Pacific // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 66. 151 p.
https://doi.org/10.5962/bhl.title.62517

Alton M.S., Bakkala R.G., Walters G.E., Munro P.T. 1988. Greenland turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the Eastern Bering Sea and Aleutian Islands region // Ibid. № 71. 31 p.

Barber W.E., Smith R.L., Vallarino M., Meyer R.M. 1997. Demersal fish assemblages of the northeastern Chukchi Sea, Alaska // Fish. Bull. № 95. P. 195–209.

Chernova N.V. 2011. Distribution patterns and chorological analysis of fish fauna of the Arctic region // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 825–924.
https://doi.org/10.1134/S0032945211100043

Coad B.W., Waszczuk H., Labignan I. 1995. Encyclopedia of Canadian Fishes. Waterdown: CMN and Canad. Sportfish. Prod., 928 p.

Datsky A.V. 2015. Ichthyofauna of the Russian exclusive economic zone of the Bering Sea: 1. Taxonomic diversity // J. Ichthyol. V. 55. № 6. P. 792–826.
https://doi.org/10.1134/S0032945215060065

Eisner L. 2019. The Bering Sea: Current status and recent trends // PICES Press. V. 27. № 1. P. 33–35.
https://meetings.pices.int/publications/pices-press/volume27/PPJan2019.pdf#page=33

Hutchinson C.E., TenBrink T.T. 2011. Age determination of the yellow Irish lord: management implications as a result of new estimates of maximum age // N. Am. J. Fish. Manag. V. 31. P. 1116–1122.
https://doi.org/10.1080/02755947.2011.646453

Logerwell E.A., Busby M., Mier K.L. et al. 2020. The effect of oceanographic variability on the distribution of larval fishes of the northern Bering and Chukchi seas // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 177. Article 104784.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104784

Love M.S., Elder N., Mecklenburg C.W. et al. 2016. Alaska Arctic marine fish species accounts // Alaska Arctic marine fish ecology catalog / Eds. Thorsteinson L.K., Love M.S. U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2016–5038 (OCS Study, BOEM 2016–048). P. 41–615.
https://doi.org/10.3133/sir20165038

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Am. Fish. Soc., 1037 p.

Mecklenburg C.W., Byrkjedal I., Karamushko O.V., Møller P.R. 2014. Atlantic fishes in the Chukchi Borderland // Mar. Biodivers. V. 44. № 1. P. 127–150.
https://doi.org/10.1007/s12526-013-0192-1

Mecklenburg, C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri: CAFF Internat. Secretariat, 406 p.

Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. Marine fishes of the Arctic Region. Akureyri: CAFF Internat. Secretariat, 454 p.

Munk K.M. 2001. Maximum ages of groundfishes in waters off Alaska and British Columbia and consideration of age determination // Alaska Fish. Res. Bull. V. 8. № 1. P. 12–21.

Smith R.L, Vallarino M., Barbour E. et al. 1997. Population biology of the Bering flounder in the northeastern Chukchi Sea // Fish ecology in Arctic North America. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 127–132.

TenBrink T.T., Buckley T.W. 2013. Life-history aspects of the yellow Irish lord (*Hemilepidotus jordani*) in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // Northwest. Nat. V. 94. P. 126–136.
https://doi.org/10.1898/12-33.1

EDN: UIGLAU
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 594

МЕЛКИЙ, НО МНОГОЧИСЛЕННЫЙ: РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И БИОЛОГИЯ АРКТИЧЕСКОГО ШЛЕМОНОСЦА *GYMNOCANTHUS TRICUSPIS* (COTTIDAE) В КАРСКОМ МОРЕ[#]

© 2022 г. А. М. Токранов[1], П. О. Емелин[2], А. М. Орлов[3, 4, *]

[1]Камчаткий филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН КФ ТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия

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

[3]Институт океанологии РАН ИО РАН, Москва, Россия

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

*****E-mail: orlov@vniro.ru*

Поступила в редакцию 21.03.2022 г.
После доработки 28.03.2022 г.
Принята к публикации 30.03.2022 г.

Арктический шлемоносец *Gymnocanthus tricuspis* – донный вид рыб, в арктических экосистемах играющий важную роль как связующее звено между бентосными беспозвоночными и высшими трофическими уровнями. Максимальные концентрации данного вида в Карском море осенью 2019 г., превышающие 6000 особей на квадратный километр, отмечены на мелководьях (глубины 20–30 м), примыкающих к северо-западной части полуострова Ямал. В уловах отмечены особи длиной *TL* 41–177 мм и массой 0.6–72.5 г в возрасте 1–7+ лет с преобладанием мелкоразмерных рыб (*TL* = 41–80 мм, масса <10 г, возраст 3–4+ лет). Отмечено наличие полового диморфизма, выраженного во внешней морфологии и размерах тела. Как и у других видов этого рода, среди рыб длиной более 110 мм резко возрастает доля самок, достигая 100% у особей длиной свыше 130 мм. Индивидуальная плодовитость самок длиной 134–164 мм колебалась от 2385 до 3353 (в среднем 2994) икринок. Для этого вида бентофагов характерна чёткая возрастная изменчивость состава пищи. Рацион молоди состоял в основном из многощетинковых червей, у взрослых рыб он был более разнообразным с преобладанием двустворчатых моллюсков, изопод и амфипод. Арктический шлемоносец считается экологическим видом-индикатором, в связи с чем результаты настоящего исследования могут быть использованы для мониторинга состояния экосистемы Карского моря.

Ключевые слова: пространственное распределение, морфометрия, половой диморфизм, размерно-возрастной состав, плодовитость, состав пищи, размер кормовых объектов.

DOI: 10.31857/S0042875222050319

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: BLVNKH
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 595

УДК 597.08

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УПИТАННОСТИ, СОМАТИЧЕСКОГО ИНДЕКСА И СООТНОШЕНИЯ ДЛИНА–МАССА У *CAPOETA BANARESCUI* (CYPRINIDAE) ИЗ РЕКИ ЧОРОХ, СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ АНАТОЛИЯ, ТУРЦИЯ[#]

© 2022 г. С. Бекташ[1], *, М. Арслан[1]

[1]*Университет имени Ататюрка, Эрзурум, Турция*

**E-mail: serdar.bektas@atauni.edu.tr*

Поступила в редакцию 31.01.2022 г.
После доработки 24.03.2022 г.
Принята к публикации 26.03.2022 г.

Исследовали пространственные и сезонные изменения некоторых параметров роста *Capoeta banarescui* с учётом внешних факторов. В общей сложности было поймано 1993 особей с использованием электролова, отлов проводили ежемесячно с марта 2001 по февраль 2002 гг. на пяти станциях в верховьях реки Чорох. Величина коэффициента упитанности не различалась значимо у самцов, самок и неполовозрелых особей, но на неё влияло место сбора. Величина соматического индекса также зависела от места сбора: наименьшее значение отмечено на станции Нихак (1.254), наибольшее – на станции Маден (1.342). Коэффициент упитанности и соматический индекс сходно изменялись по месяцам за небольшими исключениями, которые зависели от места и времени сбора. Оценки параметра *b* в уравнении длина–масса варьировали от 2.729 до 3.288. Аллометрический рост рыб со станций Кирик и Нихак был отрицательным, у рыб с трёх других станций – положительным. Наибольшие значения параметра *b* для обоих полов были ранней весной, а наименьшие обычно осенью. В то время как pH, концентрации фосфатов и силикатов в воде не различались на разных станциях, значимо более высокая температура была отмечена на станциях Нихак и Киразли. Значимо более высокая концентрация нитратов (3.61 мг/л) наблюдалась на станции Нихак. Концентрации аммония на станциях Байбурт, Киразли и Нихак были значимо выше, чем на станциях Кирик и Маден. Мутность воды зависела от станции, наивысшее значение наблюдали на станции Нихак (31.79 ± 42.12 ед. затухания по формазину, FAU).

Ключевые слова: Capoeta banarescui, упитанность, соотношение длина–масса, рост, качество воды, река Чорох.

DOI: 10.31857/S004287522205006X

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: YRLHVC
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 596–608

УДК 597.555.5

РОСТ И ВОЗРАСТ КЛЮВОРЫЛОЙ АНТИМОРЫ *ANTIMORA ROSTRATA* (MORIDAE) В ВОДАХ БАНКИ ФЛЕМИШ-КАП (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ АТЛАНТИКА)

© 2022 г. Н. Б. Коростелев[1], Р. Баньон[3, 4], А. М. Орлов[1, 2, *]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции РАН ИПЭЭ РАН, Москва, Россия*
[2]*Институт океанологии РАН ИО РАН, Москва, Россия*
[3]*Служба планирования Регионального морского министерства, Шунта-де-Галисия, Сантьяго-де-Компостела, Испания*
[4]*Группа по изучению моря, Рибейра, Испания*
******E-mail: orlov@vniro.ru*

Поступила в редакцию 15.02.2022 г.
После доработки 24.03.2022 г.
Принята к публикации 25.03.2022 г.

Исследованы рост и возраст клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из вод банки Флемиш-Кап (Северо-Западная Атлантика). Донные траловые уловы были представлены особями в возрасте 2–43 года общей длиной 112–680 мм, массой тела 6–2830 г. Преобладали рыбы в возрасте 14–26 лет (62% уловов). Темпы роста самцов и самок были сходными, но у самцов отмечены несколько меньшие продолжительность жизни (максимальный возраст соответственно 41 и 43 года) и средний возраст (соответственно 19.9 и 22.6 лет). Рост вида лучше всего описывается логистической функцией (коэффициенты: $a = 61.9$, $b = 5.4$, $c = 0.1$). Для сравнения с данными из других районов использовали уравнение Берталанфи, которое имело следующие параметры: $L_\infty = 142.9$, $k = 0.01$, $t_0 = -2.9$. В сравнении с клюворылой антиморой из других частей видового ареала особи из Северо-Западной Атлантики оказались самыми тугорослыми.

Ключевые слова: клюворылая антимора *Antimora rostrata*, рост, возраст, отолиты, темпы роста, Флемиш-Кап, Северо-Западная Атлантика.

DOI: 10.31857/S0042875222050113

Род *Antimora* (Moridae, Gadiformes) включает два вида – мелкочешуйную *A. microlepis* Bean, 1890 и клюворылую *A. rostrata* (Günther, 1878) антимор (Small, 1981; Cohen et al., 1990; Priede, 2017; Орлов и др., 2018б). Представители рода практически повсеместно распространены в умеренных и холодных водах Мирового океана и считаются наиболее многочисленными среди современных глубоководных видов рыб (Kulka et al., 2003; Iwamoto, 2010; Priede, 2017; Орлов и др., 2018а).

A. rostrata встречается в Мировом океане повсеместно за исключением Северной Пацифики. При этом наблюдается разрыв в распространении между северной и южной частями Атлантики в тропической области. Кроме этого, данный вид до сих пор не отмечен на большей части открытых вод Атлантического и Индийского океанов, Южной Пацифики и восточной части индоокеанского сектора Южного океана (Cohen et al., 1990; Iwamoto, 2015; Orlov et al., 2020).

Клюворылая антимора ведёт придонно-пелагический глубоководный образ жизни, может формировать скопления с высокой концентрацией, её вылавливают в качестве прилова на различных промыслах донными тралами и ярусами (Kulka et al., 2003; Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Iwamoto, 2015; Priede, 2017), но в настоящее время не используют в качестве промыслового объекта, хотя вид считается перспективным для промысла (Новиков, Тимохин, 2009; Новиков и др., 2010). Недавние исследования мелкочешуйной антиморы (близкородственного вида) показали, что она может служить источником диетического рыбного сырья и использоваться для производства продукции как массового, так и специального назначения (Давлетшина и др., 2019).

Как и для большинства широкоареальных глубоководных рыб, для *A. rostrata* характерны различия в темпах роста в разных частях ареала. Опубликованные данные по возрасту и росту рассматриваемого вида из различных районов Мирового океана (Magnússon, 2001; Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Орлов и др., 2018а; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b) показывают, что кри-

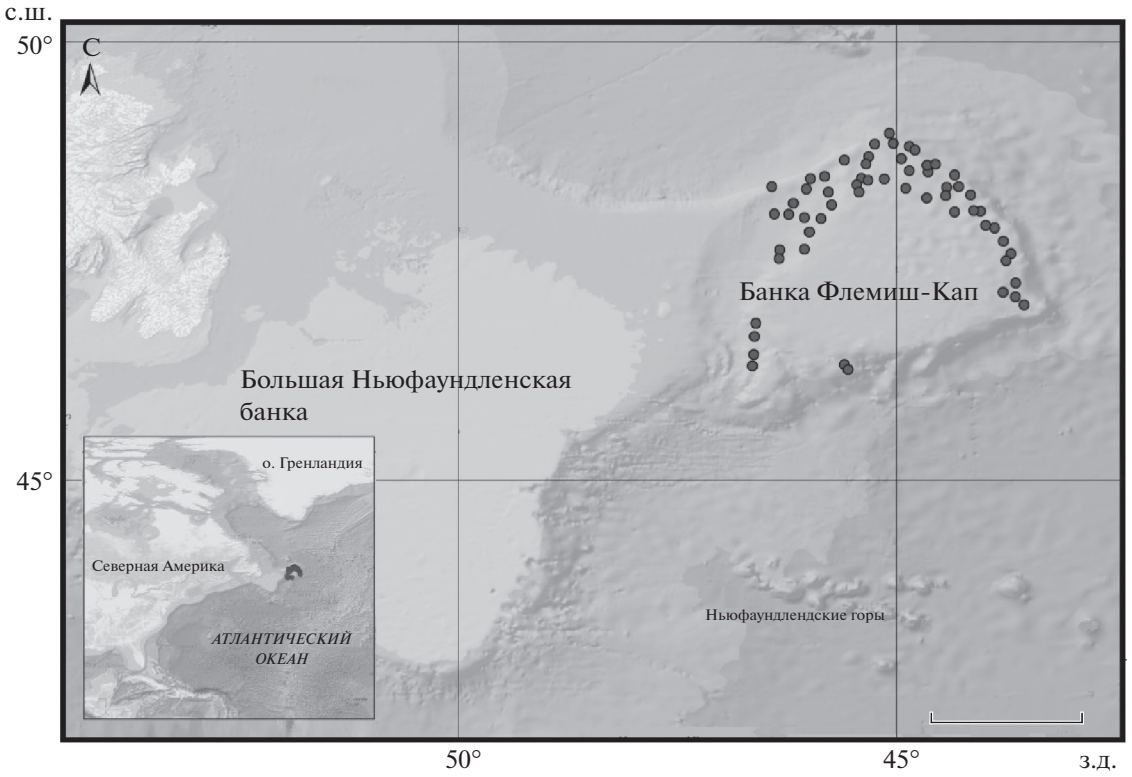


Рис. 1. Места сбора проб (●) клюворылой антиморы *Antimora rostrata* в районе банки Флемиш-Кап. Масштаб: 100 км.

вые роста рыб из вод Новой Зеландии и Северной Атлантики значительно отличаются от таковых из других регионов. В этой связи исследования возраста и роста ещё не изученных популяций клюворылой антиморы представляют определённый интерес и позволяют сформировать более полное представление о биологических и экологических особенностях вида. Цель исследования – представить новые данные о росте и возрасте клюворылой антиморы из вод банки Флемиш-Кап (Северо-Западная Атлантика) в сравнении с таковыми из других частей видового ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в июне–июле 2016 г. в северо-западной части Атлантического океана в водах банки Флемиш-Кап (рис. 1) с глубин 588–1444 м (Gordeev et al., 2019) в ходе съёмок на испанском рыболовном судне "Playa Menduina Dos" донным тралом Campelen 1800 (горизонтальное раскрытие 26 м, вертикальное – 41 м, время учётных тралений 30 мин, скорость 3.0–3.5 узла). Всего было поймано 704 особи, которые на борту судна были подвергнуты полному биологическому анализу по стандартным методикам (Laevastu, 1965; Правдин, 1966) с измерением общей длины (*TL*) и массы тела и определением пола. Отолиты (сагитты) извлекали из свежепойманной рыбы. Взвешивание отолитов и определение возраста проводили в лабораторных условиях. Массу отолитов (W_o) определяли на электронных весах ("Sartorius GmbH", Германия) с точностью до 0.001 г.

Клюворылая антимора, как и многие глубоководные рыбы, относится к долгоживущим видам (Magnússon, 2001; Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Орлов и др., 2018а; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b), поэтому её возраст определяли в соответствии с методиками, разработанными специально для некоторых долгоживущих глубоководных видов рыб (Beamish, Chilton, 1982; Rodríguez Mendoza, 2006). Отолиты разламывали в центральной части и прокаливали в пламени спиртовой горелки, при необходимости шлифовали. Для шлифовки отолитов использовали абразивные диски с алюминий-оксидным или силикон-карбидным покрытием зернистостью 0.1–0.9 мкм ("Buehler", США). Возраст определяли путём подсчёта годовых колец на фотографиях сломов отолитов (рис. 2) в программе Adobe Photoshop CS6 ver. 13.0x64 ("Adobe System, Inc.", США). Сломы фотографировали в глицерине под увеличением ×4–16 в зависимости от размера отолита с помощью встроенной камеры микроскопа Stemi 305 ("Zeiss", Германия).

Определение возраста и массы отолитов производили выборочно, для чего отбирали по десять самцов и самок для каждой 5-сантиметровой

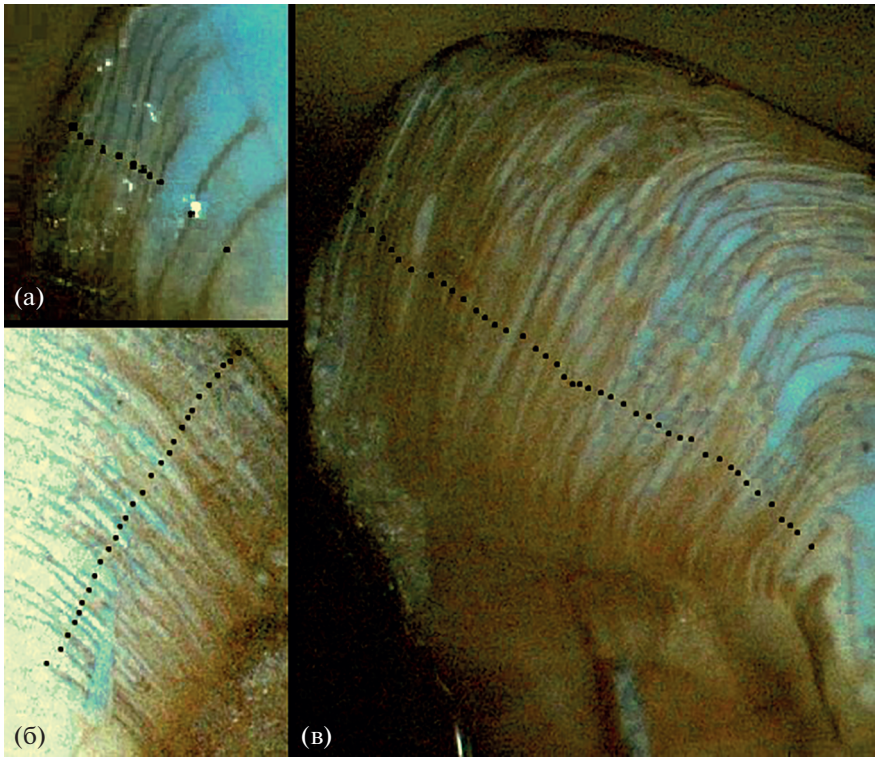


Рис. 2. Сломы отолитов клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из вод банки Флемиш-Кап: а – *TL* 23.1 см, возраст 11 лет; б – *TL* 41.3 см, 28 лет; в – *TL* 53.9 см, 43 года; (■) – годовые зоны роста.

размерной группы. Всего на анализ было отобрано 200 особей, из которых для 195 удалось определить возраст. На основании полученных определений возраста и длин тела составлен размерно-возрастной ключ (Морозов, 1929), при помощи которого возрастной состав пересчитан на весь улов.

Выбор наиболее подходящей функции для описания роста антиморы осуществляли с использованием критерия Акайке AIC (Katsanevakis, Maravelias, 2008), сравнивая линейную, степенную и логистическую зависимости, кривую Гомпертца и уравнение Берталанфи, которое ранее успешно использовали для описания роста представителей рода *Antimora* (Magnússon, 2001; Orlov, Abramov, 2001; Орлов, Абрамов, 2002; Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Frey et al., 2017; Орлов и др., 2018а; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b; Коростелев и др., 2020). Величину коэффициента детерминации (R^2) определяли методом наименьших квадратов, приведя зависимость к линейному виду (Frey et al., 2017). Среднюю удельную скорость линейного роста оценивали по формуле (Мина, Клевезаль, 1976; Алимов, 1989): $C = \frac{\ln(L_n + 1) - \ln L_n}{t_n + 1 - t_n}$, где $L_n + 1$ и L_n – средняя длина рыб в возрасте соответственно $t_n + 1$ и t_n. Статистическую обработку результатов проводили в программе MS Excel, коэффициенты уравнения роста Берталанфи рассчитывали с использованием компьютерной программы PAST ver. 3.14 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Антиморы в улове были представлены широким размерным рядом: *TL* 112–680 (в среднем 353 ± 4) мм. Самки были несколько длиннее самцов: 112–680 (390 ± 6) против 128–660 (310 ± 5) мм. Неполовозрелые особи имели *TL* 136–171 (153 ± 4) мм. В уловах преобладали размерные группы 201–250, 251–300, 301–350 и 351–400 мм, доля каждой из которых составляла ~14% общей численности особей в улове (рис. 3а). Рыб *TL* 401–450 и 451–500 мм было немногим меньше – соответственно 11 и 10%, прочие размерные группы были немногочисленны.

Масса тела антимор варьировала в пределах 6–2830 (в среднем 396.6 ± 15.6) г. Самки были в среднем почти вдвое тяжелее самцов: 6–2830 (533.1 ± ± 24) против 8–1490 (225.0 ± 11.4) г. Неполовозрелые особи имели массу 8–22 (15.7 ± 3.4) г. Наиболее многочисленными в улове были рыбы с массой тела <300 г (рис. 3б), на долю которых пришлось 54.5% уловов. Антимор с массой тела 301–600 г отмечено 22.4%, прочие размерные группы

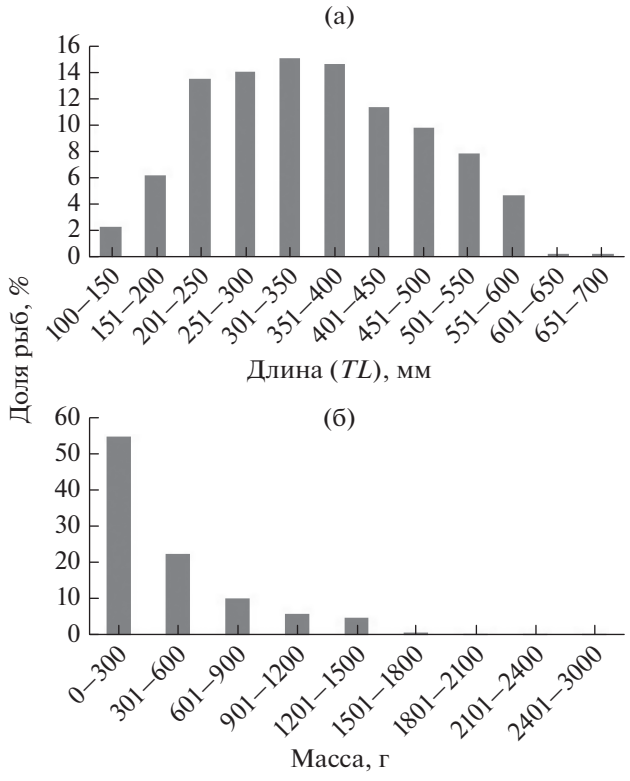


Рис. 3. Распределение по длине (а) и массе (б) тела клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из траловых уловов в водах банки Флемиш-Кап.

были менее многочисленны, а рыбы тяжелее 1800 г были представлены единичными особями.

Рыбы крупных размеров (≥600 мм) встречались на глубинах >1 км (рис. 4), а мелкие особи (<200 мм) – на всех исследованных глубинах.

Зависимость массы (W, г) от длины (TL, мм) тела клюворылой антиморы хорошо описывается степенной функцией: $W = 0.0012TL^{3.46}$ ($R^2 = 0.98$) для совокупной выборки; $W = 0.0015TL^{3.39}$ ($R^2 = 0.96$) для самцов и $W = 0.001TL^{3.50}$ ($R^2 = 0.99$) для самок (рис. 5).

Масса исследованных отолитов варьировала в пределах 0.039–0.626 (в среднем 0.199 ± 0.011) г. Зависимость массы отолита (W_o, г) от длины тела (TL, мм) хорошо описывается ($R^2 = 0.96$) степенной функцией: $W_o = 0.00002TL^{1.5514}$ (рис. 6).

Среди антимор больше половины оказались самками, на их долю пришлось 56.5% численности рыб в уловах, доля самцов составила 42.2%, неполовозрелых особей – 1.3%. Соотношение полов в разных размерных группах различалось. Так, среди рыб TL 100–150 и 150–200 мм преобладали самки (рис. 7а), среди рыб TL 200–450 мм доля самцов и самок была приблизительно одинаковой, среди крупных рыб TL > 450 мм самцы встречались единично.

Соотношение полов в уловах также изменялось с глубиной (рис. 7б). На глубинах <600 м доминировали самки, в диапазоне глубин 601–900 м соотношение полов было приблизительно равным; глубже 900 м, по мере увеличения глубины, возрастала доля самок, однако в самом глубоководном улове (1401–1463 м) самцов было значительно больше. Максимальная доля неполовозрелых особей в уловах отмечена на глубинах <700 м, глубже 1100 м неполовозрелые рыбы не отмечены.

Возраст антимор обоих полов варьировал в пределах 2–43 (в среднем 19.8 ± 0.6) лет. Возраст самцов составил 2–41 (19.9 ± 0.8) год, самок – 2–

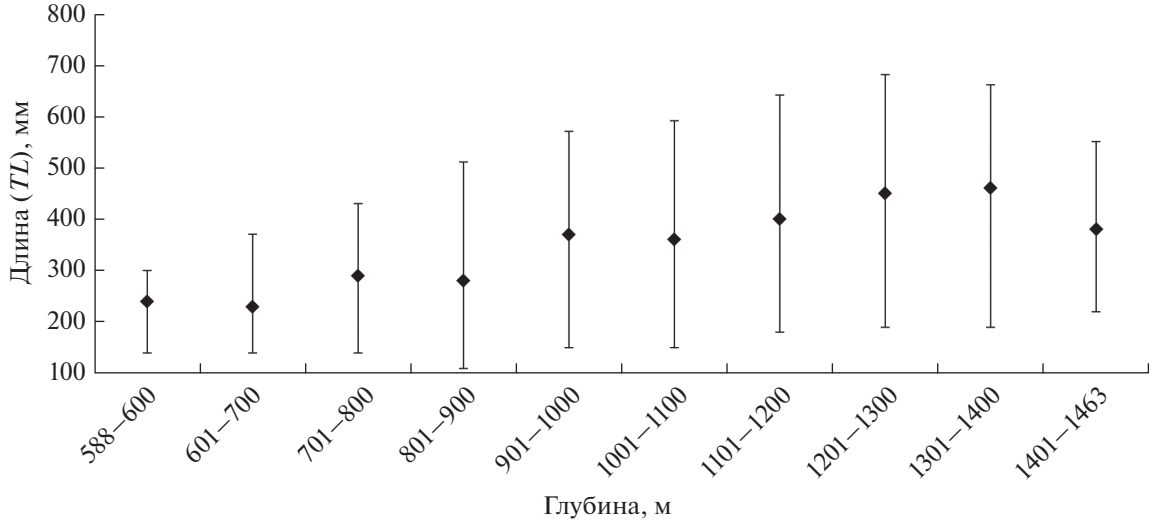


Рис. 4. Средняя, минимальная и максимальная длина тела клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из траловых уловов на разных глубинах в водах банки Флемиш-Кап.

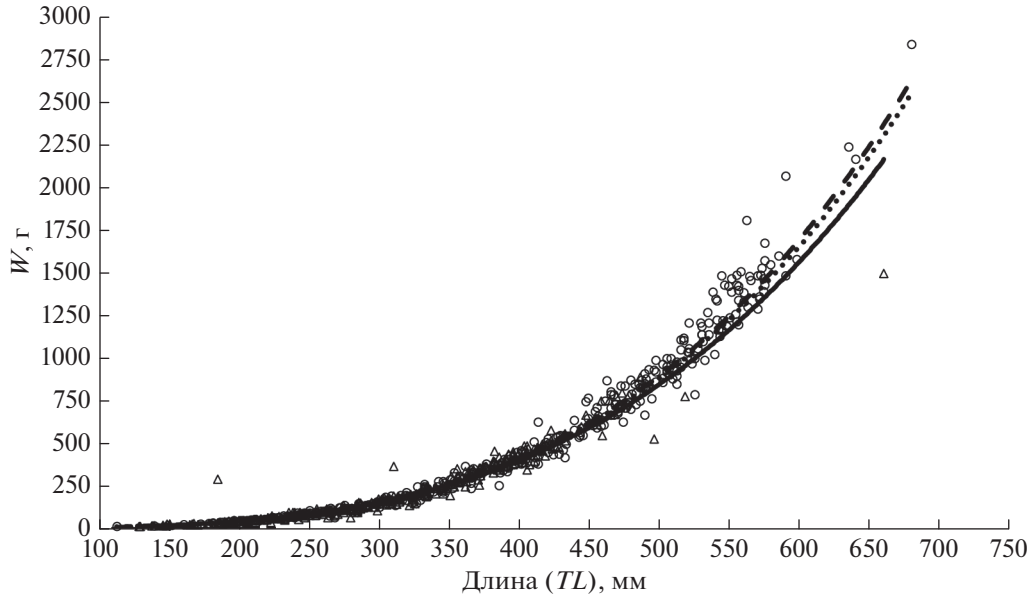


Рис. 5. Зависимость массы (*W*) от длины тела клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из вод банки Флемиш-Кап: (△), (—) – самцы; (○), (- -) – самки; (···) – оба пола.

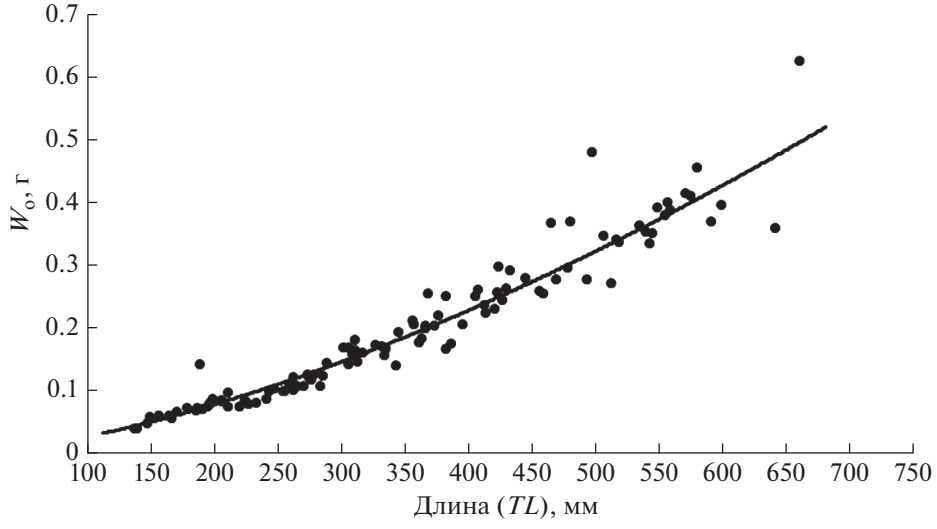


Рис. 6. Зависимость массы отолита (W_o) от длины тела клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из вод банки Флемиш-Кап.

43 (22.6 ± 0.9) года, неполовозрелых особей – 5–11 (8.0 ± 0.9) лет.

Минимальные значения критерия AIC были характерны для логистической функции (табл. 1). Следовательно, из опробованных моделей именно логистическая зависимость наилучшим образом подходит для описания роста антимор из вод банки Флемиш-Кап.

Коэффициенты логистической функции зависимости *TL* от возраста (*t*) рыб из исследуемой выборки были следующими: для всех особей: $a = 61.9$, $b = 5.4$, $c = 0.1$; для самцов: $a = 54.5$, $b = 4.9$, $c = 0.11$; для самок: $a = 61.6$, $b = 5.6$, $c = 0.1$.

Несмотря на то что значение критерия AIC для уравнения Берталанфи оказалось выше такового для логистической модели ввиду использования первого в других исследованиях возраста антимор, мы решили для сравнения привести его коэффициенты для наших данных. Так параметры уравнения, описывающего рост, для совокупной выборки были следующими: $L_\infty = 142.9$, $k = 0.01$, $t_0 = -2.9$ ($R^2 = 0.73$). Кривые роста самцов и самок

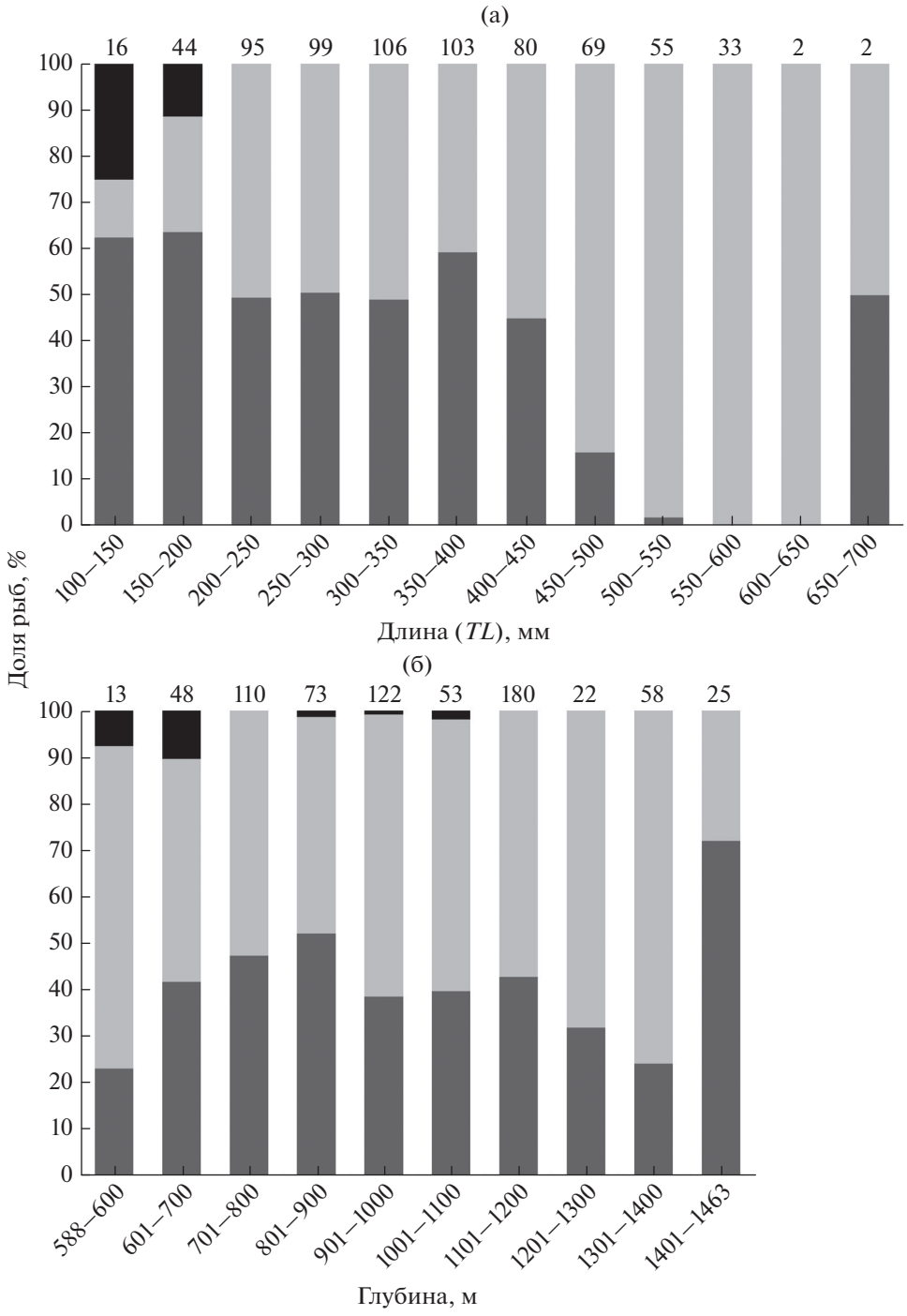


Рис. 7. Соотношение полов клюворылой антиморы *Antimora rostrata* в разных размерных группах (а) и на разных глубинах (б) в траловых уловах в водах банки Флемиш-Кап: (■) – неполовозрелые особи, (▒) – самки, (▒) – самцы; над столбцами указано число особей в каждом обследованном диапазоне.

клюворылой антиморы, описанные уравнением Берталанфи, несколько различались. Так, для самцов параметры уравнения имели вид: $L_\infty = 201.9$, $k = 0.008$, $t_0 = -4.47$ ($R^2 = 0.76$); для самок: $L_\infty = 106.7$, $k = 0.019$, $t_0 = -1.62$ ($R^2 = 0.65$).

Сравнение кривых роста самцов и самок показывает одинаковые темпы роста особей обоих полов до 24 лет, затем самки начинают опережать самцов в росте (рис. 8). При этом расчёты удельной скорости роста (C) обоих полов принципиаль-

Таблица 1. Значения критерия Akaike (AIC) для различных кривых роста клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из вод банки Флемиш-Кап

Кривая роста, уравнение	Критерий Akaike (AIC)
Линейная: $TL = at + b$	8372.5
Степенная: $TL = at^b + c$	8335.2
Уравнение Берталанфи: $TL = L_\infty\left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right)$	8280.6
Логистическая: $TL = \frac{a}{1 + be^{ct}}$	8053.0
Кривая Гомпертца: $TL = ae^{be^{ct}}$	8128.7

ных различий между ними не выявили (рис. 9). Удельная скорость роста антимор от 5-летнего возраста к 15-летнему снижается приблизительно в два раза, к 30 годам ещё в полтора раза, а затем остаётся практически на одном уровне. Функции, описывающие годовые приросты самцов и самок, сходны. Так, для самцов зависимость имела вид: $C = 0.0236t^{-0.681}$ ($R^2 = 0.86$), где t – возраст, годы; для самок: $C = 0.0241t^{-0.699}$ ($R^2 = 0.77$). Зависимость массы отолита (W_o, г) от возраста лучше всего ($R^2 = 0.70$) описывается степенной функцией: $W_o = 0.0049t^{1.2131}$ (рис. 10).

Анализ возрастной структуры всего улова (рис. 11), рассчитанной по размерно-возрастному ключу (Приложение) на основании выборочных определений возраста, показал, что самой многочисленной возрастной группой в улове были 24-летние особи, на долю которых пришлось 7.1% всего улова. Немного реже встречались рыбы в возрасте 14, 16, 21 и 23 года. На каждую указанную возрастную группу приходилось ~6% общей численности особей. Рыбы младших и старших возрастных классов встречались значительно реже.

ОБСУЖДЕНИЕ

Размерный состав клюворылой антиморы из уловов в водах банки Флемиш-Кап схож с таковым для представителей вида в траловых уловах из других районов Мирового океана (Fossen, Bergstad, 2006; Орлов и др., 2018а), которые характеризуются наличием мелко- и среднеразмерных рыб и незначительным количеством крупных особей. В нашей выборке в большом количестве присутствовали рыбы $TL < 300$ мм, а особи $TL > 600$ мм встречались единично. Такой размерный ряд не характерен для ярусных уловов, основу которых составляют более крупные особи (Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b), что связано с различной селективностью тралов и ярусов по отношению к размерному составу облавливаемых популяций рыб. Этим же можно объяснить сходство минимальных и максимальных значений массы тела особей из траловых уловов в других частях ареала клюворылой антиморы (Magnússon, 2001; Орлов и др., 2018а), где минимальная масса тела составляет 10–20 г, а максимальная ~2700 г. В ярусных уловах соответствующие величины составляют ~400 и 3000 г (Horn, Sutton, 2015; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b).

Для рассматриваемого вида характерен половой диморфизм в размерах – средняя и максимальная длины и массы тела самцов меньше, чем у самок. Эта закономерность отмечена и в других частях ареала (Fossen, Bergstad, 2006; Орлов и др., 2018а). Однако, несмотря на разницу в размерах тела, зависимости длина–масса тела самцов и самок оказались очень схожими. Аналогичная ситуация описана для клюворылой антиморы из вод Исландии (Magnússon, 2001). Различия в максимальных и средних размерах самцов и самок можно объяснить тем, что продолжительность жизни первых в сравнении последними несколько меньше и среди крупных рыб преобладают самки.

Значение степенного коэффициента уравнения, описывающего зависимость массы тела от общей

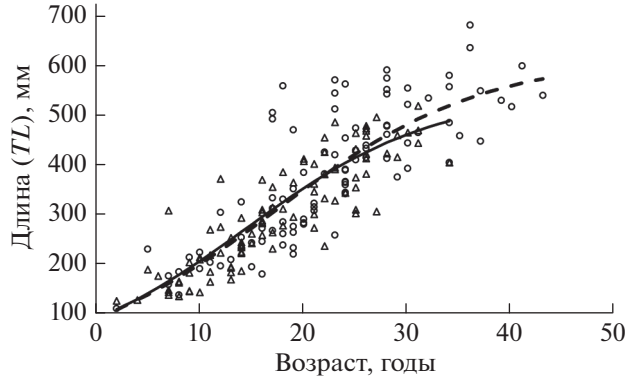


Рис. 8. Линейный рост клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из вод банки Флемиш-Кап, рассчитанный на основании логистической функции: (△), (–) – самцы; (○), (- -) – самки.

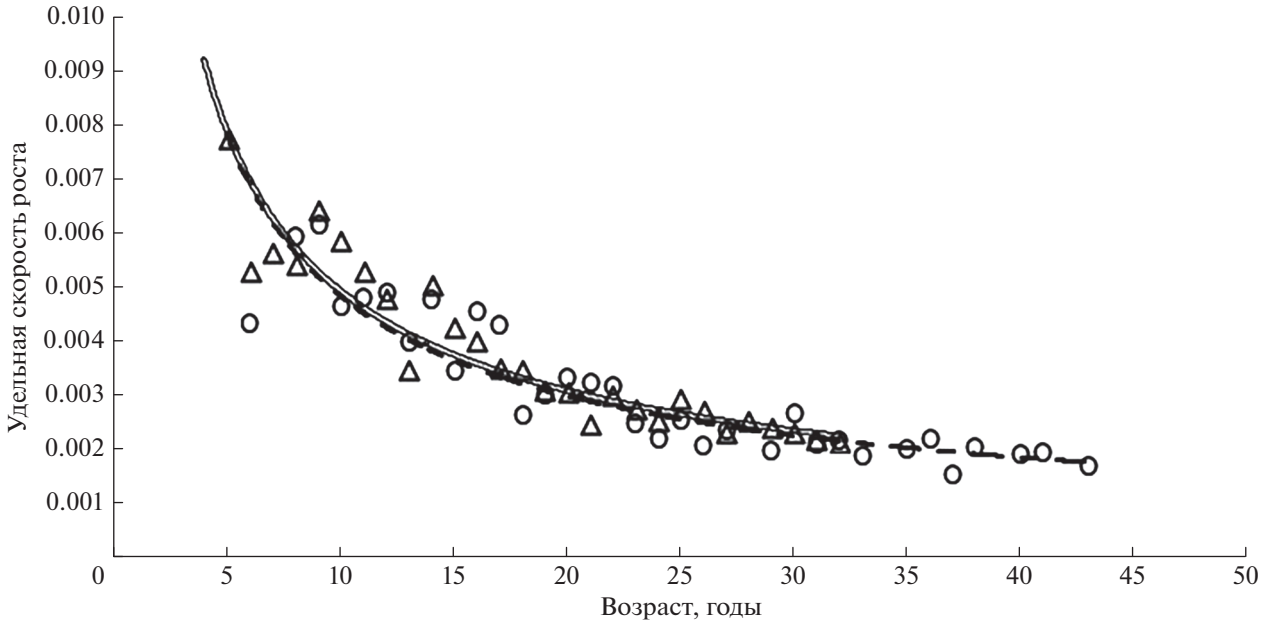


Рис. 9. Удельная скорость роста клюворылой антиморы *Antimora rostrata* в водах банки Флемиш-Кап: (△), (═) – самцы; (○), (- -) – самки.

длины, для изученной нами выборки существенно превышало 3, что свидетельствует о положительном аллометрическом росте особей рассматриваемого вида в водах банки Флемиш-Кап. Сходными особенностями роста характеризуется клюворылая антимора также в водах Исландии и в некоторых районах Южного океана (Magnússon, 2001; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b).

Зависимость массы отолита от длины тела антиморы в водах банки Флемиш-Кап, так же, как и в водах Гренландии (Орлов и др., 2018а), лучше всего описывает степенная функция со значением $R^2 = 0.95$. Такое высокое значение коэффициента детерминации свидетельствует о тесной связи между массой отолитов и размером особей.

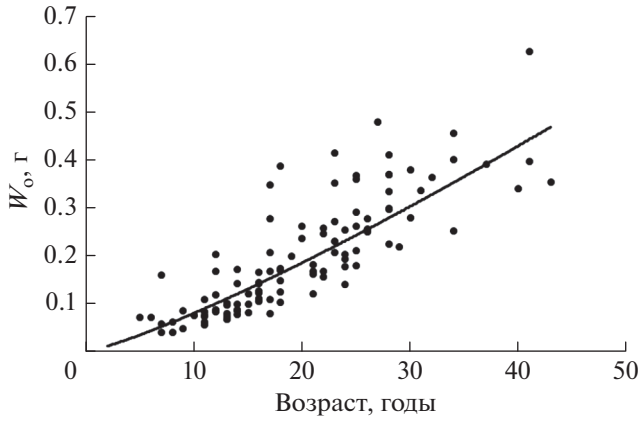


Рис. 10. Зависимость массы отолита (W_o) от возраста клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из вод банки Флемиш-Кап.

Соотношение полов клюворылой антиморы различается в разных регионах и на различных глубинах. В изученной нами выборке отмечено преобладание самок на больших глубинах (900–1400 м), что в целом соответствует ранее опубликованным данным по большинству районов. В водах Гренландии на глубинах >900 м преобладали самки (Орлов и др., 2018а). В Северо-Западной Атлантике доля самок на глубинах <500 м составляла 30–40%, а на глубинах >700 м – 60–70% улова (Kulka et al., 2003). При этом у североатлантического побережья США самцы преобладали на глубинах <1500 м, но практически отсутствовали глубже 2000 м (Wenner, Musick, 1977). В водах Исландии в уловах глубже 1500 м преобладали самки (Magnússon, 2001). Наши данные из Северо-Западной Атлантики довольно схожи также с таковыми из вод моря Росса (Horn, Sutton, 2015) и о-вов Крозе и Кергелен (Korostelev et al., 2020b), где на глубинах соответственно 800–2000 м и 515–1745 м преобладали самки. В то же время наши данные отличаются от таковых из морей Уэдделла и Лазарева, где на глубинах 1109–1798 преобладали самцы (Vedishcheva et al., 2019). Преобладание самок на более мелких глубинах характерно также для Северо-Восточной Атлантики (Gordon, Duncan, 1985). Таким образом, преобладание самцов на глубине 1401–1463 м в водах банки Флемиш-Кап не является чем-то необычным. Исследования близкородственной мелкочешуйной антиморы в северо-восточной части Тихого океана (Frey et al., 2017) показали, что со-

Рис. 11. Возрастной состав клюворылой антиморы *Antimora rostrata* из траловых уловов в водах банки Флемиш-Кап.

