

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 47, номер 6, 2021

---

---

## Обзор

- Формирование биологического разнообразия дальневосточных красноперок  
рода *Tribolodon* (Сургинidae)  
*В. Н. Долганов* 369
- 

## Оригинальные статьи

- Осмोटическая и ионная регуляция у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758  
(Gasterosteidae) из Белого моря и пресноводного озера Кривое  
*В. И. Мартемьянов* 381
- Морфология и некоторые данные по анатомии пикногонид семейства Colossendeidae  
(Arthropoda: Chelicerata)  
*Н. В. Алексеева* 389
- Батиметрическое распределение японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Steindachner, 1881)  
(Trichodontidae) в заливе Петра Великого (Японское море) и замечания по его биологии  
*В. В. Панченко, Д. В. Антоненко* 400
- К вопросу об эффективности крупномасштабного заводского разведения кеты  
*Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова)  
*А. М. Каев, Л. В. Ромасенко, Д. А. Каев* 411
- 

## Краткие сообщения

- Использование показателей выравненности видов для оценки влияния камчатского краба  
*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Аномуга) на бентос Баренцева моря  
*Л. В. Павлова* 421
- Оценка разнообразия видов рода *Pseudo-nitzschia* Н. Peragallo, 1900 (Bacillariophyta)  
в планктоне вблизи Карадага методами многомерного статистического анализа  
*Н. А. Давидович, С. Л. Полякова* 428
- 
-

# Contents

---

---

Volume 47, No 6, 2021

---

---

## Review

- The Formation of Biological Diversity of Far Eastern Redfins of the Genus *Tribolodon* (Cyprinidae)  
*V. N. Dolganov* 369
- 

## Original papers

- Osmotic and Ionic Regulation in Three-Spined Sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 (Gasterosteidae) from the White Sea and Freshwater Lake Krivoe  
*V. I. Martemyanov* 381
- Morphology and Some Data on the Anatomy of Pycnogonids of the Family Colossendeidae (Arthropoda: Chelicerata)  
*N. V. Alexeeva* 389
- The Japanese Sandfish *Arctoscopus japonicus* (Steindachner 1881) (Trichodontidae) in Peter the Great Bay (Sea of Japan): Bathymetric Distribution and Some Comments on the Biology  
*V. V. Panchenko, D. V. Antonenko* 400
- On the Issue of Efficiency of Large-Scale Hatchery Rearing of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*, Walbaum, 1792) on Iturup Island, Kuril Islands  
*A. M. Kaev, L. V. Romasenko, D. A. Kaev* 411
- 

## Brief notes

- The Red King Crab *Paralithodes camchaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Anomura): the Use of Species Equality Indicators to Assess the Influence on the Benthos of the Barents Sea  
*L. V. Pavlova* 421
- Assessment of the Species Diversity of the Genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 (Bacillariophyta) in Plankton near Karadag Using Multidimensional Statistical Analysis  
*N. A. Davidovich, S. L. Polyakova* 428
- 
-

УДК 597.554.3-15

## ФОРМИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КРАСНОПЕРОК РОДА *TRIBOLODON* (CYPRINIDAE)

© 2021 г. В. Н. Долганов\*

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

\*e-mail: vndolganov@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2020 г.

После доработки 11.04.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

Предложен эволюционный сценарий происхождения и расселения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon*, основанный на данных их фенотипической и биологической изменчивости, а также климатической и геологической истории дальневосточных морей. Из проведенного анализа следует, что исходный вид красноперок произошел от плоскоголового амурского жереха *Pseudaspius leptocerphalus* в условиях лимана р. Амур во второй половине миоцена. В результате изоляции Японского моря, разделившей ареал предкового вида в конце плиоцена (около 2.4 млн лет назад), в теплых условиях Японского моря сформировалась *T. hakonensis*, а в Охотском море — более холодноводная *T. brandtii*. При дальнейшем похолодании конца плиоцена — начала плейстоцена амфидромная форма *T. brandtii* в лимане р. Амур дала начало более пресноводной *T. sachalinensis*. Жилые популяции *T. brandtii* в реках северо-западной части о-ва Хонсю в течение второй половины плейстоцена обособились в *T. nakamurai*. Многократная изоляция популяций *T. brandtii* восточной Японии Сангарским проливом, закрывавшимся во время оледенений, привела к разделению *T. brandtii* на два подвида — *T. brandtii maruta* и *T. brandtii brandtii*.

**Ключевые слова:** красноперки рода *Tribolodon*, происхождение, распространение, биология, предковая форма, виды, популяции, жилые формы

**DOI:** 10.31857/S013434752106005X

Красноперки рода *Tribolodon*, представленные четырьмя видами, широко распространены в дальневосточных морях (рис. 1). Это единственная группа генеративно-пресноводных рыб Дальнего Востока, которые способны нагуливаться в водах разной солености вплоть до океанической. Уникальная осморегуляция позволяет красноперкам создавать разные экологические формы от амфидромных до полностью пресноводных. Данное свойство делает дальневосточных красноперок интересным объектом для исследователей разных специальностей. Однако, несмотря на значительные успехи в изучении, многие аспекты биологии, генетики и эволюции этой группы рыб до сих пор не ясны. Неизвестны место, время и условия формирования не только предковой формы красноперок, но и ее производных — современных видов и популяций. Непонятно, почему *T. hakonensis* и *T. sachalinensis* имеют амфидромную и жилую формы, *T. brandtii* имеет только амфидромную форму, а *T. nakamurai* — лишь жилую. Также трудно объяснить современное распространение видов красноперок и наличие у них определенных морфо-экологических характеристик.

Современные представления о происхождении видов красноперок (Sakai, 1995) очень схема-

тичны (рис. 2). По версии этого автора предковая форма красноперок, расселившаяся из Японского моря к тихоокеанскому побережью в конце плиоцена — начала плейстоцена, во время последовавшего потепления мигрировала на север, а популяции, оставшиеся у южной Японии, сформировали *T. hakonensis*. Аналогичным образом во время похолодания климата у северной Японии обособилась *T. sachalinensis*. Красноперка Накамуры, согласно сценарию, является реликтовой формой *T. sachalinensis*, изолированной в средней части Японии, а *T. brandtii* произошла непосредственно от предковой формы в Японском море. В дальнейшем виды расселялись из центров их происхождения во время изменения климата, при этом жилые популяции красноперок, имеющиеся лишь в Японии и на о-ве Сахалин, считаются показателем древности именно островных ареалов. К сожалению, данный эволюционный сценарий не может считаться реальным, по меньшей мере, из-за отсутствия изоляции популяций во время видообразования и из-за несоответствия места и времени формирования видов с их морфологическим строением и биологией.

К настоящему времени методы, применяемые для изучения этой сложной группы рыб, не дают