отношение полов у этого вида подвержено сильным межгодовым колебаниям. Поэтому вполне вероятно, что обнаруженные нами различия половой структуры у клюворылой антиморы в различных частях видового ареала могут зависеть не только от района и глубины поимки, но и от времени сбора материала.

Результаты определений возраста клюворылой антиморы из вод банки Флемиш-Кап подтвердили долгожительство изучаемого вида. Высокие величины коэффициента детерминации зависимостей возраст–длина тела и возраст–масса отолита *A. rostrata*, опубликованные ранее (Орлов и др., 2018a; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b) и полученные нами для вод банки Флемиш-Кап, позволяют использовать длину тела и массу отолитов для описания возраста и роста изучаемого вида.

Следует отметить, что в отличие от большинства ранее опубликованных результатов изучения роста клюворылой антиморы, в которых рост описывается уравнением Берталанфи (Magnússon, 2001; Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Орлов и др., 2018a; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b), для описания роста её представителей из вод банки Флемиш-Кап более подходит логистическая функция. Известно, что у некоторых видов рыб рост лучше описывается именно этой функцией (Katsanevakis, Maravelias 2008).

Самцы и самки клюворылой антиморы, обитающие в водах банки Флемиш-Кап, имеют практически сходные темпы роста, но при этом самцы не достигают максимальных размеров и возраста. Почти полное отсутствие крупных самцов в выборках и незначительные различия в кривых роста самцов и самок отмечены и в предшествующих исследованиях роста рассматриваемого вида (Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Vedishcheva et al., 2019; Korostelev et al., 2020b). Бесспорно, уравнение Берталанфи, разработанное на основе биоэнергетических принципов (Bertalanffy, 1938), является одной из самых распространённых моделей для описания роста долгоживущих рыб. При этом многие авторы указывают (Parker, Larkin 1959; Paloheimo, Dickie, 1964; Ursin, 1967; Мина, Клевезаль, 1976; Roff, 1980; Schnute, 1981), что данное уравнение нельзя считать универсальным законом роста, а лишь моделью, которая подходит для описания частных случаев. Поэтому подбор модели, наилучшим образом подходящей для описания роста, необходимо проводить для каждого конкретного случая (Katsanevakis, Maravelias, 2008).

Использование различных моделей при описании роста разных популяций одного вида приводит к сложностям их сравнения. По этой причине для сравнения особенностей роста клюворылой антиморы в разных частях ареала мы использовали уравнение Берталанфи, параметры которого у разных авторов сильно варьируют (рис. 12, табл. 2). В ряде случаев, включая полученные нами данные, присутствуют сильно завышенные значения L_∞: 201.1 см – для самцов в нашем исследовании и 2332.0 см – для вод Срединно-Атлантического хребта и Гренландии (Fossen, Bergstad, 2006), что может быть связано с особенностями роста конкретных популяций, различным размерным составом выборок или погрешностью определений возраста. Изученная нами выборка из вод Северо-Западной Атлантики имеет самые низкие в сравнении с опубликованными данными значения параметра, характеризующего скорость достижения предельной длины (k), что, возможно, свидетельствует о крайне медленном росте особей изученной популяции. Одной из возможных причин низких темпов роста клюворылой антиморы в Северо-Западной Атлантике может являться её повышенная численность в данном районе (Kulka et al., 2003; Orlov et al., 2020), поскольку известно, что плотностной фактор в популяции может оказы-

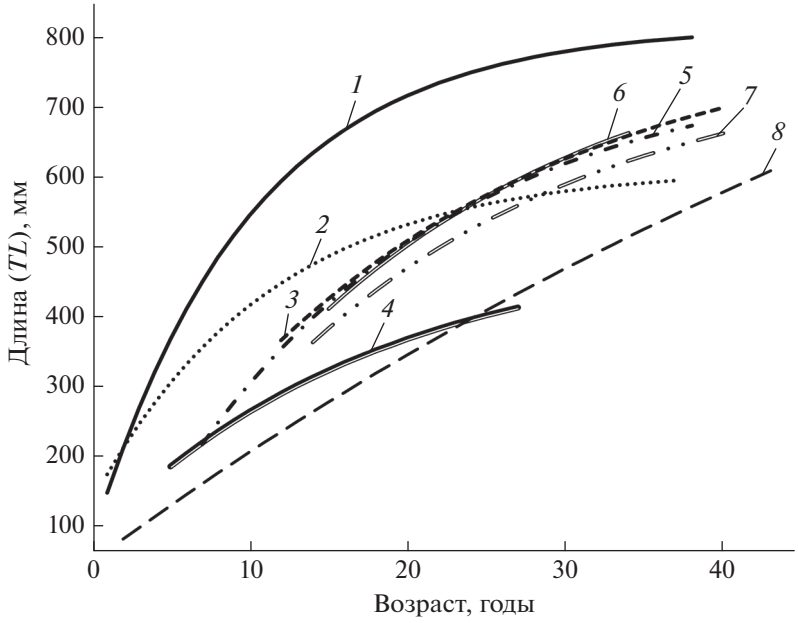


Рис. 12. Кривые роста, описанные уравнением Берталанфи, клюворылой антиморы *Antimora rostrata* в различных частях ареала: *1* – Срединно-Атлантический хребет и Гренландия (по: Fossen, Bergstad, 2006), *2* – Исландия (по: Magnússon, 2001), *3* – море Росса (по: Horn, Sutton, 2015), *4* – Новая Зеландия (по: Horn, Sutton, 2015), *5* – Юго-Западная Гренландия (по: Орлов и др., 2018a), *6* – моря Лазарева и Уэдделла (по: Vedishcheva et al., 2019), *7* – воды о-вов Кергелен и Крозе (по: Korostelev et al., 2020b), *8* – банка Флемиш-Кап (наши данные).

вать существенное влияние на темпы роста её особей (Никольский, 1963).

Несмотря на ограниченную возможность полноценного использования уравнения Берталанфи для некоторых выборок клюворылой антиморы, существенные различия параметров этого уравнения для выборок из разных частей Атлантического, Индийского и Южного океанов и Юго-Западной Пацифики могут свидетельствовать о существовании у рассматриваемого вида в пределах ареала внутривидовых группировок с разными темпами роста. Однако для выяснения популяционной структуры вида и причин, обусловливающих указанные различия, необходимы дополнительные экологические и генетические исследования (Орлова и др., 2018; Orlov et al., 2020). Несомненно, что клюворылая антимора ввиду своего долгожительства представляет трудный объект для изучения возраста, на что указывают и другие исследователи (Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015; Орлов и др., 2018a). Сложности отмечаются как при подготовке сломов отолитов, так и при интерпретации полученных результатов. Кроме того, в опубликованной литературе отсутствует информация о личинках и ранней молоди клюворылой антиморы, что может сказываться на правильности определений её возраста. В нашей выборке подсчёт годовых колец оказался невозможен в 2.5% случаев, в аналогичных исследованиях возраста мелкочешуйной антиморы непригодных для определения отолитов было ~5% (Коростелев и др., 2020).

Для ряда глубоководных видов рыб, обитающих в относительно стабильных условиях, показано ежегодное формирование опаковых и гиалиновых зон роста на отолитах. Так, совпадение числа чередований зон на отолите и возраста у угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* подтверждали мечением и повторным выловом (Beamish, McFarlane, 2000). Однако чаще для валидации возрастных определений применялись радиометрические методы на основе соотношения пары радиоизотопов $^{210}Pb/^{226}Ra$ в отолитах (Smith et al., 1991; Kastelle et al., 1994; Fenton, Short, 1995; Cailliet et al., 2001; Буслов, 2009). К сожалению, попытки подтвердить возраст *A. rostrata* по отолитам какими-либо другими методами до сих пор не предпринимались. Тем не менее, имеются данные о совпадении числа зон приростов на позвонках и отолитах мелкочешуйной антиморы (Korostelev et al., 2020a), в связи с чем определение возраста клюворылой антиморы помимо отолитов и позвонков ещё и с использованием плавниковых лучей, костей головы, плечевого, тазового поясов и других структур представляется перспективным. Важным в вопросе валидации возраста представляются поимки ранней молоди рассматриваемого вида с последующим определением её возраста. Недавними исследованиями (Коростелев, Орлов, 2020) показано наличие свинца в составе отолитов антимор, что открывает возможно-

Таблица 2. Параметры уравнений Берталанфи для выборок клюворылой антиморы *A. rostrata* из различных частей ареала

Район (источник информации)	Пол	Число рыб, экз.	L_∞, см	k	t_0
Срединно-Атлантический хребет и Гренландия (Fossen, Bergstad, 2006)	Самцы	68	2332.00	0.0016	−1.740
	Самки	170	71.86	0.1400	1.520
	Оба пола + ювенильные особи	257	81.70	0.1000	0.980
Исландия (Magnússon, 2001)	Оба пола + ювенильные особи	57	61.37	0.0890	0.205
Море Росса (Horn, Sutton, 2015)	Оба пола	192	82.20	0.0470	−0.600
Новая Зеландия (Horn, Sutton, 2015)	Оба пола + ювенильные особи	48	50.80	0.0560	−3.200
Юго-западная Гренландия (Орлов и др., 2018а)	Самцы	77	74.17	0.0620	1.140
	Самки	92	82.58	0.0360	0.890
	Оба пола + ювенильные особи	200	76.82	0.0570	1.110
Моря Лазарева и Уэдделла (Vedishcheva et al., 2019)	Самцы	38	79.90	0.0600	1.230
	Самки	29	165.45	0.0120	0.870
	Оба пола + ювенильные особи	110	82.25	0.0500	1.090
Воды о-вов Кергелен и Крозе (Korostelev et al., 2020b)	Оба пола + ювенильные особи	148	77.50	0.0530	1.290
Банка Флемиш-Кап (наши данные)	Самцы	96	201.10	0.0080	−4.470
	Самки	93	106.60	0.0180	−1.620
	Оба пола + ювенильные особи	195	142.90	0.0120	−2.960

Примечание. L_∞ – асимптотическая общая длина (*TL*) тела рыбы, k – константа, характеризующая скорость достижения L_∞; t_0 – условное значение возраста, при котором длина рыбы равна 0.

сти использования соотношений пар радиоизотопов $^{210}Pb/^{226}Ra$ для определения и корректировки возраста антимор по отолитам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Е. Квашнину (заповедник “Денежкин Камень”) за помощь при подготовке карты. Они искренне признательны двум анонимным рецензентам за высказанные замечания и предложения, которые позволили существенно улучшить качество статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеоиздат, 152 с.

Буслов А.В. 2009. Определение возраста тресковых (Gadidae) дальневосточных морей: теоретические положения и методические подходы (обзор) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 14. С. 32–46.

Давлетшина Т.А., Шульгина Л.В., Павель К.Г., Мальцев И.В. 2019. Технохимическая характеристика глубоководного объекта антиморы мелкочешуйной *Antimora microlepis* // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 230–238. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-230-238

Коростелев Н.Б., Орлов А.М. 2020. Содержание микро- и ультрамикроэлементов в отолитах клюворылой *Antimora rostrata* и мелкочешуйной *A. microlepis* антимор (Moridae, Teleostei) // Океанология. Т. 60. № 6. С. 910–914. https://doi.org/10.31857/S003015742005010X

Коростелев Н.Б., Байталюк А.А., Мальцев И.В., Орлов А.М. 2020. Первые данные о возрасте и росте мелкочешуйной антиморы *Antimora microlepis* (Moridae) из вод подводного Императорского хребта (Северо-Западная Пацифика) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 689–697. https://doi.org/10.31857/S0042875220060028

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.

Морозов А.В. 1929. Методика собирания и обработки ихтиологических материалов // Тр. НИИРХ. Т. 5. № 1. Рыбное хозяйство Туркменистана. С. 172–189.

Никольский Г.В. 1963. Экология рыб. М.: Высш. шк., 368 с.

Новиков Н.П., Тимохин И.Г. 2009. Антимора *Antimora rostrata* (Moridae) подводных поднятий южной части Индийского океана // Рибне Господарство України. № 1. С. 2–5.

Новиков Н.П., Панов Б.Н., Ребик С.Т., Тимохин И.Г. 2010. Рыбы открытых вод Индийского океана. Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 172 с.

Орлов А.М., Абрамов А.А. 2002. Новые данные о мелкочешуйной антиморе *Antimora microlepis* (Moridae) из северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 65–73.

Орлов А.М., Ведищева Е.В., Трофимова А.О., Орлова С.Ю. 2018а. Возраст и рост клюворылой антиморы *Antimora rostrata* (Moridae) в водах юго-западной Гренландии //

Там же. Т. 58. № 2. С. 192–200.
https://doi.org/10.7868/S004287521802008X

Орлов А.М., Григоров И.В., Лазарева Н.И. 2018б. Сравнительный морфологический анализ антимор (*Antimora* spp., Moridae, Gadiformes) на основании ихтиологических коллекций // Зоол. исследования. № 20. С. 98–111.

Орлова С.Ю., Волков А.А., Гордеев И.И. и др. 2018. Разнообразие гена *CO1* митохондриальной ДНК у представителей рода *Antimora* (Moridae, Gadiformes) Мирового океана // Докл. АН. Т. 482. № 6. С. 722–727.
https://doi.org/10.31857/S086956520002949-6

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 373 с.

Beamish R.J., Chilton D.E. 1982. Preliminary evaluation of a method to determine the age of sablefish (*Anoplopoma fimbria*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 39. № 2. P. 277–287.
https://doi.org/10.1139/f82-039

Beamish R.J., McFarlane G.A. 2000. Reevaluation of the interpretation of annuli from otoliths of a long-lived fish, *Anoplopoma fimbria* // Fish. Res. V. 46. № 1–3. P. 105–111.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00137-5

Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. V. 10. P. 181–213.

Cailliet G.M., Andrews A.H., Burton E.J. et al. 2001. Age determination and validation studies of marine fishes: do deep-dwellers live longer? // Exp. Gerontol. V. 36. № 4–6. P. 739–764.
https://doi.org/10.1016/S0531-5565(00)00239-4

Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. 1990. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fish. Synopsis. V. 10. № 125. FAO: Rome, 442 p.

Fenton G.E., Short S.A. 1995. Radiometric analysis of blue grenadier, *Macrunonus novaezelandiae*, otolith cores // Fish. Bull. V. 93. № 2. P. 391–396.

Frey P.H., Keller A.A., Simon V. 2017. Dynamic population trends observed in the deep-living Pacific flatnose, *Antimora microlepis*, on the US West Coast // Deep-Sea Res. I: Oceanogr. Res. Pap. V. 122. P. 105–112.
https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.03.006

Fossen I., Bergstad O.A. 2006. Distribution and biology of blue hake *Antimora rostrata* (Pisces: Moridae), along the Mid-Atlantic Ridge and off Greenland // Fish. Res. V. 82. № 1–3. P. 19–29.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.08.023

Gordeev I., Sokolov S., Bañon R. et al. 2019. Parasites of the blue antimora, *Antimora rostrata* and slender codling, *Halargyreus johnsonii* (Gadiformes: Moridae), in the Northwestern Atlantic // Acta Parasitol. V. 64. № 3. P. 489–500.
https://doi.org/10.2478/s11686-019-00074-4

Gordon J.D.M., Duncan J.A.R. 1985. The biology of fish of the family Moridae in the deep-water of the Rockall Trough // J. Mar. Biol. Ass. UK. V. 65. № 2. P. 475–485.
https://doi.org/10.1017/S0025315400050554

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. P. 9. Available: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Horn P.L., Sutton C.P. 2015. An assessment of age and growth of violet cod (*Antimora rostrata*) in the Ross Sea, Antarctica // Polar Biol. V. 38. № 9. P. 1553–1558.
https://doi.org/10.1007/s00300-015-1702-3

Iwamoto T. 2010. *Antimora microlepis //* The IUCN Red List of Threatened Species 2010. Article e.T155287A4766841.
https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-4.RLTS.T155287A4766841.en

Iwamoto T. 2015 *Antimora rostrata //* The IUCN Red List of Threatened Species. 2015. Article e.T190385A15603090.
https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T1903-85A15603090.en

Kastelle C.R., Kimura D.K., Nevissi A.E., Gunderson D.R. 1994. Using Pb-210/Ra-226 disequilibria for sablefish, *Anoplopoma fimbria*, age validation // Fish. Bull. V. 92. № 2. P. 292–301

Katsanevakis S., Maravelias C.D. 2008 Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation // Fish Fish. V. 9. № 2. P. 178–187.
https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00279.x

Korostelev N.B., Frey P.H., Orlov A.M. 2020a. Using different hard structures to estimate the age of deep-sea fishes; a case study of the Pacific flatnose, *Antimora microlepis* (Moridae, Gadiformes, Teleostei) // Fish. Res. V. 232. Article 105731. 4 p.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105731

Korostelev N.B., Vedishcheva E.V., Orlov A.M. 2020b. Age and growth of *Antimora rostrata* (Moridae, Gadiformes, Teleostei) from the Kerguelen and Crozet Islands in the southern Indian Ocean // Polar Rec. V. 55. № 6. P. 452–459.
https://doi.org/10.1017/S0032247420000157

Kulka D.W., Simpson M.R., Inkpen T.D. 2003. Distribution and biology of blue hake (*Antimora rostrata* Günther, 1878) in the Northwest Atlantic with comparison to adjacent areas // J. Northw. Atlant. Fish. Sci. V. 31. P. 299–318.

Laevastu T. 1965. Manual of methods in fisheries biology. Rome: FAO, 51 p.

Magnússon J.V. 2001. Distribution and some other biological parameters of two morid species *Lepidion eques* (Günther, 1887) and *Antimora rostrata* (Günther, 1878) in Icelandic waters // Fish. Res. V. 51. № 2–3. P. 267–281.
https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00251-X

Orlov A.M., Abramov A.A. 2001. New data on Pacific flatnose, *Antimora microlepis* (Moridae) from the northwestern Pacific Ocean // MTS/IEEE Oceans 2001. An Ocean Odyssey. Conference Proceedings. V. 2. P. 833–841.
https://doi.org/10.1109/OCEANS.2001.968227

Orlov A.M., Bannikov A.F., Orlova S.Yu. 2020. Hypothesis of *Antimora* spp. (Moridae) dispersion in the world oceans based on data on modern distribution, genetic analysis, and ancient records // J. Ichthyol. V. 60. № 3. P. 399–410.
https://doi.org/10.1134/S0032945220030108

Paloheimo J.E, Dickie L.M. 1965. Food and growth of fishes. 1. A growth curve derived from experimental data // J. Fish. Res. Board Can. V. 22. № 2. P. 521–542.
https://doi.org/10.1139/f65-048

Parker R.R., Larkin P.A. 1959. A concept of growth in fishes // Ibid. V. 16. № 5. P. 721–745.
https://doi.org/10.1139/f59-052

Priede I.G. 2017. Deep-sea fishes. Biology, diversity, ecology and fisheries. Cambridge: CUP, 492 p.

Rodríguez Mendoza R.P. 2006. Otoliths and their applications in fishery science // Ribarstvo. V. 64. № 3. P. 89–102.

Roff D.A. 1980 A motion for the retirement of the von Bertalanffy function // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 127–129.
https://doi.org/10.1139/f80-016

Schnute J. 1981 A versatile growth model with statistically stable parameters // Ibid. V. 38. № 9. P. 1128–1140.
https://doi.org/10.1139/f81-153

Small G.J. 1981. A review of the bathyal fish genus *Antimora* (Moridae: Gadiformes) // Proc. Calif. Acad. Sci. V. 42. № 13. P. 341–348.

Smith J.N., Nelson R., Campana S.E. 1991. The use of Pb-210/Ra-226 and Th-228/Ra-228 dis-equilibria in the ageing of otoliths of marine fish // Radionuclides in the study of marine processes. Dordrecht: Springer. P. 350–359.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3686-0_37

Ursin E. 1967. A mathematical model of some aspects of fish growth respiration and mortality // J. Fish. Res. Board. Can. V. 24. № 11. P. 2355–2453.
https://doi.org/10.1139/f67-190

Vedishcheva E.V., Korostelev N.B., Gordeev I.I., Orlov A.M. 2019. A first attempt to evaluate the age and growth of blue hake *Antimora rostrata* (Moridae, Gadiformes, Teleostei) from the Lazarev and Weddell seas (Antarctic) // Polar Rec. V. 55. № 1. P. 25–31.
https://doi.org/10.1017/S0032247419000147

Wenner C.A., Musick J.A. 1977. Biology of the morid fish *Antimora rostrata* in the western North Atlantic // J. Fish. Res. Board. Can. V. 24. № 12. P. 2362–2368
https://doi.org/10.1139/f77-316

EDN: OKHWYY
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 609

УДК 597.5 591.81

СОЗРЕВАНИЕ И СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД ТИХООКЕАНСКОЙ ПЕСЧАНКИ *AMMODYTES PERSONATUS* (AMMODYTIDAE)#

© 2022 г. К. А. Жукова[1, 2, *], М. Р. Бэйкер[3, 4]

[1]*Университет МГУ–ППИ в Шэньчжэне, Шэньчжэнь, Китай*
[2]*Московский государственный университет, Москва, Россия*
[3]*Школа водных и рыбных наук университета Вашингтона, Сиэтл, США*
[4]*Лаборатории Фрайдей Харбор университета Вашингтона, округ Сан-Хуан, США*
******E-mail: kzh@fish-zoology.ru*

Поступила в редакцию 28.02.2022 г.
После доработки 30.03.2022 г.
Принята к публикации 31.03.2022 г.

Впервые описаны особенности оогенеза, сперматогенеза, стадии зрелости яичников и семенников тихоокеанской песчанки *Ammodytes personatus* Girard, 1856. Для определения морфологических критериев гонад использовали гистологические методы, которые позволили выделить пять стадий зрелости гонад, различимых гистологически и визуально. Вид не проявляет полового диморфизма в длине и массе, однако отмечены статистически значимые различия в размерно-весовых показателях для неполовозрелых и половозрелых рыб. Созревание начинается у самок при минимальной длине 97 мм и массе 3.0 г, у самцов при длине 92 мм и массе 2.5 г. Первый нерест отмечен у самок $TL > 107$ мм и 3.5 г и у самцов $TL > 104$ мм и 3.8 г. В зрелых яичниках отмечено бимодальное распределение размеров ооцитов, что доказывает наличие у тихоокеанской песчанки прерывистого типа, оогенеза, синхронного развития ооцитов в период вителлогенеза, детерминированной плодовитости, что позволяет оценить её до начала нереста. Результаты работы представляют собой методический подход для быстрого и точного определения стадий зрелости гонад этого вида и послужат важным ориентиром для определения огивы созревания, зависимости запас–пополнение и оценки репродуктивного потенциала. Гистологическое описание морфологии гонад тихоокеанской песчанки поможет понять репродуктивную биологию других близкородственных представителей семейства Ammodytidae.

Ключевые слова: Ammodytes personatus, репродуктивная биология, стадии зрелости гонад, яичники, семенники, гистология.

DOI: 10.31857/S004287522205037X

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: NXEZKH
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 610–620

УДК 597.556.37.591.31

ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ И НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *CANTHERHINES PARDALIS* (MONACANTHIDAE) ИЗ ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ВЬЕТНАМ)

© 2022 г. А. М. Шадрин[1], *, Н. Г. Емельянова[1]

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

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

Поступила в редакцию 13.10.2021 г.
После доработки 08.11.2021 г.
Принята к публикации 09.11.2021 г.

Исследованы биологические характеристики и состояние гонад половозрелых *Cantherhines pardalis*. Для получения зрелых половых продуктов использовали двукратные гормональные инъекции. В преднерестовом состоянии самки имели низкие значения гонадосоматического индекса (3.2%). Описана ультраструктура яйцевых оболочек. Представлено иллюстрированное детальное морфологическое описание раннего развития *C. pardalis* от конца бластуляции до стадий, близких к переходу в личиночное состояние. Оплодотворённые яйца имеют сферическую форму, диаметр ~0.51 (0.50–0.53) мм, узкое перивителлиновое пространство, гомогенный, прозрачный, окрашенный в зелёный цвет желток. Желток содержит ~20 почти бесцветных жировых капель размером от ~0.01 до ~0.13 мм. Продолжительность инкубационного периода при температуре ~ 25°C составляет ~33 ч. При вылуплении предличинки имеют длину 1.70–1.75 мм. Появление перистальтики и начало подвижного состояния челюстного аппарата и грудных плавников отмечено в начале 4-х сут (76 ч) после вылупления.

Ключевые слова: Cantherhines pardalis, раннее развитие, эмбрионы, личинки, ооциты, гормональные инъекции, Южно-Китайское море.

DOI: 10.31857/S0042875222050216

Сотовый кантерин *Cantherhines pardalis* (Rüppell, 1837) распространён в Индо-Пацифике (на западе от Красного моря до Южной Африки и на восток до Южной Японии и Юго-Восточной Океании) и в Восточной Атлантике (Гвинейский залив, остров Аннобон, южное побережье Африки) (Froese, Pauly, 2021). *C. pardalis* – один из 11 видов рода, входящего в семейство Monacanthidae отряда Tetraodontiformes. Это семейство таксономически разнообразно, включает 27 родов и 108 видов и является вторым по числу в отряде, включающем 10 семейств, 105 родов, 435 видов (Fricke et al., 2021).

Изучению особенностей нерестового поведения представителей семейства посвящено значительное число работ. Однако данные по раннему онтогенезу опубликованы только для девяти видов, представляющих меньше трети родов семейства: *Thamnaconus modestus* (Kitajima et al., 1964 – цит. по: Kawase, Nakazono, 1994a), *Stephanolepis cirrhifer* (Fujita, 1955 – цит. по: Kawase, Nakazono, 1994a), *Aluterus monoceros* (Imura et al., 1986 – цит. по: Kawase, Nakazono, 1994a), *Oxymonacanthus longirostris* (Barlow, 1987), *Paramonacanthus japonicus* (Nakazono, Kawase, 1993; Kawase, Nakazono, 1994a), *Brachaluteres ulvarum* (Akagawa et al., 1995), *B. jacksonianus* (Kawase, 2005), *Rudarius ercodes* (Kawase, Nakazono, 1994a), *Eubalichthys bucephalus* (Kawase, 2008). В некоторых из этих публикаций данные о раннем развитии ограничены описанием деталей строения яиц исследованных видов. Учитывая значительный объём семейства, имеющихся данных недостаточно для формирования полного представления о закономерностях протекания раннего развития Monacanthidae.

Данные об ультраструктуре яйцевых оболочек у представителей Monacanthidae и полноценные сведения по раннему развитию представителей рода *Cantherhines* отсутствуют, за исключением краткого текстового описания одной стадии развития эмбрионов *C. pardalis* из фиксированных яиц, собранных на естественных нерестилищах (Kawase, Nakazono, 1994b).

Цель работы – выяснить особенности эмбрионально-личиночного развития и репродуктивной биологии *C. pardalis*, провести оценку состояния гонад взрослых особей, изучить ультраструктуру оболочек зрелых ооцитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в марте 2007 г. на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического центра (г. Нячанг, СРВ). Половозрелых особей *C. pardalis* покупали у местных рыбаков, отлавливавших их в заливе Нячанг (Южно-Китайское море). Время от отлова до доставки рыбы в лабораторию составляло несколько часов. Рыб содержали в садках размером 80 × 80 × 100 см, установленных в бетонных бассейнах объёмом 3 м^3. Вода в каждом бассейне циркулировала через биофильтр (4–8 м^3/ч). Температура воды в бассейнах составляла 25–27°C, солёность ~ 33‰.

Всем особям (20 экз.) в качестве гормонального препарата, стимулирующего созревание половых продуктов, вводили сурфагон (LH-RH-a) – синтетический аналог гипоталамического рилизинг-гормона млекопитающих (люлиберина). Инъекции сурфагона в сочетании с нейролептиком эглонилом проводили в полость тела под грудным плавником двукратно с интервалом 17 ч. В 1-й (предварительной) инъекции доза сурфагона составляла 5 мкг/кг, эглонила – 5 мг/кг; во 2-й (разрешающей) – соответственно 20 и 15 мг/кг. От четырёх самок овулировавшие ооциты были получены через 22 ч, от трёх – через 25 ч. Искусственное осеменение проводили, смешивая ооциты с измельчёнными семенниками двух самцов и эякулятом, полученным от одного из них. Через несколько минут полученную смесь заливали морской водой солёностью ~ 33‰ и температурой ~25°C.

Биологический анализ, проведённый на инъецированных рыбах, от которых не удалось получить зрелые половые продукты, включал измерение стандартной (*SL*) и полной (*TL*) длины, массы тела (*W*), массы тела без внутренностей (*w*) и массы гонад (*g*). Для гистологического исследования фрагменты яичников фиксировали в смеси Буэна. Срезы окрашивали по Маллори, обработку и подготовку материала проводили в соответствии со стандартными рекомендациями (Роскин, Левинсон, 1957). Для электронной микроскопии фиксировали фрагменты яичников и овулировавшие ооциты смесью 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере при pH 7.4 с добавлением NaCl концентрацией 2.5%. Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхокиси осмия. Дальнейшую обработку для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) проводили, используя общепринятые методы (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в сканирующем электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для получения изображений использовали цифровую камеру ES-500W с программным обеспечением Digital Micrograph (“Gatan”, США). Измерения ооцитов проведены по их изображениям с применением программы ImageJ (Wayne Rasband (NIH), США).

Инкубацию оплодотворённых яиц и содержание предличинок и личинок проводили в натуральной морской воде солёностью ~ 33‰ и при температуре 25 ± 1°C. Исследуемый живой материал помещали в стеклянные цилиндрические стаканы объёмом ~ 250 мл с диаметром дна ~70 мм, наполненные водой на 50–60% объёма, которые в период проведения исследования были размещены в полупогруженном состоянии в термостатируемой ёмкости с водой. Плотность посадки составляла ~ 30–50 яиц или предличинок на сосуд. Во время инкубации икры воду меняли один раз в 6–8 ч. После вылупления в течение первых 1–2 ч предличинок пересаживали в сосуд с чистой водой и повторяли такую же операцию каждые последующие сутки.

Описание стадий развития *C. pardalis* начато через 5 ч после осеменения. В наблюдениях за ранним развитием использована икра, полученная от трёх самок. Сбор материала для описания раннего онтогенеза *C. pardalis* проведен методом прижизненного наблюдения. Зарисовку живых зародышей и личинок выполняли с использованием рисовального аппарата Карл Цейс (“Carl Zeiss”, Германия). Возраст стадий представлен в минутах и часах. Стадией развития в данной работе считается любой момент развития, обладающий конкретными морфологическими характеристиками, отличающими его от других моментов развития. Ориентирами для определения этапа бластуляции служили результаты исследования Ленца и Тринкауса (Lentz, Trinkaus, 1967). За начало гаструляции принят момент направленных индивидуальных миграций глубоких клеток, приводящих к формированию зародышевого кольца и зародышевого щитка (Ballard, 1973a, 1973b). Периоды развития выделены в соответствии с представлениями Расса (1946).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологические показатели и состояние гонад половозрелых особей

Самки, от которых не удалось получить овулировавшие ооциты, имели яичники IV–V стадии зрелости и низкие значения гонадосоматического индекса (ГСИ), остальные показатели были ниже, чем у самцов (табл. 1). Ооцитов, находившихся на стадии созревания, было очень мало. В яичниках также присутствовали ооциты разных

Таблица 1. Биологические показатели *Cantherhines pardalis*

Пол (число рыб, экз.)	Длина, мм		Масса, г			ГСИ, %
	TL	*SL*	*W*	*w*	g	
Самки (5)	146 ± 7.4 136–156	126 ± 5.1 120–134	64.6 ± 7.6 54.1–75.5	55.3 ± 6.4 47.9–65.5	1.71 ± 0.25 1.34–2.0	3.12 ± 0.48 2.50–3.64
Самцы (5)	162 ± 3.8 157–167	142 ± 3.4 137–145	87.5 ± 4.4 81.1–92.5	77.7 ± 5.6 70.6–84.5	0.15 ± 0.03 0.12–0.19	0.19 ± 0.03 0.16–0.22

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – пределы варьирования показателя.

фаз периодов пре- и вителлогенеза. В клетках, вступивших в период вителлогенеза, размер которых составлял 70–145 мкм, присутствовали липидные капли. В мелких ооцитах они были распределены преимущественно в околоядерной цитоплазме, в более крупных – значительно шире и занимали больший объем (рис. 1а). Ооциты, находившиеся в процессе активного накопления желтка, имели размер 166–190 мкм, а завершающие вителлогенез – 224–289 мкм. Диаметр ооцитов периода созревания, у которых начиналась гомогенизация цитоплазмы, слияние гранул желтка и липидосодержащих вакуолей, составлял 298–350 мкм.

Гонады четырёх из пяти обследованных самцов находились на IV стадии зрелости, у одного – на IV–V. При помещении фрагментов семенников IV стадии в воду сперматозоиды, выделяющиеся из них, оставались неподвижными, а эякулят не был сформирован. В эякуляте более зрелого самца присутствовали сперматозоиды, которые активировались водой и сохраняли подвижность в течение ~30 с.

Ультраструктура оболочек овулировавших ооцитов

Сканирующая электронная микроскопия. Поверхность хориона овулировавшего ооцита имеет слабовыраженную складчатость (рис. 1б). Входное отверстие микропиле составляет в диаметре ~ 3 мкм, его наружный край представлен слабо выраженным кольцевым валиком шириной ~ 1 мкм. Снаружи к нему примыкает ещё одно аналогичное образование. На электронограмме видно, что в верхней части канал микропиле заметно расширен и суживается примерно к средней части до ~ 2 мкм. Вокруг микропиле в радиусе ~ 3–5 мкм присутствуют образования, напоминающие поры, которые отсутствуют на остальных участках поверхности ооцита (рис. 1в).

Трансмиссионная электронная микроскопия. Яйцевые оболочки представлены лучистой оболочкой (zona radiata) и хорионом. Zona radiata имеет толщину ~ 2.5 мкм и состоит из наружного (толщиной ~ 0.6 мкм) и внутреннего (~1.9 мкм) слоёв. На электронограмме поперечного среза оболочки яйца (рис. 1г) наружный слой представлен как значительно более электронно-плотный и почти однородный, а внутренний – как имеющий отчётливую структурированность, выраженную в виде перемежающихся полос (шесть с высокой электронной плотностью и семь с более низкой).

Хорион, имеет толщину ~ 1.3 мкм. В его гомогенном слое с очень низкой электронной плотностью с внутренней стороны имеются участки нерегулярной прямоугольной формы, отличающиеся значительно более высокой электронной плотностью. Они расположены на расстоянии 0.5–0.6 мкм друг от друга.

Эмбриональный период развития

Яйца *C. pardalis* имеют сферическую форму. Яйцевые оболочки прозрачные; наружная – хорион – клейкая, толстая, с неструктурированной внешней поверхностью, обладает рассеивающими оптическими свойствами. Желток прозрачный, гомогенный, с хорошо выраженным зеленоватым оттенком, содержащий ~ 20 почти бесцветных с едва заметным желтовато-розовым оттенком жировых капель разного размера (три–четыре крупных диаметром до ~ 0.13 мм и несколько более мелких, до ~ 0.01 мм). Перивителлиновое пространство узкое. После завершения кортикальной реакции и начала процесса агрегации плазмы на анимальном полюсе диаметр яиц в среднем составлял 0.51 ± 0.0024 мм (0.50–0.53 мм, $n = 16$). Клейкие свойства хориона теряются через несколько часов после оплодотворения. Оплодотворённые яйца приклеиваются друг к другу и к субстрату. После разъединения хорион в местах контактов сохраняет следы деформации, которые влияют на оптические свойства яйцевых оболочек, затрудняя исследование мелких деталей строения зародышей.

Возраст 5 ч 20 мин (рис. 2а). Завершение бластулы и начало гаструляции. Основание бластодиска ровное, плоское, дифференцированный желточный синцитий не выступает за пределы эпителизировавшегося покровного слоя. При механическом разрушении бластодиска глубокие клетки большинства яиц легко диспергируются в

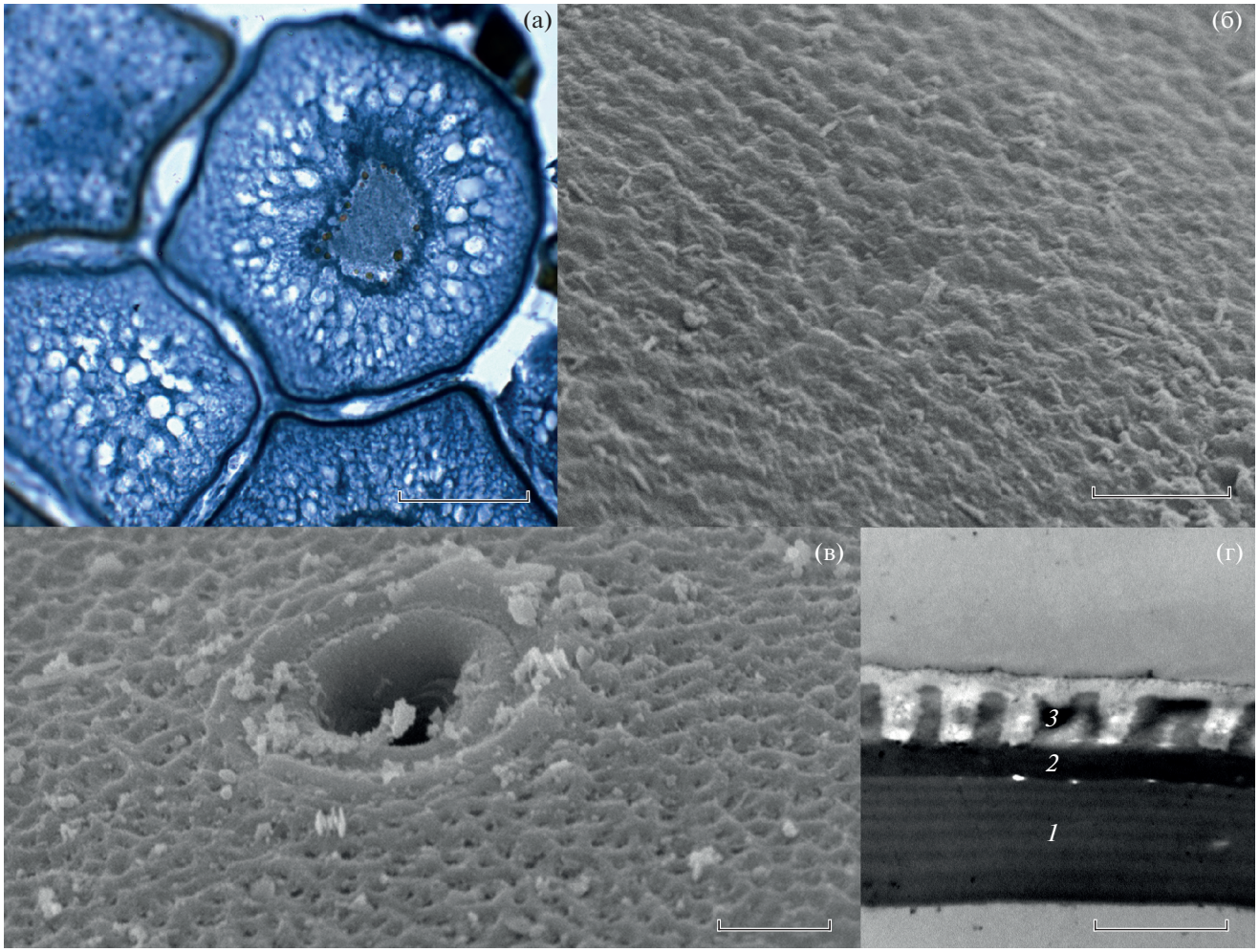


Рис. 1. Фрагмент яичника с ооцитами в процессе накопления липидных включений (*TL* 145 мм, стадия зрелости гонад IV–V, ГСИ 3.6%, окраска по Маллори) (а); ультраструктура яйцевых оболочек (поверхности хориона) *Cantherhines pardalis* (б) и поверхности овулировавшего ооцита (в области микропиле видны кольцевые валики и образования, напоминающие поры) (в); поперечный срез яйцевой оболочки (г): *1* – внутренний слой лучистой оболочки, *2* – наружный слой, *3* – хорион. Масштаб, мкм: а – 30 (световая микроскопия); б, в – 3 (сканирующая электронная микроскопия); г – 2 (трансмиссионная электронная микроскопия).

отличие от других, у которых взаимная адгезивность значительно выше.

Возраст 5 ч 40 мин. Основание зародышевого диска начало прогибаться внутрь. Вершина этого поднятия смещена от центра в вентральный сектор, что является показателем начавшихся центробежных и конвергентных миграций популяции клеток гипобласта к периферии и в дорсальный сектор зародышевого диска. Слой желточного синцития выступает за пределы бластодиска очень узкой полоской.

Возраст 6 ч 00 мин (рис. 2б). Смещённое в вентральный сектор поднятие основания зародышевого диска стало более выраженным. Полоса выступающей на желток части желточного синцития стала шире.

Возраст 7 ч 20 мин (рис. 2в). Продолжается перераспределение клеточного материала внутри зародышевого диска. Отчётливо сформировались зародышевое кольцо и зародышевый щиток. В покровном слое дифференцировались краевые клетки. Началась эпиболия перидермы. Под зародышевым диском скрыто 25–30% поверхности желтка. Край обрастания синцития полностью совпадает с границей распространения покровного слоя.

Возраст 8 ч 00 мин (рис. 2г). Под клеточным материалом зародыша скрыто 35–40% поверхности желтка. Вершина зародышевого щитка расположена примерно в центре зародышевого диска.

Возраст 9 ч 00 мин (рис. 2д, 2е). Органогенезы. Эпиболия перидермы ~ 60%. Клеточ-

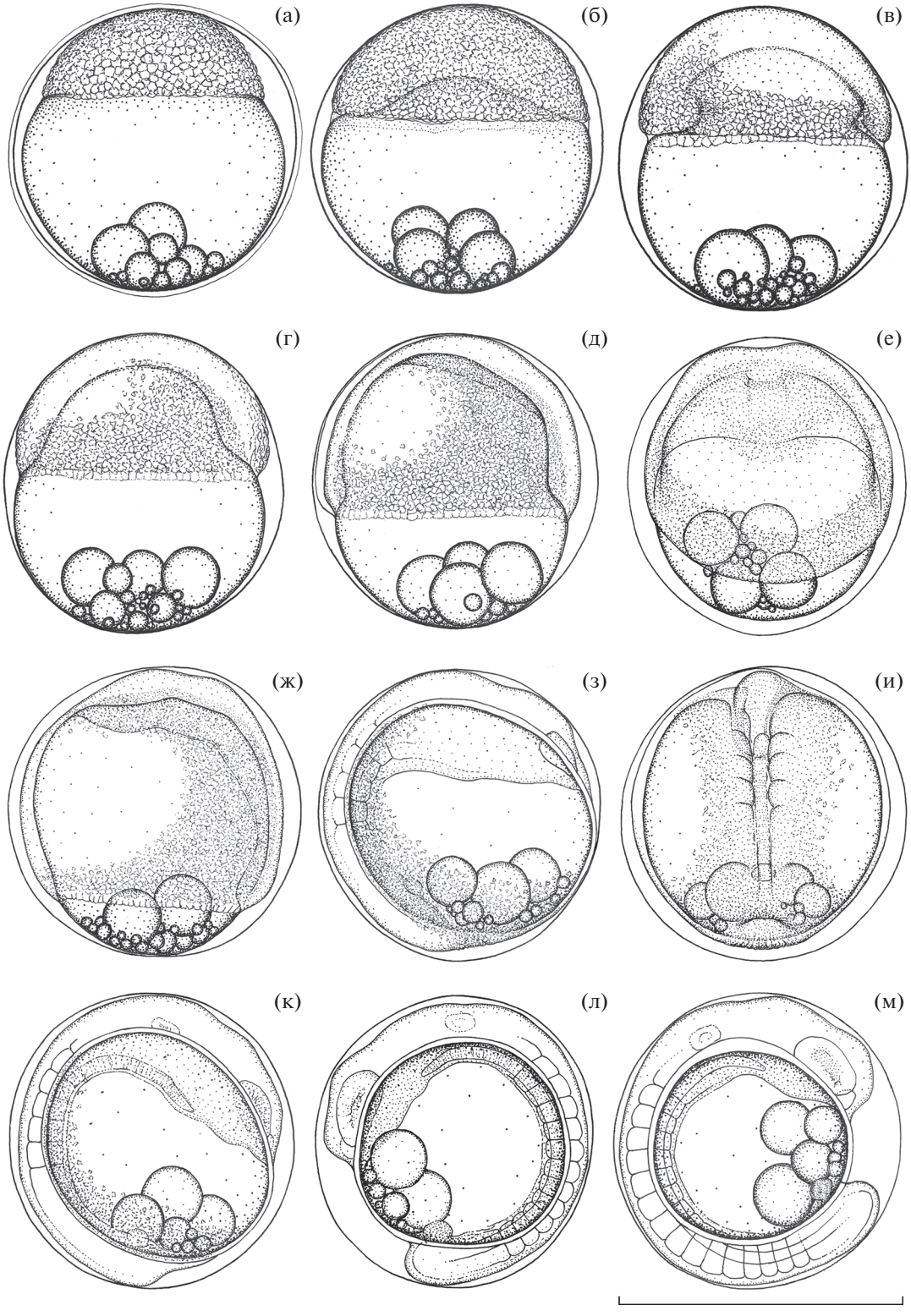


Рис. 2. Эмбриональное развитие *Cantherhines pardalis* от завершения бластуляции до начала обособления хвостовой почки: а – поздняя бластула, начало перехода к гаструляции, возраст ~ 5 ч 20 мин; б – гаструляция; в – начало эпиболии; г – эпиболия перидермы ~35–40%; д – эпиболия перидермы ~ 60%, формирование осевого зачатка; е – то же, вид передней части осевого зачатка сверху; ж – эпиболия перидермы ~75%; з – завершение эпиболии, 3–4 пары сомитов; и – то же, вид средней и задней части формирующегося тела зародыша сверху; к – 5–6 пар сомитов, сохраняется остаток зародышевого кольца; л – 10–11 пар сомитов, начало обособления хвостовой почки, максимальное развитие Купферова пузырька; м – 14–15 пар сомитов, начало редукции Купферова пузырька. Масштаб здесь и на рис. 3: 0.5 мм.

ный материал в области формирования передней и средней части осевого зачатка заметно продавливает под собой желток. На поверхности его передней части образовались два пологих продольных гребня, соответствующих латеральным утолщениям формирующейся центральной нервной системы.

Возраст 10 ч 30 мин (рис. 2ж). Под перидермой скрыто ~75% поверхности желтка. Бóльшая часть клеточного материала переместилась в область формирования тела зародыша. Осевой зачаток продавливает желток на всем своём протяжении. Вокруг головного отдела и вдоль формирующегося тела зародыша наблюдается большое количество конвергентно мигрирующих клеток. В переднем отделе они создают узкий ореол, который переходит в расширяющийся в каудальном направлении шлейф из активно мигрирующего в направлении осевого зачатка клеточного материала. Вентральная часть зародышевого кольца стала заметно ỳже. Дорсальный и вентральный рельеф головного отдела зародыша определён дифференцировкой трёх первичных отделов головного мозга: переднего, среднего и заднего.

Возраст 12 ч 10 мин (рис. 2з, 2и). Завершение эпиболии, под перидермой скрыта вся поверхность желтка. Зародышевое кольцо сомкнулось, образовав на анимальном полюсе кольцевой валик из клеточного материала вокруг точки смыкания клеток покровного слоя с глубоким воронковидным углублением в центре. Продолжается дифференцировка структур осевого комплекса. Заложился зачаток хорды. Непосредственно над визуально дифференцированным участком зачатка хорды расположены задний первичный отдел головного мозга и спинной мозг. Дифференцировались глазные плакоды. Зачаток хорды и расположенные непосредственно над ним отделы центральной нервной системы охватываются с боков агрегатами латеральной мезодермы, достигающими наибольшей высоты и дифференцировки в проксимальных отделах. В теле зародышей выделились три–четыре пары сомитов. Под задним отделом, немного краниальнее точки смыкания зародышевого кольца, заложился Купферов пузырёк.

Возраст 13 ч 40 мин (рис. 2к). В теле зародыша выделились пять–шесть пар сомитов. В области заднего отдела сохраняется остаток материала зародышевого кольца, который ещё не вошёл в состав тела зародыша. На уровне средней части продолговатого мозга дифференцировались слуховые плакоды. У некоторых зародышей в них начали формироваться полости. Визуально дифференцировались обонятельные плакоды.

Возраст 17 ч 00 мин (рис. 2л). В теле зародыша насчитываются 10–11 пар сомитов. Клеточный материал остатка зародышевого кольца полностью перешёл в состав тела зародыша. Началось обособление хвостовой почки. Купферов пузырёк достиг максимального размера.

Возраст 19 ч 30 мин (рис. 2м). В теле зародыша выделились 14–15 пар сомитов, три–четыре передних начали приобретать шевронообразную форму. Размер Купферова пузырька большинства зародышей стал уменьшаться. В глазных бокалах начали формироваться хрусталиковые плакоды.

Возраст 21 ч 00 мин. Начало подвижного состояния. Туловищная мускулатура стала совершать едва заметные подрагивания. В теле зародыша выделились 16–17 мускульных сегментов. Хрусталиковые плакоды приобрели округлую форму. У всех эмбрионов Купферов пузырёк редуцирован полностью.

Возраст 23 ч 30 мин (рис. 3а). В теле эмбриона насчитываются 19–20 мускульных сегментов. Движения мускулатуры тела усложнились, примерно один раз в минуту наблюдается серия плавных подрагиваний, сопровождаемая слабыми боковыми отклонениями хвостового отдела. На поверхности головного и передней части туловищного отделов появились железы вылупления. Каждая из них выглядит как плотное скопление мелких пузыревидных образований. На разных участках поверхности тела и желточного мешка появились немногочисленные меланофоры, окрашенные в очень бледный серый цвет. Число жировых капель уменьшилось, крупные стали заметно крупнее.

Возраст 29 ч 30 мин (рис. 3б). Интенсивность движений туловищной мускулатуры возросла незначительно, но их характер стал более сложным. Железы вылупления стали видны более отчётливо. Характер пигментации не изменился. В желточном мешке подавляющего большинства эмбрионов содержится только одна крупная жировая капля, изредка две–одна большая и одна заметно меньшего размера.

Возраст 31 ч 35 мин. Начало вылупления, первые случаи. В возрасте 32 ч 00 мин вылупилось ~30% эмбрионов, в возрасте 33 ч 00 мин – >80%.

Личиночный период развития (предличиночный подпериод)

Возраст 34 ч 30 мин (2–3 ч после вылупления (п.в.)) (рис. 3в). Длина предличинок (*TL*) составляет 1.70–1.75 мм. В теле насчитываются 24–25 сегментов: семь–восемь туловищных и 17–18 хвостовых. В желточном мешке подавляющего большинства предличинок содержится только одна жировая капля диаметром ~ 0.186 мм. Умеренно развитый гидросинус охватывает дорсолатеральные области задней части головного, туло-

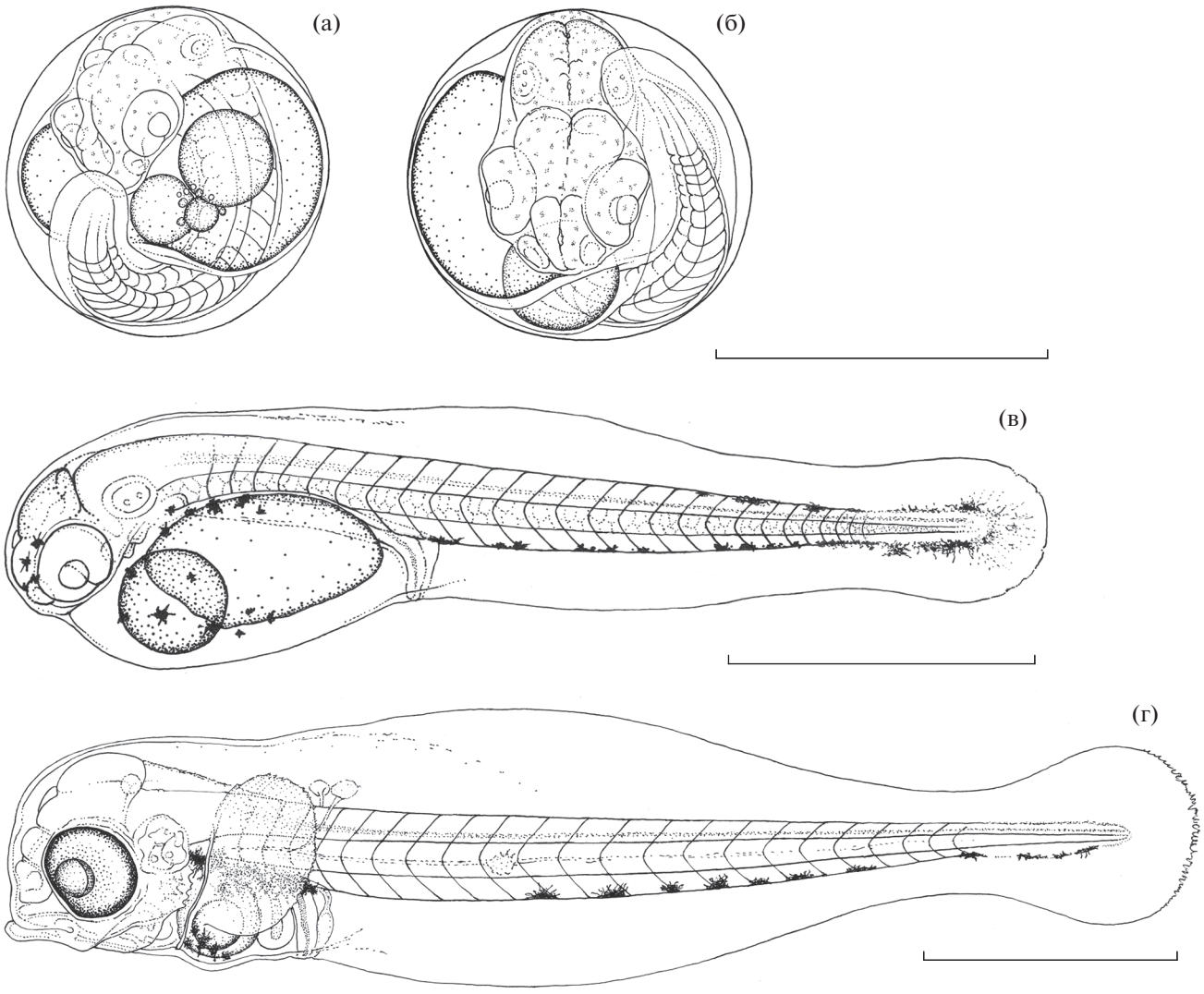


Рис. 3. Завершение эмбрионального и начало личиночного развития *Cantherhines pardalis*: а – подвижный эмбрион, 19–20 мускульных сегментов, дифференцировались железы вылупления; б – эмбрион за ~3 ч до вылупления; в – предличинка *TL* 1.70–1.75 мм через 2–3 ч после вылупления; г – предличинка *TL* 2.3–2.4 мм, появление перистальтики, начало подвижного состояния челюстного аппарата, грудных плавников.

вищного и переднюю часть хвостового отделов. Немногочисленные тёмно-серые или чёрные меланофоры присутствуют на передней части головного отдела, на передней, дорсальной и вентральной части желточного мешка, на дорсальной стороне задней части хвостового отдела, а также имеется отчётливо сформированный непарный подхвостовой ряд.

В пищеварительном тракте выделяется немного расширенный в краниальном направлении отдел, соответствующий глотке. Другие отделы визуально не дифференцированы. Выводящие протоки почек вливаются в слабо дифференцированный мочевой пузырь. Предличинки малоподвижны, имеют слабо положительную плавучесть, располагаются под поверхностью воды жировой каплей вверх, периодически проплывают 3–5 см прямо или по кругу, после чего следует длительный период покоя.

Возраст 76 ч п. в. (рис. 3г). *TL* 2.3–2.4 мм. В теле насчитываются 22–23 сегмента: четыре–пять туловищных и 17–19 хвостовых. У всех предличинок в желточном мешке содержится только одна жировая капля диаметром ~ 0.099 мм. Вокруг неё сохраняется остаток желтка, окрашенного в зелёный цвет. Гидросинус стал более выраженным, охватывает дорсолатеральные области головного, туловищного и переднюю часть хвостового отделов. В пигментации участвуют только чёрные меланофоры. Нижнебоковые ряды состоят из шести–восьми сильно разветвлённых клеток, а непарный подхвостовой из 12–15 и на-

чинается на 4–6-м сегменте хвостового отдела. На желточном мешке вблизи нижнебоковых рядов располагаются по три–пять меланофоров и шесть–девять на его вентральной стороне.

Глотка преобразуется в пищевод, направляющийся вниз, и переходит в желудок, который представлен объёмным, с более расширенным просветом, участком пищеварительного тракта. В нижней части брюшной полости он изгибается вверх и переходит в короткий кишечник. Наблюдаются слабые волны перистальтики. Челюстной аппарат и грудные плавники периодически слабо подрагивают.

Плавучесть нейтральная или слабо положительная. Бóльшую часть времени предличинки находятся в толще воды вниз головой, во взвешенном состоянии, периодически (раз в 10–20 с) проплывая в сторону или вверх.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для многих представителей сем. Monacanthidae характерен продолжительный период нереста с многопорционным икрометанием, во время которого самки имеют низкие значения ГСИ. В частности, у *S. hispida*, размножающихся с мая по октябрь, ГСИ самок составляет 2–7% (Mancera-Rodrıguez, Castro-Hernandez, 2015), у *Meuschenia scaber* с нерестовым периодом с августа по декабрь – 8–12% (Visconti et al., 2018). Исследованные самки *C. pardalis* имели низкие значения ГСИ, а состав половых клеток на IV–V стадии зрелости был близок тому, что описано для *M. scaber* (Visconti et al., 2018). Это позволяет предполагать, что *C. pardalis*, скорее всего, также имеет многопорционный нерест.

Исключительная способность активироваться у сперматозоидов, находящихся только в эякуляте, также была обнаружена и у других рыб, в частности, из семейства Mullidae. При этом показано, что у представителей семейств Pomacentridae и Acanthuridae хорошо активируются и сперматозоиды, выделенные из фрагментов семенников (Emel'yanova, Pavlov, 2012; Павлов, Емельянова, 2016). Короткий период подвижности сперматозоидов, возможно, связан с тем, что вымет половых продуктов во время естественного нереста у *C. Pardalis* происходит в течении 2–3 с, после чего пара сразу покидает нерестилище (Kawase, Nakazono, 1994b).

На световом уровне исследования поверхность яиц *C. pardalis* выглядит гладкой и неструктурированной. Однако на изображениях, полученных с применением СЭМ, внешняя сторона яиц имеет структурированность в виде множества неглубоких складок. Размер и глубина элементов этой рельефности, вероятно, определяется наличием неоднородности строения в глубине слоя хориона, отражённой в электронограмме. В пользу этого свидетельствует то, что размер этих структур и расстояние между ними примерно соответствуют размерным характеристикам складок на поверхности.

Ультраструктурные исследования поперечных срезов оболочки *C. pardalis* с применением ТЭМ показали, что в лучистой оболочке отчётливо выделяются два слоя: внешний, более электронноплотный, и внутренний, менее плотный. Такое разделение является наиболее распространённым у яиц костистых рыб. При этом известны и другие варианты: однослойное строение (Sohn et al., 2016; Kim, 2020), трёхслойное (Микодина, 1980; Schindler, Vries, 1989) и более (Kudo et al., 1988). Однако данных о том, что эти характеристики имеют отчётливую связь с особенностями размножения видов, нет.

Строение внешней части микропиле *C. pardalis* и участка оболочки вокруг него не имеет ярко выраженных морфологических особенностей, как это, например, описано для других Tetraodontiformes из семейства Ostraciidae (Leis, Moyer, 1985).

Оплодотворённые и развивающиеся яйца *C. pardalis* имеют существенное сходство с яйцами других Monacanthidae и отличаются только в деталях. Они также имеют маленький размер, и среди изученных к настоящему времени видов являются самыми мелкими (табл. 2). Представленные в литературе описания эмбриогенеза видов семейства не очень детальны, но по косвенным признакам можно определить, что в пределах этой группы в соотношении скоростей процесса морфологической дифференцировки зародыша и процесса эпиболии покровного слоя имеется существенное сходство. Предличинки *C. pardalis* выходят из яйцевых оболочек примерно на таком же уровне морфологического развития, что и другие виды семейства. Все представители Monacanthidae при вылуплении имеют малые размеры, но исследованный вид мельче всех.

В желтке яиц *C. pardalis,* как и у всех изученных видов, присутствует по несколько жировых капель. Различия состоят в их числе и размерах (минимальном и максимальном).

Кавазе и Наказоно (Kawase, Nakazono, 1994b) исследовали развивающуюся икру *C. pardalis* в возрасте ~ 25 ч. Отмеченное ими число и размер жировых капель на этой стадии соответствовало тому, что наблюдалось в нашем исследовании приблизительно в таком же возрасте. В процессе эмбриогенеза *C. pardalis* жировые капли постепенно сливались, их средний размер увеличивался, а число уменьшалось, а к началу вылупления у подавляющего большинства эмбрионов в желточном мешке находилась только одна жировая капля. Подобный процесс наблюдали и в развитии других видов Monacanthidae: *O. longirostris* (Barlow, 1987),

Таблица 2. Характеристика оплодотворённых яиц и предличинок представителей семейства Monacanthidae сразу после вылупления

Вид	Размер яиц, мм	Длина (*TL*) предличинок, мм	Сегментная формула	Источник информации
T. modestus	0.60–0.64	1.80	4 + 17	Kitajima et al., 1964 – цит. по: Kawase, Nakazono, 1994a
S. cirrhifer	0.61–0.66	1.80–2.07	6 + 14	Fujita, 1955 – цит. по: Kawase, Nakazono, 1994a
A. monoceros	0.68	2.47		Imura et al., 1986 – цит. по: Kawase, Nakazono, 1994a
O. longirostris	0.70	2.50		Barlow, 1987
P. japonicus	0.56	1.80–2.06	5 + 18	Nakazono, Kawase, 1993; Kawase, Nakazono, 1994a
B. ulvarum	0.82	2.47		Akagawa et al., 1995
B. jacksonianus	0.74	–		Kawase, 2005
R. ercodes	0.53	1.84–1.90	5 + 18	Kawase, Nakazono, 1994a
	0.52	1.80		Nakamura, 1942 – цит. по: Akagawa et al., 1995
E. bucephalus	0.73			Kawase, 2008
C. pardalis	0.51	1.70–1.75		Наши данные

B. ulvarum (Akagawa et al., 1995), *R. ercodes*, *P. japonicus* (Kawase, Nakazono, 1994b). Кавазе и Наказоно (Kawase, Nakazono, 1994b) не отметили наличия зелёной окраски желтка яиц *C. pardalis*, возможно, это объясняется тем, что они исследовали объект после предварительной фиксации раствором формальдегида. Представленные в этой работе размеры икры *C. pardalis* (0.53 мм) были немного больше результатов наших измерений (0.51 мм). Из числа исследованных представителей семейства зелёная окраска желтка была отмечена только у *O. longirostris* (Barlow, 1987).

Эмбриональный период у *C. pardalis* является одним из самых коротких среди Monacanthidae. Его продолжительность лишь немного больше, чем у *P. japonicus* (Kawase, Nakazono, 1994a), почти равна той, что представлена для *R. ercodes* (Nakamura, 1942 – цит. по: Akagawa et al., 1995) и немного короче описанной для *T. modestus* (Kitajima et al., 1964 – цит. по: Kawase, Nakazono, 1994a). У остальных видов этот показатель больше примерно в полтора раза, а у *B. ulvarum* более чем в три (Akagawa et al., 1995).

Предличинки *C. pardalis* являются пелагическими, что вполне соответствует сложившимся представлениям о том, что предположительно все Balistoidei имеют демерсальную икру и пелагических личинок (Aboussouan, Leis, 1984). Предличинки *C. pardalis* вскоре после вылупления имеют эмбриональные черты, что обычно более характерно для пелагофилов. У них сохраняется довольно большой желточный мешок, пищеварительная система находится в зачаточном состоянии, кровеносная система не функционирует, они малоподвижны.

Самое малое число позвонков среди всех рыб имеют Tetraodontiformes (Brainerd, Patek, 1998), в частности, у представителей Monacanthidae их чаще всего 19 (обычно 7 + 12, иногда 6 + 13), реже больше – до 30: (7–8) + (13–23) (Hutchins, 1977; Tyler, 1980). Данные о позвонковой формуле *C. pardalis* в литературе отсутствуют, но исследовано значительное число других видов этого рода (Hutchins, Randall, 1982), у которых этот показатель составляет 19–20 (7 + (12–13)). Учитывая эти данные, вызывает интерес то, что в момент вылупления в теле предличинок *C. pardalis* насчитывается 24–25 ((7–8) + (17–18) мускульных сегментов, а через 3 сут п.в. – 22–23 ((4–5) + (17–19). У большинства исследованных видов костистых рыб в первое время после вылупления особь имеет максимальное число туловищных сегментов, которое постепенно сокращается и приближается к дефинитивному. В наблюдаемом случае уже у предличинок туловищных сегментов меньше, чем позвонков в соответствующем отделе у взрослых рыб. В теле только что вылупившихся предличинок *P. japonicas* и *R. ercodes* (Kawase, Nakazono, 1994a) насчитываются 23 сегмента, из них только пять туловищных, что даёт основания предположить наличие в раннем онтогенезе Monacanthidae другой закономерности в изменении сегментной формулы.

Меланофоры с начавшим формироваться в них меланином впервые были обнаружены на поздних стадиях эмбрионального развития. Пигментация предличинок *C. pardalis* не интенсивна, характер распределения пигментных клеток отличается от всех описанных в литературе для Monacanthidae вариантов, т.е. значительно варьирует у представителей разных родов. В биологии размножения *C. pardalis* и других видов семейства есть определённые особенности. Среди представителей фауны коралловых рифов превалируют два основных репродуктивных типа: демерсальный нерест с за-

ботой родителей о потомстве и пелагический нерест без неё (Thresher, 1984). При этом Барлоу (Barlow, 1987) считает, что демерсальные яйца являются гораздо менее обычными для этих экосистем. Balistoidei, включающие в себя семейства Monacanthidae и Balistidae (Nelson et al., 2016), скорее всего, все являются демерсальными (Aboussouan, Leis, 1984), многие или большинство из которых проявляют заботу о потомстве (Kawase, 2002). Яйца демерсальных видов обычно крупнее и содержат большее количество полезных веществ, личинки большинства таких видов вылупляются в более продвинутом морфологически состоянии и более крупными, чем у рыб с пелагическим нерестом, а у пелагофильных особей обычно всё наоборот (Thresher, 1984; Barlow, 1987; Leis et al., 2013). Вопреки ожиданиям, *C. pardalis*, как и другие изученные Monacanthidae, имеет икру, близкую по размерам к самой мелкой из массовых пелагофильных видов (Ahlstrom, Moser, 1980), а его личинки вылупляются мелкими и слаборазвитыми.

Результаты исследования показали, что в характеристиках эмбрионально-личиночного развития *C. pardalis* на фоне значительного сходства в общих чертах с другими изученными представителями Monacanthidae имеются определенные различия в деталях. Полученные данные дополнили представления о раннем периоде жизни Monacanthidae, однако для более глубокого сравнительного анализа особенностей раннего развития в пределах этого достаточно объёмного семейства в настоящее время имеется слишком мало сведений по развитию его представителей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Микодина Е.В. 1980. Структура яйцевых оболочек зрелых яиц некоторых костистых рыб // Онтогенез. № 1. С. 101–106.

Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2016. Особенности размножения *Upeneus margarethae* (Mullidae) – вида, впервые обнаруженного в прибрежной зоне Вьетнама // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 474–486. https://doi.org/10.7868/S0042875216040135

Расс Т.С. 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 2. С. 137–149.

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

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

Aboussouan A., Leis J.M. 1984. Balistoidei: Development // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 450–459.

Ahlstrom E.H., Moser H.G. 1980. Characters useful in identification of pelagic marine fish eggs // Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. V. 21. P. 121–131.

Akagawa I., Tsukamoto Y., Okiyama M. 1995. Sexual dimorphism and pair spawning into a sponge by the filefish, *Brachaluteres ulvarum*, with a description of the eggs and larvae // Jpn. J. Ichthyol. V. 41. № 4. P. 397–407. https://doi.org/10.11369/jji1950.41.397

Ballard W.W. 1973a. A new fate map for *Salmo gairdneri* // J. Exp. Zool. V. 184. № 1. P. 49–73. https://doi.org/10.1002/jez.1401840105

Ballard W.W. 1973b. Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson // Ibid. V. 184. № 1. P. 27–48. https://doi.org/10.1002/jez.1401840104

Barlow G.W. 1987. Spawning, eggs and larvae of the longnose file fish *Oxymonacanthus longirostris*, a monogamous coralivore // Env. Biol. Fishes V. 20. № 3. P. 183–194. https://doi.org/10.1007/BF00004953

Brainerd E.L., Patek S.N. 1998. Vertebral column morphology, C-start curvature, and the evolution of mechanical defenses in tetraodontiform fishes // Copeia. V. 1998. № 4. P. 971–984. https://doi.org/10.2307/1447344

Emel'yanova N.G., Pavlov D.A. 2012. From oocyte to larva: hormonal induction of oocyte maturation and initial development of coral reef fishes. Moscow: KMK Sci. Press, 170 p.

Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds.). 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 02/2021.

Froese R., Pauly D. (eds.). 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Version 02/2021.

Hutchins J.B. 1977. Descriptions of three new genera and eight new species of monacanthid fishes from Australia // Rec. West. Aust. Mus. V. 5. № 1. P. 3–58.

Hutchins J.B., Randall J.E. 1982. *Cantherines longicaudus*, a new filefish from Oceania, with a review of the species of the *C. fronticinctus* Complex // Pac. Sci. V. 36. № 2. P. 175–185.

Kawase H. 2002. Simplicity and diversity in the reproductive ecology of triggerfish (Balistidae) and filefish (Monacanthidae) // Fish. Sci. V. 68. № Sup1. P. 119–122. https://doi.org/10.2331/fishsci.68.sup1_119

Kawase H. 2005. Spawning behaviour of the pygmy leatherjacket *Brachaluteres jacksonianus* (Monacanthidae) in southeastern Australia // Ichthyol. Res. V. 52. № 2. P. 194–197. https://doi.org/10.1007/s10228-005-0272-8

Kawase H. 2008. Reproductive ecology of the black reef leatherjacket, *Eubalichthys bucephalus* (Monacanthidae) in temperate Australia // Ibid. V. 55. № 3. P. 294–298. https://doi.org/10.1007/s10228-007-0028-8

Kawase H., Nakazono A. 1994a. Embryonic and pre-larval development and otolith increments in two filefishes, *Rudarius ercodes* and *Paramonacanthus japonicus* (Monacanthidae) // Jpn. J. Ichthyol. V. 41. № 1. P. 57–63. https://doi.org/10.11369/jji1950.41.57

Kawase H., Nakazono A. 1994b. Reproductive behavior of the honeycomb leatherjacket, *Cantherhines pardalis* (Monacanthidae), at Kashiwajima, Japan // Ibid. V. 41. № 1. P. 80–83. https://doi.org/10.11369/jji1950.41.80

Kim D.H. 2020. Ultrastructure of the fertilized egg envelopes in *Ancistrus cirrhosus,* Loricariidae, Teleostei // Appl. Microsc. V. 50. Article 13. https://doi.org/10.1186/s42649-020-00034-7

Kudo S., Sato A., Inoue M. 1988. Chorionic peroxidase activity in the eggs of the fish *Tribolodon hakonensis* // J. Exp. Zool. V. 245. № 1. P. 63–70. https://doi.org/10.1002/jez.1402450110

Leis J.M., Moyer J.T. 1985. Development of eggs, larvae and pelagic juveniles of three Indo-Pacific ostraciid fishes (Tetraodontiformes): *Ostracion meleagris, Lactoria fornasini* and *L. diaphana* // Jpn. J. Ichthyol. V. 32. № 2. P. 189–202. https://doi.org/10.11369/jji1950.32.189

Leis J.M., Caselle J.E., Bradbury I.R. et al. 2013. Does fish larval dispersal differ between high and low latitudes? // Proc. R. Soc. B. V. 280. № 1759. Article 20130327. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0327

Lentz T.L., Trinkaus J.P. 1967. A fine structural study of cytodifferentiation during cleavage, blastula, and gastrula stages of *Fundulus heteroclitus* // J. Cell Biol. V. 32. № 1. P. 121–138. https://doi.org/10.1083/jcb.32.1.121

Mancera-Rodriguez N.J., Castro-Hernandez J.J. 2015. Reproductive biology of the planehead filefish *Stephanolepis hispidus* (Pisces: Monacanthidae), in the Canary Islands area // Ichthyol. Res. V. 62. № 3. P. 258–267. https://doi.org/10.1007/s10228-014-0435-6

Nakazono A., Kawase H. 1993. Spawning and biparental egg-care in a temperate filefish, *Paramonacanthus japonicus* (Monacanthidae) // Environ. Biol. Fishes. V. 37. № 3. P. 245–256. https://doi.org/10.1007/BF00004632

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p. https://doi.org/10.1002/9781119174844

Schindler J.F., de Vries U. 1989. Polarized distribution of binding sites for concanavalin A and wheat-germ agglutinin in the zona pellucida of goodeid oocytes (Teleostei) // Histochemistry. V. 91. № 5. P. 413–417. https://doi.org/10.1007/BF00493828

Sohn J.H., Kwon O., Kim D.H. 2016. Ultrastructure of the fertilized egg envelopes from *Pseudobagrus fulvidraco*, Bagridae, Teleostei // Appl. Microsc. V. 46. № 3. P. 150–154. https://doi.org/10.9729/AM.2016.46.3.150

Thresher R.E. 1984. Reproduction in reef fishes. Neptune City: T.F.H. Pubns., 399p.

Tyler J.C. 1980. Osteology, phylogeny, and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes) // NOAA Tech. Rept. NMFS Circ. V. 434. 422 p.

Visconti V., Trip E.D.L., Griffiths M.H., Clements K.D. 2018. Reproductive biology of the leatherjacket, *Meuschenia scaber* (Monacanthidae) (Forster 1801) in the Hauraki Gulf, New Zealand // N. Z. J. Mar. Freshwat Res. V. 52. №. 1. P. 82–99. https://doi.org/10.1080/00288330.2017.1331919

EDN: FADVQV
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 621–633

УДК 597.553.2.591.53.576.89

ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* (SALMONIDAE) ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕ, КАМЧАТКА

© 2022 г. О. Ю. Бусарова*

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет – Дальрыбвтуз, Владивосток, Россия

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

Поступила в редакцию 22.11.2021 г.
После доработки 21.01.2022 г.
Принята к публикации 21.01.2022 г.

Симпатрический комплекс северной мальмы *Salvelinus malma* в бассейне оз. Азабачье представлен четырьмя формами, имеющими узкую трофическую специализацию, длительную во времени. Озёрно-речные хищники питаются преимущественно трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus*; озёрно-речные бентофаги дифференцируются на две трофические группы, одна из которых (группа G) питается амфиподами, другая (группа A) потребляет моллюсков (Mollusca) и личинок ручейников (Trichoptera); ручьевые гольцы питаются амфибиотическими насекомыми (Insecta). Длительная пищевая сегрегация форм мальмы подтверждается различиями в заражённости паразитами и в соотношении стабильных изотопов $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ в мышцах. Паразиты-индикаторы озёрно-речных хищников – *Eubothrium salvelini* и *Dibothriocephalus* spp., озёрно-речных бентофагов группы G – *Cystidicola farionis* и *Crepidostomum metoecus*, группы A – *Diplostomum* spp., ручьевых гольцов – *Salmonema ephemeridarum* и *Cucullanus truttae*. Для хищников и бентофагов группы G характерны высокие значения соотношения $^{15}N/^{14}N$ в мышцах, для бентофагов группы A – высокое значение $^{13}C/^{12}C$, для ручьевых гольцов – низкие значения $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$. Озёрно-речные хищники и бентофаги обитают совместно и распространены по всему озеру и озёрной протоке, ручьевые гольцы населяют притоки. Симпатрический комплекс *S. malma* бассейна оз. Азабачье является вторым по разнообразию после комплекса гольцов оз. Кроноцкое.

Ключевые слова: северная мальма *Salvelinus malma*, трофический полиморфизм, экологические ниши, питание, паразиты, стабильные изотопы, Восточная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875222040051

В основе симпатрической дивергенции животных, в частности рыб, лежит трофическая специализация (Rüber, Adams, 2001; Litsios et al., 2012; Price et al., 2012) на фоне развития репродуктивной изоляции (Dieckmann, Doebeli, 1999; Funk et al., 2006). Адаптация к питанию определенным видом пищи приводит к появлению морфологических, физиологических и поведенческих различий (Sturmbauer et al., 1992; Snorrason et al., 1994; Hooker et al., 2016).

Для изучения механизмов экологической дивергенции в качестве модельной группы традиционно используют гольцов рода *Salvelinus* (Knudsen et al., 2016). Гольцы характеризуются высоким уровнем полиморфизма и способностью к образованию симпатрических форм, различающихся по питанию, морфологии, темпам роста, занимаемым биотопам, местам и срокам нереста (Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen, 2010; Trout and Char..., 2019).

Полуостров Камчатка является одним из “центров” разнообразия рода *Salvelinus*. Здесь обитают три вида гольцов – северная мальма *S. malma*, кунджа *S. leucomaenis* и голец Таранца *S. taranetzi* (Есин, Маркевич, 2017). Северная мальма преобладает среди гольцов на Камчатке, она распространена повсеместно и реализует полный спектр жизненных стратегий, характерных для семейства Salmonidae: от типично проходной до оседлой ручьевой (Есин, Маркевич, 2017). В озёрах Кроноцкое, Азабачье, Курильское и Ангре мальма образовала симпатрические комплексы, состоящие из нескольких форм. Симпатрический комплекс мальмы оз. Кроноцкое включает хищную, всеядную и бентосоядную формы из верхних горизонтов и профундальные бентосоядную и всеядную формы (Markevich et al., 2018), при этом литоральный бентофаг дифференцируется на две группы по типу питания (Бусарова и др., 2017б) и на три группы по морфологии головы (Маркевич и др., 2017). Комплекс мальмы оз. Ку-

рильское включает проходную форму и две озёрные формы, обитающие на разных глубинах (Есин, Маркевич, 2017). В оз. Ангре мальма представлена планктоноядной и бентосоядной формами, которые различаются сроками и местами нереста (Есин и др., 2019).

Структура симпатрического комплекса гольцов бассейна оз. Азабачье и таксономический статус форм являются предметом научной дискуссии в течение нескольких десятилетий. По мнению Савваитовой (1989), гольцы бассейна оз. Азабачье представлены внутривидовыми формами *S. alpinus* (syn. *S. malma*): озёрно-речные гольцы по питанию дифференцируются на две формы – хищников и бентофагов, верхнее течение притоков озера населяет третья форма – ручьевой голец. Альтернативный взгляд на гольцов бассейна оз. Азабачье сформировался к концу 1970-х гг. По комплексу морфологических и краниологических признаков и особенностям экологии хищные гольцы из нижнего течения р. Камчатка (в том числе оз. Азабачье) и из оз. Кроноцкое были выделены в самостоятельный вид – белый голец *S. albus* Glubokovsky, 1977 (Глубоковский, 1977). В дальнейших работах гольцов бассейна оз. Азабачье, питающихся рыбой, называли белым гольцом *S. albus*, а гольцов, питающихся бентосом, – мальмой *S. malma* (Буторина, 1980; Черешнев и др., 2002; Салменкова и др., 2009; Есин, Маркевич, 2017). Для белого гольца оз. Азабачье, помимо озёрно-речного, указывали проходной и полупроходной экотипы (Глубоковский, 1977; Буторина, 1980; Есин, Маркевич, 2017). Из-за отсутствия географического барьера между оз. Азабачье и р. Камчатка в бассейне озера встречаются проходная мальма и "каменный" голец (Бугаев, Кириченко, 2008).

Таким образом, альтернативные взгляды на название и таксономию гольцов, использование разных признаков для дифференциации форм, возможность присутствия рыб с разной степенью анадромии не позволяют получить чёткое представление о структуре симпатрического комплекса гольцов бассейна оз. Азабачье. Между тем этот комплекс, представленный как минимум тремя формами, является одним из наиболее разнообразных для *S. malma*.

Цель работы – оценить современное разнообразие симпатрического комплекса мальмы бассейна оз. Азабачье и выяснить трофическую специализацию обнаруженных экологических форм.

Для выделения трофически однородных групп рыб и оценки их длительной пищевой специализации наиболее эффективна комбинация нескольких методов, отражающих питание рыб за разные временны́е отрезки: анализ содержимого желудков, состава паразитов в теле и соотношения стабильных изотопов азота $^{15}N/^{14}N$ и углерода $^{13}C/^{12}C$ в мышечной ткани (Knudsen et al., 2011). Содержимое желудков рыб характеризует их питание в течение последних нескольких часов, состав паразитов косвенно отражает питание рыб в период от нескольких месяцев до нескольких лет в зависимости от путей попадания паразитов в рыбу и срока их жизни в ней (Frandsen et al., 1989; Curtis et al., 1995; Knudsen et al., 2004), состав стабильных изотопов азота и углерода в мышцах рыб отражает изотопный состав потребляемой ими пищи в весенне-летний период (Perga, Gerdeaux, 2005; Eloranta et al., 2010).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Азабачье (56°14′ с.ш. 161°79′ в.д.) является третьим по величине пресным водоёмом п-ва Камчатка, располагается в 40 км от устья р. Камчатка (Бугаев, Кириченко, 2008). В озеро впадает 15 притоков (самый крупный из которых – р. Бушуйка) и вытекает р. Азабачья, являющаяся правым притоком р. Камчатка (рис. 1). Площадь озера составляет 56.5 км^2, длина – 13 км, ширина – 7.7 км, максимальная глубина – 36.8 м, средняя – 18.2 м. Озеро имеет высокую трофность, дно покрыто мощными илами, литораль каменисто-галечная с примесью песка, в ихтиофауне насчитывают 15 видов (Бугаев, Кириченко, 2008).

Сбор материала проводили в июле 2017 и в августе 2021 г. Озёрно-речных гольцов ловили жаберными сетями (30 м) с размером ячеи 25–35 мм по всей акватории оз. Азабачье и в р. Азабачья в 6 км от её устья. Ручьевых гольцов ловили сачком в притоках оз. Азабачье – руч. Сновидовский, руч. Первый Дьяконовский, р. Пономарка. Гольцов из озера и р. Азабачья анализировали в течение нескольких часов после поимки. Ручьевых гольцов фиксировали 4%-ным формалином и изучали в лаборатории.

У каждой рыбы (277 экз.) определяли пол, измеряли длину по Смитту (*FL*) и массу тела. У рыб, пойманных в 2021 г. (по 30 экз. каждой формы), дополнительно определяли стадию зрелости гонад (Мурза, Христофоров, 1991). Особенности питания, заражённость паразитами и изотопный состав в мышцах изучали у рыб, отловленных в 2017 г.

Анализ питания 105 гольцов проводили по содержимому их желудков, подсчитывая число жертв разных групп. Пищевые объекты определяли с использованием стереомикроскопа МБС-10 (×12–20) и дифференцировали на следующие группы: моллюски (*Valvata* (*Cincinna*) sp., *Lymnaea* sp., Sphaeriidae gen. sp.), амфиподы (*Monoporeia affinis*, Mysida), насекомые Insecta (личинки и куколки хирономид (Chironomidae), личинки ручейников (Trichoptera), подёнок (Ephemeroptera), чешуекрылых (Lepidoptera), имаго амфибиотических насекомых), рыбы (*Gasterosteus aculeatus*, *Hypomesus olidus*), икра нерки *Oncorhynchus nerka* (Череш-

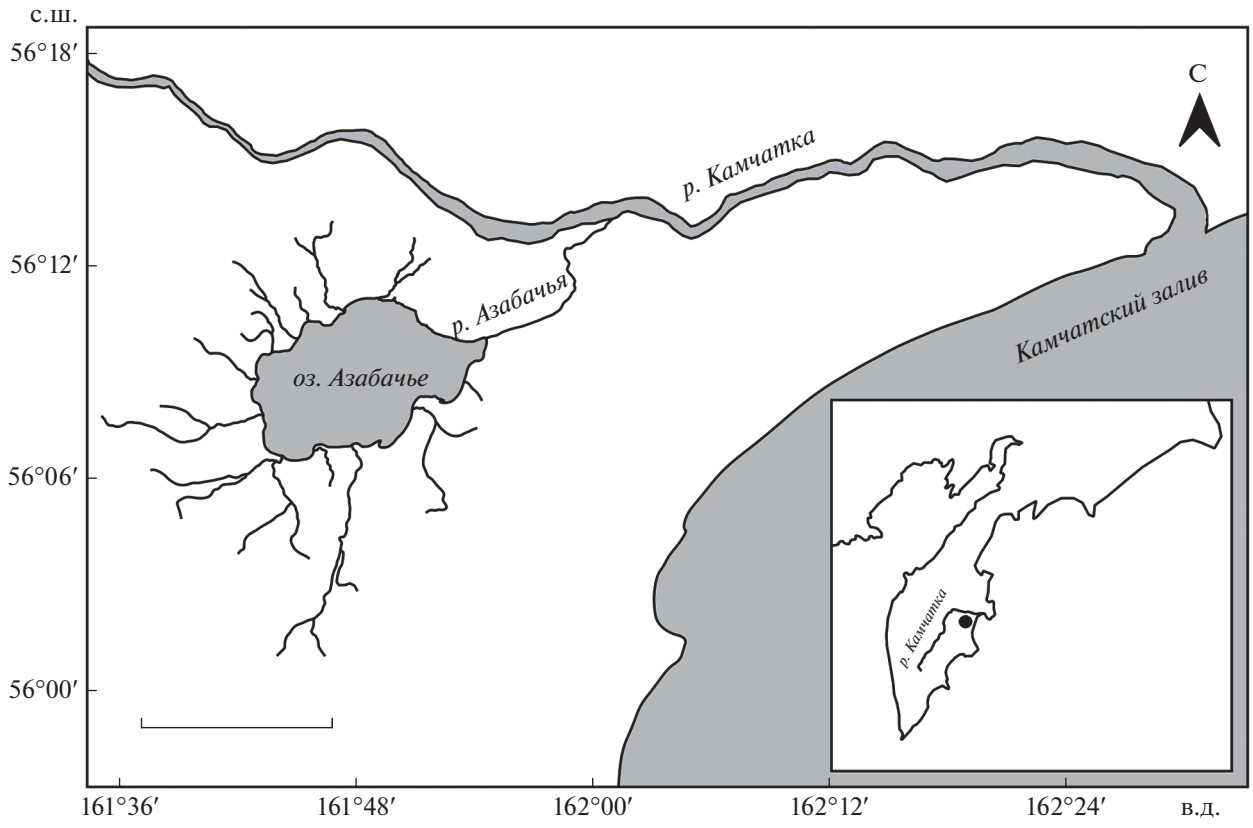


Рис. 1. Карта-схема бассейна оз. Азабачье (●). Масштаб: 10 км.

нев и др., 2001; Чертопруд М., Чертопруд Е., 2010). Для каждого пищевого объекта рассчитывали частоту встречаемости (отношение числа рыб с данным видом пищи к числу рыб в выборке, %) и среднее число пищевых объектов каждой группы, приходящееся на одну рыбу в выборке (*n*, экз.). Общность пищевых ниш оценивали с применением индекса Мориситы в модификации Хорна (Horn, 1966), долю групп в питании определяли по числу жертв.

Паразитологический анализ 105 гольцов проводили методом неполного паразитологического вскрытия, рыб обследовали на наличие гельминтов в кишечнике, плавательном пузыре, мочеточниках, глазах, полости тела и стенках желудка (Быховская-Павловская, 1985). Гельминтов родов *Dibothriocephalus* (ранее *Diphyllobothrium*) и *Diplostomum* до вида не определяли и указывали как *Dibothriocephalus* spp. и *Diplostomum* spp. Видовую принадлежность паразитов устанавливали по "Определителю ..." (1987). Для каждого вида паразитов у каждой формы гольцов рассчитали распространённость (Prevalence, %) – отношение числа хозяев, заражённых паразитом, к числу всех исследованных хозяев и численность (Abundance, экз.) – число особей паразита, приходящееся на одну рыбу в выборке (Bush et al., 1997).

Анализ соотношения стабильных изотопов $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ в мышечной ткани гольцов (по 5 экз. каждой группы) проводили масс-спектрометрическим методом (Peterson, Fry, 1987) с использованием масс-спектрометра MAT 253 ("Thermo Finnigan", Германия), соединённого с элементным анализатором Flash EA 1112 ("Thermo Finnigan", Германия) в Центре коллективного пользования Дальневосточного геологического института ДВО РАН (г. Владивосток). Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения (δ, ‰) от международного стандарта (атмосферный воздух и "венский" эквивалент белемнита PeeDee). Нормализацию на жирность мышечной ткани не проводили.

Для оценки статистической достоверности различий между формами гольцов в питании, заражённости паразитами и изотопном составе применяли попарный непараметрический критерий Манна–Уитни (*U*-test) после подтверждения наличия различий с помощью теста Краскела–Уоллиса (*H*-test) (Conover, 1999). Математическую обработку данных проводили в программе StatSoft Statistica v.13 (Боровиков, 2003).

Таблица 1. Биологические характеристики симпатрических форм *Salvelinus malma* бассейна оз. Азабачье

Показатель	Озёрно-речные хищники (n = 192)	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые гольцы (n = 30)	H_{277}	p
		группа А (n = 30)	группа G (n = 25)			
FL, см	31.8 ± 0.42 18.5–51.5	30.2 ± 0.42 25.5–32.5	30.1 ± 0.67 25.2–36.0	13.2 ± 0.29 9.5–15.8	82.10	<0.001
Масса, г	351.5 ± 15.71 99.0–1522.0	266.9 ± 13.22 156.0–425.0	220.8 ± 18.21 157.0–445.0	24.3 ± 1.54 8.5–41.7	85.95	<0.001
Соотношение полов (♀ : ♂)	1.1 : 1.0	1.5 : 1.0	1.5 : 1.0	1.0 : 1.0		

Примечание. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя. Здесь и в табл. 2, 3: H – значения теста Краскела–Уоллиса, p – уровень значимости различий (H-tests), n – число рыб, экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Обозначение форм гольцов. Группировки гольцов обозначены названиями, предложенными Савваитовой (1989): озёрно-речные хищники, озёрно-речные бентофаги и ручьевые гольцы. Озёрно-речные хищники рассмотрены тождественными (синонимичными) белому гольцу *S. albus*. При обозначении трофических групп озёрно-речных бентофагов (*S. malma*) для гольцов, питающихся подвижными амфиподами, использовано название группа G; для гольцов, питающихся малоподвижным бентосом (моллюсками и личинками ручейников) – группа А. Ранее аналогично были обозначены трофические группы гольцов-бентофагов из озёр Кроноцкое и Дальнее на Камчатке (Бусарова и др., 2017а, 2017б; Markevich et al., 2021). Ручьевыми гольцами названа тугорослая форма мальмы, которая населяет притоки оз. Азабачье (Савваитова, Романов, 1969).

Идентификация форм гольцов. Озёрно-речные хищники и бентофаги встречались совместно в уловах из оз. Азабачье и р. Азабачья. По внешним морфологическим признакам озёрно-речные хищники и бентофаги одинакового размера визуально не различались. Хищные гольцы *FL* > 40 см хорошо отличались от бентофагов мощным телом серого цвета, крупной головой, массивными челюстями. Бентофаги *FL* > 32 см в уловах отсутствовали.

Озёрно-речных хищников и бентофагов одной размерной группы различали по трём показателям: содержимому желудков, заражённости паразитами и наличию/отсутствию спаек внутренних органов. Хищники питались рыбой (преимущественно трёхиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus*) и разнообразным бентосом, были инвазированы *Eubothrium salvelini* (цестоды в кишечнике), *Dibothriocephalus* spp. (плероцеркоиды цестод в стенке желудка), *Philonema oncorhynchi* и *Anisakis simplex* s. lato (нематоды в полости тела). Внутренние органы хищников были сращены фиброзной тканью и трудноразличимы. Озёрно-речных бентофагов дифференцировали на две трофические группы. Бентофаги группы G питались амфиподами, были заражены *Cystidicola farionis* (нематоды в плавательном пузыре) и трематодами рода *Crepidostomum* (в кишечнике). Бентофаги группы А питались моллюсками и личинками ручейников, были сильнее заражены *Diplostomum* spp. (трематоды в глазах) и почти не содержали крупных гельминтов. Внутренние органы бентофагов были хорошо различимыми и не были сращены между собой.