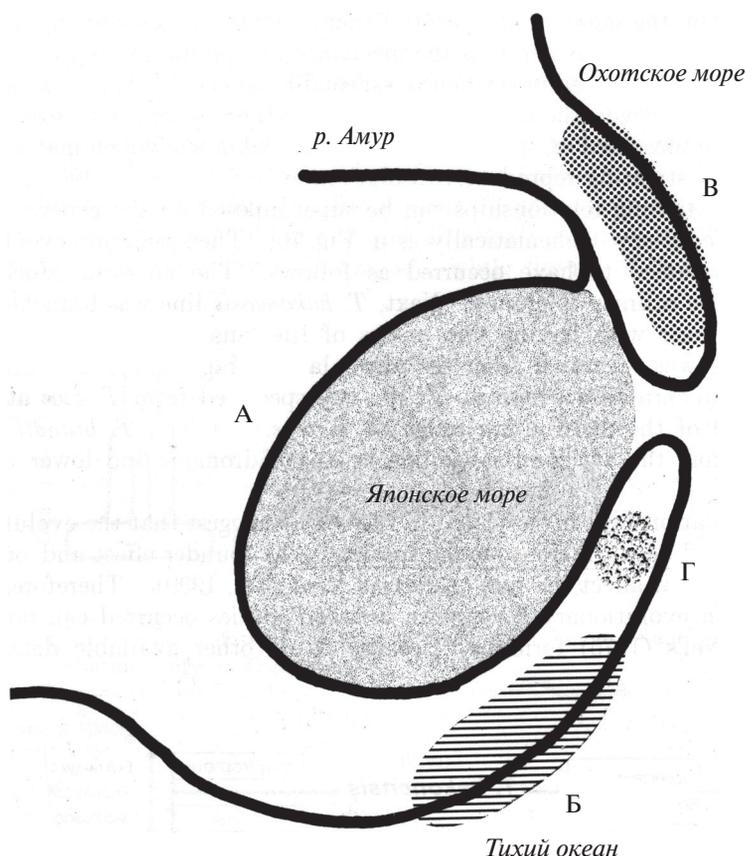


Рис. 2. Схема происхождения красноперок рода *Tribolodon* в конце плиоцена – начале плейстоцена. А – *T. brandtii*, Б – *T. hakonensis*, В – *T. sachalinensis*, Г – *T. nakamurai* (из: Sakai, 1995).

ответов на имеющиеся вопросы. Отсутствие ответов не позволяет определять и анализировать направление и скорость морфо-экологической и генетической эволюции, а также совершенствовать методы биологических и генетических исследований. Поэтому при изучении группы автор предлагает ввести метод исторической биогеографии, который позволяет выяснять причинно-следственные связи ее формирования и биологического разнообразия, так как изменение климата и возможности миграций приводят к изменению биологии и морфологического строения представителей таксонов.

В работе предложена гипотеза формирования биоразнообразия дальневосточных красноперок, основанная на их распространении и биологии, а также на геологической и климатической истории дальневосточных морей.

#### Формирование предковой формы красноперок

Формирование предковой формы рода *Tribolodon* традиционно связывают с Японским морем, на месте которого в плиоцене, по мнению ряда ученых (Линдберг, 1955, 1972; Nishimura, 1964a, 1964b), располагалось пресноводное озеро,

постепенно заполнявшееся морской водой. После того как выяснилось, что Японское море уже середины миоцена (около 16 млн. лет) существовало как глубоководный морской водоем, соединявшийся с Охотским морем и Тихим океаном глубокими проливами (Kaizuka, 1980; Chinzei, 1991; Плетнев, 2009, 2015; Kozaka et al., 2018), японские исследователи предложили считать местом происхождения исходной формы дальневосточных красноперок палеозеро раннего миоцена (Sakai et al., 2002) или непосредственно Японское море, в котором предковая форма *Tribolodon* + *Pseudaspius* обитала с позднего миоцена в условиях меняющихся климата и солености (Watanabe et al., 2018).

Во всех версиях формирования предка красноперок предполагалось, что в рассматриваемые водоемы его происхождения, распресняя их, впадал палеоАмур. Однако геологические данные указывают на то, что палеоАмур в течение всего третичного периода имел сток в Охотское море (Худяков, 1977; Гладенков и др., 2002; Сорокин и др., 2010). Не вызывает сомнения, что для адаптации к питанию пресноводных видов в водах разной солености необходимо их длительное обитание в водоемах с постепенно меняющейся градицией

солености вод. С одной стороны, трудно что-либо сказать о времени и продолжительности формирования солоноватых вод палеоозер, но в Японском море солоноватые воды присутствовали только в межледниковые периоды конца плейстоцена после таяния ледникового покрова. С другой стороны, условия для адаптации к амфидромному образу жизни в лимане р. Амур с его полным спектром солености существовали десятки миллионов лет. А так как плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptcephalus* — ближайший родственник дальневосточных красноперок и их гипотетический предок (Картавец и др., 2002; Богущкая, Насека, 2004; Watanabe et al., 2018) обитает только в бассейне р. Амур, то наиболее вероятным местом формирования исходной формы рода *Tribolodon* является не Японское море, а обширный лиман р. Амур, отделенный в позднем миоцене от Японского моря о-вом Сахалин, соединившимся с материком (Плетнев, 2004).