Ручьевые гольцы были отловлены в верхнем течении притоков озера, в том числе в ручьях Первый Дьяконовский и Сновидовский, нижнее течение которых пересыхает с середины лета и до весны. Озёрно-речные формы гольцов в верхнем течении притоков не встречаются (Савваитова, Романов, 1969). Ручьевые гольцы имели малые размеры тела (*FL* 13.2 ± 0.29 см), питались личинками амфибиотических насекомых и были заражены *Salmonema ephemeridarum* (нематоды в желудке) и *Cucullanus truttae* (нематоды в кишечнике), внутренние органы были хорошо различимы.

Озёрно-речные хищники, бентофаги (группы А и G) и ручьевые гольцы различались по биологическим показателям, содержимому желудков, заражённости паразитами, соотношению стабильных изотопов $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ в мышечной ткани (табл. 1–3, рис. 2).

Биологические характеристики. Хищники имели самую большую среднюю *FL* (31.8 см) и массу (351.5 г) тела, ручьевые гольцы – самую малую *FL* (13.2 см) и массу (24.3 г) тела (табл. 1). Ручьевые гольцы статистически отличались от озёрно-речных форм по длине и массе тела (U-tests, $p \le 0.01$). Хищники и бентофаги группы G различались по массе тела (U-test, $p \le 0.05$).

В середине августа озёрно-речные бентофаги (группы А и G) имели гонады IV–V, озёрно-речные хищники – III, ручьевые гольцы – II стадии зрелости. Соотношение полов у хищников и ручьевых гольцов было сходным и число самок было равным числу самцов или немного превышало его: у бентофагов самок было в 1.5 раза больше, чем

Таблица 2. Питание симпатрических форм *Salvelinus malma* бассейна оз. Азабачье (июль 2017 г.)

Пищевой компонент	Озёрно-речные хищники ($n = 30$)	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые гольцы ($n = 30$)	H_{105}	p
		группа А ($n = 30$)	группа G ($n = 15$)			
Mollusca						
1. *Lymnaea* sp.	0	76.9 / 12.3	9.1 / 0.1	0	56.74	<0.001
2. *Valvata (Cincinna*) sp.	0	61.5 / 15.2	0	0	46.33	<0.001
3. Sphaeriidae gen. sp.	0	15.4 / 0.1	9.1 / 0.1	0	7.90	0.050
Amphipoda						
4. *Monoporeia affinis*	3.3 / 0.5	7.7 / 0.1	90.9 / 6.4	0	47.91	<0.001
5. Mysida	0	0	18.2 / 3.2	0	12.12	0.007
Insecta						
6. Chironomidae (куколки)	33.3 / 1.2	7.7 / 0.7	45.5 / 2.1	36.7 / 1.5	7.18	0.070
7. Chironomidae (личинки)	6.7 / 0.3	7.7 / 0.2	36.4 / 1.1	80.0 / 10.6	50.68	<0.001
8. Trichoptera (личинки)	0	38.5 / 5.1	0	0	22.28	<0.001
9. Ephemeroptera (личинки)	0	0	0	40.0 / 0.6	33.42	<0.001
10. Lepidoptera (личинки)	0	0	0	60.0 / 2.6	53.18	<0.001
11. Имаго амфибиотических насекомых	10.0 / 0.6	0	9.1 / 0.8	93.3 / 5.7	72.15	<0.001
Pisces						
12. *Gasterosteus aculeatus*	83.3 / 1.9	0	0	0	79.57	<0.001
13. *Hypomesus olidus*	6.6 / 0.2	0	0	0	5.05	0.170
14. *Oncorhynchus nerka* (икра)	6.6 / 0.3	7.7 / 0.2	0	0	3.09	0.380

Примечание. Над чертой – встречаемость пищевого объекта в желудках рыб, %; под чертой – средняя численность пищевых объектов, приходящихся на одну рыбу в выборке, экз.

самцов. В августе бентофаги концентрировались у устья р. Лотная в северо-западной части озера; хищники скоплений не образовывали.

Питание. У гольцов бассейна оз. Азабачье в июле в пищевом комке обнаружено 14 групп пищевых объектов (табл. 2). Гольцы разных форм различались между собой (*H*-tests, $p \le 0.01$) по содержанию в желудках 10 групп пищевых объектов (табл. 2). У 13.3% бентофагов группы А, 20% бентофагов группы G и 10% хищников отмечены пустые желудки. Ручьевые гольцы активно питались, среди них не встречались особи с пустыми желудками.

Хищники отличались от всех форм гольцов (*U*-test, $p \le 0.01$) наличием рыб (*G. aculeatus* и *H. olidus*) в желудках. Бентофаги группы А отличались от других форм (*U*-tests, $p \le 0.01$) наличием в желудках *Valvata* (*Cincinna*) sp. и личинок ручейников, от хищников и ручьевых гольцов – наличием *Lymnaea* sp. (*U*-tests, $p \le 0.01$) и Sphaeriidae gen. sp. (*U*-tests, $p \le 0.05$). Бентофаги группы G отличались от других форм наличием Mysida (*U*-tests, $p \le 0.05$) и

Таблица 3. Паразиты симпатрических форм *Salvelinus malma* бассейна оз. Азабачье

Промежуточные хозяева, через которых паразит попадает в рыбу. Паразит.	Локализация	Озёрно-речные хищники (n = 30)	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые гольцы (n = 30)	H_{105}	p
			группа A (n = 30)	группа G (n = 15)			
Моллюски							
1. *Diplostomum* spp.	Внутренняя среда глаз	80.0 / 8.3	100.0 / 18.8	33.3 / 2.4	36.7 / 15.5	40.81	<0.001
2. *Ichthyocotylurus erraticus*	Поверхность сердца	0	10.0 / 0.3	0	0	7.65	0.054
3. *Phyllodistomum umblae*	Мочеточники	6.7 / 0.1	6.7 / 4.3	0	0	5.05	0.168
Амфиподы							
4. *Crepidostomum metoecus*	Кишечник	6.7 / 0.1	0	100.0 / 98.6	0	103.18	<0.001
5. *Cyathocephalus truncatus*	Пилорические придатки	0	0	13.3 / 0.1	0	12.12	0.007
6. *Cystidicola farionis*	Плавательный пузырь	56.7 / 8.0	23.3 / 0.4	100.0 / 94.3	13.3 / 0.4	59.88	<0.001
7. *Echinorhynchus salmonis*	Кишечник	6.7 / 0.1	0	0	6.7 / 0.1	5.05	0.168
Амфиподы/личинки подёнок							
8. *Crepidostomum farionis*	То же	30.0 / 1.0	26.7 / 0.6	100.0 / 51.9	6.7 / 0.2	53.87	<0.001
Личинки подёнок							
9. *Salmonema ephemeridarum*	Желудок	0	0	0	43.3 / 2.9	36.54	<0.001

Таблица 3. Окончание

Промежуточные хозяева, через которых паразит попадает в рыбу. Паразит.	Локализация	Озёрно-речные хищники (n = 30)	Озёрно-речные бентофаги		Ручьевые гольцы (n = 30)	H_{105}	p
			группа A (n = 30)	группа G (n = 15)			
Планктонные ракообразные							
10. *Eubothrium salvelini*	Кишечник	93.3 / 24.6	10.0 / 0.2	13.3 / 0.1	6.7 / 1.0	74.29	<0.001
11. *Dibothriocephalus* spp.	Поверхность желудка	60.0 / 3.7	0	0	0	49.72	<0.001
12. *Proteocephalus longicollis*	Кишечник	13.3 / 0.3	10.0 / 0.3	0	10.0 / 0.2	1.63	0.654
13. *Philonema oncorhynchi*	Полость тела	43.3 / 2.6	3.3 / 0.1	0	0	49.17	<0.001
14. *Neoechinorhynchus salmonis*	Кишечник	40.0 / 2.6	0	0	6.7 / 0.1	15.08	0.013
Личинки миног/возможно прямое развитие							
15. *Cucullanus truttae*	Кишечник	36.7 / 2.6	10.0 / 0.2	53.3 / 1.1	63.3 / 2.8	23.61	<0.001
Морские беспозвоночные							
16. *Anisakis simplex* s. lato	Полость тела, мышцы	56.7 / 3.6	10.0 / 0.2	13.3 / 0.2	6.7 / 0.1	31.81	<0.001
17. *Pelichnibothrium speciosum*	Кишечник	20.0 / 0.6	0	0	0	15.75	0.013
18. *Brachyphallus crenatus*	Желудок	13.3 / 0.2	0	0	0	18.55	0.003

Примечание. Над чертой – распространённость паразита, %; под чертой – число особей паразита, приходящееся на одну рыбу в выборке, экз.

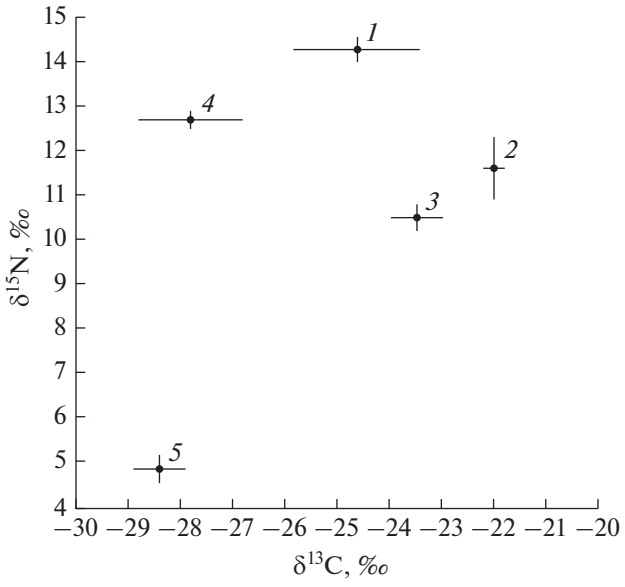


Рис. 2. Соотношение стабильных изотопов азота $^{15}N/^{14}N$ и углерода $^{13}C/^{12}C$ в мышечной ткани гольцов *Salvelinus malma* бассейна оз. Азабачье: *1* – озёрно-речные хищники *FL* > 40 см, *2* – озёрно-речные хищники *FL* < 30 см, *3* – озёрно-речные бентофаги группы A, *4* – озёрно-речные бентофаги группы G, *5* – ручьевые гольцы; (•) – средние значения, (–) и (|) – ошибки среднего.

большим числом *M. affinis* (*U*-tests, $p \le 0.01$) в желудках. Ручьевые гольцы отличались от других форм наличием в желудках личинок чешуекрылых (*U*-tests, $p \le 0.01$) и подёнок (*U*-tests, $p \le 0.05$), многочисленных личинок хирономид (*U*-tests, $p \le 0.01$), а также большим числом имаго амфибиотических насекомых (*U*-tests, $p \le 0.01$).

Пищевые ниши гольцов не перекрываются. Индекс Мориситы имел максимальное значение в паре хищники–ручьевые гольцы (0.24), минимальные значения – в парах группа A–группа G (0.02) и группа A–ручьевые гольцы (0.02). Биологическая значимость индекса составляет 0.6 (Horn, 1966).

Характер питания озёрно-речных бентофагов (группы A и G) и ручьевых гольцов не различался у рыб разных размеров. Питание озёрно-речных хищников разного размера различалось: у рыб *FL* < 25–30 см в желудках преобладал разнообразный бентос, встречалась молодь *G. aculeatus*; большинство особей *FL* > 30 см питались почти исключительно рыбой.

Паразиты. У гольцов бассейна оз. Азабачье отмечено 18 видов паразитов (табл. 3). Наиболее богатая по числу видов фауна паразитов была у хищного гольца (15 видов или 83.8% отмеченных), наиболее бедная – у группы G (8 видов, 44.4%), группа A и ручьевые гольцы имели по 10 видов (55.6%) (табл. 3).

Озёрно-речные хищники, бентофаги (A и G) и ручьевые гольцы различались по числу особей паразитов 12 видов на уровне $p \le 0.01$ (*H*-tests) и двух видов на уровне $p \le 0.05$ (*H*-tests) (табл. 3). Хищники отличались от других форм гольцов наличием *Dibothriocephalus* spp. (*U*-tests, $p \le 0.01$) и бóльшим числом *P. oncorhynchi* и *E. salvelini* (*U*-tests, $p \le 0.01$) и *Neoechinorhynchus salmonis* (*U*-test, $p \le 0.05$). Бентофаги группы A содержали большее число *Diplostomum* spp. (*U*-tests, $p \le 0.01$). Бентофаги группы G отличались наличием *Cyathocephalus truncatus* (*U*-tests, $p \le 0.05$) и бóльшим числом *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus* и *Cy. farionis* (*U*-tests, $p \le 0.01$). Ручьевые гольцы характеризовались наличием *S. ephemeridarum* (*U*-tests, $p \le 0.01$) и бóльшим числом *C. truttae* (*U*-tests, $p \le 0.01$). Формы гольцов различались по общей численности всех видов паразитов (*H*-tests, $p \le 0.01$): самая высокая численность отмечена у бентофагов группы G (248.7 экз/рыбу), самая низкая – у ручьевых гольцов (23.3).

Стабильные изотопы. Все формы гольцов бассейна оз. Азабачье различались между собой по изотопному составу азота и углерода в мышцах (*H*-tests, $p \le 0.01$) (рис. 2). Самое высокое значение $\delta^{15}N$ в мышцах имели крупные хищные гольцы, самое низкое – ручьевые гольцы (*U*-test, $p \le 0.05$). Высокое значение $\delta^{13}C$ в мышцах было характерно для мелких хищников, низкое – для бентофагов группы G и ручьевых гольцов. Хищные гольцы *FL* < 30 см и > 40 см различались между собой по изотопному составу азота (*U*-test, $p \le 0.05$). От всех форм по соотношениям $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ отличались ручьевые гольцы (*U*-test, $p \le 0.05$). По соотношениям $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ различия не были достоверными между бентофагами группы A и крупными хищниками, а также между бентофагами группы G и мелкими хищниками. Диапазоны значений $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ частично перекрывались между мелкими хищниками и бентофагами группы A. Диапазон значений $^{13}C/^{12}C$ частично перекрывался между крупными хищниками и бентофагами группы G.

ОБСУЖДЕНИЕ

По полученным данным, симпатрический комплекс мальмы бассейна оз. Азабачье представлен четырьмя экологическими формами, различающимися по питанию, заражённости паразитами, соотношению стабильных изотопов азота и углерода в мышцах. Озёрно-речные хищники *FL* > 25–30 см питаются преимущественно трёхиглой колюшкой, до достижения этого размера – различным бентосом, в основном хирономидами. Озёрно-речные бентофаги дифференцируются на две трофические группы: группа A питается моллюсками и личинками ручейников, группа G – амфиподами. Ручьевые гольцы потребляют амфибиотических насекомых в

притоках озера. Низкие значения индекса Мориситы свидетельствуют, что трофические ниши гольцов не перекрываются.

Специализация гольцов на питании определенным видом пищи подтверждается различиями их паразитофауны, так как высокая пищевая избирательность и постоянное потребление конкретного вида пищи приводят к аккумуляции ограниченного числа видов паразитов (Knudsen et al., 2004).

Для озёрно-речных хищников характерно заражение *Dibothriocephalus* spp., *E. salvelini*, *P. oncorhynchi* и *N. salmonis*. Хищники накапливают этих гельминтов, реинвазируясь при питании мелкими рыбами, которые, в свою очередь, приобретают личинок гельминтов, потребляя планктон (Platzer, Adams, 1967; Smith, 1973; Knudsen, Klemetsen, 1994; Mikhailova, 2013). Срок жизни в рыбе *Dibothriocephalus* spp. составляет несколько лет (Knudsen, Klemetsen, 1994), *E. salvelini* – два года (Smith, 1973), *P. oncorhynchi* – до четырёх лет (Platzer, Adams, 1967), *N. salmonis* – менее года (Mikhailova, 2013). Высокий уровень инвазии хищных гольцов этими гельминтами говорит о том, что они долгое время питаются рыбой.

Паразитами-индикаторами озёрно-речных бентофагов группы А являются трематоды рода *Diplostomum*, заражающие рыб при контакте с моллюсками рода *Lymnaea* (Karvonen et al., 2006). Только у группы А отмечен *Ichthyocotylurus erraticus*, заражающий рыб при контакте с моллюсками *Valvata* (*Cincinna*) (Olson, 1970). Метацеркарии *Diplostomum* spp. живут в рыбах не менее 5–6 лет и накапливаются у них в течение жизни (Marcogliese et al., 2001), *I. erraticus* – не менее 5 мес. и, возможно, несколько лет (Olson, 1970). Заражение группы А паразитами, попадающими в рыб через моллюсков и имеющими долгий срок жизни в рыбах, подтверждает их питание моллюсками у дна водоёма.

Для озёрно-речных бентофагов группы G характерна инвазия *Cy. farionis*, трематодами рода *Crepidostomum* и *C. truncatus*. Заражение рыб *Cy. farionis, C. metoecus* и *C. truncatus* происходит при питании амфиподами (Vik, 1958; Awachie, 1968; Black, Lankester, 1980). В качестве дополнительных хозяев *Cy. farionis* указываются подёнки (Crawford, 1943) и амфиподы (Awachie, 1968). Срок жизни в рыбе *Cy. farionis* составляет не менее двух лет (Black, Lankester, 1980), *C. truncatus* – от 20 сут до 4 мес. (Vik, 1958; Knudsen et al., 2004), трематод рода *Crepidostomum* – около года (Awachie, 1968). Сильное заражение группы G паразитами, для которых амфиподы являются промежуточными хозяевами, подтверждает их систематическое питание амфиподами.

Паразитами-индикаторами ручьевых гольцов являются *S. ephemeridarum* и *C. truttae*. Промежуточными хозяевами *S. ephemeridarum* выступают личинки подёнок (Moravec, 1994). Заражение рыб *S. ephemeridarum* происходит в проточных водоёмах, где концентрируются их промежуточные хозяева (Moravec, 1994). Развитие *C. truttae* может быть как прямым (Пугачев, 1984), так и с участием личинок миног (Moravec, 1994). Срок жизни в рыбах *S. ephemeridarum* составляет несколько лет (Moravec, 1994), *C. truttae* – не более года (Gibson, 1972).

Таким образом, состав паразитов симпатрических форм мальмы бассейна оз. Азабачье отражает долговременные различия в их питании. Хищники, питаясь рыбой, реинвазируются *Dibothriocephalus* spp., *E. salvelini* и *P. oncorhynchi*. Бентофаги группы А через моллюсков приобретают *Diplostomum* spp. и *I. erraticus*. Бентофаги группы G, питаясь амфиподами, заражаются *Cy. farionis*, *C. metoecus* и *C. truncatus*. Ручьевые гольцы, питаясь насекомыми в ручьях, инвазируются *S. ephemeridarum* и *C. truttae*. Судя по имеющимся данным, питание и заражённость паразитами разных форм мальмы не меняется с 1960-х гг. (Коновалов, 1971; Кохменко, 1970; Буторина, 1980).

У гольцов бассейна оз. Азабачье помимо пресноводных отмечены морские паразиты – *A. simplex* s. lato, *Pelichnibothrium speciosum* и *Brachyphallus crenatus*. Личинки *Anisakis* встречались у 56.7% хищников, 13.3% бентофагов и 6.7% ручьевых гольцов, только у хищников отмечены *P. speciosum* (20%) и *B. crenatus* (13.3%) (табл. 3). Гольцы оз. Азабачье, по-видимому, заражаются морскими паразитами в озёрно-речной системе, не совершая морских миграций. Оз. Азабачье расположено в нижнем течении р. Камчатка, не изолировано и является нерестово-выростным водоёмом для крупных локальных стад проходных нерки, кижуча и трёхиглой колюшки (Бугаев, Кириченко, 2008). Морские паразиты, в том числе *A. simplex*, *P. speciosum* и *B. crenatus*, заносятся в пресные воды проходными рыбами (Ахмеров, 1955; Коновалов, 1971). Личинки *Anisakis* были найдены у всех форм гольцов. Известно, что *Anisakis* в пресных водах сохраняют инвазионную способность и заражают пресноводных рыб (Гаевская, 2005; Wootten, Smith, 1975), они живут в рыбах не менее двух лет и накапливаются в течение жизни (Køie, 2001). У хищных гольцов помимо *Anisakis* отмечены *P. speciosum* и *B. crenatus*. По всей видимости, хищники реинвазируются этими морскими паразитами при питании проходной колюшкой, поднимающейся в озеро на нерест. Мнение о том, что гольцы оз. Азабачье заражаются морскими паразитами без выхода в море подтверждает и то, что на фоне разнообразия и обилия у них пресноводных видов (15 видов с численностью до 98.8 экз.) морские паразиты редки и малочисленны (три вида численностью до 3.5 экз.). Об отсутствии морских миграций гольцов также свидетельствует обилие у них пресноводных гельминтов *P. umblae*, *Cr. farionis*, *C. metoecus E. salvelini*, *P. longicollis*, *C. truncatus*, *E. salmonis* и *N. salmonis*, которые должны были бы погибнуть в случае миграции рыб-

хозяев в море (Коновалов, 1971; Куперман, 1980; Bailey et al., 1989). Но эти пресноводные виды были многочисленны у тех же особей гольцов, у которых присутствовали (единично) морские паразиты. Приведённые факты свидетельствуют в пользу того, что заражение жилых гольцов бассейна оз. Азабачье происходит в пресных водах: хищники реинвазируются морскими паразитами при питании проходной колюшкой, идущей в озеро на нерест, а озёрно-речные бентофаги и ручьевые гольцы приобретают морского *A. simplex* непосредственно из воды.

Долговременная трофическая сегрегация симпатрических форм мальмы бассейна оз. Азабачье также подтверждается различиями состава стабильных изотопов ($\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$) в мышцах (рис. 2). Основными факторами, определяющими изотопный состав тканей рыб, являются их диета и местообитание (Peterson, Fry, 1987; Post, 2002). По изотопному составу животные похожи на свои пищевые объекты, с учётом того, что при каждом переходе на следующий трофический уровень ткани животных ассимилируют азот на 3–5% и углерод не более чем на 1.0% (Peterson, Fry, 1987). Соотношение $^{13}C/^{12}C$ в тканях животных мало изменяется при переходе на более высокие трофические уровни (не более 1%), поэтому углерод менее пригоден для оценки питания рыб. В озёрах $\delta^{13}C$ показателен для различения литоральной и пелагической ниш: в литорали источниками углерода являются макрофиты и детрит, а в пелагиали – фитопланктон, при этом в литоральной сети значения $\delta^{13}C$ выше, чем в пелагической (France, 1995; Post, 2002).

Различия в изотопном составе ($\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$) у хищных гольцов разного размера (рис. 2) демонстрируют онтогенетический сдвиг питания в течение жизни. Гольцы меньших размеров питаются разнообразным бентосом в литорали, при достижении *FL* 25–30 см гольцы перемещаются в пелагическую нишу, где питаются рыбной пищей, при этом значение $\delta^{13}C$ в их тканях снижается, а $\delta^{15}N$ – повышается (Eloranta et al., 2010). Переход в течение жизни с питания бентосом на питание рыбой – широко распространённое явление у гольцов и отмечено в оз. Чёрное на Курилах (Савваитова и др., 2000), оз. Кроноцкое на Камчатке (Есин, Маркевич, 2017), в озёрах Забайкалья (Alekseyev et al., 2009), Шпицбергена (Hammar, 2000), Финляндии (Kahilainen, Lehtonen, 2003; Eloranta et al., 2010).

Различия в соотношении стабильных изотопов $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ у двух групп бентофагов (A и G) также подтверждают их трофическую сегрегацию. Гольцы, питающиеся амфиподами (G), по сравнению с гольцами, питающимися моллюсками (A), имеют значения $\delta^{15}N$ в среднем на 2.3‰ больше и $\delta^{13}C$ – на 4.7‰ меньше. Соотношение $^{15}N/^{14}N$ и $^{13}C/^{12}C$ в мышцах бентофагов соотносится со значениями состава изотопов их жертв (Eloranta et al., 2010). У амфипод, по сравнению с моллюсками, больше ^{15}N, так как первые питаются беспозвоночными и находятся на более высоком трофическом уровне, при этом у моллюсков больше ^{13}C, потому что они питаются перифитоном или растительностью (Markevich et al., 2021). Различия соотношения $^{13}C/^{12}C$ в мышцах бентофагов групп A и G обусловлены не только их диетой, но и, по всей видимости, топической разобщённостью: группа A активнее использует прибрежную зону, где обитают лёгочные моллюски, группа G питается амфиподами на бóльших глубинах.

Ручьевые гольцы отличаются от озёрно-речных форм самыми низкими значениями $\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ (рис. 2). Малое содержание ^{15}N в мышцах ручьевых гольцов указывает на их низкий трофический уровень: основу их питания составляют преимущественно хирономиды, которые неизбирательно питаются детритом и составляющими его компонентами (Butakka et al., 2016). Низкое содержание ^{13}C в мышцах ручьевых гольцов также может быть обусловлено малой жирностью их мышечной ткани, поскольку $\delta^{13}C$ отслеживает как белки, так и липиды (Perga, Gerdeaux, 2005). Диапазон различий $\delta^{13}C$ в мышцах ручьевых гольцах по сравнению с озёрно-речными формами приближается к 10‰. Такое различие связано не столько с их питанием, сколько с особенностями прохождения продукционных циклов в экосистемах ручьёв по сравнению с озёрами. Основным источником углерода в ручьях, особенно на их затенённых участках, является наземная растительность (Rosenfeld, Roff, 1992), в то время как в озёрах – фитопланктон и прибрежные водоросли (France, 1995). Ручей (Первый Дьяконовский), в котором отбирали ручьевых гольцов для анализа стабильных изотопов, на всем протяжении протекает по лесу в окружении деревьев. Для листвы деревьев $\delta^{13}C$ составляет -29.0 ± 0.8‰ (Rosenfeld, Roff, 1992). У ручьевых гольцов $\delta^{13}C$ составляет -28.4 ± 0.5‰, что соотносится со значениями $\delta^{13}C$ для листвы деревьев с учётом увеличения при переходе через трофический уровень. Низкое значение $\delta^{13}C$ у ручьевых гольцов также можно рассматривать как подтверждение отсутствия их миграций в озеро.

В целом состав стабильных изотопов ($\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$) в мышцах разных форм гольцов бассейна оз. Азабачье демонстрирует не только специализацию их питания, но и пространственную разобщённость.

Озёрно-речные хищники, озёрно-речные бентофаги и ручьевые гольцы, по всей видимости, различаются местами и сроками нереста. В период 15–24 августа 2021 г. хищники имели гонады III стадии

зрелости, бентофаги – IV–V, ручьевые гольцы – II. Поимки бентофагов обоих полов со зрелыми гонадами в устье р. Лотная в конце августа позволяют предположить, что они нерестятся в сентябре в р. Лотная и/или других притоках восточной части озера. Хищные гольцы, вероятно, нерестятся в ноябре в р. Бушуйка. Сведения о нересте гольцов в р. Бушуйка имеются в работе Савваитовой (1989). О наблюдении за скоплением гольцов в устье р. Бушуйка в ноябре сообщил С.А. Петров (КамчатНИРО). О репродуктивной изоляции между озёрно-речными хищниками и бентофагами (как *S. albus* и *S. malma*) могут свидетельствовать различия по аллельным частотам микросателлитных локусов ДНК (Салменкова и др., 2009).

Ручьевые гольцы в середине августа имели гонады II стадии зрелости. II и III стадии зрелости гонад – фаза роста половых клеток, которая может наблюдаться у лососёвых рыб только в год завершения созревания и нереста (Мурза, Христофоров, 1991). Интенсивность гаметогенеза у лососёвых рыб во многом зависит от температуры воды, так как при низкой температуре гонады созревают медленнее, а при температуре < 5–6°C процессы гаметогенеза останавливаются (Мурза, Христофоров, 1991). Малая степень зрелости гонад у ручьевых гольцов по сравнению с озёрными формами может быть обусловлена температурным режимом их местообитания: ручьевые гольцы населяют ручьи и мелкие речки, которые питаются грунтовыми водами и тающими снежниками, в то время как в оз. Азабачье поверхность воды прогревается до 14–16°C (Бугаев, Кириченко, 2008). Ранняя стадия зрелости гонад у ручьевых гольцов позволяет предположить, что они нерестятся в зимний период. В озёрах Кроноцкое (Камчатка) и Фьелсфросватн (Норвегия) глубоководные тугорослые формы гольцов, обитающие в условиях низких температур, нерестятся в зимний период, в то время как гольцы из верхних прогреваемых горизонтов нерестятся в конце лета–осенью (Есин, Маркевич, 2017; Klemetsen et al., 1997). Изоляция ручьевых гольцов от озёрно-речных форм достигается благодаря значительному расстоянию между местами их обитания: ручьевые гольцы держатся в верховьях притоков, куда озёрно-речные гольцы не поднимаются (Есин, 2015).

Таким образом, симпатрический комплекс мальмы бассейна оз. Азабачье представлен четырьмя экологическими формами – озёрно-речными хищниками, озёрно-речными бентофагами (две трофические группы) и ручьевыми гольцами. Комплекс мальмы оз. Азабачье является вторым по разнообразию после комплекса гольцов оз. Кроноцкое, насчитывающего шесть экологических форм. Микроэволюционные процессы у гольцов оз. Азабачье проходят в условиях конкуренции с другими видами рыб и при отсутствии географической изоляции, что делает этот комплекс важным модельным объектом для решения фундаментальных вопросов эволюционной биологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Сердечно благодарю сотрудников ННЦМБ ДВО РАН М.Ю. Ковалева и В.А. Паренского, а также С.В. Бусарова (ККЦ СВМП) за неоценимую помощь в сборе материала; Е.В. Брагину (Общество сохранения диких животных) и Т.Е. Буторину (Дальрыбвтуз) за обсуждение рукописи. Отдельная благодарность рецензентам за конструктивную критику, позволившую существенно улучшить статью.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Федерального агентства по рыболовству (государственное задание № 684/2017).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахмеров А.Х. 1955. Паразитофауна рыб р. Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 43. С. 99–137.

Боровиков В.П. 2003. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. СПб.: Питер, 688 с.

Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.

Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Буторина Т.Е. и др. 2017а. Экологическая дифференциация жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) озера Дальнее, Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 424–434. https://doi.org/10.7868/S0042875217040026

Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р., Есин Е.В. 2017б. Трофическая дифференциация носатого гольца *Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 1. С. 47–53.

Буторина Т.Е. 1980. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 65–81.

Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 121 с.

Гаевская А.В. 2005. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 223 с.

Глубоковский М.К. 1977. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатки // Биология моря. Вып. 4. С. 48–56.

Есин Е.В. 2015. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С 180–195. https://doi.org/10.7868/S0042875215020083

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

Есин Е.В., Мельник Н.О., Зленко Д.В. и др. 2019. Симпатрическая диверсификация камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) в экосистеме предельно малого размера // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6.

С. 733–736.
https://doi.org/10.1134/S004287521906002X

Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. Л.: Наука, 229 с.

Кохменко Л.В. 1970. Особенности питания гольца (*Salvelinus alpinus*) в озере Азабачьем // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 117–128.

Куперман Б.И. 1980. Особенности жизненных циклов и биологии цестод из камчатских лососей // Биология моря. Т. 4. С. 53–60.

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

Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (часть 2). Л.: Наука, 583 с.

Пугачев О.Н. 1984. Нематоды пресноводных рыб Северо-Востока Азии // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 126. С. 10–19.

Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.

Савваитова К.А., Романов Н.С. 1969. Некоторые особенности систематики и биологии карликовой ручьевой формы и молоди озёрно-речной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из бассейна Азабачьего озера (Камчатка) // Биол. науки. № 8. С. 16–28.

Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузищин К.В. 2000. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов рода *Salvelinus* из озера Черное (о. Онекотан, Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 6. С. 743–763.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др. 2009. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) по микросателлитным локусам ДНК // Там же. Т. 49. № 6. С. 752–762.

Черешнев И.Л., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 2001. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 129 с.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.

Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. 2010. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 179 с.

Alekseyev S.S., Mina M.V., Smirina E.M., Sokolov A.A. 2009. Late ontogeny growth acceleration and size form transformations in Transbaikalian Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex: evidence from fin ray cross section growth layers // Environ. Biol. Fish. V. 86. № 4. P. 487–505.
https://doi.org/10.1007/s10641-009-9548-6

Awachie J.B.E. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae) // Parasitology. V. 58. № 2. P. 307–324.
https://doi.org/10.1017/S0031182000069341

Bailey R.E., Margolis L., Workman G.D. 1989. Survival of certain naturally acquired freshwater parasites of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), in hosts held in fresh and sea water, and implications for their use as population tags // Can. J. Zool. V. 67. № 7. P. 1757–1766.
https://doi.org/10.1139/z89-252

Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim–bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts // Ibid. V. 58. № 11. P. 1997–2005.
https://doi.org/10.1139/z80-275

Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583.
https://doi.org/10.2307/3284227

Butakka C.M.M., Ragonha F.H., Train S. et al. 2016. Chironomidae feeding habits in different habitats from a Neotropical floodplain: exploring patterns in aquatic food webs // Braz. J. Biol. V. 76. № 1. P. 117–125.
https://doi.org/10.1590/1519-6984.14614

Conover W.J. 1999. Practical Nonparametric Statistics. New York: Wiley and Sons, 584 p.

Crawford W.W. 1943. Colorado trematodes studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Muller) // J. Parasitol. V. 29. № 6. P. 379–384.
https://doi.org/10.2307/3272843

Curtis M.A., Bérubé M., Stenzel A. 1995. Parasitological evidence for specialized foraging behavior in lake–resident arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № S1. P. 186–194.
https://doi.org/10.1139/f95-526

Dieckmann U., Doebeli M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation // Nature. V. 400. № 6742. P. 354–357.
https://doi.org/10.1038/22521

Eloranta A.P., Kahilainen K.K., Jones R.I. 2010. Seasonal and ontogenetic shifts in diet of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 77. № 1. P. 80–97.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02656.x

France R.L. 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using carbon isotopes // Limnol. Oceanogr. V. 40. № 7. P. 1310–1313.
https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.7.1310

Frandsen F., Malmquist H.J., Snorrason S.S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Lake Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 34. № 2. P. 281–297.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03309.x

Funk D.J., Nosil P., Etges W.J. 2006. Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 103. № 9. P. 3209–3213.
https://doi.org/10.1073/pnas.0508653103

Gibson D. 1972. Contributions to the life histories and development of *Cucullanus minutus* Rudolphi, 1819 and *C. heterochrous* Rudolphi, 1802 (Nematoda: Ascaridida) // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 22. № 5. P. 151–170.
https://doi.org/10.5962/p.314197

Hammar J. 2000. Cannibals and parasites: conflicting regulators of bimodality in high latitude Arctic char, *Salvelinus alpinus* // Oikos. V. 88. № 1. P. 33–47.
https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880105.x

Hooker O.E., Barry J., Van Leeuwen T.E. et al. 2016. Morphological, ecological and behavioural of sympatric profundal and pelagic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Loch Dughaill Scotland // Hydrobiologia. V. 783. № 1. P. 209–221.
https://doi.org/10.1007/s10750-015-2599-0

Horn H.S. 1966. Measurement of "Overlap" in comparative ecological studies // Amer. Nat. V. 100. № 914. P. 419–424.
https://doi.org/10.1086/282436

Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58. № 3. P. 605–638. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x

Kahilainen K., Lehtonen H. 2003. Piscivory and prey selection of four predator species in a whitefish dominated subarctic lake // Ibid. V. 63. № 3. P. 659–672. https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00179.x

Karvonen A., Terho P., Seppälä O. et al. 2006. Ecological divergence of closely related *Diplostomum* (Trematoda) parasites // Parasitology. V. 133. Pt. 2. P. 229–235. https://doi.org/10.1017/s0031182006000242

Klemetsen A. 2010. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // Freshw. Rev. V. 3. № 1. P. 49–74. https://doi.org/10.1608/FRJ-3.1.3

Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrøsvatn, northern Norway // Nord. J. Freshw. Res. V. 73. P. 13–23.

Knudsen R., Klemetsen A. 1994. Infections of *Diphyllobothrium dendriticum, D. ditremum* (Cestoda), and *Cystidicola farionis* (Nematoda) in a north Norwegian population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) during winter // Can. J. Zool. V. 72. № 11. P. 1922–1930. https://doi.org/10.1139/z94-261

Knudsen R., Curtis M.A., Kristoffersen R. 2004. Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts // J. Parasitol. V. 90. № 1. P. 1–7. https://doi.org/10.1645/GE-3184

Knudsen R., Siwertsson A., Adams C.E. et al. 2011. Temporal stability of niche use exposes sympatric Arctic charr to alternative selection pressures // Evol. Ecol. V. 25. № 3. P. 589–604. https://doi.org/10.1007/s10682-010-9451-9

Knudsen R., Klemetsen A., Alekseyev S.S. et al. 2016. The role of *Salvelinus* in contemporary studies of evolution, trophic ecology and anthropogenic change // Hydrobiologia. V. 783. № 1. P. 1–9. https://doi.org/10.1007/s10750-016-2999-9

Køie M. 2001. Experimental infections of copepods and sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with small ensheathed and large third–stage of *Anisakis simplex* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Parasitol. Res. V. 87. № 1. P. 32–36. https://doi.org/10.1007/s004360000288

Litsios G., Pellissier L., Forest F. et al. 2012. Trophic specialization influences the rate of environmental niche evolution in damselfishes (Pomacentridae) // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 279. № 1743. P. 3662–3669. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1140

Marcogliese D.J., Compagna S., Bergeron E., McLaughlin J.D. 2001. Population biology of eyeflukes in fish from a large fluvial ecosystem: the importance of gulls and habitat characteristics // Can. J. Zool. V. 79. № 6. P. 1102–1113. https://doi.org/10.1139/z01-077

Markevich G.N., Esin E.V., Anisimova L.A. 2018. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin // Ecol. Evol. V. 8. № 2. P. 2554–2567. https://doi.org/10.1002/ece3.3806

Markevich G.N., Esin E.V., Medvedev D.A. et al. 2021. Trophic-based diversification in benthivorous charrs (*Salvelinus*) dwelling littoral zones of Northern lakes // Hydrobiologia. V. 848. № 17. P. 4115–4133. https://doi.org/10.1007/s10750-021-04628-4

Mikhailova E.I. 2013. Origination of a separate form of *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) in severe environment of the Asian Arctic // Parasitol. Res. V. 112. № 5. P. 1973–1981. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3355-x

Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Dordrecht: Kluwer Acad. Pub., 473 p.

Olson R.E. 1970. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae) // J. Parasitol. V. 56. № 1. P. 55–63. https://doi.org/10.2307/3277453

Perga M.E., Gerdeaux D. 2005. "Are fish what they eat" all year round? // Oecologia. V. 144. № 4. P. 598–606. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0069-5

Peterson B.J., Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 18. P. 293–320. https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453

Platzer E.G., Adams J.R. 1967. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Zool. V. 45. № 1. P. 31–43. https://doi.org/10.1139/z67-004

Post D.M. 2002. Using stabile isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. V. 83. № 3. P. 703–718. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2

Price S.A., Hopkins S.S.B., Smith K.K., Roth V.L. 2012. Tempo of trophic evolution and its impact on mammalian diversification // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 109. № 18. P. 7008–7012. https://doi.org/10.1073/pnas.1117133109

Rosenfeld J.S., Roff J.C. 1992. Examination of the carbon base in southern Ontario streams using stable isotopes // J. North Amer. Benthol. Soc. V. 11. №. 1. P. 1–10. https://doi.org/10.2307/1467877

Rüber L., Adams D. 2001. Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika 2001 // J. Evol. Biol. V. 14. № 2. P. 325–332. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00269.x

Smith H.D. 1973. Observations on the cestode *Eubotrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia // J. Fish Res. Board Can. V. 30. № 7. P. 947–964. https://doi.org/10.1139/f73-156

Snorrason S.S., Skúlason S., Jonsson B. et al. 1994. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts // Biol. J. Lin. Soc. V. 52. № 1. P. 1–18. https://doi.org/10.1006/bijl.1994.1035

Sturmbauer C., Mark W., Dallinger R. 1992. Ecophysiology of Aufwuchs-eating cichlids in Lake Tanganyika: niche separation by trophic specialization // Environ. Biol. Fish. V. 35. № 3. P. 283–290. https://doi.org/10.1007/BF00001895

Trout and Char of the World. 2019. Bethesda: Amer. Fish. Soc., 777 p. https://doi.org/10.47886/9781934874547

Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda) // Nytt Mag. Zool. V. 6. P. 97–110.

Wootten R., Smith J.W. 1975. Observational and experimental studies on the acquisition of *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Ascaridida) by trout in fresh water // Int. J. Parasitol. V. 5. № 3. P. 373–378. https://doi.org/10.1016/0020-7519(75)90087-9

EDN: SZJOKA
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 634–644

УДК 597.554.3.591.5

РЕОРЕАКЦИЯ *DANIO RERIO* (CYPRINIDAE): ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ПОТОКА И ДОСТУПНОСТИ ЗОНЫ БЕЗ ТЕЧЕНИЯ

© 2022 г. Д. С. Павлов[1], В. Ю. Паршина[1], В. В. Костин[1, *]

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

*****E-mail: povedenie@yandex.ru*

Поступила в редакцию 05.05.2022 г.
После доработки 12.05.2022 г.
Принята к публикации 12.05.2022 г.

Представлены результаты экспериментального изучения влияния скорости потока на показатели реореакции *Danio rerio* – реопреферендум и соотношение частот проявления типов реореакции. При 0.30 от критической скорости течения для рыб их реопреферендум был положительным, при 0.80 – отрицательным. Соотношение типов реореакции на этих скоростях было характерным для резидентных рыб. При 0.45 от критической скорости течения реопреферендум не был выражен, а поведение рыб было характерным для особей, мигрирующих против течения. Снижение доступности лимнозоны (при уменьшении ширины входа в неё) в кольцевом лотке сокращает число возвращений рыб в неё и изменяет соотношение типов их реореакции. При максимальной ширине входа (19 см) в лимнозону соотношение типов реореакции данио отражает поведение, характерное для мигрирующих особей, при всех остальных вариантах (10, 3 и 1 см) – для резидентных особей. Показано, что реопреферендум является менее полной и надёжной оценкой реореакции, чем соотношение типов реореакции. Обсуждены области применения показателей реореакции.

Ключевые слова: Danio rerio, соотношение типов реореакции, реопреферендум, гидродинамические установки, методы.

DOI: 10.31857/S0042875222050150

Реореакция (отношение рыб к течению) – это врождённый поведенческий ответ рыб на течение. Она связана с жизнью рыб в подвижной среде и проявляется в выборе особями участка водоёма с оптимальными (для актуального поведения) скоростями течения и вектора собственной скорости в нём (Павлов и др., 2020а). Реореакция возможна только в определенном диапазоне скоростей течения – от пороговых до критических. При критических и более высоких скоростях течения рыб сносит потоком, а при подпороговых ориентация и вектор движения рыб не зависят от скорости течения (Павлов, 1979; Павлов, Скоробогатов, 2014).

Реореакция является одним из основных поведенческих механизмов распределения, кочёвок и миграций рыб (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2010а, 2010б; Звездин, 2016). Простой оценкой отношения рыб к течению является такой показатель, как реопреферендум – предпочтение или избегание рыбами потока (Pavlov et al., 2001). Более полная оценка – это показатель соотношения частот проявления типов реореакции (далее соотношение типов реореакции): положительного (ПТР) – движение рыб против течения, отрицательного (ОТР) – движение по течению, компенсаторного (КТР) – сохранение положения рыб в потоке относительно неподвижных ориентиров (Maclean, Gee, 1971; Pavlov et al., 2010; Johnston et al., 2017; Zens et al., 2018; Павлов и др., 2020а). В последние годы был выделен факультативный тип реореакции (ФТР) – уход рыб из потока в зону со слабым (близким к пороговому для реореакции) течением или с его отсутствием (Павлов и др., 2020а). Наличие в экспериментальных установках такой лимнической зоны (лимнозоны) моделирует естественные условия в заливах и затишных зонах прибрежья рек.

Скорость течения является базовой характеристикой потока, и с ней связаны как возникновение реореакции, так и особенности её проявления. В текучих водоёмах имеется континуум скоростей, при этом рыбы отнюдь не всегда выбирают участки со скоростями течения в диапазоне от пороговых до критических. В зависимости от физиологического состояния и актуального поведения они периодически уходят с течения в зоны слабых и подпороговых скоростей – прибрежье, укрытия и заливы. Поэтому при экспериментальном исследовании реореакции целесообразно использовать установки, имеющие лимническую зону, позволяющую рыбам уходить из потока.

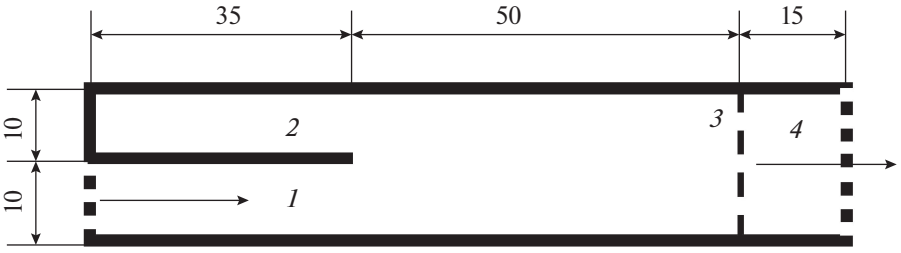


Рис. 1. Схема гидродинамической установки для определения реопреферендума рыб: *1* – канал с течением, *2* – канал без течения, *3* – съёмная заградительная решётка, *4* – стартовый отсек. Здесь и на рис. 2: (→) – направление течения, все линейные размеры приведены в см.

Основная цель работы – исследовать влияние скорости течения на реопреферендум и соотношение типов реореакции. Известно, что скорость течения влияет на соотношение проявляемых рыбами типов реореакции (Pavlov et al., 2010; Пономарева и др., 2017). Однако эти данные получены на установках без лимнозоны, т.е. в условиях искусственного ограничения возможности для рыб выхода из потока. Отсутствие лимнозоны искажает указанное соотношение, а в некоторых случаях может изменить даже преобладающий тип реореакции (Павлов и др., 2020а). Влияние может оказывать также и доступность лимнозоны для рыб. В связи с этим изучение влияния лимнозоны и её доступности на соотношение типов реореакции также стали задачами нашей работы. В качестве объекта исследования выбрали *Danio rerio* (Hamilton, 1822) (далее – данио). Этот вид широко используется во многих поведенческих, генетических, токсикологических, фармакологических и других исследованиях. При этом часть этих исследований основана на показателях поведения рыб в потоке воды (Lucon-Xiccato et al., 2021).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в ноябре–декабре 2020 г. на данио стандартной длиной тела 21–32 (в среднем 26.4 ± ошибка среднего 0.5) мм. Рыб содержали в аэрируемых аквариумах при плотности посадки 1 экз/5 л воды. Температуру воды на уровне 22°С поддерживали терморегуляторами. Освещённость с 10 до 19 ч составляла 450–500 лк. В остальное время суток в аквариальном помещении искусственное освещение отсутствовало. Кормили рыб один раз в сутки после окончания опытов кормом для аквариумных рыб Tropical Fish Flakes (“Prodac”, Италия).

В экспериментах использовали две гидродинамические установки – двухканальный лоток для определения реопреферендума и кольцевой лоток с лимнозоной для оценки соотношения типов реореакции. При исследовании поведения рыб в потоке, в том числе их реореакции, скорости течения в установках должны быть нормированы в соответствии с плавательными возможностями исследуемых рыб. Для этого используется показатель “критическая скорость течения для рыб” (*Vk*) (Pavlov et al., 2010), которая перед началом выполнения работы была определена у 35 особей по стандартной методике (Павлов, 1979) в гидродинамической трубе длиной 1 м и диаметром 22 мм. В дальнейшем этих рыб в тестах не использовали. При плавном увеличении скорости потока находили такую скорость, при которой рыба переходила на бросковый режим плавания или её сразу сносило потоком. Время такого определения составляло ~30 с. Средняя критическая скорость для данио составила 0.35 ± 0.03 м/с. Скорости течения в обеих установках измеряли, используя гидрометрическую микровертушку (диаметр лопасти 8 мм) с контроллером для связи с компьютером. Температура воды и освещённость в экспериментальных установках были такими же, как в аквариумах.

Реопреферендум рыб определяли в двухканальной гидродинамической установке размерами 100 × 20 см с двумя каналами шириной по 10 см и длиной 35 см (рис. 1). Установку помещали в гидродинамический лоток, в котором создавали течение. Скорость течения в одном из каналов составляла 0.3 (0.11 м/с), 0.45 (0.16) или 0.8 *Vk* (0.28), в другом канале течение отсутствовало (Pavlov et al., 2001). В нижней по течению части установки располагался стартовый отсек, отгороженный по всей ширине лотка заградительной решёткой. Длина рабочей части лотка (от стартовой камеры до каналов) составляла 50 см.

Одиночную рыбу помещали в стартовую камеру установки и через 3 мин акклимации снимали заградительную решётку (Pavlov et al., 2001). Эксперимент продолжали до первого захода рыбы в один из каналов, но не более 5 мин от момента подъёма заградительной решётки. Фиксировали один из возможных результатов опыта: выбор рыбой канала с течением (положительный реопреферендум), без течения (отрицательный реопреферендум) или отказ от захода в каналы.

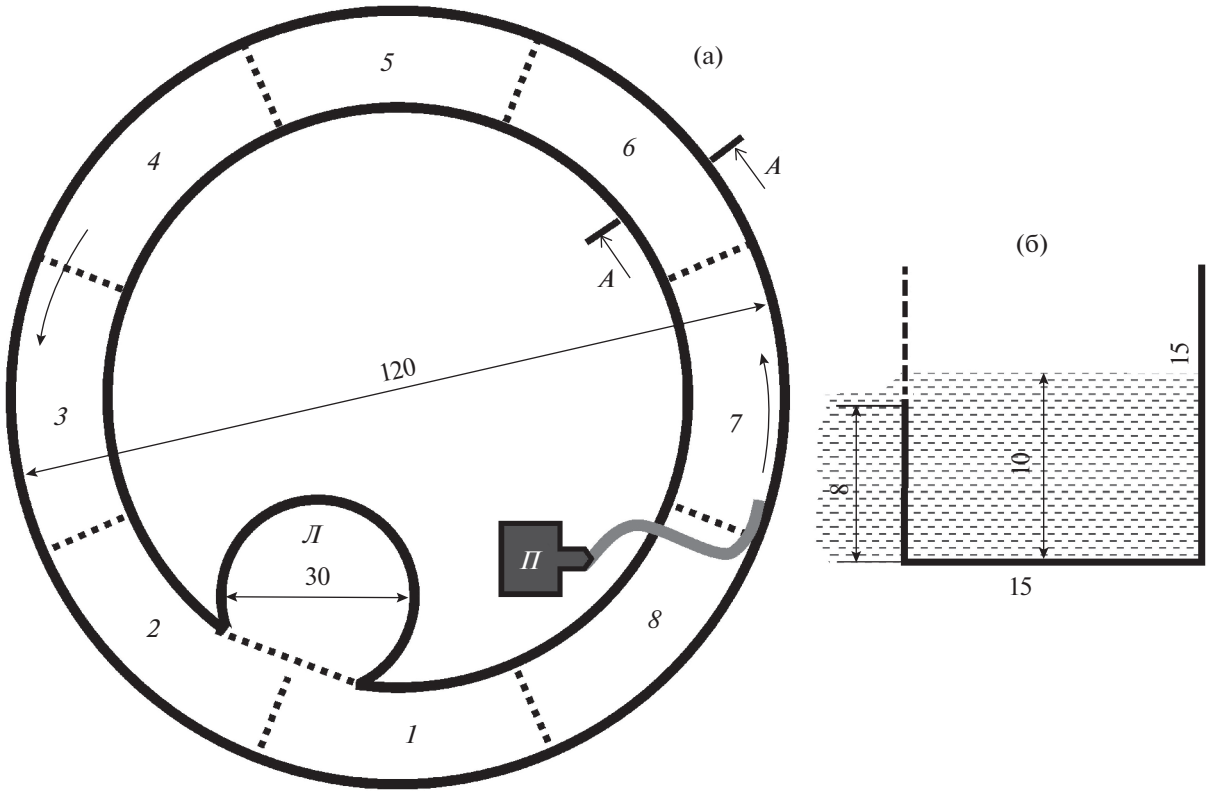


Рис. 2. Схема гидродинамической установки “кольцевой лоток с лимнозоной”: а – вид сверху, б – разрез *А–А*, *П* – помпа, *Л* – лимнозона, *1–8* – секторы установки, (…) – границы секторов и лимнозоны, (– – –) – часть стенки, выполненная из капронового сита, (⊡) – заполненная водой часть установки.

Оценку соотношения типов реореакции проводили в кольцевом лотке с лимнозоной. Установка представляла собой кольцевой канал шириной 15 см и внешним радиусом 60 см (рис. 2). Длина канала по его центральной окружности радиусом 52.5 см–3.3 м. Высота стенок 15 см, внутренняя стенка выше 8 см сделана из капронового сита (ячея 0.9 мм). Через это сито вода стекала из рабочего канала в центральную ёмкость, откуда помпа Atman AT-107 (“Chuangxing Electrical Appliances”, Китай) возвращала её в рабочий канал установки. Высота слоя перелива составляла 2 см, а глубина воды в канале – 10 см. Через каждые 40 см на дно установки были нанесены линии шириной 1 см, обозначавшие границы секторов. Лимнозона диаметром 30 см располагалась с внутренней стороны канала. Влияние доступности лимнозоны на соотношение типов реореакции оценивали при разной ширине (19, 10, 3 и 1 см) входа/выхода из лимнозоны в канал, которую регулировали, используя задвижки.

В канале установки возникал поперечный градиент скоростей течения с максимальной скоростью у внешней стенки. Рабочую скорость течения рассчитывали как среднюю по 14 замерам на глубинах 5 и 9 см в семи секторах, исключая сектор водоподачи (№ 7), на расстоянии 1 см от внешней стенки канала. Скорость и структуру потока в лимнозоне определяли, применяя видеосъёмку воды, подкрашенной перманганатом калия. Для расчёта скорости течения фиксировали время прохождения окрашенной водой полного круга по периметру лимнозоны. При всех использованных в установке скоростях течения наблюдали круговое течение в лимнозоне с максимальной скоростью у стенки: 0.016 (при рабочей скорости течения в установке 0.3 *Vk*), 0.031 (при 0.45 *Vk*) и 0.045 м/с (при 0.8 *Vk*).

Тесты проводили на единичных особях. Стартовым сектором служила лимнозона, которую перед помещением в неё опытной рыбы изолировали от канала сеткой. Время акклимации составляло 20 мин, после чего сетку стартового сектора убирали. Далее на протяжении 30 мин регистрировали движение особи видеокамерой смартфона Samsung Galaxy A10 SM-A105F (“Samsung Electronics”, Вьетнам), расположенного над установкой. При просмотре видеозаписей фиксировали направление и момент полного (всем телом) пересечения рыбой границы между секторами. Перемещения особи в пределах сектора не фиксировали.

Таблица 1. Условия проведения и число опытов

Предмет исследования	Установка. Показатель	Скорость течения, *Vk*	Ширина входа в лимнозону, см	Число индивидуальных опытов
Влияние скорости течения	Двухканальный лоток. Реопреферендум	0.30		22
		0.45		29
		0.80		22
	Кольцевой лоток. Соотношение типов реореакции	0.30	19	22
		0.45	19	22
		0.80	19	22
Влияние ширины входа в лимнозону	Кольцевой лоток. Соотношение типов реореакции	0.45	10	22
		0.45	3	23
		0.45	1	20

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: *Vk* – критическая скорость течения (0.35 м/с).

Общая схема экспериментов. У каждой опытной рыбы вначале определяли реопреферендум и затем сразу – соотношение типов реореакции. Опыты по определению этих показателей проводили при трёх скоростях течения (0.3, 0.45 и 0.8 *Vk*). При каждой скорости течения тестировали разных особей. Ширина входа в лимнозону кольцевой установки в этих опытах была 19 см. Для выяснения влияния ширины входа в лимнозону на реореакцию тесты выполняли на других особях при скорости течения 0.45 *Vk* при четырёх вариантах ширины входа – 19, 10, 3 и 1 см. Объём материала по разным задачам исследования представлен в табл. 1.

По результатам экспериментов в кольцевом лотке рассчитывали следующие показатели.

1) Время (с) от начала опыта до первого выхода рыбы из лимнозоны.

2) Соотношение типов реореакции – соотношение экспериментальных оценок частот проявления типов реореакции (Pavlov et al., 2010). В кольцевых лотках эту частоту определяли по доле времени проявления реореакции определённого типа от длительности опыта (Павлов и др., 2020а). Расчёт проводили в два этапа.

На первом этапе определяли граничное время, которое необходимо для расчёта КТР, ПТР и ОТР (Павлов и др., 2020а). Граничное время (t_g) – это оценка максимальной продолжительности прохода особью без остановок сектора кольцевого лотка. Его вычисляли отдельно для движения по течению и против него. Величину t_g определяли по диаграмме частоты встречаемости времени, проведённого особью в секторе. Для этого классовый интервал увеличивали от 0.5 с до тех пор, пока частота первого класса не станет больше в семь или более раз (экспертная оценка), чем второго класса. Если особь покидала сектор после истечения граничного времени, мы считали, что она проявляла реореакцию компенсаторного типа в течение реального времени пребывания в секторе минус величина граничного времени.

На втором этапе вычисляли частоту проявления реореакции (*P*) разных типов относительно длительности опыта по формулам: $P_{\text{ПТР}} = (k_u t_g + \sum t_u + \sum t_r/2)/T$, $P_{\text{ОТР}} = (k_d t_g + \sum t_d + \sum t_r/2)/T$, $P_{\text{КТР}} = \sum(t - t_g)/T$, $P_{\text{ФТР}} = \sum t_z/T$, где T – длительность опыта, с; t_g – граничное время, с; t_u – время пребывания рыбы в секторе длительностью $<t_g$ при сквозном проходе сектора против течения, с; t_d – время пребывания в секторе длительностью $<t_g$ при сквозном проходе сектора по течению, с; t_r – время пребывания в секторе длительностью $<t_g$ при развороте (вход и выход через одну границу сектора), с; t – время пребывания в секторе длительностью $>t_g$, с; k_u – число переходов в верхний по течению сектор после проявления КТР; k_d – число переходов в нижний по течению сектор после проявления КТР; t_z – время пребывания в лимнозоне, с.

3) Для расчёта показателей пути рыб точкой старта была граница между первым и вторым секторами. Общий путь (*S*) – произведение числа пройденных секторов на длину сектора – 0.275 м (длина центральной дуги сектора). Кроме того, аналогично рассчитывали длину пути по течению (S_d) и против него (S_u). Передвижение рыб внутри секторов и в лимнозоне не учитывали.

4) Перемещение особи – разность пути против течения и по течению.

5) Для сравнимости с результатами других исследований рассчитывали индекс перемещения (I_d) как частное от деления перемещения на общий путь: $I_d = (S_u - S_d)/S$. Величина индекса изменяется от +1 при движении рыбы только против течения, до −1 при движении рыбы только по течению.

6) Частоту смены типов реореакции рассчитывали как частное от деления числа изменений типа реореакции на время опыта в минутах. Чем меньше этот показатель, тем в среднем стабильнее у рыбы проявление реореакции исследованных типов.

7) Длительность движения рыб по разным участкам кругового канала определяли по видеозаписям. Оценивали время движения рыб у внутренней и внешней стенок (на расстоянии не более 1.5 см от стенки), а также в остальной (центральной) части канала. Показатель рассчитывали в процентах общего времени опыта.

Статистический анализ данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 10.0 (StatSoft, Inc., США). Обработку материала выполняли с применением критерия Стьюдента для долей по доле рыб с положительным или отрицательным реопреферендумом и по средним частотам типов реореакции (Лакин, 1973), *H*-критерия Краскела–Уоллиса, *U*-критерия Манна–Уитни и одновыборочного *t*-критерия Стьюдента по индивидуальным значениям показателей у каждой особи. Множественную проверку гипотез проводили, учитывая поправки Бонферрони или Холма (Kutner et al., 2005) в зависимости от числа сравниваемых субвыборок.

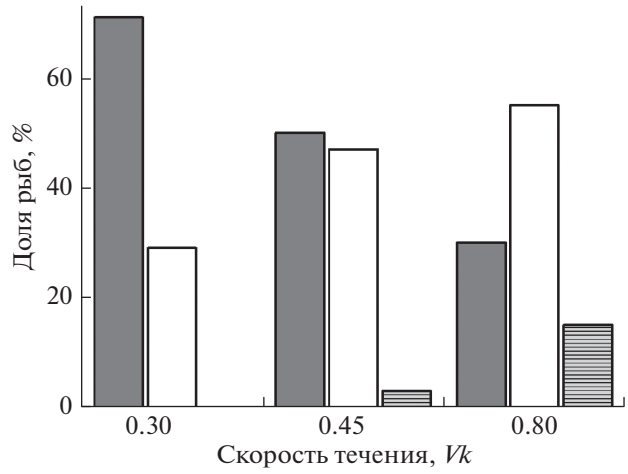


Рис. 3. Реопреферендум *Danio rerio* при разных скоростях течения: (■) – положительный (доля рыб, выбравших канал с течением), (□) – отрицательный (доля рыб, выбравших канал без течения), (▤) – отказ (доля рыб, не выбравших ни один канал за 5 мин опыта), *Vk* – критическая скорость течения (0.35 м/с). При скорости течения 0.30 и 0.80 *Vk* различия числа рыб с положительным и отрицательным реопреферендумом достоверны ($p < 0.05$, критерий Стьюдента для долей). При скорости 0.45 *Vk* различия недостоверны ($p < 0.43$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние скорости потока

В двухканальном лотке при скорости течения 0.3 *Vk* доля рыб, проявляющих положительный реопреферендум, была максимальна, а отрицательный – минимальна (рис. 3). Это указывает на привлекательность для данио малых скоростей течения. При скорости течения 0.45 *Vk* данио равновероятно выбирали каналы с течением и без него. Отказ от выбора зафиксирован всего у одной из 29 особей. При скорости 0.8 *Vk* данио избегали потока – доля рыб с отрицательным реопреферендумом была максимальна и превышала долю рыб с положительным значением данного показателя. Также максимальна была и доля рыб, отказавшихся от выбора.

Визуальные наблюдения в течение 7–10 мин после окончания опыта показали, что рыбы могли неоднократно заходить в каждый из каналов, возвращаться в стартовую зону и вновь выбирать один из каналов. Большинство рыб не задерживались надолго ни в одном из каналов. Также в течение опыта некоторые рыбы проявляли реореакцию компенсаторного типа – стояли у стенок установки или в середине лотка на границе потока. После окончания опыта такие рыбы могли выбрать один из каналов или продолжать указанное поведение.

В кольцевой установке длительность движения рыб по центру или у стенок кругового канала зависела от скорости потока: чем больше его скорость, тем дольше ($p = 0.02$, критерий Стьюдента для долей) рыбы находились у внутренней стенки канала и меньше у внешней (табл. 2). При движении вниз по течению рыбы были ориентированы головой как против течения, так и по нему.

Время первого выхода из лимнозоны зависело от скорости течения в установке. При скоростях течения 0.3 и 0.45 *Vk* оно не превышало 1 мин и статистически не различалось (скорректирован-

Таблица 2. Средняя длительность движения *Danio rerio* по центру и у стенок канала кольцевой установки, % времени опыта (30 мин)

Участки движения рыб в круговом канале	Скорость течения, *Vk*		
	0.30	0.45	0.80
У внутренней стенки	33.3 ± 7.0	54.1 ± 3.8	75.0 ± 0
У внешней стенки	42.1 ± 7.9	40.6 ± 4.9	25.0 ± 0
По центру канала	24.6 ± 3.5	5.3 ± 1.4	0

Таблица 3. Показатели реореакции *Danio rerio* при разных скоростях течения в кольцевом лотке с лимнозоной ($M \pm m$)

Показатель	Скорость течения, *Vk*		
	0.30	0.45	0.80
Время первого выхода из лимнозоны, с	58 ± 18	37 ± 11	328 ± 87
Число повторных заходов в лимнозону за опыт	5.55 ± 1.11	5.50 ± 0.76	3.09 ± 0.51
Частота проявления реореакции динамических типов:			
– ПТР	0.27 ± 0.05	0.53 ± 0.04	0.17 ± 0.03
– ОТР	0.07 ± 0.03	0.13 ± 0.02	0.10 ± 0.02
Частота проявления реореакции статических типов:			
– КТР	0.51 ± 0.06	0.24 ± 0.03	0.24 ± 0.04
– ФТР	0.15 ± 0.03	0.10 ± 0.02	0.49 ± 0.08
Индекс перемещения	0.36 ± 0.08	0.29 ± 0.07	−0.23 ± −0.05
Частота смены типов реореакции, мин$^{-1}$	2.40 ± 0.46	4.09 ± 0.43	2.50 ± 0.41

Примечание. Частота проявления реореакции всех типов достоверно ($p < 0.03$, *H*-критерий Краскела–Уоллиса) зависела от скорости течения в установке. Во всех случаях индекс перемещения достоверно отличался от нуля (одновыборочный *t*-критерий Стьюдента, $p < 0.05$). Здесь и в табл. 4: Типы реореакции: ПТР – положительный, ОТР – отрицательный, КТР – компенсаторный, ФТР – факультативный; $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка.

ный $p = 0.34$, *U*-критерий Манна–Уитни). При скорости течения 0.8 *Vk* рыбы достоверно дольше задерживались в лимнозоне (скорректированный $p < 0.001$) (табл. 3).

На скорости течения 0.45 *Vk* динамические типы реореакции преобладали по частоте проявления (0.66 в сумме) преимущественно за счёт ПТР. При скоростях течения 0.3 и 0.8 *Vk* была больше частота проявления рыбами реореакции статических типов – соответственно 0.66 и 0.73. При скорости течения 0.3 *Vk* преобладал КТР, а при 0.8 *Vk* – ФТР (табл. 3). Индекс перемещения у данио оказался сходным ($p = 0.62$, *U*-критерий Манна–Уитни) на скорости течения 0.3 и 0.45 *Vk* и достоверно меньше на 0.8 *Vk* (скорректированный $p < 2 \times 10^{-6}$). Частота смены типов реореакции была максимальна при скорости 0.45 *Vk* и достоверно отличалась от таковой при других скоростях течения ($p < 0.05$, *H*-критерий Краскела–Уоллиса).

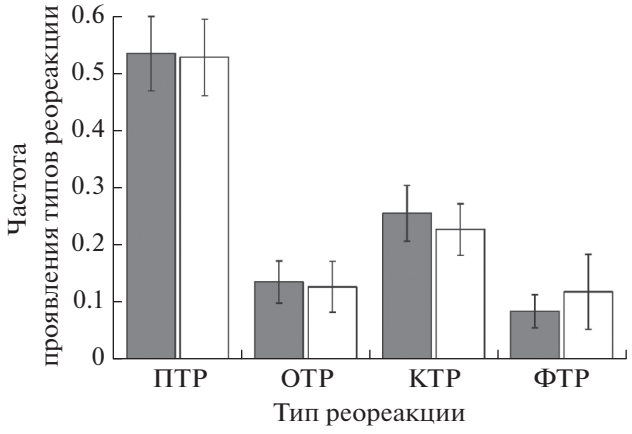


Рис. 4. Частота проявления реореакции разного типа у *Danio rerio* с положительным (■) и отрицательным (□) реопреферендумом. Типы реореакции: ПТР – положительный, ОТР – отрицательный, КТР – компенсаторный, ФТР – факультативный. (⊥) – ошибка средней.

Сравнение соотношения типов реореакции у рыб с положительным и отрицательным реопреферендумом (рис. 4) провели при скорости течения 0.45 *Vk*. Эта скорость течения не являлась для данио ни привлекательной, ни избегаемой – при ней рыбы равновероятно проявляли положительный и отрицательный реопреферендум.

Оказалось, что соотношение типов реореакции не различается у рыб с положительным и с отрицательным реопреферендумом ($p > 0.53$ для всех типов реореакции, *U*-критерий Манна–Уитни).

Влияние лимнозоны и её доступности

Исследование проведено при рабочей скорости течения в установке 0.45 *Vk*. В лимнозоне структура и скорость течения различались в зависимости от ширины входа в неё (рис. 5). При малой ширине входа циркуляционное течение захватывало лишь часть объёма лимнозоны. Минимальная скорость течения была при ширине входа 3 см и наблюдалась по всей глубине, но только до половины периметра, а при ширине входа 1 см скорость была несколько выше, но её фиксировали только у поверхности.

В начале каждого опыта при любой ширине входа рыба выходила из лимнозоны в кольцевой ка-

нал. Зависимость времени первого выхода из лимнозоны от ширины входа не линейная. Доля рыб, не заходивших повторно в лимнозону, была обратно пропорциональна ширине (табл. 4). Эта доля при ширине входа 1 см достоверно (скорректированный $p < 7.5 \times 10^{-5}$, критерий Стьюдента для долей) отличалась от таковых при остальных величинах ширины входа.

При максимальной ширине входа (19 см) суммарная частота динамических типов реореакции преобладала над частотой статических (0.66 против 0.34) (табл. 4). При всех остальных вариантах ширины входа преобладали статические типы. При уменьшении ширины входа в лимнозону снижалась частота ПТР и увеличивалась частота КТР. Частота смены типов реореакции и количество повторных заходов в лимнозону сокращалась при уменьшении ширины входа.

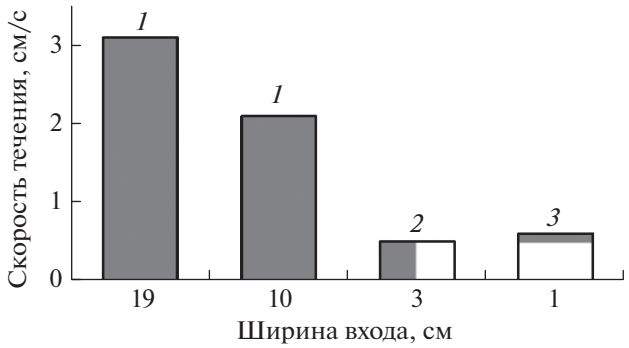


Рис. 5. Скорость течения по периметру лимнозоны в зависимости от ширины входа в неё. Круговое течение наблюдалось: *1* – во всей лимнозоне от поверхности до дна, *2* – от поверхности до дна, но только в части (половине) периметра, *3* – во всей лимнозоне, но только в поверхностных слоях воды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Перемещение рыб в водотоках определяется двумя комплексами поведения по отношению к течению – миграционным и резидентным. При миграционном поведении рыбы покидают один участок обитания и перемещаются в другой, то есть совершают миграции или кочёвки (локальные перемещения) (Lucas, Baras, 2008). При резидентном поведении рыбы перемещаются в пределах одного участка обитания.

Реореакция рыб, взятых из природных водоёмов, в гидродинамической установке отражает эти два комплекса поведения (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2013, 2019; Звездин, 2016). Для различения миграционного и резидентного поведения в экспериментах мы предлагаем формальный критерий, который позволяет оценить, какое поведение рыбы проявляли в опыте.

Этот критерий основан на наблюдениях и результатах экспериментов с дикими рыбами. У рыб, совершающих в природе контранатантные или денатантные миграции, или кочёвки, в гидродинамической установке преобладает частота одного из динамических типов реореакции – ПТР или ОТР. Преобладание частоты статических типов (КТР и ФТР) соответствует резидентному поведению, при котором рыбы сохраняют свое местообитание. При этом индекс перемещения, который отражает вектор перемещения рыб, должен быть больше нуля при контранатантном перемещении, мень-

Таблица 4. Показатели реореакции *Danio rerio* в кольцевом лотке при разной ширине входа в лимнозону ($M \pm m$)

Показатель	Ширина входа в лимнозону, см			
	19	10	3	1
Время первого выхода из лимнозоны, с	37 ± 11.1	239 ± 57.0	203 ± 73.0	64 ± 21.0
Число повторных заходов в лимнозону за опыт	5.5 ± 0.76	3.5 ± 0.60	1.7 ± 0.52	0.1 ± 0.07
Частота проявления реореакции динамических типов:				
– ПТР	0.53 ± 0.04	0.21 ± 0.05	0.20 ± 0.04	0.22 ± 0.05
– ОТР	0.13 ± 0.02	0.09 ± 0.02	0.04 ± 0.06	0.04 ± 0.01
Частота проявления реореакции статических типов:				
– КТР	0.24 ± 0.03	0.41 ± 0.07	0.55 ± 0.06	0.68 ± 0.05
– ФТР	0.10 ± 0.02	0.29 ± 0.06	0.21 ± 0.06	0.06 ± 0.02
Индекс перемещения	0.59 ± 0.05	0.22 ± 0.10	0.52 ± 0.06	0.59 ± 0.06
Частота смены типов реореакции, $мин^{-1}$	4.09 ± 0.43	2.34 ± 0.22	1.62 ± 0.24	0.91 ± 0.14
Доля рыб, не зашедших повторно в лимнозону, %	9	18	35	90

Примечание. Во всех случаях индекс перемещения достоверно отличался от нуля (одновыборочный *t*-критерий Стьюдента, $p < 0.05$). Частота проявления реореакции всех типов достоверно ($p \ll 0.001$, *H*-критерий Краскела–Уоллиса) зависела от ширины входа в лимнозону. Частота смены типов реореакции и число повторных заходов в лимнозону достоверно (скорректированный $p < 0.03$, *U*-критерий Манна–Уитни) сокращается при уменьшении ширины входа.

ше нуля при денатантном и равен нулю при резидентном поведении. Следовательно, в кольцевом лотке с лимнозоной признаки миграционного поведения рыб могут быть выражены следующим образом: 1. $(P_{ПТР} + P_{ОТР}) > (P_{КТР} + P_{ФТР})$; 2. $I_d \neq 0$.

Рассмотрим наши результаты с учётом это критерия.

Скорость 0.3 *Vk* (0.11 м/с) наиболее привлекательна для данио, поскольку при этой скорости в двухканальной установке рыбы чаще всего выбирают канал с течением, а в кольцевой установке бóльшую часть времени проводят в потоке, проявляя КТР. На этой скорости течения у данио преобладают статические типы реореакции (суммарная частота 0.66, табл. 3); согласно предложенному критерию, первое условие не выполняется, следовательно, при этой скорости течения рыбы сохраняют местоположение в потоке. В природе данио встречаются в слабо текучих или стоячих водоёмах, низовьях ручьёв, каналах, канавах, прудах и рисовых чеках (Rahman, 1989; Talwar, Jhingran, 1991; McClure et al., 2006). Привлекательность течения в таких водоёмах связана, скорее всего, с питанием рыб. Данио питаются в основном зоопланктоном и упавшими в воду мелкими насекомыми. Известно, что питание рыб зоопланктоном в слабом потоке более эффективно, чем в стоячей воде (Михеев, Пакульская, 1988; Lupandin et al., 2003, 2004).

При скорости течения 0.45 *Vk* (0.16 м/с) у данио реопреферендум не выражен – в двухканальной установке они равновероятно выбирают каналы с течением и без него. Соотношение типов реореакции не различается у рыб, проявивших положительный и отрицательный реопреферендум. Поскольку выполняются оба условия критерия (суммарная частота (0.66) реореакции динамических типов больше, чем статических, и индекс перемещения не равен нулю), следовательно, при скорости 0.45 *Vk* поведение рыб было характерно для особей, мигрирующих против течения.

При скорости течения 0.8 *Vk* (0.28 м/с) в двухканальной установке реопреферендум у данио отрицательный, а преобладающий тип реореакции – ФТР (уход в лимнозону). В природе данио также избегают потоки с большими скоростями, хотя эти рыбы встречаются и в районах с сильным течением (возле порогов и водопадов). Но в этих местах данио держатся в более спокойных зонах – в прибрежье рядом с растительностью (Hora, 1930; Catalog ..., 1998). На скорости 0.8 *Vk* у данио преобладают статические типы реореакции (в сумме 0.73). По предложенному критерию эти особи сохраняли своё место нахождения, т. е. данио сохраняли местообитание как при 0.8 *Vk*, так и при 0.3 *Vk*, однако в первом случае за счёт увеличения частоты ФТР, а во втором – КТР. Сравнение использованных показателей реореакции указывает, что методика определения реопреферендума позволяет оценить только предпочитаемые и избегаемые скорости потока.

Ранее было установлено, что личинки плотвы *Rutilus rutilus* в период покатной миграции делятся на две группировки – мигрантов и резидентов (Pavlov et al., 2001). Реопреферендум личинок адекватно отражал предпочтение потока или его избегание как у мигрантов, так и у резидентов в пределах суточного “окна миграции”. Покатная миграция личинок плотвы проходит в сумеречно-ночное время. При освещённости 1 лк и меньше мигранты проявляли положительный реопреферендум – выходили в русловой поток для миграции. Резиденты демонстрировали отрицательный реопреферендум, благодаря которому они уходили в участки прибрежья без течения и не мигрировали. При утреннем повышении освещённости реопреферендум мигрантов становился отрицательным, они прекращали миграцию и уходили из потока в зоны без течения. Резиденты, напротив, проявляли положительный реопреферендум и выходили для питания на течение у границы руслового потока и прибрежья. Определение реопреферендума позволило понять поведенческий механизм пространственного перераспределения резидентов и покатных мигрантов личинок плотвы в течение суток, которое обеспечивало их участие или неучастие в миграции. С другой стороны, по реопреферендуму невозможно различить резидентов, питающихся на границе потока, и контранатантных мигрантов. В светлое время суток такие мигранты так же, как и резиденты, проявляют положительный реопреферендум. Однако, войдя в поток, первые мигрируют, проявляя реореакцию положительного типа, а резиденты питаются, оставаясь на месте (проявление КТР). То есть по реопреферендуму можно судить только о переходах рыб из прибрежья в поток или обратно. Тогда как по соотношению типов реореакции можно судить и о таких переходах, и о поведении рыб в потоке. Поэтому реопреферендум менее полно, чем соотношение типов реореакции, характеризует последнюю.

Репрезентативность используемых методов можно оценить по количеству выборов, сделанных рыбой в потоке воды. При определении реопреферендума учитывали только единственный (первый) выбор рыбой варианта поведения. При проведении опытов по определению соотношения типов реореакции рыба могла многократно проявлять разные типы реореакции (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2020а), т.е. она могла неоднократно выбирать разные варианты поведения в потоке воды. В среднем за время эксперимента рыба могла 123[1] раза переключаться на разные типы реореакции, т.е. в опытах по определению соотношения типов реореакции число выборов рыбой вариантов поведения более чем в 100 раз превышало таковое в экспериментах по определению реопреферендума. Следовательно, соотношение типов реореакции

[1] При скорости течения 0.45 *Vk* частота смены типов реореакции равнялась 4.09 мин$^{-1}$ (табл. 3), длительность опыта составляла 30 мин, следовательно: 4.09 × 30 = 123.

более точно, чем реопреферендум, отражало реореакцию рыб.

В нашей предыдущей работе мы показали, что для оценки соотношения типов реореакции у разных видов рыб необходимо использовать скорости течений, которые лежат в диапазоне 0.2–0.7 *Vk* (Pavlov et al., 2010). Эти значения мы получили в опытах на рыбах, тестируемых в установках типа "Рыбоход". В настоящей работе скорость течения, которое рыба избегает, составляла 0.8 *Vk*. Это значение выходило за пределы рекомендованных выше диапазонов, и при такой скорости течения рыба сохраняла своё местоположение. Такое же поведение рыб мы наблюдали при скорости течения 0.3 *Vk*, что близко к нижней границе рекомендованных скоростей. Можно предположить, что для рыбы, тестируемой в установках типа "кольцевой лоток с лимнозоной", диапазон допустимых скоростей течения у́же, чем это было известно ранее, и скорости течения, предпочитаемые рыбами, в этот диапазон не входят.

Ранее мы исследовали влияние наличия лимнозоны на соотношение типов реореакции у данио с использованием нескольких гидродинамических установок – "Рыбоход" и кольцевых лотков с лимнозоной и без неё (Павлов и др., 2020б). Наличие у рыб возможности проявлять реореакцию факультативного типа существенно снижало частоту динамических типов реореакции и повышало статических типов. В установках без лимнозоны данио демонстрировали миграционное поведение, а при наличии лимнозоны – резидентное. В данной работе мы впервые изучили влияние степени доступности лимнозоны на проявление рыбами реореакции всех четырёх типов. При использованных размерах входа/выхода (19, 10, 3 и 1 см) все особи выходили из лимнозоны в начале опыта. При этом минимальное время на первый выход затратили рыбы при максимальной и минимальной ширине выхода (соответственно 37 и 64 с). Вероятно, это связано с тем, что гидравлические условия в лимнозоне при ширине выхода 1 см обеспечивали привлечение рыб к нему за счёт выраженного вертикального градиента скоростей: наибольшие скорости в лимнозоне были отмечены в верхних слоях. Уменьшение ширины входа в лимнозону существенно снижает возможность проявления реореакции факультативного типа – количество повторных заходов в лимнозону уменьшается прямо пропорционально ширине входа. При ширине входа 1 см число заходов сокращается в 55 раз по сравнению с максимальной шириной (19 см).

При небольшой (1 см) ширине входа в лимнозону рыбы преимущественно проявляют КТР у внутренней стенки кольцевого канала. При этом у них заметно сокращается время проявления реореакции положительного типа, вероятно, из-за отсутствия отдыха в лимнозоне. В результате уменьшения возможности проявления реореакции факультативного типа поведение данио кардинально изменяется – вместо миграционного поведения наблюдается резидентное. Эти результаты хорошо согласуются с ранее полученными данными. Как полное отсутствие лимнозоны (Павлов и др., 2020а), так и снижение её доступности вызывают изменение исходного поведения рыб (миграционного или резидентного) на противоположное. Полученные результаты имеют важное методическое значение: для корректного применения методики оценки соотношения типов реореакции необходимо использовать лимнозону с шириной входа не менее 19 см.

В качестве модельного объекта данио используют в широком круге исследований. При этом часто применяют поведенческие тесты, в том числе с использованием показателей, отражающих локомоторные возможности рыб. Однако поведение рыб в потоке прежде всего определяется физиологическим состоянием и выбором типа реореакции, которые быстро изменяются при изменении условий содержания рыб. Определение соотношения типов реореакции успешно использовано для оценки влияния ряда факторов (голод, рацион, гормональные и химические воздействия) на миграционное поведение рыб (Павлов Д. и др., 2010а, 2016, 2018, 2020б, 2020в; Пономарева, 2014; Павлов Е. и др., 2016). Было показано, что у рыб возникновение миграционного поведения может быть обусловлено неблагоприятными внешними условиями различной природы. Это позволяет использовать данную методику для выявления отношения особей к условиям обитания. Если условия воспринимаются особью как неблагоприятные, она стремится покинуть данное место.

В целом рассмотренные в данной работе методики могут дать новые возможности для быстрой диагностики изменений состояния рыб, находящихся под экспериментальным воздействием. Для оценки соотношения типов реореакции целесообразно использовать скорости течения ~ 0.5 *Vk*.

ВЫВОДЫ

1. Показатели реореакции данио – реопреферендум и соотношение типов реореакции – зависят от скорости течения. При скоростях течения 0.3 *Vk* реопреферендум рыб был положительным, при скорости 0.8 *Vk* – отрицательным. При этом соотношение типов реореакции на этих скоростях было характерным для резидентных рыб. При скорости течения 0.45 *Vk* у исследованных рыб реопреферендум не был выражен. На этой скорости соотношение типов реореакции изменялось, и у рыб отмечали поведение, характерное для особей, мигрирующих против течения.

2. Снижение доступности лимнозоны (при уменьшении ширины входа в неё), необходимой

для проявления реореакции факультативного типа в кольцевом лотке, снижает прежде всего число возвращений рыб в неё и резко изменяет соотношение типов реореакции рыб. При максимальной ширине входа в лимнозону (19 см) соотношение типов реореакции данио отражает поведение, характерное для мигрирующих особей, при всех остальных вариантах ширины входа – для резидентных особей.

3. Реопреферендум рыб является менее полной и менее точной оценкой реореакции по сравнению с соотношением типов реореакции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.О. Касумяна (МГУ) за ценные комментарии к тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, гранты № 19-14-00015, 19-14-00015-П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Звездин А.О. 2016. Реореакция ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.

Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.

Михеев В.Н., Пакульская Д.С. 1988. Двигательная активность в пищедобывательном поведении личинок *Hemigrammus caudovittatus* // Вопр. ихтиологии. Т. 28. № 6. С. 1007–1013.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010а. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.

Павлов Д.С., Пономарева В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. 2010б. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* // Там же. Т. 50. № 4. С. 548–553.

Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. 2013. Тип реореакции ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в реке Озерная и озере Курильское // Там же. Т. 53. № 1. С. 87–95.
https://doi.org/10.7868/S0042875213010104

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2016. Реореакция молоди радужной форели при воздействии сурфагона // Онтогенез. Т. 47. № 2. С. 110–116.
https://doi.org/10.7868/S0475145016020075

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др. 2018. Влияние сурфагона на реореакцию молоди кумжи *Salmo trutta* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 740–744.
https://doi.org/10.1134/S004287521806019X

Павлов Д.С., Костин В.В., Звездин А.О. и др. 2019. Реореакция молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в период осенней контранатантной миграции // Там же. Т. 59. № 6. С. 716–723.
https://doi.org/10.1134/S0042875219060122

Павлов Д.С., Паршина В.Ю., Костин В.В., Прозоров Д.А. 2020а. Сравнение экспериментальных методов оценки мотивационной компоненты реореакции рыб (соотношения типов реореакции) // Там же. Т. 60. № 4. С. 478–487.
https://doi.org/10.31857/S0042875220040189

Павлов Д.С., Костин В.В., Павлов Е.Д., Кравченко А.А. 2020б. Влияние изменения рациона на реореакцию молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Там же. Т. 60. № 3. С. 364–367.
https://doi.org/10.31857/S0042875220030157

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2020в. Изменение реореакции и содержания тиреоидных гормонов в крови молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при голодании // Там же. Т. 60. № 2. С. 229–234.
https://doi.org/10.31857/S0042875220020186

Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Пономарева В.Ю. и др. 2016. Влияние метилтестостерона на физиологическое состояние и реореакцию радужной форели *Parasalmo mykiss* (=*Oncorhynchus mykiss*) при неблагоприятных условиях содержания // Там же. Т. 56. № 6. С. 740–752.
https://doi.org/10.7868/S0042875216060072

Пономарева В.Ю. 2014. Поведенческие механизмы внутрипопуляционной дифференциации молоди некоторых лососевых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.

Пономарева В.Ю., Павлов Д.С., Костин В.В. 2017. Разработка и апробирование методики исследования соотношения типов реореакции рыб в кольцевом гидродинамическом лотке // Биология внутр. вод. № 1. С. 100–108.
https://doi.org/10.7868/S0320965217010156

Eschmeyer W.N. 1998. Catalog of Fishes. V. 1–3. San Francisco: Calif. Acad. Sci., 2905 p.

Hora S. 1930. Ecology, bionomics and evolution of the torrential fauna, with special reference to the organs of attachment // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: V. 218. № 450–461. P. 171–282.
https://doi.org/10.1098/rstb.1930.0005

Johnston M.E., Kelly J.T., Lindvall M.E. et al. 2017. Experimental evaluation of the use of vision and barbels as references for rheotaxis in green sturgeon // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 496. P. 9–15.
https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.04.002

Kutner M.H., Nachtsheim C.J., Neter J., Li W. 2005. Applied linear statistical models. N.Y.: McGraw-Hill Irwin, 1396 p.

Lucas M., Baras E. 2001. Migration of freshwater fishes. Oxford: Blackwell Sci., 420 p.
https://doi.org/10.1002/9780470999653

Lucon-Xiccato T., Bella L., Mainardi E. et al. 2021. An automated low-cost swim tunnel for measuring swimming performance in fish // Zebrafish. V. 18. № 3. P. 231–234.
https://doi.org/10.1089/zeb.2020.1975

Lupandin A.I., Kirillov P.I., Pavlov D.S. 2003. Experimental study of feeding of the dace *Leuciscus leuciscus* at different current velocities // J. Ichthyol. V. 43. Suppl. 2. P. S255–S258.

Lupandin A.I., Kirillov P.I., Pavlov D.S. 2004. Foraging efficiency of chub *Leuciscus cephalus* at different flow rates and food concentration // Ibid. V. 44. Suppl. 2. P. S170–S174.

Maclean J.A., Gee J.H. 1971. Effect of temperature on movements of pre-spawning brook sticklebacks, *Culaea inconstans*, in the Roseau River, Manitoba // J. Fish. Res. Board Can. V. 28. № 6. P. 919–923.
https://doi.org/DOI:10.1139/f71-133

McClure M.M., McIntyre P.B., McCune A.R. 2006. Notes on the natural diet and habitat of eight danionin fishes, including the zebrafish *Danio rerio* // J. Fish Biol. V. 69. № 2. P. 553–570.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01125.x

Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin V.V. et al. 2001. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // J. Ichthyol. V. 41. Suppl. 2. P. S133–S179.

Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish. // Ibid. V. 50. № 11. P. 977–984.
https://doi.org/10.1134/S0032945210110020

Rahman A.K.A. 1989. Freshwater fishes of Bangladesh. Dhaka: Zool. Soc. Bangladesh et al., 364 p.

Talwar P.K., Jhingran A.G. 1991. Inland fishes of India and adjacent countries. V. 1–2. New Delhi: Oxford and IBH Publ., 1158 p.

Zens B., Glas M., Tritthart M. et al. 2018. Movement patterns and rheoreaction of larvae of a fluvial specialist (nase, *Chondrostoma nasus*): the role of active versus passive components of behaviour in dispersal // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 75. № 2. P. 193–200.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0276

EDN: KUCVSO
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 645–652

УДК 597.556.334.5.591.582.2

ЗВУКОГЕНЕРАЦИЯ У МРАМОРНОГО ГУРАМИ *TRICHOPODUS TRICHOPTERUS* (OSPHRONEMIDAE) ВО ВРЕМЯ ПИТАНИЯ

© 2022 г. А. О. Касумян[1], *, Е. С. Михайлова[1]

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

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

Поступила в редакцию 24.11.2021 г.
После доработки 21.12.2021 г.
Принята к публикации 22.12.2021 г.

Изучена генерация звуков у половозрелых мраморных гурами *Trichopodus trichopterus* при реагировании на агар-агаровые гранулы, содержащие классические вкусовые вещества и аминокислоты. Звуки (щелчки) возникают нерегулярно (лишь в 14.6% всех опытов), но зарегистрированы они со всеми типами гранул. Среднее число звуков варьирует от 1.5–4.0 для гранул с пролином, норвалином, треонином и хлоридом натрия до 8.0–9.5 для гранул с глутамином, аргинином, лимонной кислотой. Звуки следуют непрерывно или сериями с короткими интервалами, максимальное число звуков в опыте – 31. В ответ на одни и те же типы гранул звуки у мраморного гурами возникают реже, а максимальное число издаваемых звуков (щелчков) почти в два раза меньше, чем у исследованного ранее жемчужного гурами. Возникновение и число звуков не связано с вкусовой привлекательностью гранул, но тесно коррелирует с касаниями – быстрыми прикосновениями или короткими удержаниями гранулы губами, наблюдавшимися в 35.9% опытов. Среднее число касаний в опытах с разными тестируемыми веществами – 3.0–8.6, максимальное – >20. Спорадичность и тесная корреляция возникновения звуков с проявлением рыбами двигательных действий при реагировании на гранулы предполагает отсутствие у генерируемых звуков сигнальной функции.

Ключевые слова: звуки, звукогенерация, хеморецепция, вкус, вкусовые предпочтения, пищевое поведение.

DOI: 10.31857/S0042875222050101

Способность рыб производить звуки хорошо известна. У многих рыб звуки выполняют важные коммуникативные функции и входят в число обязательных элементов ритуального поведения, проявляемого при размножении, охране территории и внутригрупповых контактах, в том числе при конкуренции за пищу (Amorim, Hawkins, 2000; Amorim et al., 2004; Kasumyan, 2009). При питании рыбы производят и неспециализированные звуки, возникающие при схватывании и внутриротовой обработке кормовых объектов (Colson et al., 1998; Lagardère, Mallekh, 2000). Такие непреднамеренные звуки питающихся рыб также могут иметь сигнальное значение и привлекать партнёров по группе или стае в места, благоприятные для откорма (Касумян, Павлов, 2018).

К числу рыб, звукогенерация у которых давно известна и хорошо изучена, относятся различные гурами (Osphronemidae). Издаваемые ими звуки (croaking sounds) слышны невооружённым ухом и напоминают короткие щелчки. Возникают щелчки при быстрых движениях грудных плавников и генерируются благодаря особенностям морфологии скелета и мышц плавников. Звуки издаются в основном при конфликтах и сигнализируют, как полагают, о потенциальных возможностях соперников (Daugherty, Marshall, 1976; Ladich et al., 1992; Henglmüller, Ladich, 1999). Звуковая сигнализация выявлена у гурами и при нересте (Ladich, 2007). Звуки способны издавать особи обоих полов, но у самцов они более сильные и продолжительные и отличаются по частотным параметрам (Liesch, Ladich, 2020).

Недавно характерные щелчки были зарегистрированы у жемчужного *Trichopodus leerii* и мраморного *T. trichopterus* гурами при реагировании на искусственные пищевые объекты – агар-агаровые гранулы, использовавшиеся для оценки вкусовых предпочтений этих рыб (Виноградская и др., 2017; Михайлова, Касумян, 2021). Было обнаружено, что у жемчужного гурами генерация звуков коррелирует с числом схватываний гранул, но не связана со вкусовой привлекательностью содержащихся в них веществ (Виноградская и др., 2017). Последнее может быть обусловлено ограниченным числом использованных веществ. Цель настоящей статьи – оценить связь между генерацией звуков мраморным гурами и вкусовой привле-

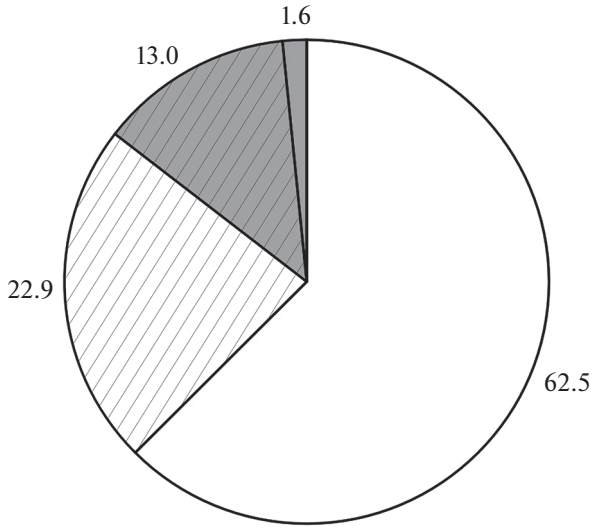


Рис. 1. Доля опытов (%) с генерацией звуков без касаний (■) и с касаниями (▨) гранулы; и без генерации звуков без касаний (□) и с касаниями (▨), выполненных на мраморном гурами *Trichopodus trichopterus*.

кательностью гранул с использованием широкого спектра химических веществ, а также пищевым поведением, проявляемым рыбами при реагировании на гранулы разного вкусового качества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа использованы новые сведения о поведении и звукогенерации, полученные ранее в ходе исследования вкусовых предпочтений мраморного гурами и не вошедшие в предыдущую публикацию (Михайлова, Касумян, 2021). Эксперименты проведены на 16 половозрелых особях *TL* 75–95 мм, рассаженных поодиночке в изолированные аквариумы (объём 10 л, температура воды 26°C). Рыб кормили личинками Chironomidae ежедневно до насыщения. В каждом опыте в аквариум вносили гранулу из 2%-ного агар-агарового геля (“Reanal”, Венгрия), содержащую одно из вкусовых веществ (таблица). Использовали также гранулы с водным экстрактом личинок Chironomidae (175 г/л) и контрольные гранулы, содержащие только краситель Ponceau 4R (5 мкМ), присутствовавший также во всех других гранулах. Цилиндрические гранулы имели длину 4 мм и диаметр 2 мм. Детальное изложение методики приведено ранее (Михайлова, Касумян, 2021). В ходе каждого опыта регистрировали число схватываний гранулы, продолжительность её удержания во рту рыбой при первом схватывании и в течение всего опыта, потребление или отвергание гранулы к концу опыта. Дополнительно визуально подсчитывали число совершаемых рыбой касаний гранулы – быстрых прикосновений или коротких удержаний гранулы губами, обычно предшествующих первому схватыванию. При удержании губами гранула остаётся снаружи в отличие от схватываний, когда вся гранула оказывается внутри ротовой полости рыбы. Одновременно подсчитывали число производимых рыбой звуков (щелчков). Если рыба хотя бы один раз не схватывала поданную гранулу, то такие случаи опытом не считали. Общее число опытов – 2592. Статистический анализ выполнен с применением *U*-критерия Манна–Уитни и рангового коэффициента корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характерные щелчки, издаваемые мраморным гурами, хорошо слышны даже на удалении в несколько метров от аквариума с рыбой. Они возникают при питании рыб личинками Chironomidae и в опытах при реагировании на гранулы. В ответ на внесение гранулы звуки возникают нерегулярно – лишь в 14.6% всех опытов (рис. 1), но зарегистрированы они со всеми типами гранул. Доля опытов с генерацией звуков варьирует от 2–5% для гранул с глутаминовой кислотой, пролином, лизином, норвалином; до >20–30% для гранул с хлоридами натрия и кальция, сахарозой, лимонной кислотой, аргинином, фенилаланином (таблица). Возникновение звуков не связано со вкусовой привлекательностью гранул (рис. 2), что полностью подтверждает вывод, сделанный ранее для жемчужного гурами на примере сравнительно небольшого набора вкусовых веществ (Виноградская и др., 2017).

Касания. Число опытов с генерацией звуков тесно коррелирует с числом опытов, в которых наблюдались касания, совершаемые рыбами обычно после приближения и короткого броска к грануле. Касания могут происходить также за счёт приносящего потока воды, создаваемого рыбой при расширении ротовой полости. Касания наблюдаются в опытах со всеми типами гранул, но в среднем их тем меньше, чем выше процент потребления гранул (рис. 2).

Доля опытов с касаниями составляет 35.9% всех выполненных исследований, из них в 13% зарегистрированы звуки, а в 22.9% звуки отсутствовали (рис. 1). Рыбы в отдельных случаях совершали >20 касаний в опыте, но среднее их число варьирует от 3.0 до 8.6 для гранул с разными веществами (таблица) и не связано с потреблением (рис. 3). Таким образом, несмотря на отсутствие связи между вкусовой привлекательностью гранул и возникновением звуков, вкусовые свойства гранул могут влиять на звукогенерацию опосредованно, снижая вероятность касаний гранулы. Это влияние, по-видимому, слабое, поскольку в опытах с генерацией звуков, завершившихся потреблением или отверганием гранулы, число звуков не различается (таблица).

Вкусовые ответы ($M \pm m$) мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, M (%)	Опыты с касаниями		Опыты с генерацией звуков			
				все опыты		опыты, завершившиеся потреблением или отверганием гранулы	
		доля опытов, %	число касаний	доля опытов, %	число звуков	число звуков	число опытов
Классические вкусовые вещества							
Лимонная кислота	0.260 (5)	63.5 ± 4.9	7.3 ± 0.7	28.1 ± 4.6	9.0 ± 1.2	$\frac{11.9 \pm 2.5}{7.2 \pm 1.0}$	$\frac{10}{17}$
$CaCl_2$	0.900 (10)	50.0 ± 5.1	6.3 ± 0.5	32.2 ± 4.8	7.1 ± 0.8	$\frac{7.7 \pm 1.7}{6.8 \pm 0.8}$	$\frac{10}{20}$
NaCl	1.730 (10)	36.5 ± 5.0	4.0 ± 0.4	25.0 ± 4.4	4.5 ± 0.6	$\frac{6.5 \pm 1.5}{4.3 \pm 0.6}$	$\frac{2}{22}$
Сахароза	0.290 (10)	46.9 ± 5.1	5.2 ± 0.5	32.3 ± 4.8	5.5 ± 0.7	$\frac{15.0}{5.2 \pm 0.6}$	$\frac{1}{30}$
Свободные *L*-аминокислоты							
Пролин	0.1	9.4 ± 3.0	3.0 ± 0.4	2.1 ± 1.5	1.5 ± 0.5	$\frac{1.5 \pm 0.5}{-}$	$\frac{2}{0}$
Серин	0.1	33.3 ± 4.8	5.3 ± 0.7	14.6 ± 3.6	5.1 ± 0.8	$\frac{5.5 \pm 1.0}{4.0 \pm 1.0}$	$\frac{11}{3}$
Треонин	0.1	27.1 ± 4.6	7.0 ± 1.6	13.5 ± 3.5	6.1 ± 1.0	$\frac{6.0 \pm 1.2}{6.5 \pm 0.5}$	$\frac{10}{2}$
Цистеин	0.1	19.8 ± 4.1	3.9 ± 0.4	7.3 ± 2.7	5.3 ± 0.7	$\frac{5.2 \pm 0.8}{6.0}$	$\frac{6}{1}$
Глицин	0.1	36.5 ± 4.9	5.0 ± 0.6	16.7 ± 3.8	5.4 ± 0.8	$\frac{5.3 \pm 0.9}{5.7 \pm 1.9}$	$\frac{13}{3}$
Аланин	0.1	33.3 ± 4.8	6.2 ± 0.7	13.5 ± 3.5	6.6 ± 1.1	$\frac{7.8 \pm 1.3}{4.0 \pm 0}$	$\frac{10}{3}$
Норвалин	0.1	32.3 ± 4.8	4.0 ± 0.4	5.2 ± 2.3	4.8 ± 0.7	$\frac{4.5 \pm 0.9}{6.0}$	$\frac{4}{1}$
Фенилаланин	0.1	53.1 ± 5.1	5.6 ± 0.5	21.9 ± 4.2	5.7 ± 0.8	$\frac{6.1 \pm 1.0}{4.7 \pm 0.9}$	$\frac{15}{6}$
Валин	0.1	31.3 ± 4.8	5.1 ± 0.6	12.5 ± 3.4	5.3 ± 0.9	$\frac{5.0 \pm 1.1}{5.6 \pm 1.7}$	$\frac{7}{5}$

Окончание таблицы

Раздражитель	Концентрация, M (%)	Опыты с касаниями		Опыты с генерацией звуков			
				все опыты		опыты, завершившиеся потреблением или отверганием гранулы	
		доля опытов, %	число касаний	доля опытов, %	число звуков	число звуков	число опытов
Метионин	0.1	44.8 ± 5.1	4.7 ± 0.4	17.7 ± 3.9	5.1 ± 0.8	$\frac{5.5 \pm 1.2}{4.3 \pm 0.5}$	$\frac{11}{6}$
Гистидин	0.1	53.1 ± 5.1	6.2 ± 0.6	18.8 ± 4.0	6.9 ± 1.1	$\frac{8.8 \pm 1.6}{4.6 \pm 0.9}$	$\frac{10}{8}$
Глутамин	0.1	46.9 ± 5.1	7.0 ± 0.7	14.6 ± 3.6	7.7 ± 1.4	$\frac{7.7 \pm 1.8}{7.8 \pm 2.4}$	$\frac{9}{5}$
Аспарагин	0.1	37.5 ± 5.0	5.6 ± 0.6	8.3 ± 2.8	7.5 ± 1.0	$\frac{7.3 \pm 1.7}{7.6 \pm 1.3}$	$\frac{3}{5}$
Лизин	0.1	26.0 ± 4.5	5.7 ± 0.7	6.3 ± 2.9	8.4 ± 2.1	$\frac{7.5 \pm 5.0}{9.0 \pm 2.0}$	$\frac{2}{3}$
Аргинин	0.1	43.8 ± 5.1	7.3 ± 0.8	22.9 ± 4.3	10.5 ± 1.1	$\frac{6.0 \pm 1.5}{11.2 \pm 1.2}$	$\frac{3}{19}$
Аспарагиновая кислота	0.01	20.8 ± 4.2	4.8 ± 0.5	9.4 ± 0.3	5.9 ± 0.7	$\frac{6.6 \pm 0.8}{5.0 \pm 1.1}$	$\frac{5}{4}$
Изолейцин	0.01	27.1 ± 4.6	3.8 ± 0.6	7.3 ± 2.7	5.1 ± 1.7	$\frac{5.5 \pm 3.5}{5.0 \pm 2.2}$	$\frac{2}{5}$
Глутаминовая кислота	0.01	16.7 ± 3.8	4.3 ± 0.6	3.1 ± 1.8	5.0 ± 2.1	$\frac{-}{5.0 \pm 2.1}$	$\frac{0}{3}$
Лейцин	0.01	35.4 ± 4.9	5.7 ± 0.9	9.4 ± 3.0	9.3 ± 2.8	$\frac{29.0}{6.9 \pm 1.4}$	$\frac{1}{8}$
Триптофан	0.01	39.6 ± 5.0	6.0 ± 0.6	10.4 ± 3.1	6.0 ± 1.0	$\frac{4.0 \pm 0.0}{6.5 \pm 1.1}$	$\frac{2}{8}$
Тирозин	0.001	60.4 ± 5.0	6.5 ± 0.9	16.7 ± 3.8	6.4 ± 1.0	$\frac{4.0}{6.6 \pm 1.1}$	$\frac{1}{15}$
Экстракт Chironomidae	175.0	24.0 ± 4.4	6.4 ± 1.3	12.5 ± 3.4	8.7 ± 2.2	$\frac{8.7 \pm 2.2}{-}$	$\frac{12}{0}$
Контроль		13.5 ± 3.5	8.6 ± 1.0	11.5 ± 3.3	8.8 ± 1.2	$\frac{10.5 \pm 2.5}{8.4 \pm 1.4}$	$\frac{2}{9}$

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта хирономид приведена в г/л; с каждым типом гранул проведено 96 опытов; над чертой – опыты, завершившиеся потреблением, под чертой – отверганием гранулы.

Известно, что на губах у гурами имеются вкусовые почки (Scharrer et al., 1947). Прикосновения или кратковременное удержание гранулы позволяют гурами получать предварительную информацию о её вкусовых качествах. Такие действия ещё более характерны для рыб-бентофагов и рыб, питающихся в сумеречное и ночное время (Atema, 1980; Døving, Selset, 1980; Kasumyan, 1999; Касумян, Сидоров, 2010; Касумян и др., 2016). Наружные вкусовые почки у них могут быть не только на губах, но и на усах, голове, плавниках и других участках тела (Kapoor et al., 1975; Devitsina, 2005). Предварительная информация о сенсорных качествах пищи повышает эффективность питания рыб, у которых зрительная оценка объектов питания затруднена или невозможна. Гурами питаются преимущественно планктоном, схватывая своих жертв поштучно (Rainboth, 1996; Graham, 1997; Talde et al., 2004; Webb et al., 2007; Froese, Pauly, 2021). Несмотря на особенности предпочитаемых биотопов (водные заросли), выбор жертвы и ориентация на неё у гурами должны происходить под зрительным контролем. Возможно, поэтому касания или удержания гранул губами наблюдаются у них менее чем в половине опытов (35.9%). Получение предварительной информации о вкусовых качествах пищи для гурами имеет, по-видимому, второстепенное (факультативное) значение.

Звуки. Среднее число звуков (щелчков) в опытах, в которых они регистрируются, варьирует для разных типов гранул от 1.5–4.0 (пролин, норвалин, треонин, хлорид натрия) до 8.0–9.5 (глутамин, аргинин, лимонная кислота, контрольные гранулы). Звуки следуют непрерывно или сериями с короткими интервалами, максимальное число звуков в опыте – 31. Среднее число звуков зависит от числа совершаемых рыбой касаний столь же сильно, как и доля опытов с генерацией звуков от потребления гранул, но не зависит от вкусовой привлекательности гранул, числа схватываний гранул и продолжительности удержания гранулы после первого схватывания и суммарно в течение всего опыта (рис. 3). Если для корреляционного анализа учитывать не все опыты, а только те, в которых происходили касания и/или генерировались звуки, корреляция между средним числом звуков и средним числом касаний гранул с разными веществами ещё более тесная – $r_s = 0.858$ ($p < 0.001$).

Связь возникновения звуков и их числа с числом касаний, но не с числом схватываний гранулы довольно неожиданная. Схватывания, в отличие от касаний, требуют более сильных машущих движений грудными плавниками – действий, приводящих к генерации щелчков у гурами. Схватывания (хотя бы одно) происходили во всех опытах, но звуки отмечены лишь в 14.6% случаев, тогда как из всех опытов с касаниями звуки возникали в 36% случаев. Касания не отмечены лишь в 1.6% всех опытов, или в 11% от всех опытов с генерацией звуков (рис. 1). В плечевом поясе гурами две из идущих к лучам грудного плавника мышц гипертрофированно развиты. В начале движения плавника вперёд крупные выступы в основании лучей препятствуют смещению сухожилий этих мышц. Но при продолжении движения натянутые сухожилия срываются с выступов, что и приводит к возникновению характерного щелчка, состоящего из одного или двух последовательных звуковых импульсов (Daugherty, Marshall, 1976; Henglmüller, Ladich, 1999). Возможно, что для совершения таких двигательных актов, как касания и схватывания, рыбы располагают грудные плавники по-разному или движение плавников имеет разный размах и разную траекторию. Нельзя исключать и того, что схватывания гурами осуществляют не только или не столько за счёт грудных плавников, но и благодаря хвостовому плавнику. Участие этих движителей в схватывании может варьировать от опыта к опыту в зависимости от расстояния от рыбы до гранулы и их взаимного положения. Все эти особенности хоть и усложняют понимание причин, но все же не влияют на главный вывод о связи между возникновением звуков и касаниями гранулы, характерными для поведения мраморного гурами.

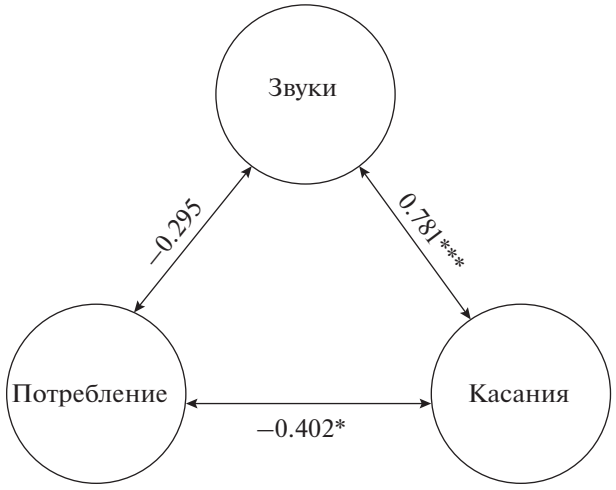


Рис. 2. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами вкусового ответа на гранулы с тестируемыми веществами у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus*: звуки – доля опытов с генерацией звуков, касания – доля опытов с касаниями гранулы, потребление – доля потреблённых гранул; отличия достоверны при * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$.

В отличие от мраморного у жемчужного гурами генерация звуков коррелирует с числом схватываний гранул (Виноградская и др., 2017). Это может быть объяснено тем, что в опытах с жемчужным гурами схватывания и касания подсчитывали не раздельно, как в данной работе, а совместно. Касания у мраморного гурами хорошо заметны, возможно, из-за более крупных размеров

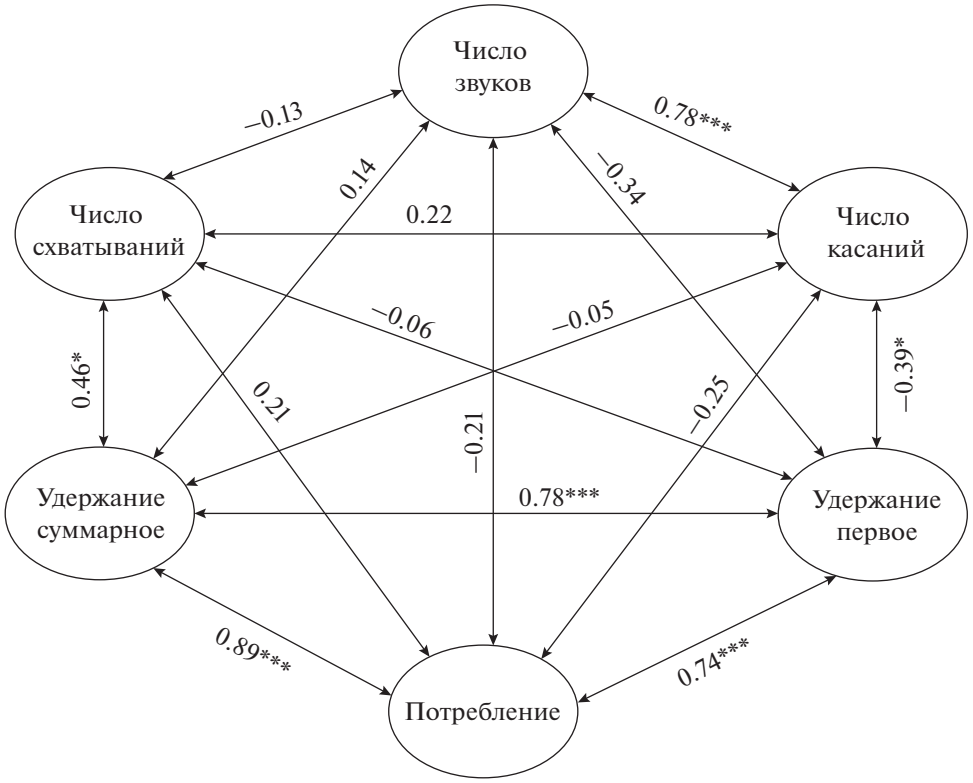


Рис. 3. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами вкусового ответа на гранулы с тестируемыми веществами у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus*: число звуков – среднее число звуков, число касаний – среднее число касаний гранулы, число схватываний – среднее число схватываний гранулы, удержание первое – средняя продолжительность удержания гранулы после первого схватывания, удержание суммарное – средняя продолжительность удержания гранулы в течение всего опыта; ост. обозначения см. на рис. 2.

опытных рыб, и раздельный подсчёт числа касаний и числа схватываний гранулы в опыте не вызывал каких-либо затруднений.

Гурами относятся к социальным рыбам. В период размножения им присуща территориальность и агрессивность, вне этого периода – внутригрупповая иерархия, обостряющаяся при появлении новых особей или при конкуренции за пищу (Forselius, 1957; Hollis, 1999; Webb et al., 2007). Звуковую сигнализацию гурами используют при формировании доминантно-соподчинённых отношений в группе и при нересте (Ladich et al., 1992; Ladich, 2007). Звуки, возникающие при реагировании гурами на гранулы, вряд ли можно считать сигнальными. Аргументов в пользу такого предположения может быть несколько. Во-первых, звукогенерация при скармливании гурами гранул или натуральной пищи (личинки Chironomidae) происходит редко – примерно в одном случае из семи (для гранул). Во-вторых, тесная корреляция между возникновением звуков и определённым типом двигательных действий (касаниями гранулы) также указывает на то, что звуки, скорее всего, сопутствуют пищевому поведению гурами и поэтому не могут быть отнесены к специализированным, т.е. имеющим сигнальное предназначение. Ещё одним доводом в пользу этого предположения может быть высокая степень связи между потреблением гранул во всех опытах и в опытах с генерацией звуков – 0.94 ($p < 0.001$) (рис. 4). Такая тесная связь свидетельствует, что звуки не могут быть сигналами о намерениях рыб потребить пищу или отказаться от неё. Однако следует учитывать, что в наших опытах рыбы находились в изолированных аквариумах и взаимодействия между опытными рыбами были невозможны. Вероятно, при наличии условий для зрительной или иной коммуникации звукогенерация происходила бы чаще. Окончательный ответ дадут эксперименты на рыбах, имеющих возможность сенсорных контактов друг с другом.

Таким образом, наше исследование подтвердило, что звукогенерация, наблюдаемая у гурами при питании, не зависит от вкусовых качеств пищевых объектов. Она характерна для обоих исследованных видов – для мраморного и исследованного ранее жемчужного гурами (Виноградская и др., 2017). Спорадичность возникновения звуков и их корреляция с проявлением рыбами одного из элементов пищевого поведения предполагает отсутствие у этих звуков сигнальной функции.

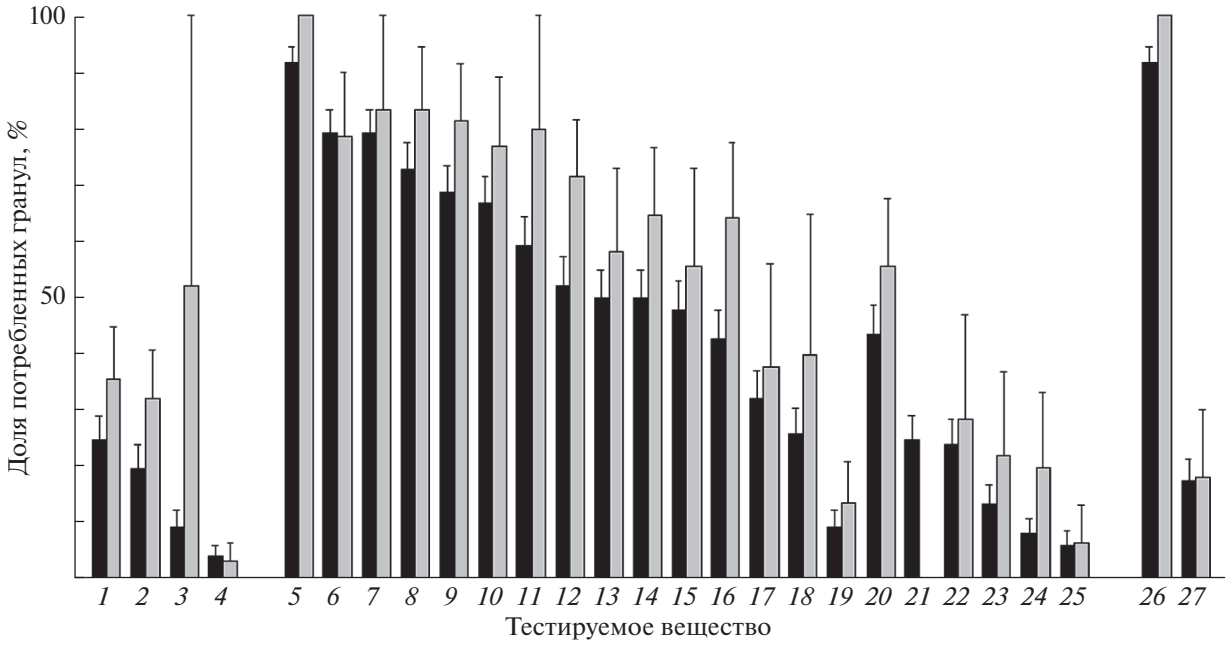


Рис. 4. Потребление мраморным гурами *Trichopodus trichopterus* гранул с классическими вкусовыми веществами (*1–4*), *L*-аминокислотами (*5–25*) и водным экстрактом личинок Chironomidae (*26*) во всех опытах (■) и в опытах, в которых зарегистрированы звуки (▩): *1* – лимонная кислота (0.26 М, 5%), *2* – хлористый кальций (0.9 М, 10%), *3* – хлористый натрий (1.73 М, 10%), *4* – сахароза (0.29 М, 10%); *5–19* – 0.1 М: *5* – пролин, *6* – серин, *7* – треонин, *8* – цистеин, *9* – глицин, *10* – аланин, *11* – норвалин, *12* – фенилаланин, *13* – валин, *14* – метионин, *15* – гистидин, *16* – глутамин, *17* – аспарагин, *18* – лизин, *19* – аргинин; *20–24* – 0.01 М: *20* – аспарагиновая кислота, *21* – глутаминовая кислота, *22* – изолейцин, *23* – лейцин, *24* – триптофан; *25* – тирозин (0.001 М), *26* – экстракт личинок Chironomidae (175.0 г/л), *27* – контроль. Даны средние значения, (┬) – ошибка средней.

Несмотря на то что оба вида гурами близки по образу жизни, предпочитаемым биотопам, поведению и питанию (Forselius, 1957; Roberts, 1989; Graham, 1997; Talde et al., 2004; Zahid, 2008; Pranata et al., 2016), а эксперименты выполнены в идентичных условиях, звукогенерация у мраморного и жемчужного гурами различается. В ответ на одни и те же типы гранул звуки у жемчужного гурами возникают чаще, а максимальное число издаваемых звуков (щелчков) почти в два раза больше, чем у мраморного гурами. Известно, что у рыб с ростом изменяются частотно-амплитудные характеристики звуков (Kasumyan, 2008), поэтому интенсивность звукогенерации мраморного и жемчужного гурами скорее всего не обусловлена разными размерами опытных рыб, а отражает видовые различия между ними.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Е.А. Марусову (МГУ) за полезные советы по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспериментальная часть работы поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 19-04-00367). Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ (ЦИТИС № 121032300100-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2021. Вкусовые предпочтения и оросенсорное тестирование пищи у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae) // Там же. Т. 61. № 6. С. 697–712. https://doi.org/10.31857/S0042875221060126

Касумян А.О., Павлов Д.С. 2018. Стайное поведение рыб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 273 с.

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

Касумян А.О., Марусов Е.А., Сидоров С.С. 2016. Хеморецепция и пищевое поведение у обыкновенного ерша // Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). Систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. М.: Полиграф-Плюс. С. 77–91.

Amorim M.C.P., Hawkins A.D. 2000. Growling for food: acoustic emission during competitive feeding of the streaked gurnard // J. Fish Biol. V. 57. № 4. P. 895–907. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02200.x

Amorim M.C.P., Stratoudakis Y., Hawkins A.D. 2004. Sound production during competitive feeding in the grey gurnard // Ibid. V. 65. № 1. P. 182–194. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00443.x

Atema J. 1980. Chemical senses, chemical signals and feeding behavior in fish // Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings. V. 5. Manila: ICLARM. P. 57–101.

Colson D.J., Patek S.N., Brainerd L., Lewis S.M. 1998. Sound production during feeding in *Hyppocampus seahorses* (Sygnathidae) // Environ. Biol. Fishes. V. 51. № 2. P. 221–229. https://doi.org/10.1023/A:1007434714122

Daugherty J., Marshall J.A. 1976. The sound producing mechanism of the croaking gurami, *Trichopsis vittatus* (Pisces, Belontiidae) // Physiol. Zool. V. 49. № 2. P. 227–244. https://doi.org/10.1086/physzool.49.2.30152543

Devitsina G.V. 2005. Comparative morphology of intraoral taste apparatus in fish // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. 286–306.

Døving K.B., Selset R. 1980. Behavior patterns in cod released by electrical stimulation of olfactory tract bundlets // Science. V. 207. № 4430. P. 559–560. https://doi.org/10.1126/science.7352272

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

Froese R., Pauly D. (eds.). 2021. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Version 08/2021

Graham J.B. 1997. Air-breathing fishes. Evolution, diversity and adaptation. San Diego: Acad. Press, 299 p. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-294860-2.X5000-4

Henglmüller S.M., Ladich F. 1999. Development of agonistic behaviour and vocalization in croaking guramis // J. Fish Biol. V. 54. № 2. P. 380–395. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00837.x

Hollis K.L. 1999. The role of learning in the aggressive and reproductive behaviour of blue gouramis, *Trichogaster trichopterus* // Environ. Biol. Fish. V. 54. № 4. P. 355–369. https://doi.org/10.1023/A:1007529628117

Kapoor B.G., Evans H.E., Pevzner R.A. 1975. The gustatory system in fish // Adv. Mar. Biol. V. 13. P. 53–108. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60280-1

Kasumyan A.O. 1999. Olfaction and taste senses in sturgeon behaviour // J. Appl. Ichthyol. V. 15. № 4–5. P. 228–232. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1999.tb00240.x

Kasumyan A.O. 2008. Sounds and sound production in fishes // J. Ichthyol. V. 48. № 11. P. 981–1030. https://doi.org/10.1134/S0032945208110039

Kasumyan A.O. 2009. Acoustic signaling in fish // Ibid. V. 49. № 11. P. 963–1020. https://doi.org/10.1134/S0032945209110010

Ladich F. 2007. Females whisper briefly during sex: context- and sex-specific differences in sounds made by croaking gouramis // Anim. Behav. V. 73. № 2. P. 379–387. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.04.014

Ladich F., Brittinger W., Kratochvil H. 1992. Significance of agonistic vocalization in the croaking gourami (*Trichopsis vittatus*, Teleostei) // Ethology. V. 90. № 4. P. 307–314. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00841.x

Lagardère J.P., Mallekh R. 2000. Feeding sounds of turbot (*Scophthalmus maximus*) and their potential use in the control of food supply in aquaculture. I. Spectrum analysis of the feeding sounds // Aquaculture. V. 189. № 3–4. P. 251–258. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00375-6

Liesch N., Ladich F. 2020. Both sexes produce sounds in vocal fish species: testing the hypothesis in the pygmy gourami (labyrinth fishes) // J. Exp. Biol. V. 223. № 10. Article jeb223750. https://doi.org/10.1242/jeb.223750

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

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

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

Scharrer E., Smith S.W., Palay S.L. 1947. Chemical sense and taste in the fishes, *Prionotus* and *Trichogaster* // J. Comp. Neurol. V. 86. № 2. P. 183–198. https://doi.org/10.1002/cne.900860204

Talde C.M., Mammaril Sr. A.C., Palomares M.L.D. 2004. The diet composition of some economically important fishes in the three floodplain lakes in Agusan Marsh wildlife sanctuary in the Philippines // Sri Lanka J. Aquat. Sci. V. 9. № 1. P. 45–56. https://doi.org/10.4038/sljas.v9i1.7465

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

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

EDN: TVRFSM
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 653

УДК 597.08

ВЛИЯНИЕ АНТАГОНИСТА КАППА-ОПИОИДНЫХ РЕЦЕПТОРОВ 5'-ГУАНИДИНОНАЛТРИНДОЛА ВО ВРЕМЯ РЕАКЦИИ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ СТРЕСС У МОЗАМБИКСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS MOSSAMBICUS* (CICHLIDAE)[#]

© 2022 г. Виджаялакшми [1], С. Б. Ганеш[1, *]

[1]*Университет штата Карнатака, Дхарвад, Индия*

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

Поступила в редакцию 08.11.2021 г.
После доработки 27.12.2021 г.
Принята к публикации 28.12.2021 г.

Изучено влияние 5'-гуанидиноналтриндола, антагониста каппа-опиоидного рецептора, на созревание яичников у мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus*. Установлено, что 5'-гуанидиноналтриндол несколько замедляет созревание: число рыб с гонадами V стадии зрелости снижается по сравнению с таковым у интактных особей. Показано, что увеличение стресса тиляпий в условиях аквакультуры приводит к замедлению их созревания. Введение 5'-гуанидиноналтриндола рыбам, подверженным стрессу, отчасти нормализует созревание их яичников и, кроме того, стабилизирует концентрацию лютеинизирующего гормона в дистальной зоне гипофиза.

Ключевые слова: опиоидный рецептор, 5'-гуанидиноналтриндол, опиоидные пептиды, динорфин, стресс, яичник, лютеинизирующий гормон.

DOI: 10.31857/S0042875222050344

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

EDN: DTIVLI
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 654–663

УДК 577.115.3.591.351.597.556.33

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ ПРОФИЛЬ МЫШЦ МОЛОДИ *LEPTOCLINUS MACULATUS* (STICHAEIDAE) ИЗ ЗАЛИВОВ КОНГСФЬОРД И РИПФЬОРД, АРХИПЕЛАГ ШПИЦБЕРГЕН

© 2022 г. С. Н. Пеккоева[1, *], В. П. Воронин[1], С. Фальк-Петерсен[2], Й. Берге[3, 4, 5], Н. Н. Немова[1], С. А. Мурзина[1]

[1]Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия
[2]Акваплан-нива, Фрам-центр, Тромсё, Норвегия
[3]Арктический университет Норвегии, Тромсё, Норвегия
[4]Университетский центр архипелага Шпицберген, Лонгйир, Норвегия
[5]Норвежский университет естественных и технических наук, Центр автономных морских операций и систем, Тронхейм, Норвегия
**E-mail: pek-svetlana@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.11.2021 г.
После доработки 06.12.2021 г.
Принята к публикации 10.12.2021 г.

Исследован жирнокислотный состав общих липидов и их отдельных классов (фосфолипидов и триацилглицеринов) в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* на разных стадиях развития из заливов Конгсфьорд и Рипфьорд акватории архипелага Шпицберген в летний период. У молоди лептоклина из Конгсфьорда, в отличие от молоди из Рипфьорда, с возрастом повышается содержание жирных кислот 20:1n-9 и 22:1n-11, являющихся биомаркерными для веслоногих ракообразных рода *Calanus*. На переходной с пелагического к придонному образу жизни и придонной стадиях развития у молоди из Конгсфьорда уровень жирных кислот 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 снижается или остаётся неизменным, а у рыб из Рипфьорда, напротив, возрастает. Доминирование этих мононенасыщенных жирных кислот в составе триацилглицеринов подтверждает их пищевое происхождение, а их уровень отражает различия в кормовой базе рыб из исследованных заливов. Более высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах молоди лептоклина из Рипфьорда может указывать на адаптивные изменения в биомембранах мышц в ответ на более низкую температуру воды.

Ключевые слова: лептоклин пятнистый *Leptoclinus maculatus*, постэмбриональное развитие, молодь, жирные кислоты, Арктика.

DOI: 10.31857/S0042875222050162

Водные организмы арктических экосистем, в том числе рыбы, обитают в условиях постоянного воздействия комплекса специфических факторов среды (низкие значения температуры; экстремальные смены режима освещённости, связанные с чередованием полярного дня и ночи; изменение ледового покрова и др.), в связи с чем имеют ряд метаболических адаптивных особенностей для обитания в северных широтах (Falk-Petersen et al., 1986, 1990; Lee et al., 2006; Berge et al., 2015; Мурзина, 2019). Лептоклин пятнистый *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae) (Fries, 1838) широко распространён в Баренцевом и Норвежском морях, в акватории арх. Шпицберген и встречается далеко к северу от него (Нельсон, 2009; Mecklenburg et al., 2011). Это экологически важный представитель арктическо-бореальной ихтиофауны, который имеет высокие адаптивные возможности к росту и развитию в условиях Арктики, в первую очередь, за счёт энергетических запасов в форме липидов и их жирнокислотных компонентов (Мурзина, 2010; Пеккоева и др., 2017; Murzina et al., 2020; Pekkoeva et al., 2020). Липиды как незаменимые источники энергии, неотъемлемые структурные молекулы, а также биологически активные вещества особенно важны для успешного развития молоди рыб в условиях низкой температуры воды в высоких широтах (Кауфман, 2015; Мурзина, 2010, 2019). У молоди лептоклина пятнистого липиды локализованы в форме отдельных капель между мышечными волокнами и в значительных количествах сосредоточены в специальном органе – липидном мешке (до 92% сухой массы мешка) (Falk-Petersen et al., 1986; Мурзина, 2010; Пеккоева,

20188). Такое тканеспецифическое аккумулирование липидов у лептоклина (в отличие от других видов арктических рыб), по-видимому, обеспечивает длительный период развития (до 5 лет) его молоди с последовательным прохождением стадий развития от L1 до L5 (согласно классификации Мейер Оттесен с соавторами) и дальнейшим переходом к придонному образу жизни половозрелых особей (Meyer Ottesen et al., 2011; Пеккоева и др., 2017; Немова и др., 2018).

Адаптивные механизмы трансформации веществ и энергии в раннем онтогенезе гидробионтов арктических экосистем практически не изучены. Исследования в этой области важны для понимания роли липидов и жирных кислот, в том числе физиологически ценных полиненасыщенных и мононенасыщенных, поступающих в организм при питании, в процессе развития рыб в специфических условиях высоких широт. Ранее в наших исследованиях были получены данные о содержании жирных кислот и их значении в постэмбриональном развитии (стадии развития L1–L5) молоди лептоклина пятнистого из Конгсфьорда в полярную ночь (Пеккоева и др., 2019; Pekkoeva et al., 2020).

Цель данной работы – изучить в сравнительном аспекте изменения жирнокислотного состава общих липидов, а также состава структурных и запасных липидных классов в мышцах молоди лептоклина пятнистого из арктическо-бореального зал. Конгсфьорд и высокоарктического зал. Рипфьорд акватории арх. Шпицберген в летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в августе 2018 г. в научной экспедиции на борту научно-исследовательского судна “Helmer Hanssen” (Арктический университет Норвегии) в рамках обучающего курса “AB320/820 – Zooplankton in Svalbard waters” Университетского центра на Шпицбергене. Отлов рыб проводили с использованием пелагического и донного тралов в акватории арх. Шпицберген, в заливах Конгсфьорд (78°57′ с.ш. 11°56′ в.д) и Рипфьорд (80°17′ с.ш. 22°15′ в.д), относимых соответственно к арктическо-бореальному и арктическому доменам. Заливы различались температурой поверхностных (Конгсфьорд – 4, Рипфьорд – 5.4°C) и глубинных (Конгсфьорд – 1.5, Рипфьорд – 0–0.5°C) слоёв воды. Солёность воды в заливах была одинакова и составляла в среднем 34.7‰.

Молодь лептоклина разделяли на стадии развития (L1, L2, L3, L4, L5) на основе морфофизиологических характеристик – размерно-весовых показателей, окраски и пигментации тела, наличия и параметров липидного мешка согласно классификации Мейер Оттесен с соавторами (Meyer Ottesen et al., 2011) и данных нашей предыдущей работы (Пеккоева и др., 2017). На стадии развития L1 молодь пелагическая с прозрачным телом и развивающимся липидным мешком; на стадии L2 – образ жизни пелагический, тело прозрачное с несколькими меланофорами, липидный мешок развит, некрупный; L3 – молодь также ведёт пелагический образ жизни, тело молочно-белого цвета с меланофорами, липидный мешок более крупный; L4 – молодь начинает переходить к придонному образу жизни, тело светло-жёлтое с меланофорами, липидный мешок крупный; L5 – в большей степени ведёт придонный образ жизни (как взрослые особи), липидный мешок в состоянии резорбции (Meyer Ottesen et al., 2011; Пеккоева и др., 2017). В нашей работе в соответствии с возможностями сбора материала проводили анализ молоди лептоклина из Конгсфьорда на стадиях развития L1–L4 и Рипфьорда на стадиях L1–L5. Анализировали жирнокислотный состав общих липидов (ОЛ) и их отдельных классов – структурных фосфолипидов (ФЛ) и запасных триацилглицеринов (ТАГ) в мышечной ткани молоди (по 7 экз. на каждой стадии развития в двух повторностях) из соответствующих заливов. Детальное описание процесса анализа представлено нами ранее (Воронин и др., 2021).

Экстракцию ОЛ из материала проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957) смесью хлороформ–метанол (2 : 1 по объёму) с помощью ротационного испарителя Hei-VAP Advantage ML/G3 (“Heidolph”, Германия). Индивидуальные классы липидов ФЛ и ТАГ выделяли на специальных пластинах HPTLC Silicagel 60 F254 Premium Purity (“Merck”, Германия) с использованием комплекса оборудования для высокоэффективной тонкослойной хроматографии CAMAG (“CAMAG”, Швейцария), включающего полуавтоматический аппликатор Linomat 5 для нанесения проб на пластину, автоматическую камеру ADC 2 для разделения общих липидов на классы, дериватизатор Derivatizer для автоматического опрыскивания пластин, нагреватель TLC Plate Heater 3 для проявления пятен липидных классов, спектроденситометр Camag TLC Scanner для сканирования пятен и проведения расчётно-измерительных процедур. Определение профиля жирных кислот (ЖК) проводили методом газожидкостной хроматографии на хроматографе “Хроматэк – Кристалл-5000.2” (Россия) с капиллярными колонками Zebron FFAP. В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую ЖК (22 : 0) (“Sigma Aldrich”, США). Для анализа применяли метиловые эфиры ОЛ, ФЛ и ТАГ, которые получали с использованием кислотного катализатора (ацетилхлорид) (Цыганов, 1971). Обработку хроматограмм проводили с применением компьютерной программы “Хроматек Аналитик” (ЗАО “Хроматек” Россия).

Статистическая обработка данных проведена в открытой программируемой среде R (R Core Team, 2021). Достоверность различий данных определяли

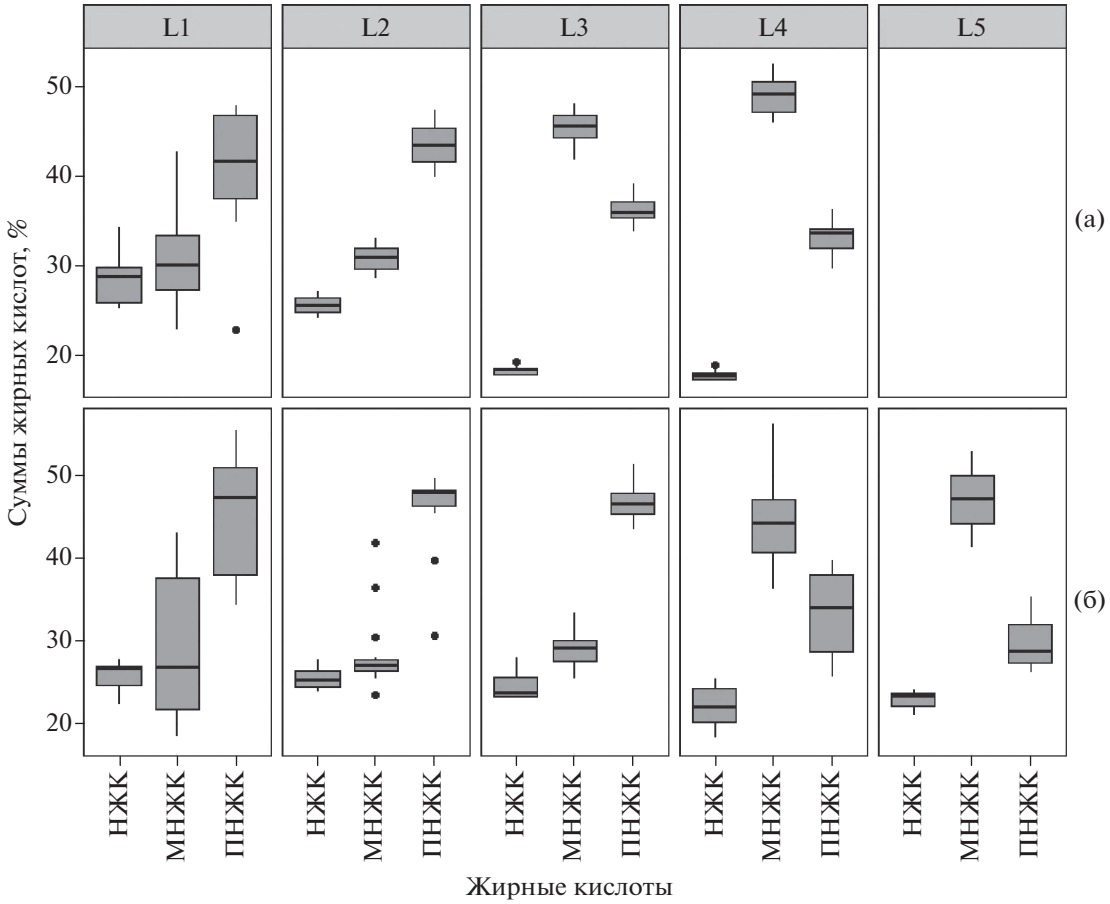


Рис. 1. Содержание групп жирных кислот общих липидов в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* на разных стадиях развития (L1–L5) из заливов Конгсфьорд (а) и Рипфьорд (б) акватории арх. Шпицберген в августе 2018 г.: НЖК, МНЖК, ПНЖК – насыщенные, мононенасыщенные, полиненасыщенные жирные кислоты; (|) – пределы варьирования показателя (25–75% данных заключены в прямоугольники), (–) – медиана, (●) – выбросы.

с использованием непараметрического критерия Уилкоксона–Манна–Уитни (Кабаков, 2014). Различия между значениями жирнокислотных показателей считали достоверными при $p \le 0.05$. Биохимический анализ выполнен на базе лаборатории экологической биохимии Института биологии Карельского научного центра РАН (КарНЦ РАН) с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жирные кислоты общих липидов

В жирнокислотном профиле лептоклина пятнистого можно выделить ряд преобладающих в количественном отношении ЖК. Среди насыщенных ЖК (НЖК) доминируют 14:0, 16:0, 18:0 и 20:0; в группе мононенасыщенных ЖК (МНЖК) – 16:1n-7, 18:1n-7, 18:1n-9, 20:1n-9 и 22:1(n-11; среди полиненасыщенных ЖК (ПНЖК) – 18:4n-3, 20:5n-3, 22:5-3 и 22:6n-3. В мышцах лептоклина на ранних стадиях постэмбрионального развития по количественному содержанию преобладают ПНЖК, при этом у молоди из Конгсфьорда на стадиях развития L1–L2 их уровень составляет до 43% суммы ЖК, а из Рипфьорда на стадиях L1–L3 – до 47%. У рыб старшего возраста как из Конгсфьорда, так и из Рипфьорда начинают доминировать МНЖК – соответственно до 49 и 45% (рис. 1).

Достоверное повышение содержания МНЖК в мышцах лептоклина из Конгсфьорда в процессе развития происходит за счёт 20:1n-9 (с 8 до 20%), 22:1n-11 (с 5 до 13%) и 16:1n-7 (с 3 до 4%). При этом содержание олеиновой ЖК (18:1n-9) достоверно понижается с 11 (на стадиях развития L1 и L2) до 6% (L3 и L4). Другие идентифицированные МНЖК составляют не более 2% для каждой ЖК. У рыб из Рипфьорда, наоборот, содержание 18:1n-9 повышается с 8 до 11% суммы ЖК от стадии развития L1 к L5 ($p \le 0.05$). Достоверный рост содержания МНЖК у молоди от стадии L3 к L5 происходит также за счёт 16:1n-7 (с 5 до 11%) и

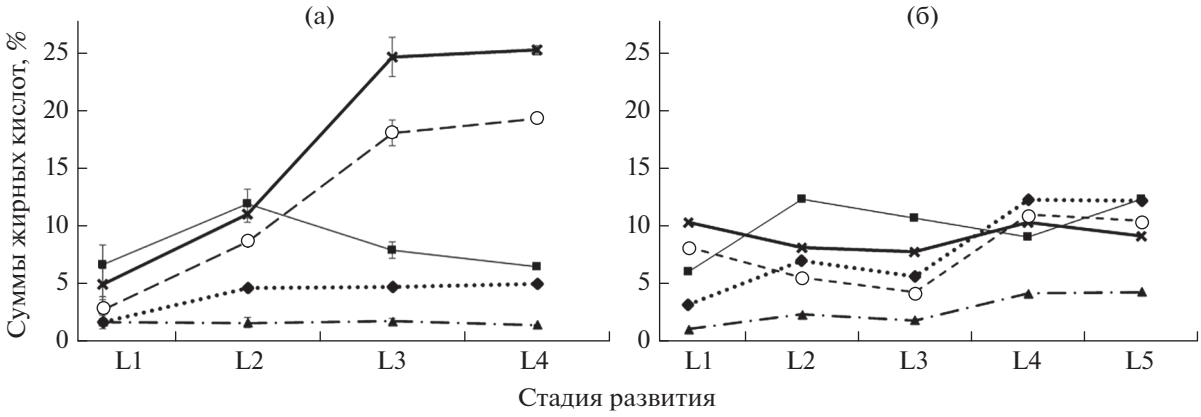


Рис. 2. Содержание доминирующих в составе триацилглицеринов мононенасыщенных жирных кислот в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* на разных стадиях развития из заливов Конгсфьорд (а) и Рипфьорд (б) акватории арх. Шпицберген в августе 2018 г. Кислота: (..◆..) – 16:1n-7, (–■–) – 18:1n-9, (–·▲–·) – 18:1n-7, (▬×▬) – 20:1n-9, (- - ○ - -) – 22:1n-11. (⊥) – ошибка среднего арифметического.

18:1n-7 (с 2 до 5%). Значимых изменений содержания 20:1n-9 (7–10%) и 22:1n-11 (3–8%) у молоди из Рипфьорда не выявлено.

Понижение содержания ПНЖК в процессе развития молоди лептоклина в двух исследованных фьордах происходит за счёт доминирующих на всех стадиях развития ЖК семейства n-3, в частности 20:5n-3 – эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) и 22:6n-3 – докозагексаеновой кислоты (ДГК). У молоди из Конгсфьорда установлено понижение содержания ЭПК и ДГК соответственно с 11 до 8% и с 20 до 9%, а у рыб из Рипфьорда – с 14 до 10% и с 21 до 8% ($p \le 0.05$). Содержание других незаменимых жирных кислот – 18:2n-6, 18:3n-3 и физиологически значимой 20:4n-6 – составляет для каждой не более 2% и не имеет значительных вариаций по стадиям развития лептоклина. У молоди лептоклина на стадиях развития L1 и L2 выявлен наиболее высокий показатель соотношения ПНЖК n-3/n-6 в мышцах (до 12 у рыб из Конгсфьорда и до 16 – из Рипфьорда).

У рыб из Конгсфьорда отмечено снижение содержания НЖК в процессе развития (28.4 и 25.7% суммы ЖК соответственно на стадиях L1 и L2 и 18.4 и 17.9% – на стадиях L3 и L4) в основном за счёт пальмитиновой ЖК (16:0) (с 17 до 10% суммы ЖК) ($p \le 0.05$). У особей из Рипфьорда содержание НЖК в мышцах также достоверно выше у рыб на стадиях развития L1 и L2 (26% суммы ЖК), чем у молоди на других стадиях (22–24%) за счёт понижения содержания ЖК 16:0 с 16 до 13%.

Жирные кислоты фосфолипидов и триацилглицеринов

Установлено, что НЖК и ПНЖК доминируют в составе ФЛ, а МНЖК – в ТАГ молоди лептоклина пятнистого на всех исследованных стадиях развития, за исключением рыб на стадии L1, которые отличаются наиболее высоким содержанием НЖК (в основном за счёт 16:0). При этом в процессе дальнейшего развития начиная со стадии L2 содержание НЖК снижается, а содержание ПНЖК возрастает в ФЛ, а МНЖК – в ТАГ. Среди ПНЖК в мышцах молоди преобладают ЖК семейства n-3 за счёт ДГК и ЭПК. Содержание этих кислот выше в ФЛ, чем в ТАГ, на всех стадиях развития (таблица).

Профиль ЖК ТАГ мышц лептоклина из исследованных фьордов имеет значимые различия по МНЖК. Содержание в ТАГ ЖК 20:1n-9 и 22:1n-11 у рыб на стадии развития L1 из Рипфьорда (соответственно 10 и 8% суммы ЖК) выше, чем у рыб из Конгсфьорда (5 и 3%) (таблица). В процессе развития лептоклина из Конгсфьорда содержание этих ЖК значительно повышается со стадии развития L2 к стадии L4 (соответственно до 25 и 19%), а у рыб из Рипфьорда тренд на повышение этих кислот не выявлен (рис. 2). При этом содержание других ЖК (18:1n-9, 18:1n-7, 16:1n-7) более высокое у молоди лептоклина из Рипфьорда, особенно на стадиях развития L4 и L5. Показатель соотношения 22:1n-11/20:1n-9 в ТАГ у рыб из Конгсфьорда и Рипфьорда на стадиях L1–L3 составляет соответственно 0.6 и 0.8. При этом у молоди из Рипфьорда на стадиях L4 и L5 он выше – 1.1.

В мышцах лептоклина из обоих исследованных заливов среди НЖК в ФЛ и ТАГ преобладают 16:0 и 20:0. Содержание НЖК более высокое в составе ФЛ по сравнению с ТАГ, при этом оно выше в мышцах молоди из Конгсфьорда, чем из Рипфьорда. В ФЛ мышц молоди из Рипфьорда отмечено более высокое содержание ПНЖК (таблица). Содержание физиологически ценных ДГК и ЭПК в

ФЛ на стадии развития L1 более чем в два раза выше у рыб из Рипфьорда, чем из Конгсфьорда.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали понижение содержания НЖК и ПНЖК и повышение МНЖК в процессе роста и развития молоди *L. maculatus* в Конгсфьорде и Рипфьорде в летний период. Сходная тенденция в динамике ЖК ОЛ была ранее выявлена для молоди лептоклина из Конгсфьорда, выловленной в зимний период (Пеккоева и др., 2019), что позволяет выделить онтогенетические закономерности изменения данных групп ЖК в раннем развитии лептоклина в акватории арх. Шпицберген. Установленное высокое содержание НЖК и ПНЖК в составе ФЛ подтверждает их важное значение на ранних стадиях развития молоди лептоклина как структурных молекул в составе биомембран. ПНЖК участвуют в регуляции биофизических свойств – обеспечивают их морфологическую стабильность и способствуют повышению текучести, тем самым поддерживают работу мембраносвязанных белков и их комплексов, обеспечивая их транспортную и рецепторную активность при понижении температуры окружающей среды. В то же время НЖК наряду с холестерином, наоборот, способствуют повышению микровязкости биомембран (Sargent et al., 1995, 2002; Tocher, 2003). Более высокий уровень ПНЖК в ФЛ у молоди лептоклина из Рипфьорда может указывать на адаптивные изменения в биомембранах мышц в ответ на более низкие значения температуры. ПНЖК необходимы для развития нервной и зрительной систем, пигментации молодого организма, могут выступать в качестве источника метаболической энергии в раннем онтогенезе рыб (Шатуновский, 1980; Sargent et al., 2002; Tocher, 2003; Parrish, 2009; Antonny et al., 2015). Определение спектра ЖК липидов и динамики их содержания у молоди рыб представляется важным для понимания их роли в метаболических процессах в ходе роста и развития организма (Мурзина и др., 2009; Мурзина, 2010; Немова и др., 2015).

Высокое содержание ПНЖК семейства n-3 в мышцах молоди лептоклина за счёт ДГК и ЭПК является отличительной эколого-биохимической характеристикой морских холодноводных рыб, к которым относится и исследуемый вид. Выявленное более высокое содержание ПНЖК семейства в ФЛ, чем в ТАГ, на всех стадиях развития лептоклина в исследованных фьордах указывает на специфичность жирнокислотного состава классов липидов согласно выполняемой ими функции в определённых условиях среды. При этом следует отметить более высокий показатель соотношения суммарных ПНЖК n-3/n-6 (до 12 у лептоклина из Конгсфьорда и до 16 – из Рипфьорда) по сравнению с другими видами морских рыб, например из Тихого океана, у которых он варьирует от 5 до 8 (Murillo et al., 2014).

Повышение содержания МНЖК у молоди лептоклина на поздних стадиях развития (L3 и L4) связано с накоплением в процессе питания рыб запасных липидов (ТАГ) (Немова и др., 2021), в которые, как правило, включаются эти ЖК и могут быть использованы в качестве источников энергии (Sargent et al., 1995; Lloret et al., 2014). Следует отметить, что изменение в составе ЖК (доминирование МНЖК) у лептоклина пятнистого из Конгсфьорда происходит со стадии развития L3, тогда как у рыб из Рипфьорда – только со стадии L4. Различия в сравнительно более медленном накоплении запасных липидов (Немова и др., 2021) и их жирнокислотных компонентов (показано в этой работе) у молоди лептоклина изученных стадий развития из Рипфьорда могут быть связаны с вероятной ограниченной доступностью их кормовых объектов (зоопланктона), присутствие и обилие которых зависят от влияния водных масс, ледового покрова, периодов вегетации фитопланктона и развития зоопланктона в этом высокоарктическом заливе. Конгсфьорд, являясь модельным фьордом для проведения многих биологических исследований, находится под влиянием как арктических водных масс и пресных вод его ледников, так и тёплых солёных атлантических вод (Cottier, 2005). В то время как высокоарктический Рипфьорд подвергается сильному влиянию холодных и пресных арктических вод, и потому может быть покрыт льдом до восьми месяцев в году (Wang et al., 2013).

Сравнительный анализ содержания отдельных МНЖК у молоди лептоклина из Рипфьорда и Конгсфьорда позволил выявить некоторые трофоэкологические взаимоотношения вида со средой обитания. В мышцах рыб из Конгсфьорда в летний период показано значительное повышение 20:1n-9, 22:1n-11 со стадии развития L2 к стадии L5. Сходный тренд был отмечен для молоди в зимний период (Pekkoeva et al., 2020). Также установлено, что 20:1n-9 и 22:1n-11 включаются в основном в структуру ТАГ, как и другие, имеющие пищевое происхождение ЖК. Известно, что поступающие с кормом МНЖК преобладают в ТАГ у морских рыб (*Thunnus* spp., *Salmo* spp.), занимая позиции sn-1 и sn-3 (Zhang et al., 2018). Полученные нами данные указывают на питание лептоклина веслоногими ракообразными (Copepoda) рода *Calanus*, которые способны синтезировать 20:1n-9 и 22:1n-11 *de novo* (Kattner, Hagen, 1995; Lee et al., 2006; Graeve et al., 2008). По данным отчёта зоопланктонологов (Arctic Marine Zooplankton, 2018), работавших параллельно в научном рейсе, в точках сбора проб в Конгсфьорде и Рипфьорде одними из массовых среди веслоногих ракообразных рода *Calanus* были арктический *C. glacialis* и атлантический *C. finmarchicus.* Глубоковод-

Содержание жирных кислот (ЖК) фосфолипидов и триацилглицеринов (% суммы ЖК) в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* на разных стадиях развития из заливов Конгсфьорд и Рипфьорд акватории арх. Шпицберген в августе 2018 г. (среднее значение и его стандартная ошибка $M \pm SE$)

Кислота, сумма и соотношение кислот	Стадия развития									
	L1	L2	L3	L4	L5	L1	L2	L3	L4	L5
	Фосфолипиды					Триацилглицерины				
14:0	3.0 ± 0.6 / 3.1 ± 0.2	3.1 ± 0.1 / 3.0 ± 0.2	3.4 ± 0.2 / 2.9 ± 0.2	3.1 ± 0.2 / 1.9 ± 0.4	– / 1.4 ± 0.1[a,b,c]	4.6 ± 1.0 / 5.0 ± 0.5	5.4 ± 0.2 / 5.8 ± 0.5	5.0 ± 0.1 / 5.5 ± 0.3	5.2 ± 0.1 / 4.5 ± 0.4	– / 3.6 ± 0.4[b,c]
16:0	23.1 ± 4.5 / 18.4 ± 1.3	26.0 ± 0.5 / 19.7 ± 1.1	24.6 ± 1.2 / 20.0 ± 1.2*	20.9 ± 0.6[c] / 12.2 ± 2.6	– / 11.4 ± 1.4[a,b,c]	11.1 ± 1.6 / 12.3 ± 0.8	13.7 ± 1.5 / 13.0 ± 0.4	9.9 ± 0.2 / 13.4 ± 0.4*	9.1 ± 0.2[c] / 11.1 ± 0.9	– / 10.7 ± 0.5[c]
18:0	10.2 ± 1.3 / 6.9 ± 0.3	5.1 ± 1.0 / 5.2 ± 0.4[a]	6.6 ± 0.3[a] / 5.8 ± 0.9	7.1 ± 1.4 / 5.2 ± 0.7[a]	– / 5.9 ± 0.6	8.9 ± 0.5 / 6.4 ± 1.0	3.5 ± 0.8 / 4.1 ± 0.3	3.0 ± 0.3[a] / 4.1 ± 0.4*	2.2 ± 0.1[a,c] / 3.5 ± 0.5[a]	– / 3.2 ± 0.3[a]
20:0	29.7 ± 6.9 / 22.6 ± 2.5	7.2 ± 2.4 / 11.5 ± 2.2[a]	14.1 ± 1.0[a] / 15.8 ± 3.8	15.0 ± 1.4 / 16.4 ± 2.8	– / 15.3 ± 2.0	30.0 ± 3.3 / 22.5 ± 4.5	8.7 ± 1.7 / 12.6 ± 1.6	6.0 ± 0.3[a] / 14.3 ± 1.8*	4.2 ± 0.5[a,c] / 8.0 ± 1.5[a,c]	– / 4.8 ± 0.8[a,b,c]
∑НЖК	67.4 ± 4.5 / 53.9 ± 2.1*	42.8 ± 3.4 / 41.1 ± 2.1[a]	49.8 ± 1.9[a] / 46.4 ± 4.2	48.4 ± 2.0[a] / 39.4 ± 5.3[a,*]	– / 37.6 ± 0.8[a]	57.3 ± 2.4 / 48.4 ± 5.1*	33.1 ± 3.4 / 37.7 ± 2.0	24.9 ± 1.0[a] / 38.5 ± 2.5*	22.1 ± 0.8[a] / 30.1 ± 3.1[a,*]	– / 24.6 ± 1.59[a,b,c]
16:1n-7	1.7 ± 0.2 / 2.6 ± 0.7	1.9 ± 0 / 3.4 ± 1.0	2.0 ± 0.1 / 2.1 ± 0.2	2.0 ± 0.1 / 3.5 ± 0.5	– / 3.0 ± 0.6	1.8 ± 0.3 / 3.2 ± 0.6*	4.7 ± 0.3 / 7.0 ± 0.9[a]	4.8 ± 0.1[a] / 5.7 ± 0.5[a]	5.1 ± 0.2[a] / 12.2 ± 2.1[a]	– / 12.2 ± 2.9[a,c]
18:1n-9	6.8 ± 0.5 / 7.2 ± 1.2	9.6 ± 0.3 / 9.3 ± 1.4	6.4 ± 0.2 / 7.1 ± 0.3[b]	5.1 ± 0.2[c] / 6.5 ± 0.8	– / 5.6 ± 0.6[b]	6.7 ± 1.7 / 6.1 ± 0.4	12.0 ± 1.2 / 12.3 ± 1.6[a]	8.0 ± 0.7 / 10.6 ± 0.5[a]	6.6 ± 0.2[c] / 9.0 ± 0.9[a]	– / 12.2 ± 2.5[a]
18:1n-7	2.4 ± 0.2 / 1.8 ± 0.4	2.3 ± 0.3 / 2.5 ± 0.4	2.4 ± 0.1 / 2.0 ± 0.1*	1.7 ± 0.1[a,c] / 2.8 ± 0.4*	– / 3.2 ± 1.0	1.8 ± 0.6 / 1.2 ± 0.1	1.7 ± 0.4 / 2.4 ± 0.5[a]	1.8 ± 0.2 / 1.9 ± 0.1[a]	1.5 ± 0.03[c] / 4.2 ± 0.9[a,*]	– / 4.3 ± 1.1[a,c]
20:1n-9	3.5 ± 1.0 / 4.5 ± 0.9	4.9 ± 0.2 / 3.9 ± 0.6	5.8 ± 0.3 / 3.6 ± 0.4*	5.5 ± 0.4 / 2.8 ± 0.9	– / 3.1 ± 0.9	5.0 ± 1.4 / 10.3 ± 2.6*	11.1 ± 0.7 / 8.1 ± 1.4	24.6 ± 1.7[a] / 7.7 ± 0.8*	25.2 ± 0.4[a] / 10.3 ± 4.0*	– / 9.1 ± 3.0
22:1n-11	0.7 ± 0.7 / 1.8 ± 0.6	1.0 ± 0.2 / 1.3 ± 0.5	1.7 ± 0.3 / 0.5 ± 0.2*	1.9 ± 0.2 / 1.0 ± 0.3	– / 1.2 ± 0.3	2.8 ± 1.2 / 8.1 ± 2.0*	8.7 ± 0.1 / 5.5 ± 1.2*	18.5 ± 1.1[a] / 4.3 ± 0.3*	19.3 ± 0.3[a] / 11.0 ± 4.1*	– / 10.4 ± 4.9
∑ МНЖК	16.2 ± 2.6 / 20.0 ± 3.0	21.8 ± 0.8 / 22.5 ± 2.9	20.2 ± 0.6 / 17.2 ± 0.8*	17.6 ± 0.6[c] / 18.7 ± 1.1	– / 19.4 ± 1.4	21.7 ± 3.7 / 32.7 ± 6.1	43.0 ± 2.9 / 39.3 ± 3.1	62.6 ± 1.8[a] / 34.5 ± 1.1*	62.1 ± 0.6[a] / 53.0 ± 4.8[a,c]	– / 55.2 ± 4.0[b,c]
18:2n-6	0.9 ± 0.2 / 1.2 ± 0.1	1.2 ± 0.1 / 1.2 ± 0.1	1.3 ± 0.1 / 1.1 ± 0	1.2 ± 0.02 / 1.2 ± 0.1	– / 1.3 ± 0.4	0.7 ± 0.1 / 1.1 ± 0.1*	1.5 ± 0.1 / 0.9 ± 0.04	1.3 ± 0.1[a] / 1.2 ± 0.1[b]	1.6 ± 0.04[a,c] / 1.0 ± 0.1*	– / 1.4 ± 0.5

Окончание таблицы

Кислота, сумма и соотношение кислот	Стадия развития									
	L1	L2	L3	L4	L5	L1	L2	L3	L4	L5
	Фосфолипиды					Триацилглицерины				
20:4n-6	0 0.1 ± 0.1	0.8 ± 0.2[a] 0.9 ± 0.1[a]	0.9 ± 0.3[a] 0.7 ± 0.2	1.0 ± 0.1[a] 2.2 ± 0.5[a]	– 3.2 ± 0.2[a,b,c]	0.7 ± 0.4 0.1 ± 0.1	0 0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.1 0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.04 0.6 ± 0.2[a]	– 0.9 ± 0.3
∑ n-6 ПНЖК	0.9 ± 0.2 2.6 ± 0.4*	2.7 ± 0.2 3.0 ± 0.2	2.5 ± 0.3[a] 2.6 ± 0.4	3.0 ± 0.2[a] 5.3 ± 0.8[a,b,c,*]	– 6.1 ± 0.4[a,b,c]	3.3 ± 1.2 2.0 ± 0.8	1.8 ± 0.4 1.9 ± 0.3	1.9 ± 0.2 2.1 ± 0.3	2.3 ± 0.1 2.6 ± 0.3	– 3.2 ± 0.5
18:3n-3	0.4 ± 0.2 0.7 ± 0.2	0.8 ± 0.02 0.8 ± 0.1	0.6 ± 0.1 0.8 ± 0.1	0.6 ± 0.1 0.3 ± 0.1[b,c]	– 0.2 ± 0.2[b]	0 0.5 ± 0.1	1.2 ± 0.4 0.9 ± 0.2	0.6 ± 0.03 1.2 ± 0.2[a,*]	0.8 ± 0.04[c] 0.5 ± 0.1[c]	– 0.4 ± 0.1[b,c]
18:4n-3	1.0 ± 0.5 1.1 ± 0.1	2.3 ± 0.2 2.1 ± 0.2[a]	2.5 ± 0.2[a] 1.6 ± 0.5	2.7 ± 0.2 1.3 ± 0.4	– 1.0 ± 0.2[b]	0.6 ± 0.3 1.4 ± 0.2	4.6 ± 1.9 3.4 ± 0.5[a]	3.0 ± 0.1[a] 4.3 ± 0.9[a]	4.3 ± 0.1[a,c] 2.0 ± 0.5*	– 2.2 ± 0.6
20:5n-3	2.5 ± 1.5 5.4 ± 0.5 *	10.0 ± 2.3 10.4 ± 1.1[a]	8.8 ± 1.0[a] 10.8 ± 1.5[a]	10.6 ± 0.8[a] 14.3 ± 3.0[a]	– 14.2 ± 0.9[a]	3.4 ± 0.7 3.1 ± 0.9	5.0 ± 2.3 4.7 ± 0.7	2.1 ± 0.4 5.4 ± 0.6*	2.8 ± 0.2 4.8 ± 1.1	– 7.0 ± 1.8
22:5n-3	7.3 ± 2.1 5.1 ± 1.2*	1.5 ± 1.1 3.0 ± 0.6	3.5 ± 0.4 2.4 ± 1.5	2.4 ± 0.5[a] 4.3 ± 0.8*	– 4.6 ± 0.8	6.7 ± 1.2 5.9 ± 1.0	1.8 ± 0.9 4.0 ± 0.6	1.3 ± 0.1[a] 4.0 ± 0.7*	0.9 ± 0.2[a] 1.7 ± 0.4[a,b,c]	– 1.2 ± 0.2[a,b,c]
22:6n-3	4.2 ± 2.7 11.0 ± 1.2*	17.8 ± 2.8 16.8 ± 1.5	11.8 ± 1.2 17.9 ± 2.2[a,*]	14.4 ± 0.9[a] 15.9 ± 2.1	– 16.7 ± 0.4[a]	5.6 ± 1.5 4.8 ± 0.8	7.8 ± 2.5 6.4 ± 0.9	2.6 ± 0.3 8.3 ± 0.4[a,*]	3.7 ± 0.2[c] 3.6 ± 0.6[c]	– 4.4 ± 0.6[c]
∑ n-3 ПНЖК	15.5 ± 4.3 23.5 ± 1.9*	32.7 ± 4.3 33.4 ± 2.5[a]	27.5 ± 2.2[a] 33.8 ± 3.6*	31.0 ± 1.9[a] 36.6 ± 4.4[a,*]	– 37.01 ± 0.9[a]	16.9 ± 2.3 15.9 ± 1.2	20.9 ± 6.1 19.7 ± 2.2	10.02 ± 0.8[a] 23.6 ± 1.2[a,*]	12.8 ± 0.5 17.0 ± 1.8[c]	– 15.8 ± 2.4[c]
∑ ПНЖК	16.5 ± 4.3 26.1 ± 1.8*	35.4 ± 4.2 36.5 ± 2.6[a]	30.0 ± 2.4[a] 36.4 ± 3.6*	34.0 ± 1.8[a] 41.9 ± 5.0[a,*]	– 43.1 ± 1.1[a]	21.0 ± 1.5 19.0 ± 1.7	23.9 ± 6.3 23.0 ± 2.4	12.5 ± 1.0[a] 27.1 ± 1.6[a,*]	15.7 ± 0.5[a] 17.0 ± 1.8[c]	– 20.3 ± 2.9
∑ n-3/∑ n-6	11.2 ± 2.7 10.3 ± 2.5	12.2 ± 2.3 11.2 ± 0.8	11.8 ± 1.8 14.9 ± 3.3	10.8 ± 1.1 7.2 ± 0.6[b, c]	– 6.2 ± 0.4[b, c]	12.4 ± 3.2 11.6 ± 2.9	11.8 ± 0.8 10.7 ± 1.1	5.5 ± 0.5 12.3 ± 2.1*	5.7 ± 0.3 5.0 ± 0.3[b,c]	– 5.0 ± 0.4[b,c]
18:3n-3/18:2n-6	0.3 ± 0.1 0.6 ± 0.2	0.7 ± 0.2 0.7 ± 0.03	0.5 ± 0.04 0.7 ± 0.1	0.5 ± 0.05 0.2 ± 0.1[b, c,*]	– 0.1 ± 0.02[b, c]	0.6 ± 0.3 0.2 ± 0.07	0.3 ± 0.04 0.4 ± 0.03	0.2 ± 0.02 0.4 ± 0.03*	0.2 ± 0.02 0.5 ± 0.07	– 0.5 ± 0.2
16:0/18:1n-9	3.3 ± 0.4 2.7 ± 0.3	2.7 ± 0.04 2.3 ± 0.3	3.9 ± 0.2 2.8 ± 0.2*	4.2 ± 0.3 2.1 ± 0.3*	– 2.0 ± 0.05[c]	2.1 ± 0.5 2.1 ± 0.2	1.1 ± 0.01 1.1 ± 0.1[a]	1.3 ± 0.1 1.3 ± 0.1[a]	1.4 ± 0.03 1.3 ± 0.04[a,*]	– 0.9 ± 0.1[a,c,d]
22:1n-11/20:1n-9	0.2 ± 0.02 0.4 ± 0.08	0.2 ± 0.04 0.3 ± 0.07	0.3 ± 0.02 0.14 ± 0.02	0.3 ± 0.02 0.4 ± 0.1	– 0.4 ± 0.1	0.6 ± 0.1 0.8 ± 0.2	0.8 ± 0.1 0.7 ± 0.1	0.8 ± 0.1 0.6 ± 0.1	0.8 ± 0.1 1.1 ± 0.1[b,c,*]	– 1.1 ± 0.1[b,c]

Примечание. НЖК, МНЖК, ПНЖК – ненасыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные жирные кислоты; над чертой – значения показателей у рыб из Конгсфьорда, под чертой – у рыб из Рипфьорда. Отличия достоверны при $p \le 0.05$ от молоди на стадии развития: [a]L1, [b]L2, [c]L3, [d]L4; *в сравнении с Конгсфьордом. "–" – данные отсутствуют.

ный вид *C. hyperboreus* встречался в небольших количествах.

В мышцах молоди лептоклина из Рипфьорда в отличие от рыб из Конгсфьорда в процессе роста и развития в составе ТАГ не происходит значительного повышения содержания 20:1n-9 и 22:1n-11 и, кроме того, показано более высокое содержание других кислот – 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 (особенно у молоди на стадиях развития L4 и L5). Следует отметить, что показатель соотношения 22:1n-11/20:1n-9 в ТАГ изменяется в процессе роста и развития молоди из Рипфьорда. На стадиях L1–L3 он составляет 0.6–0.8, а на L4 и L5 – 1.1. Значения соотношения этих кислот у представителей рода *Calanus* различаются следующим образом: *C. finmarchicus* (<1) < *C. glacialis* (≤1) < *C. hyperboreus* (>1) (Scott et al., 2002). Полученные нами данные могут указывать на присутствие копепод *C. hyperboreus* в питании придонной молоди лептоклина в Рипфьорде в отличие от молоди в Конгсфьорде, у которой вышеуказанное соотношение не превышало 0.8. Повышение содержания ЖК 22:1n-11 и 20:1n-9 в процессе развития только у молоди лептоклина из Конгсфьорда может свидетельствовать о возможной избирательности в отношении объектов питания (Copepoda), их доступностью и обилием в этом заливе в отличие от Рипфьорда. Идентификация корма рыбами обычно происходит по особым химическим или визуальным раздражителям. Некоторые метаболиты – свободные аминокислоты, нуклеотиды, нуклеозиды и основания аммония, выделяемые организмами, являющимися добычей молодых морских и пресноводных рыб, – считаются мощными индукторами их пищевого поведения (Kolkovski, 2008).

Более высокое содержание жирных кислот 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 у молоди лептоклина из Рипфьорда, особенно на переходной (L4) и придонной (L5) стадиях развития, может быть связано с их дополнительным поступлением при питании. Так, ЖК 18:1n-9 может синтезироваться в организме рыб, но значимые её количества также поступают и с кормовыми объектами, в том числе с зоопланктоном (Tocher, 2003; Dalsgaard et al., 2003). Наряду с веслоногими ракообразными рода *Calanus* массовыми в точках сбора проб в летний период также были веслоногие ракообразные *Oithona similis* (Oithonidae). Эти мелкие ракообразные из акватории арх. Шпицберген в течение всего года характеризуются высоким содержанием кислоты 18:1n-9 (Lischka, Hagen, 2007). Взрослые особи лептоклина пятнистого, ведущие придонный образ жизни, имеют высокое содержание МНЖК 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 (Мурзина, 2010) за счёт питания преимущественно мелкими ракообразными и полихетами, характеризующимися высоким количеством этих кислот, которые поступают с планктоном и бактериями при питании (Dalsgaard et al., 2003). Для морских полихет холодных вод, например *Pectinaria gouldii*, показано повышенное содержание ЖК 16:1n-7, поступающей по пищевой цепи от диатомовых водорослей (Copeman, Parrish, 2003). Высокое содержание 16:1n-7 обнаружено у ледовых диатомовых водорослей *Nitzschia frigida* в Конгсфьорде (McMahon et al., 2006). Соответственно ЖК 18:1n-9, 16:1n-7 и 18:1n-7 могут поступать дополнительно в организм молоди лептоклина в Рипфьорде по пищевой цепи с зоопланктоном или в составе бактериальной массы. Можно также предположить, что уже на стадиях развития L4 и L5 молодь лептоклина из Рипфьорда (как и взрослые особи) начинает питаться полихетами, с которыми поступают указанные ЖК.

Таким образом, полученные данные по содержанию ЖК ОЛ, а также структурных ФЛ и запасных ТАГ на разных стадиях развития молоди лептоклина пятнистого позволили выявить динамику содержания ЖК в раннем постэмбриональном развитии вида в летний период, а также установить специфические особенности жирнокислотного профиля молоди из Конгсфьорда и Рипфьорда в зависимости от условий окружающей среды (температуры и, в особенности, кормовой базы). У молоди лептоклина из Рипфьорда по сравнению с рыбами из Конгсфьорда в процессе роста и развития не повышается содержание жирных кислот 20:1n-9 и 22:1n-11, биомаркерных для калянусов. Также у молоди из Рипфьорда на стадиях развития L4 и L5 отмечено более высокое содержание других кислот – 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7. Полученные данные указывают на различия в питании молоди лептоклина в исследованных заливах и отражают трофоэкологические взаимоотношения вида со средой обитания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта Президента РФ МК-2188.2020.4 и частично в рамках государственных заданий КарНЦ РАН № 0218–2019–0076, FMEN-2022-0006 (№ г.р. 122032100052-8). Работа Й. Берге и С. Фальк-Петерсена была поддержана проектами ArcticABC (№ 244319) и Deep Impact (№ 300333), финансируемыми Исследовательским советом Норвегии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронин В.П., Мурзина С.А., Нефедова З.А. и др. 2021. Сравнительно-видовая характеристика липидов и их динамика в процессе эмбрионального и раннего постэмбрионального развития атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) // Онтогенез. Т. 52. № 2. С. 108–119.
https://doi.org/10.31857/S0475145021020099

Кабаков Р.И. 2014. R в действии. Анализ и визуализация данных в программе R. М.: ДМК Пресс, 588 с.

Кауфман З.С. 2015. Адаптация гидробионтов к существованию в условиях высоких широт // Тр. КарНЦ РАН.

№ 1. С. 3–19.
https://doi.org/10.17076/eco6

Мурзина С.А. 2010. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* F. северо-западного побережья о. Шпицберген: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: КГПА, 26 с.

Мурзина С.А. 2019. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 46 с.

Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р. и др. 2009. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. Т. 40. № 3. С. 208–214.

Нельсон Дж.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Либроком, 880 с.

Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А. и др. 2015. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. № 3. С. 206–206.
https://doi.org/10.7868/S0367059715030087

Немова Н.Н., Рендаков Н.Л., Пеккоева С.Н. и др. 2018. Динамика уровня эстрадиола в ходе метаморфоза люмпена пятнистого (*Leptoclinus maculatus*, Fries, 1838), о-в Западный Шпицберген // Докл. РАН. Т. 482. № 2. С. 228–230.
https://doi.org/10.31857/S086956520003209-2

Немова Н.Н., Пеккоева С.Н., Воронин В.П. и др. 2021. Сравнительное исследование содержания липидов у молоди *Leptoclinus maculatus* из Конгсфьорда и Рипфьорда арх. Шпицберген // Там же. Т. 501. С. 563–568.
https://doi.org/10.31857/S2686738921060135

Пеккоева С.Н. 2018. Изменение липидного состава мышц и липидного мешка представителя арктической ихтиофауны люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* в постэмбриональном развитии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ИЭФБ РАН, 23 с.

Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А. и др. 2017. Экологическая роль липидов и жирных кислот в раннем постэмбриональном развитии люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) в зимний период // Экология. № 3. С. 186–190.
https://doi.org/10.7868/S0367059717030131

Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А. и др. 2019. Жирнокислотный состав структурных и энергетических липидов мышц молоди люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (арх. Шпицберген) // Журн. эвол. биохимии и физиологии. Т. 55. № 2. С. 97–103.
https://doi.org/10.1134/S0044452919020086

Цыганов Э.П. 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лаб. дело. № 8. С. 490–493.

Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 283 с

Antonny B., Vanni S., Shindou H., Ferreira T. 2015. From zero to six double bonds: phospholipid unsaturation and organelle function // Trends Cell Biol. V. 25. № 7. P. 427–436.
https://doi.org/10.1016/j.tcb.2015.03.004

Arctic Marine Zooplankton. 2018. AB320/820 Cruise report 2018 / Ed. Daase M. Svalbard: UNIS, 116 p.

Berge J., Daase M., Renaud P.E. et al. 2015. Unexpected levels of biological activity during the polar night offer new perspectives on a warming Arctic // Curr. Biol. V. 25. № 19. P. 2555–2561.
https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.024

Copeman L.A., Parrish C.C. 2003. Marine lipids in a cold coastal ecosystem: Gilbert Bay, Labrador // Mar. Biol. V. 143. №. 6. P. 1213–1227.
https://doi.org/10.1007/s00227-003-1156-y

Cottier F. 2005. Water mass modification in an Arctic fjord through cross-shelf exchange: the seasonal hydrography of Kongsfjorden, Svalbard // J. Geophys. Res. Oceans. V. 110. № C12. Article C12005.
https://doi.org/10.1029/2004JC002757

Dalsgaard J., St John M., Kattner G. et al. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // Adv. Mar. Biol. V. 46. P. 225–340.
https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7

Falk-Petersen S., Falk-Petersen I.-B., Sargent J.R. 1986. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish *Lumpenus maculatus* Fries // Sarsia. V. 71. № 1. P. 1–6.
https://doi.org/10.1080/00364827.1986.10419666

Falk-Petersen S., Hopkins C.E., Sargent J.R. 1990. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Proc. 24th European Mar. Biol. Symp. “Trophic relationships in the Marine Environment”. Aberdeen: AUP. P. 315–333.

Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. V. 226. № 1. P. 497–509.
https://doi.org/10.1016/s0021-9258%2818%2964849-5

Graeve M., Lundberg M., Boer M. et al. 2008. The fate of dietary lipids in the Arctic ctenophore *Mertensia ovum* (Fabricius, 1780) // Mar. Biol. V. 153. № 4. P. 643–651.
https://doi.org/10.1007/s00227-007-0837-3

Kattner G., Hagen W. 1995. Polar herbivorous copepods – different pathways in lipid biosynthesis // J. Mar. Sci. V. 52. № 3–4. P. 329–335.
https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80048-4

Kolkovski S. 2008. Advances in marine fish larvae diets // Proc. IX Simposio Internacional de Nutrición Acuícola “Avances en Nutrición Acuícola IX”. Monterrey: Universidad Autónoma de Nuevo León. P. 20–45.

Lee R., Hagen W., Kattner G. 2006. Lipid storage in marine zooplankton // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 307. P. 273–306.
https://doi.org/10.3354/meps307273

Lischka S., Hagen W. 2007. Seasonal lipid dynamics of the copepods *Pseudocalanus minutus* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // Mar. Biol. V. 150. № 3. P. 443–454.
https://doi.org/10.1007/s00227-006-0359-4

Lloret J., Shulman G., Malcolm Love R. 2014. Conditions and health indicators of exploited marine fish. Oxford: Wiley Blackwell, 262 p.

McMahon K.W., Ambrose Jr.W.G., Johnson B.J. et al. 2006. Benthic community response to ice algae and phytoplankton in Ny Ålesund, Svalbard // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 310. P. 1–14.
https://doi.org/10.3354/meps310001

Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. 2011. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Mar. Biodivers. V. 41. № 1. P. 109–140. https://doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z

Meyer Ottesen C.A., Haakon H., Schou Christiansen J., Falk-Petersen S. 2011. Early life history of the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // Ibid. V. 41. № 3. P. 383–394. https://doi.org/10.1007/s12526-010-0079-3

Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A. et al. 2020. Tiny but Fatty: Lipids and Fatty Acids in the Daubed Shanny (*Leptoclinus maculatus*), a Small Fish in Svalbard Waters // Biomolecules. V. 10. № 3. Article 368. https://doi.org/10.3390/biom10030368

Murillo E., Rao K.S., Armando A.D. 2014. The lipid content and fatty acid composition of four eastern central Pacific native fish species // J. Food Compos. Anal. V. 33. № 1. P. 1–5. https://doi.org/10.1016/j.jfca.2013.08.007

Parrish C.C. 2009. Essential fatty acids in aquatic food webs // Lipids in aquatic ecosystems. N.Y.: Springer. P. 309–326.

Pekkoeva S.N., Murzina S.A., Nefedova Z.A. et al. 2020. Fatty acid composition of the postlarval daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) during the polar night // Polar Biol. V. 43. № 6. P. 657–664. https://doi.org/10.1007/s00300-020-02669-4

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. http://www.r-project.org/index.html. Version 12/2021

Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V. et al. 1995. Dietary origins and functions of longchain (n–3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // J. Mar. Biotechnol. V. 3. № 1. P. 26–28

Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. 2002. The lipids // Fish Nutrition. San Diego: Academic Press. P. 181–257.

Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R. 2002. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 235. P. 127–134. https://doi.org/10.3354/meps235127

Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fish. Sci. V. 11. № 2. P. 107–184. https://doi.org/10.1080/713610925

Wang C., Shi L., Gerland S. et al. 2013. Spring sea-ice evolution in Rijpfjorden (80 N), Svalbard, from in situ measurements and ice mass-balance buoy (IMB) data // Ann. Glaciol. V. 54. № 62. P. 253–260. https://doi.org/10.3189/2013AoG62A135

Zhang H., Zhao H., Zhang Y. et al. 2018. Characterization of positional distribution of fatty acids and triacylglycerol molecular compositions of marine fish oils rich in omega-3 polyunsaturated fatty acids // BioMed Res. Int. V. 2018. Article ID 3529682. https://doi.org/10.1155/2018/3529682

EDN: JZQZKD
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 664–669

УДК 597.556.253.577.15

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У МОЛОДИ ТРЁХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (GASTEROSTEIDAE) ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ БЕЛОГО МОРЯ

© 2022 г. М. В. Чурова[1], *, Н. С. Шульгина[1], М. Ю. Крупнова[1], М. А. Родин[1], Н. Н. Немова[1]

[1]*Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия*

**E-mail: mchurova@yandex.ru*

Поступила в редакцию 09.09.2021 г.
После доработки 31.01.2022 г.
Принята к публикации 10.02.2022 г.

Исследована активность ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром *c* оксидазы, лактатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, альдолазы) у молоди трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из разных биотопов Белого моря (губа Сельдяная, пролив Сухая Салма и лагуна Колюшковая). Установлено, что особи колюшки из разных биотопов различаются главным образом по уровню анаэробного обмена и степени использования углеводов в процессах гликолиза и биосинтеза в органах. Полученные результаты указывают на адаптивные механизмы перестройки метаболических путей энергетического обмена в зависимости от условий обитания в разных биотопах (температура, кормовая база).

Ключевые слова: трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, молодь, ферменты энергетического обмена, биотопы Кандалакшского залива Белого моря.

DOI: 10.31857/S0042875222040063

Одним из важнейших доминирующих видов промежуточного уровня трофической цепи Белого моря является колюшка трёхиглая *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, которая способна успешно адаптироваться к новым условиям при смене мест обитания в ходе нерестовых миграций из открытого моря в прибрежные биотопы, различающиеся гидрологическими и трофоэкологическими условиями (Hendry et al., 2013; Доргам и др., 2018). Наиболее привлекательными для нереста колюшки являются мелководные биотопы с густыми зарослями растительности и хорошо закрытые от волнового воздействия (Доргам и др., 2018). К таким биотопам в Кандалакшском заливе Белого моря относятся губа Сельдяная и лагуна Колюшковая, производители занимают их в первую очередь, а численность молоди в этих местах сравнительно высокая – 20–40 экз/м^2 (Rybkina et al., 2017). Однако типичными и многочисленными в районе исследования (Кандалакшский залив) являются более открытые и менее прогреваемые биотопы с разреженной растительностью, такие как пролив Сухая Салма (Доргам и др., 2018).

Известно, что условия обитания, в которых проходит развитие икры и мальков, влияют на уровень обменных процессов в организме, определяющих процессы роста и развития рыб, что в дальнейшем приводит к формированию физиолого-биохимической и размерной разнокачественности в популяции (Дгебуадзе, 2001; Озернюк, 2011). Одним из важнейших биохимических факторов, определяющих функциональную активность клеток в процессе роста и развития рыб и в адаптациях метаболизма, является уровень энергетического обмена (Озернюк, 1985). На основании изменений активности ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена можно сделать вывод о некоторых метаболических особенностях организма рыб, способствующих их росту и формированию адаптационного потенциала жизнедеятельности в конкретных условиях водной среды (Чурова и др., 2011; Мещерякова и др., 2013). Ранее мы установили некоторые вариации в активности ферментов энергетического обмена в органах взрослых особей колюшки, приходящей на нерест в разные биотопы Белого моря. Эти вариации, вероятнее всего, были связаны с различиями в кормовой базе и солёностном режиме (Чурова и др., 2018). Есть данные, указывающие на различия по показателям липидного и белкового обмена у мальков колюшки из разных биотопов Белого моря (Мурзина и др., 2017; Lajus et al., 2020). Исследование показателей энергетического обмена у колюшки на ранних стадиях развития дополнит имеющиеся данные по биохимическому статусу молоди и роли метаболических превращений в формировании физиолого-биохи-

Таблица 1. Характеристика районов отлова трёхиглых колюшек *Gasterosteus aculeatus* (по: Rybkina et al., 2016; Доргам и др., 2018; Lajus et al., 2020)

Параметр	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
Координаты	66°33′81″ с.ш. 33°62′25″ в.д.	66°31′33″ с.ш. 33°64′60″ в.д.	66°31′17″ с.ш. 33°64′74″ в.д.
Температура воды, °С:			
31.07.2017 г.	13	15	13
18.08.2017 г.	14	15	14
Общая характеристика	Треугольная губа с широким входом и мелководной вершиной. Максимальная глубина около 3 м	Площадь поверхности – 0.064 км^2. Соединена с морем только в полную воду. Максимальная глубина до 4 м, средняя глубина 1.5 м	Типичный для района исследований прибрежный биотоп с уклоном дна 6–8 см/м
Солёностный режим	Распреснение практически отсутствует	Слабое распреснение за счёт изоляции и атмосферных осадков	Среднее распреснение (влияние стока р. Кереть)
Водная растительность	Фукоиды на литорали, очень густая зостера *Zostéra marína* на большей части акватории. Биомасса зостеры до 1 кг/м^2 сухого вещества и проективное покрытие до 100%	Нитчатые водоросли и в районе пролива – зостера (биомасса до 100 г/м^2 сухого вещества и проективное покрытие 0–30%)	Фукоиды на литорали, глубже – разреженная зостера (1–3 побега на м^2 и биомасса до 3 г/м^2 сухого вещества)
Зоопланктон	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами	Сильно обеднённый видовой состав с преобладанием *Acartia longiremis*	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами
Объекты питания молоди колюшки	Доминирование копепод *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*, инфузория *Helicostomella subulata*. Oligochaeta и Orthocladiinae	Преимущественное доминирование копеподы *Acartia longiremis*. Oligochaeta и Orthocladiinae	Нет данных

мической разнокачественности, стратегии широкого расселения и в выживании этих видов в неоднородной среде Белого моря.

Цель работы – изучить активность ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром *c* оксидазы, лактатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы и альдолазы) в органах молоди трёхиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в Кандалакшском заливе Белого моря в трёх районах нереста трёхиглой колюшки: губе Сельдяная, лагуне Колюшковая, проливе Сухая Салма (табл. 1). Молодь колюшки отлавливали на нерестилищах 31.07 и 18.08.2017 г. закидным неводом длиной 7.5 м и высотой 1.5 м в пределах 30 м от береговой линии. Образцы замораживали в жидком азоте и в нём хранили до начала анализа. Общая длина (*TL*) и масса исследованных особей представлены в табл. 2.

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена, учитывая маленькие размеры особей, определяли во всем организме молоди (без хвостового плавника). Активность цитохром *c* оксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1) определяли по методу Смита (Smith, 1955), измеряя увеличение количества окисленного цитохрома *c*. Общую активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФДГ, 1.1.1.49) определяли, измеряя количества восстановленных никотинамидадениндинуклеотида и никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФН) по общепринятым методикам (Кочетов, 1980). Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Бека в модификации Ананьева и Обуховой (Колб, Камышников, 1976). Активность ферментов выражали в мкмоль/мин/г белка. Концентрацию белка определяли методом Брэдфорда (Bradford, 1976). Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра КарНЦ РАН.

Таблица 2. Длина (*TL*) и масса молоди трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из разных биотопов Белого моря (в каждой выборке 10 экз.)

Лагуна Колюшковая		Губа Сельдяная		Пролив Сухая Салма	
TL, см	Масса, г	*TL*, см	Масса, г	*TL*, см	Масса, г
31.07.2017 г.					
1.520–1.880 / 1.619 ± 0.069**	0.046–0.091 / 0.061 ± 0.005*	1.290–1.360 / 1.333 ± 0.015	0.018–0.031 / 0.023 ± 0.005	1.680–1.960 / 1.818 ± 0.032*	0.047–0.107 / 0.072 ± 0.007*
18.08.2017 г.					
1.810–2.120 / 2.003 ± 0.033	0.067–0.125 / 0.098 ± 0.006	1.790–2.220 / 2.015 ± 0.052	0.052–0.114 / 0.087 ± 0.007		

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка; различия достоверны при $p < 0.05$: * по сравнению с особями из губы Сельдяная в день отбора проб, ** по сравнению с особями из прол. Сухая Салма в день отбора проб.

Статистический анализ результатов проводили с применением критерия Краскела–Уоллиса и последующим сравнением выборок с использованием критерия Манна–Уитни. Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ активности ферментов энергетического и углеводного обмена позволяет оценить важнейшие процессы образования энергии – аэробного синтеза аденозинтрифосфата (АТФ) (ЦО) (Goolish, Adelman, 1987), анаэробного гликолиза (ЛДГ) (Gauthier et al., 2008), а также участие углеводов в процессах образования энергии и синтезе различных промежуточных соединений (альдолаза, Г6ФДГ) (Tian et al., 1998; Johansen, Overturf, 2006). Особи из всех трёх местообитаний, пойманные в июле, по уровню активности ЦО и альдолазы между собой не различались (рисунок, а, б), что указывает на отсутствие между ними различий по уровню аэробного обмена и степени использования углеводов в этот период. При этом обнаружена достоверно более высокая активность ЛДГ у особей из прол. Сухая Салма по сравнению с молодью из лаг. Колюшковая (рисунок, в). Активность ЛДГ является индикатором анаэробного обмена (гликолиза) в мышцах, глюконеогенеза в печени, показателем баланса между аэробным и анаэробным метаболизмом (Somero, Childress, 1980). Учитывая наличие положительной корреляции активности данного фермента с размерами особей (табл. 3), полученный результат можно объяснить участием этого фермента в анаэробном гликолизе, который является главным процессом энергообеспечения белых мышц при интенсивных сокращениях (рывковых движениях) (Goolish, 1991; Davies, Moyes, 2007; Чурова и др., 2011). Можно также предположить, что более высокая активность ЛДГ у особей из пролива по сравнению с молодью из лагуны связана прежде всего с размерами рыб: особи из пролива крупнее по длине и массе (табл. 2) и, как следствие, энергозатраты в виде АТФ на интенсивную плавательную активность у них выше. Нельзя исключать и связь высокой активности ЛДГ с подвижностью особей, которая может быть различной в зависимости от условий обитания в биотопах (растительность, наличие хищников) (Демчук и др., 2018; Доргам и др., 2018). Ранее было показано, что уровень активности ЛДГ отражает степень физической активности рыб и особенности их плавания (Drazen, Seibel, 2007). Прол. Сухая Салма характеризуется разреженными зарослями зоостеры *Zostéra marína* и фукоидов, в то время как лаг. Колюшковая и губа Сельдяная отличаются густой растительностью (заросли нитчатки и зоостеры в лагуне и заросли зоостеры в губе), предоставляющей благоприятные кормовые условия и укрытия для молоди (Доргам и др., 2018). Кроме того, в лаг. Колюшковая практически отсутствуют хищники (Демчук и др., 2018). Учитывая эти характеристики биотопов, можно предположить, что особи из прол. Сухая Салма по сравнению с особями из лагуны более подвижны в процессе избегания хищников и конкуренции за укрытия.

Молодь колюшки из губы Сельдяная отличалась от особей других биотопов более высокой активностью Г6ФДГ в тканях (рисунок, г). Г6ФДГ является ключевым ферментом пентозо-фосфатного пути, в котором происходит образование пентоз и генерируется восстановитель в форме НАДФН, использующийся в реакциях биосинтеза жирных кислот, стероидных гормонов, холестерина, сфинголипидов (Tian et al., 1998). Поскольку уровень аэробного и анаэробного обмена у особей между биотопами не различался, высокая активность Г6ФДГ может указывать на повышение степени использования углеводов в процессах биосинтеза у молоди из губы Сельдяная. Эти данные, а также сравнительно маленькие размеры особей (*TL* 1.333 ± 0.015 см) из данного биото-

Таблица 3. Коэффициент корреляции значений активности лактатдегидрогеназы с массой и длиной молоди трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*

Место сбора проб	Параметр	31.07.2017 г.	18.08.2017 г.
Лагуна Колюшковая	Масса	0.47*	0.62*
	Длина	0.11	0.51*
Губа Сельдяная	Масса	0.59*	0.65*
	Длина	0.57*	0.65*
Пролив Сухая Салма	Масса	0.62*	
	Длина	0.65*	

Примечание. * Значения коэффициента корреляции достоверны ($p < 0.05$).

па (табл. 2) позволяют предположить, что обнаруженные различия могут быть связаны с особенностями питания особей на данной стадии развития в исследуемых биотопах. Так, было показано (Demchuk et al., 2015), что у мальков колюшки при достижении размеров тела 15 мм происходит переключение с одних объектов питания на другие. Качественный состав пищи также может влиять на различия в процессах биосинтеза, в частности липогенеза (Мурзина и др., 2017).

Различия по размерам молоди колюшки между биотопами в июле (табл. 2) связаны, скорее всего, со сроками нереста производителей и вылупления молоди: более высокая температура в лагуне могла привести к раннему нересту и к более быстрому развитию молоди (Lajus et al., 2020). В августе выборки из лагуны и губы Сельдяная практически однородны, это может быть следствием того, что более крупные особи, достигшие порогового миграционного размера 20–24 мм, покинули прибрежные районы (Lajus et al., 2020). Этим, скорее всего, объясняется и малое количество колюшки в прол. Сухая Салма в августе (Lajus et al., 2020).

Различия в уровне энергетического обмена у особей, развивающихся в биотопах лаг. Колюшковая и губа Сельдяная, в августе были очевидны: уровни активностей ферментов ЦО, ЛДГ и альдолазы были достоверно выше у молоди из лаг. Колюшковая (рисунок, а, б, г). Результаты свидетельствуют о сравнительно высоком уровне энергетиче-

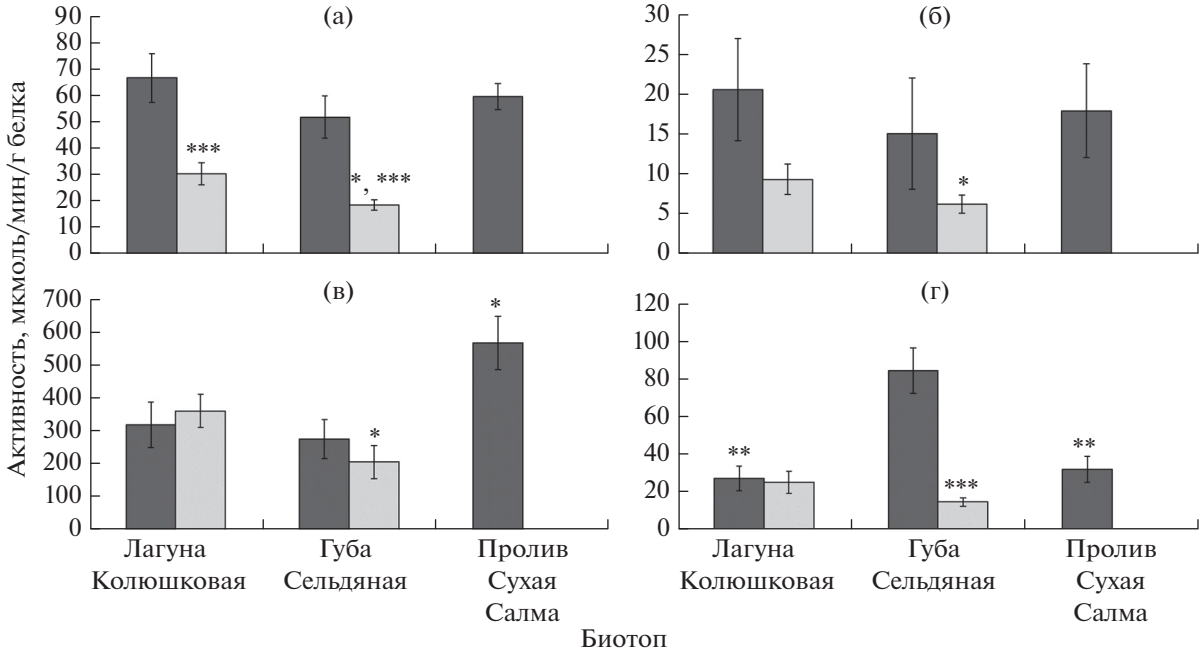


Рис. 1. Относительная активность ферментов мальков колюшки *Gasterosteus aculeatus* из разных биотопов Белого моря: а – цитохром *c* оксидаза, б – лактатдегидрогеназа, в – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, г – альдолаза; (■) – 31.07.2017 г., (■) – 18.08.2017 г., (I) – стандартная ошибка. Различия достоверны при $p < 0.05$: * между особями из разных биотопов в сравнении с особями из лагуны Колюшковая, ** между особями из разных биотопов в сравнении с особями из губы Сельдяная, *** по сравнению с особями, пойманными 31.07.2017 г.

ского обмена у молоди в условиях повышенных температур в лагуне (табл. 1). Можно полагать, что у мальков колюшки из лагуны преобладает использование углеводов в энергетическом обмене, что в свою очередь может быть связано с различиями количественного и качественного состава кормовой базы. Лагуна отличается от других биотопов более бедным видовым составом пищевых объектов с преобладанием *Acartia longiremis*, а в губе Сельдяная питание более разнообразное, при этом основными объектами являются *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica* (Rybkina et al., 2016; Доргам и др., 2018). Различия в кормовой базе и температурных условиях способствуют вариациям липидного состава тканей рыб из разных биотопов (Мурзина и др., 2017). Так, у молоди из губы Сельдяная обнаружено более высокое содержание запасных липидов (триацилглицеролов) и соответственно показателей отношений запасных липидов к структурным, что обеспечивает создание энергетических резервов в форме триацилглицеролов. Таким образом, согласно вышеуказанным данным и нашим результатам особи из разных местообитаний могут различаться по соотношению энергетических субстратов, используемых в аэробном и анаэробном обмене.

Ранее полученные результаты исследования активности ферментов у взрослых особей колюшки в нерестовый период указывают на различия активности альдолазы, которая ниже у особей из лагуны по сравнению с другими биотопами, что свидетельствует о снижении степени использования углеводов в энергетическом обмене (Чурова и др., 2018). Характер изменчивости активности альдолазы как у молоди, так и у взрослых особей из лагуны по сравнению с другими биотопами, вероятно, связан с особенностями кормовой базы на разных стадиях развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Условия обитания на нерестилищах, различающихся солёностью, температурой, кормовой базой и другими факторами, определяют различия в сроках вылупления молоди, темпах эмбрионального и личиночного развития рыб, что может быть одной из причин формирования неоднородной по размерам и физиолого-биохимическим характеристикам популяции колюшки. Об этом свидетельствуют обнаруженные у молоди колюшки из разных биотопов Белого моря, отобранной в разные летние месяцы, различия в активности ферментов энергетического и углеводного обмена. Эти различия позволяют оценить процессы образования энергии с участием аэробного синтеза АТФ, анаэробного гликолиза и уровень использования углеводов на путях образования энергии, а также при синтезе различных промежуточных соединений. Результаты, полученные для мальков в июле, указывают на адаптивные механизмы энергетического обмена к условиям обитания у разных по размерам особей. В августе при сравнении одинаковых по размерным характеристикам особей различия в уровне аэробного и анаэробного обмена, интенсивности использования углеводов были обусловлены, по-видимому, главным образом температурой и составом кормовой базы. Результаты проведённых исследований наряду с данными по липидному статусу молоди колюшки из разных биотопов (Мурзина и др., 2017) позволяют сделать заключение о том, что условия, складывающиеся в разных биотопах (нерестилищах) Белого моря, обусловливают различия в энергетическом обмене трёхиглых колюшек, что в конечном счёте направлено на их адаптацию к существенным затратам энергии на обеспечение процессов миграции, смены кормовой базы, созревания половых продуктов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам ЗИН РАН Т.С. Ивановой и М.В. Иванову и сотруднику СПбГУ Д.Л. Лайусу за организацию полевых работ и помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Научные исследования выполнены в рамках государственного задания КарНЦ РАН № FMEN-2022-0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.

Демчук А.С., Иванов М.В., Иванова Т.С. и др. 2018. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Тр. КарНЦ РАН. № 4. С. 42–58. https://doi.org/10.17076/them818

Доргам А.С., Головин П.В., Иванова Т.С. и др. 2018. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста // Там же. № 4. С. 59–73 https://doi.org/10.17076/them819

Колб В.Г., Камышников В.С. 1976. Клиническая биохимия. Минск: Беларусь, 311 с.

Кочетов Г.А. 1980. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 272 с.

Мещерякова О.В., Чурова М.В., Немова Н.Н. 2013. Межвидовые, возрастные и половые различия в активности цитохром с оксидазы белых мышц рыб из водоемов Северо-Запада России // Тр. КарНЦ РАН. № 3. С. 136–143.

Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н. и др. 2017. Вариации некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря // Уч. зап. ПетрГУ. № 8 (169). С. 21–27.

Озернюк Н.Д. 1985. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 175 с.

Озернюк Н.Д. 2011. Адаптационные особенности энергетического метаболизма в онтогенезе рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 235–240.

Чурова М.В., Мещерякова О.В., Немова Н.Н. 2011. Взаимосвязь активности ферментов энергетического обмена с темпами роста и размерами рыб // Уч. зап. ПетрГУ. № 4 (117). С. 31–37.

Чурова М.В., Шульгина Н.С., Немова Н.Н. 2018. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в органах колюшки из разных биотопов Белого моря в период нереста // Докл. РАН. Т. 482. № 1. С. 111–113 https://doi.org/10.31857/S086956520003148-5

Bradford M.M. 1976. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. V. 72. № 1–2. P. 248–254.
https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999

Davies R., Moyes C.D. 2007. Allometric scaling in centrarchid fish: origins of intra- and inter-specific variation in oxidative and glycolytic enzyme levels in muscle // J. Exp. Biol. V. 210. № 21. P. 3798–3804.
https://doi.org/10.1242/jeb.003897

Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T. et al. 2015. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 95. № 8. P. 1635–1643.
https://doi.org/10.1017/S0025315415000569

Drazen J.C., Seibel B.A. 2007. Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes // Limnol. Oceanogr. V. 52. № 5. P. 2306–2316.
https://doi.org/10.2307/4502378

Gauthier C., Campbell P., Couture P. 2008. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. V. 151. № 4. P. 526–532.
https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.07.010

Goolish E.M., Adelman I.R. 1987. Tissue specific cytochrome *c* oxidase activity in largemouth bass: the metabolic cost of feeding and growth // Physiol. Zool. V. 60. № 4. P. 454–464.
https://doi.org/10.1086/physzool.60.4.30157907

Goolish E.M. 1991. Aerobic and anaerobic scaling in fish // Biol. Rev. V. 66. № 1. P. 33–56.
https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1991.tb01134.x

Hendry A.P., Peichel C.L., Matthews B. et al. 2013. Stickleback research: the now and the next // Evol. Ecol. Res. V. 15. P. 111–141.

Johansen K.A., Overturf K. 2006. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. V. 144. P. 119–127.
https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2006.02.001

Lajus D., Lysenko L., Kantserova N. et al. 2020. Spatial heterogeneity and temporal dynamics of protein-degrading activity and life-history traits in threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Int. Aquat. Res. V. 12. № 3. P. 161–170.
https://doi.org/10.22034/iar.2020.1894323.1019

Rybkina E.V., Demchuk A.S., Lajus D.L. et al. 2016. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evol. Ecol. Res. V. 17. № 3. P. 335–354.

Rybkina E.V., Ivanova T.S., Ivanov M.V. et al. 2017. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 97. № 7. P. 1437–1445.
https://doi.org/10.1017/S0025315416000825

Smith L. 1955. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. V. 2. N.Y.; London: Intersci. Publ. P. 427–434.
https://doi.org/10.1002/9780470110188.ch13

Somero G.N., Childress J.J. 1980. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger size fish // Physiol. Zool. V. 53. № 3. P. 322–337.
https://doi.org/10.1086/physzool.53.3.30155794

Tian W.N., Braunstein L.D., Pang J. et al. 1998. Importance of glucose-6-phosphate dehydrogenase activity for cell growth // J. Biol. Chem. V. 273. № 17. P. 10609–10617.
https://doi.org/10.1074/jbc.273.17.10609

EDN: NYEZCY
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 670–675

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.5

О НЕКОТОРЫХ МАЛОИЗУЧЕННЫХ РЫБАХ ПРИБРЕЖЬЯ ВЬЕТНАМА

© 2022 г. А. М. Прокофьев*

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

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

Поступила в редакцию 07.02.2022 г.
После доработки 01.03.2022 г.
Принята к публикации 04.03.2022 г.

Приведены сведения о морфологии и распространении *Dunckerocampus pessuliferus* (Syngnathidae), *Satyrichthys rieffeli* (Peristediidae) и *Canthigaster inframacula* (Tetraodontidae). *D. pessuliferus* ранее не был известен в Южно-Китайском море. *S. rieffeli* впервые указывается для ихтиофауны Вьетнама. Уточнены пределы морфологической изменчивости описываемых видов.

Ключевые слова: Syngnathidae, Peristediidae, Tetraodontidae, новые находки, морфологическая изменчивость, Южно-Китайское море.

DOI: 10.31857/S0042875222050186

В 2005–2012 гг. на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического и технологического центра (г. Нячанг) были выполнены траловые съёмки в прибрежье юга Центрального Вьетнама от зал. Ванфонг до зал. Фантьет и в акватории о-вов Фукуи и Кондао, а также у о. Фукуок (крайний юг Вьетнама). Одновременно с проведением тралений были изучены уловы местного промысла на рыбных рынках городов Нячанг, Фантьет, Муйнэ, Кана и на прилегающих островах. В собранной обширной коллекции прибрежных морских рыб, обработка которой до сих пор далека от завершения, оказалось значительное число видов, ранее не отмеченных в фауне страны (Nguyen, 1999). Известно, что биоразнообразие прибрежных морских рыб Вьетнама остаётся в значительной степени недооценённым – для ихтиофауны страны документировано менее половины видов, известных в фауне Южно-Китайского моря (Прокофьев, 2021), при этом ряд определений нуждается в проверке. Настоящее сообщение продолжает серию публикаций, посвящённых уточнению видового разнообразия морской ихтиофауны Вьетнама.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отлавливали донным креветочным тралом кустарного производства шириной раскрытия 6 м и близнецовыми тралами сходной конструкции с шириной раскрытия до 20 м с бортов местных деревянных траулеров. Полный список станций был опубликован ранее (Прокофьев, 2016). В этом списке оказались пропущены сведения о трале № 3 от 10.12.2005 г. (12°09′05″–12°07′04″ с.ш. 109°14′58″–109°16′04″ в.д., глубина 12.8–18.8 м, время траления 11:15–12:20). Часть материала была получена с рынков. Рифовых рыб добывали собственными силами (сачками и удочкой) и выбирали из уловов местного промысла. Рыб фиксировали на месте 6–8%-ным раствором формальдегида, после доставки в Москву в Институт океанологии (ИО) РАН переводили в 70–75%-ный этанол для постоянного хранения. Методика изучения соответствовала общепринятой (Hubbs, Lagler, 1958; Miller, 1967; Dawson, 1985; Randall et al., 2008; Kawai, 2013). Терминология поясков и гребней у Syngnathidae описана ранее (Dawson, 1985). “Соединённым *P*” именуется часть плавника, образованная соединёнными перепонкой лучами; помимо них в плавнике имеются утолщённые свободные (не связанные перепонкой) лучи. В плавниковых формулах соединённые и свободные лучи *P* подсчитаны раздельно. В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *sp.br* и *r.br* – число жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге и лучей жаберной перепонки; *aD*, *aD*1, *aD*2, *aA*, *aV*, *an–A* – соответственно предорсальное, первое и второе предорсальное, преанальное, превентральное расстояния и промежуток между анусом и началом *A*; *ao* и *hr* – длина и максимальная высота рыла; *D–A* – расстояние между началами *D* и *A*; *H* и *w* – максимальная высота и ширина тела; *hD*1, *hD*2 и *hA* – соответственно высота наибольшего колючего и мягкого луча

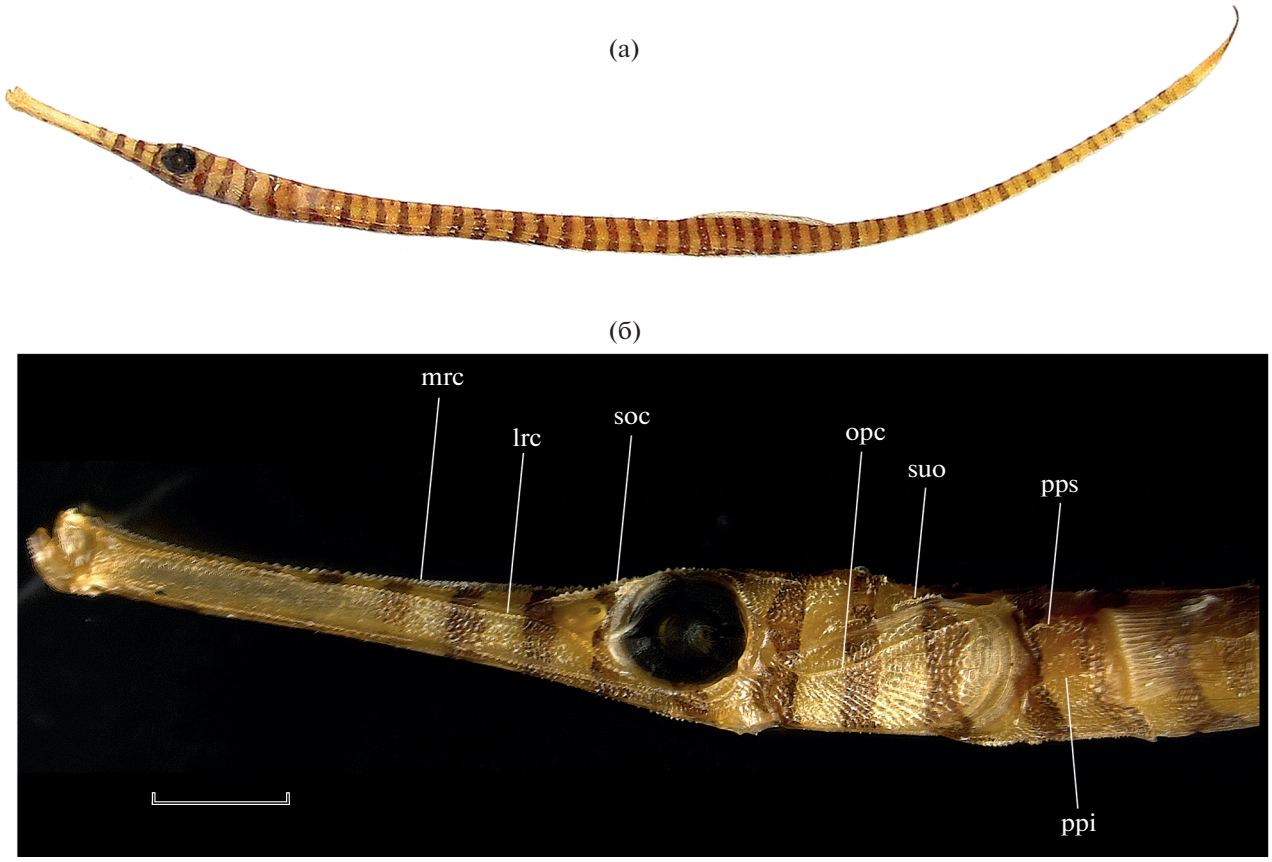


Рис. 1. *Dunckerocampus pessuliferus SL* 60 мм: а – общий вид, б – голова и препекторальная область. Гребни: lrc, mrc – соответственно латеральный и медиальный рыльные, opc – оперкулярный; pps, ppi – соответственно верхний и нижний препекторальные, soc – супраорбитальный, suo – супраоперкулярный. Масштаб: 2 мм.

D и наибольшего луча *A*; *io* и *ir* – ширина костного межглазничного и интерростралного промежутка; *lb*1 и *lb*2 – длина первого и последнего верхнечелюстного усика; *lbr* – высота жаберного отверстия; *lc* и *wc* – длина и максимальная ширина головы; *lcp* и *h* – длина и минимальная высота хвостового стебля; *lD*, *lD*1, *lD*2 и *lA* – длина основания *D*, колючей и мягкой части *D* и основания *A*; *lmx* и *lmd* – длина верхней и нижней челюсти; *lP*, *lPf*1 и *lPf*2 – соответственно длина соединённого *P*, верхнего и нижнего свободного луча *P*; *lV* и *lC* – длина *V* и *C*; *lpop* – длина преоперкулярного шипа; *lro* – длина рострального отростка; *oo* – горизонтальный диаметр глаза; *SL* и *TL* – стандартная и абсолютная длина тела; *wptt* – расстояние между вершинами посттемпоральных шипов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Dunckerocampus pessuliferus Fowler, 1938

(рис. 1)

М а т е р и а л. 1 экз. *SL* 60 мм, Вьетнам, острова в зал. Нячанг, пойман при погружении с аквалангом, получен от сотрудников беспозвоночного сектора Российско-вьетнамского тропического центра без точной этикетки.

О п и с а н и е (рис. 1а). *D* 30, *A* 4, *P* 20, *C* 9. Поясков 18 + 21, из них субдорсальных 2.75 + 4.5; верхний туловищный гребень оканчивается на четвёртом хвостовом пояске, верхний хвостовой – на 16-м туловищном. Рыло укладывается 1.6 раза в длине головы, его высота – 6.8 раза в его длине. Срединный рыльный гребень низкий, протяжённый, оканчивается на вертикали переднего края зрачка, его край мелко зазубренный. Латеральный рыльный гребень соединяется с вентральным костным краем орбиты. Супраорбитальный гребень расположен между шестой и десятой поперечными полосами на голове. Супраоперкулярный гребень слабый и короткий, расположен перед 11-й поперечной полоской. Оперкулярный гребень сильный, в основании изогнут вверх, сзади почти достигает края жаберной крышки. Вниз от него отходят радиально расходящиеся гребешки, несущие мелкие шипики и соединяющиеся друг с другом поперечными гребешками, форми-

Рис. 2. *Satyrichthys rieffeli SL* 80 мм, общий вид: а –сбоку, б – снизу.

руя ячеистую структуру (рис. 1б). В заглазничной части головы (от уровня оперкулярного сустава и 10-й поперечной полоски) проходит медиальный гребень, оканчивающийся на втором туловищном пояске. Обе половины пояска плечевого пояса вентрально сросшиеся, впереди оканчиваются треугольной притуплённой вершиной. Два препекторальных гребня. Второй туловищный поясок в полтора раза длиннее первого (пояска плечевого пояса) и третьего. Латеральный туловищный гребень соединяется с нижним хвостовым. Все гребни на поясках оканчиваются острыми приподнятыми шипами, в основании которых располагается обособленный дополнительный шип меньшего размера, продолжающийся вперёд по ходу гребня в виде узкого шельфа.

Измерения, в % *SL*: *lc* 22.9, *ao* 14.2, *hr* 2.1, *oo* 3.3, *io* 1.7, *H* 2.9, *aD* 55.0, *aA* 50.4, *D–A* 4.6, *lD* 10.8, *lP* 2.5, *lC* 8.3.

Окраска фиксированного экземпляра светлая, желтоватая, с 71 узкой сплошной тёмно-коричневой поперечной полоской от рыла до основания *C* (рис. 1а). Седьмая полоска проходит по переднему краю орбиты, десятая является первой в заглазничной части головы, 13-я пересекает задний край жаберной крышки, 39-я проходит по первому хвостовому пояску. Бóльшая часть поперечных полос, за исключением шести из них на туловищных и передних хвостовых поясках, охватывает поясок сплошным кольцом. Дистальный конец *C* затемнён (за счёт сгущённой точечной меланофорной пигментации), остальные плавники не окрашены.

Замечания. Вьетнамский экземпляр отличается от ранее описанных рыб бóльшим числом поясков – 18 + 21 против 17 + 20 (Dawson, 1985; Winterbottom, 1987; Allen, Kuiter, 2004). Это различие вполне укладывается в рамки индивидуальной изменчивости, известной для других видов рода (Dawson, 1985).

Распространение. Вид долгое время был известен только по голотипу *SL* 120 мм, пойманному в 1908 г. у о-вов Сулу (Филиппины) (Fowler, 1938; Dawson, 1985). Позже он был переописан по двум экземплярам *SL* 120 и 124 мм, собранным близ о-ва Себу (Winterbottom, 1987). Кюйтер (Kuiter, 1998) указывает ареал вида от Филиппин до Западной Австралии и приводит фотографию экземпляра *TL* ~ 120 мм от о-ва Бали (Индонезия). В водах Южно-Китайского моря и в ихтиофауне Вьетнама вид отмечен впервые.

Satyrichthys rieffeli (Kaup, 1859)

(рис. 2)

Материал. 1 экз. *SL* 80 мм, Вьетнам, г. Нячанг, рыбный рынок Бе, креветочный трал, глубина до 100 м, 24.05–19.06.2005 г., сборщик А.М. Прокофьев.

Описание. *D* VII + 16, *A* 17, *P* 13 + 2, *V* I + 5, *C* 5 + 5 (ветвистые), *sp.br* 5 + 1 + 18 (длинные и тонкие), *r.br* 7. Дорсальных щитков 26, дорсолате-

ральных 33, с 23-го по 30-й несут направленные вперёд отростки в основании главного шипа; вентролатеральных щитков 21, вентральных 24 (по два перед анусом и между анусом и началом *A*). Покровные кости и гребни головы в мелких острых бугорках и шипиках. Ростральные отростки длинные, узкие, параллельные друг другу. Маленький непарный носовой шип по средней линии рыла перед лобным скатом, с каждой стороны небольшой посторбитальный шип и сильный, довольно длинный (равняется диаметру глаза), изогнутый назад посттемпоральный шип. Оперкулярный шип с выступом в основании оканчивается немного впереди вершины преоперкулярного шипа. Преоперкулярный шип сильный, умеренно длинный, немного не достигает вершиной середины длины соединённого *P*. Симфиз нижней челюсти не достигает симфиза верхней, обе челюсти без зубов. По две пары верхне- и нижнечелюстных усиков; наружный верхнечелюстной усик с дополнительными ответвлениями по верхнему и нижнему краю, из них первое верхнее длиннее остальных (соизмеримо с длиной внутреннего усика) и отходит на одном уровне с основанием усика. Дополнительные ответвления наружной пары верхнечелюстных усиков не связаны перепонкой с основным стволом. Ложножабра мала, состоит из 13 элементов. Крупная щель позади четвёртой жаберной дуги. Вершина соединённого *P* заходит за начало *A*, конец верхнего (наибольшего) свободного луча *P* не заходит за анус, вершина *V* достигает начала *A*.

Измерения. В % *SL*: *lc* 48.8, *wc* 28.8, *H* 15.0, *w* 12.5, *h* 2.5, *lcp* 11.3, *aD*1 41.3, *aD*2 57.5, *aA* 57.5, *aV* 36.3, *an–A* 2.5, *hD*1 10.0, *hD*2 13.8, *hA* 8.8, *lD*1 10.0, *lD*2 26.3, *lA* 26.3, *lP* 18.8, *lPf*1 16.3, *lPf*2 13.8, *lV* 20.0, *lC* 13.8, *lro* 12.5. В % *lc*: *ao* 33.4, *lro* 25.6, *lpop* 20.5, *ir* 15.4, *oo* 12.8, *io* 15.4, *wc* 59.0, *lmx* 20.5, *lmd* 23.1, *lb*1 7.7, *lb*2 35.9, *wptt* 28.2.

Окраска фиксированного экземпляра светлая, щитки желтоватые, голая кожа чисто-белая; верх и бока головы и туловища, колючая и мягкая части *D* и весь *P* испещрены чёрными пятнышками, крапинами и пестринами, частично сливающимися продольно в дистальной половине *P*; дистальный конец *C* затемнён; *V* и *A* не окрашены. При жизни основной фон окраски рыбы был зеленовато-жёлтый, что отличает этот экземпляр от имеющихся в литературе указаний на красноватый общий тон окраски живых рыб этого вида (Kamohara, 1952). Ротожаберная полость светлая. Усики не пигментированы.

Замечания. У изученного экземпляра насчитывается чуть больше щитков вентрального ряда, чем указано для ранее описанных представителей вида (24 против 20–23) (Kawai, 2013. Tabl. 3). Зеленовато-жёлтый, вместо красноватого, тон окраски, возможно, связан с его ювенильной природой. Вид достигает максимальной *SL* 330 мм (Kamohara, 1952).

Распространение. Вид был известен из вод Японии, Кореи и Китая на юг до Южно-Китайского моря (где указывался от побережья о-ва Борнео (Саравак) и от юга о-ва Тайвань), а также от южного берега о-ва Ява, из Арафурского моря и вод Австралии (Дерби) (Kamohara, 1952; Линдберг, Красюкова, 1975; Kawai, 2013). В ихтиофауне Вьетнама ранее отмечен не был (Nguyen, 1999; Kawai, 2013).

Canthigaster inframacula Allen et Randall, 1977

(рис. 3)

Материал. 2 экз.: *SL* 58 мм, Вьетнам, зал. Ван Фонг, 12°3′–12°30′ с.ш. 109°30′ в.д., глубина 97–119 м, трал № 6, 01.06.2007 г.; *SL* 52 мм, зал. Нячанг, 12°09′–12°06′ с.ш. 109°23′ в.д., глубина 77–80 м, станция 3, 26.11.2005 г. Сборщик А.М. Прокофьев.

Описание[1]. *D* 10 (9), *A* 9, *P* 16, *C* 4 + 5 (главные). Тело сжато с боков, его высота между началом *D* и *A* содержится 3.1 раза в *SL*, максимальная ширина – 1.6 (1.7) раза в высоте тела. Хвостовой стебель укладывается 6.1 (6.5) раза в *SL*, его наименьшая высота – 0.95 (0.88) раза в длине стебля. Голова содержится 2.8 (2.6) раза в *SL*. Рыло длинное, коническое, его верхний профиль слегка вогнутый, длина укладывается 5.7 (5.2) раза в *SL* и 1.9 (2.0) раза в длине головы. Ноздря одна, поровидная, с немного утолщёнными краями. Глаз в 10.6 (9.5) раза меньше *SL* и в 3.8 (3.6) раза меньше длины головы. Межглазничный промежуток вогнут, его ширина содержится 5.8 (7.4) раза в *SL* и 2.1 (2.9) раза в длине головы. Рот конечный, маленький, в каждой челюсти по две зубные пластинки. Верхнечелюстные зубные пластинки полностью видны снаружи; нижнечелюстные – более мелкие, открыты на половину своей длины у экземпляра *SL* 58 мм и совсем не видны у экземпляра *SL* 52 мм. Губы мясистые, папильчатые. Жаберное отверстие мало, вертикальное или косое, его нижний конец находится на уровне девятого (седьмого) луча *P*; верхний конец несёт треугольный мясистый вырост (плохо развит у большего экземпляра), оканчивается на уровне верхнего края основания *P*. Длина жаберного отверстия 23.2 (34.7) раза содержится в *SL* и 8.4 (13.3) раза – в длине головы.

Лучи *D* и *A*, кроме самого переднего, ветвящиеся. Расстояние от вершины рыла до начала *D* и *A* соответственно в 1.5 (1.4) и в 1.3 раза меньше *SL*, длина оснований *D* и *A* укладывается 11.6 (13.9) и 15.5 (13.9) раза в *SL*. Третий (четвёртый) луч *D* наибольший, 7.3 (6.9) раза содержится в *SL*; чет-

[1] Первыми приведены счётные и пластические признаки экз. *SL* 58 мм, за ними в скобках – отличающиеся признаки экз. *SL* 52 мм.

Рис. 3. *Canthigaster inframacula*, общий вид: а – *SL* 58 мм, б – *SL* 52 мм.

вёртый и пятый (пятый и шестой) лучи *A* наибольшие, укладываются 7.7 (6.9) раза в *SL*. Дистальные края *D* и *A* закруглены. Самый верхний луч *P* укорочен, второй луч наибольший, 6.1 (6.5) раза содержится в *SL*, дистальный край этого плавника вогнут. *C* усечённый, 4.1 (3.7) раза укладывается в *SL*; все его главные лучи, кроме самого нижнего, ветвящиеся; краевых (procurrent) лучей 1 + 1, они сегментированы. Подвижная кожная складка имеется посередине спины от затылка до начала *D*. Кожа несёт многочисленные игольчатые шипики, направленные назад, наибольшие из них ~0.5 мм в длину у экз. *SL* 58 мм. Кожа на дорсальной и вентральной сторонах тела с тонкими продольными гребешками, лучше выраженными у более крупной рыбы.

Измерения, в % *SL*: *lc* 35.7 (38.5), *H* 32.3 (32.3), *w* 20.2 (19.0), *h* 17.3 (17.5), *lcp* 16.4 (15.4), *aD* 66.7 (71.2), *aA* 76.9 (76.9), *lP* 16.4 (15.4), *lC* 24.4 (27.0), *lD* 8.6 (7.2), *lA* 6.5 (7.2), *hD*2 13.7 (14.5), *hA* 13.0 (14.5), *ao* 17.5 (19.2), *oo* 9.4 (10.5), *io* 17.2 (13.5), *lbr* 4.3 (2.9).

Окраска фиксированных экземпляров (рис. 3) светлая, серовато-оливково-бурая сверху, становящаяся желтовато-белой вентрально; дорсальная поверхность головы окрашена интенсивнее туловища. Продольная коричнево-чёрная полоса примерно вполовину диаметра глаза по ширине протягивается от жаберного отверстия до основания *C*. Шесть узких буроватых полосок радиально расходятся от глаза у экз. *SL* 58 мм (не выражены по нижнему и заднему краю глаза у экз. *SL* 52 мм). Узкие неровные черновато-бурые линии прослеживаются на дорсальной поверхности тела. Круглое коричнево-чёрное пятно, диаметр которого в 1.7 раза меньше глаза, имеется на нижней боковой стороне тела между нижним краем основания *P* и началом *A*. Мелкие и редко расположенные буроватые пятнышки присутствуют на боках позади основания *P* у более крупного экземпляра. Все плавники не окрашены.

Замечания. Вьетнамский материал хорошо согласуется с ранее опубликованными описаниями вида (Allen, Randall, 1977; Matsuura, Yoshino,

1984; Matsuura, Nguyen, 2008) за исключением несколько меньшего числа лучей в *D*, *A* (9–10 и 9 против 10–11) и *P* (16 против 17–18). Рисунок тела, являющийся основным признаком для идентификации видов рода *Canthigaster* (Williams et al., 2012), идентичен таковому у ранее описанных рыб. Вид достигает максимальной известной *SL* 110.6 мм (Allen, Randall, 1977).

Распространение. Вид, по-видимому, широко распространён в тропической Индо-Пацифике, но известен по единичным находкам. Он был описан по четырём экземплярам, пойманным у северного берега о-ва Оаху (Гавайские о-ва) (Allen, Randall, 1977), затем обнаружен в водах Южной Японии (о. Торишима в группе о-вов Идзу) (Matsuura, Yoshino, 1984) и у атолла Джонстон (Chave, Mundy, 1994; Mundy, 2005). В водах Вьетнама три экземпляра ранее были обнаружены между 11° и 15° с.ш. (Matsuura, Nguyen, 2008). Наконец, этот вид был отмечен среди рыб, погибших при извержении подводного вулкана у о-ва Реюньон (западная часть Индийского океана) (Durville et al., 2009). *C. inframacula* является наиболее глубоководным представителем рода – в водах Японии, Гавайских о-вов и атолла Джонстон вид известен с глубины 124–274 м, но у берегов Вьетнама он населяет существенно меньшие глубины – 70–140 м (в Индийском океане рыбы были собраны мёртвыми с поверхности).

Новые находки свидетельствуют о том, что вид широко распространён в прибрежье Вьетнама, но встречается спорадически. Редкость находок *C. inframacula*, очевидно, объясняется его глубоководностью и труднодоступностью для сбора, однако, по крайней мере в водах Вьетнама, этот вид связан с мягкими грунтами и попадает в траловые уловы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.

Прокофьев А.М. 2016. Бычковидные рыбы (Gobioidei) мягких грунтов заливов Нячанг и Ванфонг (Южно-Китайское море, Вьетнам) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 6. С. 635–654.
https://doi.org/10.7868/S0042875216060096

Прокофьев А.М. 2021. Новые находки морских рыб в водах Южного Вьетнама // Там же. Т. 61. № 1. С. 59–64.
https://doi.org/10.31857/S0042875221010148

Allen G.R., Kuiter R.H. 2004. *Dunckerocampus naia*, a new pipefish (Pisces: Syngnathidae) from the Western Pacific // Aqua, J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 9. № 1. P. 1–6.

Allen G.R., Randall J.E. 1977. Review of the sharpnose puffers (subfamily Canthigasterinae) of the Indo-Pacific // Rec. Austral. Mus. V. 30. № 17. P. 475–517.
https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.30.1977.192

Chave E.H., Mundy B.C. 1994. Deep-sea benthic fish of the Hawaiian Archipelago, Cross Seamount, and Johnston Atoll // Pac. Sci. V. 48. № 4. P. 367–409.

Dawson C.E. 1985. Indo-Pacific Pipefishes (Red Sea to the Americas). Ocean Springs: GCRL, 230 p.

Durville P., Mulochau T., Barrère A. et al. 2009. Inventaire des poissons récoltés lors de l'éruption volcanique d'avril 2007 du Piton de la Fournaise (île de la Réunion) // Ann. Soc. Sci. Nat. Char.-Maritime. T. 9. № 9. P. 948–956.

Fowler H.W. 1938. Descriptions of new fishes obtained by the United States Bureau of Fisheries steamer Albatross, chiefly in Philippine seas and adjacent waters // Proc. US Natl. Mus. V. 85. № 3032. P. 31–135.
https://doi.org/10.5479/si.00963801.85-3032.31

Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // Bull. Cranbrook Inst. Sci. № 26. 213 p.

Kamohara T. 1952. Studies on the family Peristediidae found in Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 2. № 1. P. 1–13.
https://doi.org/10.11369/jji1950.2.1

Kawai T. 2013. Revision of the peristediid genus *Satyrichthys* (Actinopterygii: Teleostei) with the description of a new species, *S. milleri* sp. nov. // Zootaxa. V. 3635. № 4. P. 419–438.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.3635.4.5

Kuiter R.H. 1998. Pipefishes of the syngnathid genus *Dunckerocampus* (Sygnathiformes: Syngnathidae), with a description of a new species from the Indian Ocean // Aqua. J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 3. № 2. P. 81–84.

Matsuura K., Nguyen N.H. 2008. First record of the rare sharpnose puffer *Canthigaster inframacula* collected from the South China Sea off Vietnam // Mem. Natl. Mus. Nat. Sci. Tokyo. V. 45. P. 59–63.

Matsuura K., Yoshino T. 1984. Records of three tetraodontoid fishes from Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 31. № 3. P. 331–334.
https://doi.org/10.11369/jji1950.31.331

Miller G.C. 1967. A new species of western Atlantic armored searobin, *Peristedion greyae* (Pisces: Peristediidae) // Bull. Mar. Sci. V. 17. № 1. P. 16–41.

Mundy B.C. 2005. Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago // Bishop Mus. Bull. Zool. № 6. 703 p.

Nguyen H.P. 1999. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. V. Hochiminh: Agricult. Publ. House, 305 p.

Randall J.E., Williams J.T., Rocha L.A. 2008. The Indo-Pacific tetraodontid fish *Canthigaster coronata*, a complex of three species // Smithiana Bull. № 9. P. 3–13.

Williams J.T., Delrieu-Trottin E., Planes S. 2012. A new species of Indo-Pacific fish, *Canthigaster criobe*, with comments on other *Canthigaster* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) at the Gambier Archipelago // Zootaxa. V. 3523. № 1. P. 80–88.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.3523.1.9

Winterbottom R. 1987. Redescription of *Doryrhamphus* (*Dunkerocampus*) *pessuliferus* (Pisces: Syngnathidae) // Copeia. V. 1987. № 2. P. 519–521.
https://doi.org/10.2307/1445800

EDN: KHPQHI
ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 5, с. 676

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.08

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ХАРАКТЕРЕ РОСТА ЧЕТЫРЁХ РЫБ ИЗ РЕКИ ЛАНЬЦАН, КИТАЙ[#]

© 2022 г. Б. Танг[1, 2], Дж. Тао[1, 2], К. Динг[1, 2, *]

[1]Юньнаньский университет, Куньмин, Китай

[2]Институт международных рек и экологической безопасности Юньнаньского университета, Куньмин, Китай

***E-mail: chzhding@ynu.edu.cn*

Поступила в редакцию 19.01.2022 г.
После доработки 03.03.2022 г.
Принята к публикации 14.03.2022 г.

Приводятся данные о соотношении длины и массы тела для четырёх видов рыб (*Garra cambodgiensis*, *Glyptothorax zanaensis*, *Schistura nicholsi* и *Schizothorax lissolabiatus*), отловленных в реке Ланьцан (верхний Меконг), Китай. Значения параметров *a* и *b* в уравнении регрессии значительно различались и составили соответственно: 0.0087 и 3.3978 для *G. cambodgiensis*, 0.0125 и 3.0995 для *G. zanaensis*, 0.0265 и 2.7596 для *S. nicholsi* и 0.0162 и 2.9736 для *S. lissolabiatus*. Коэффициент детерминации R^2 для соотношении длины и массы тела у всех четырёх видов рыб был выше 0.95. Новое значение максимальной стандартной длины тела (38.47 см) зарегистрировано для *S. lissolabiatus*. Полученные результаты являются важными для прогнозирования динамики популяций в будущем и сохранения этих рыб в условиях быстрой деградации окружающей среды в реке Ланцанг.

Ключевые слова: местные рыбы, длина и масса тела, рост, верхний Меконг, международная река.

DOI: 10.31857/S0042875222050290

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.