В Северном полушарии основным центром формирования солоноватоводной фауны является Сарматское море. Здесь со второй половины миоцена в уникальных условиях полной или частичной изоляции от Средиземного моря (а позже и Арало-Каспийского бассейна от Черного моря) от пресноводных предков образовалось более 10 амфидромных видов, подвидов и форм карповых рыб: усачи, лещи, сазан, шемай, чехонь, плотва, вырезуб, рыбец и др. Несмотря на более богатую фауну карповых рыб юго-восточной Азии, в дальневосточных морях аналогичные экологические формы отсутствуют. Следовательно, в дальневосточных морях не было благоприятных условий для широкой адаптации к обитанию в солоноватых водах. В связи с этим тем более интересно появление предковой формы дальневосточных красноперок. Скорее всего, это обусловлено тем, что среди карповых рыб амурский жерех является единственным видом, который при адаптации к солоноватым водам кардинально сменил питание с ярко выраженного хищничества на бентосно-планктонное. Освоению новой для жереха экологической ниши в лимане р. Амур, приведшему к экологическим и морфологическим изменениям, по-видимому, способствовало значительное уменьшение кормовой базы хищных рыб р. Амур в результате сильного похолодания этого региона в позднем миоцене (Гладенков и др., 2002; Цой и др., 2003; Плетнев, 2015).

#### Формирование видов и подвидов красноперок

До конца плиоцена Охотское и Японское моря не были изолированы друг от друга (Chinzei, 1991; Плетнев, 2009), что способствовало широкому расселению предковой формы рода *Tribolodon*. Обширный ареал в Японском и Охотском морях в широком спектре климатических условий закономерно должен был привести к широтной кли-

нальной изменчивости экологии и морфологии исходной формы. У северных популяций выработались большая, чем у южных, холодноводность и более поздний нерест, произошло укрупнение размеров тела (правило Бергмана), увеличение количества метамеров (правило Джордана) и плодовитости, а также уменьшение размеров икры. Принимая во внимание более теплый по сравнению с современным климат второй половины миоцена, можно предположить, что исходная форма красноперок рода *Tribolodon* экологически и морфологически была наиболее близка к *T. hakonensis*. Она круглогодично (кроме нереста) обитала в прибрежных водах и только во время значительного похолодания климата и формирования ледового покрова в конце миоцена — начале плиоцена (Цой и др., 2003; Плетнев, 2015) вынужденно адаптировалась к зимовке в более теплых пресных водах.

Дивергенция предковой формы на мелкочешуйную красноперку *T. brandtii* и крупночешуйную *T. hakonensis* (рис. 3а) началась в конце плиоцена в результате изоляции Японского моря, вызванной поднятием суши при усилении Сахалинской фазы складчатости, совпавшим с первым значительным похолоданием Северного полушария и понижением уровня Мирового океана (Лисицын, 1980; Цой и др., 2003; Плетнев, 2004; Kitamura, Kimoto, 2006). Похолодание в конце плиоцена привело к формированию на севере Сахалина сурового климата, близкого к субарктическому (Плетнев, 2004). По сравнению с популяциями красноперок теплого Японского моря популяции красноперок Охотского моря были вынуждены адаптироваться к холодным климатическим условиям и обитанию в более плотных водах, что привело к дальнейшему формированию большего количества метамеров (позвонков, чешуй и т.д.) (табл. 1), изменению питания и условий нереста.

Необходимость нагула перед нерестом в более холодных условиях и, следовательно, в условиях позднего весеннего развития планктона вынудила красноперок Охотского моря полнее осваивать кормовую базу бентоса. В результате у них сформировался полунижний рот, в то время как у тепловодных красноперок-эврифагов Японского моря, предпочитающих планктон (Иванков и др., 2016а), рот остался почти конечным. На адаптацию к питанию *T. brandtii* преимущественно бентосом (Роготнев и др., 2005) указывает и нагул в более холодных водах на глубине до 50 м, тогда как *T. hakonensis* встречается не глубже 20 м.

Размножение — наиболее консервативная часть жизненного цикла рыб, поэтому изменения, произошедшие в репродуктивных циклах популяций красноперок, изолированных в разных условиях, представляют особый интерес. В отличие от красноперок Японского моря, популяции красноперок Охотского моря, лишенные возможности при похолодании климата переме-

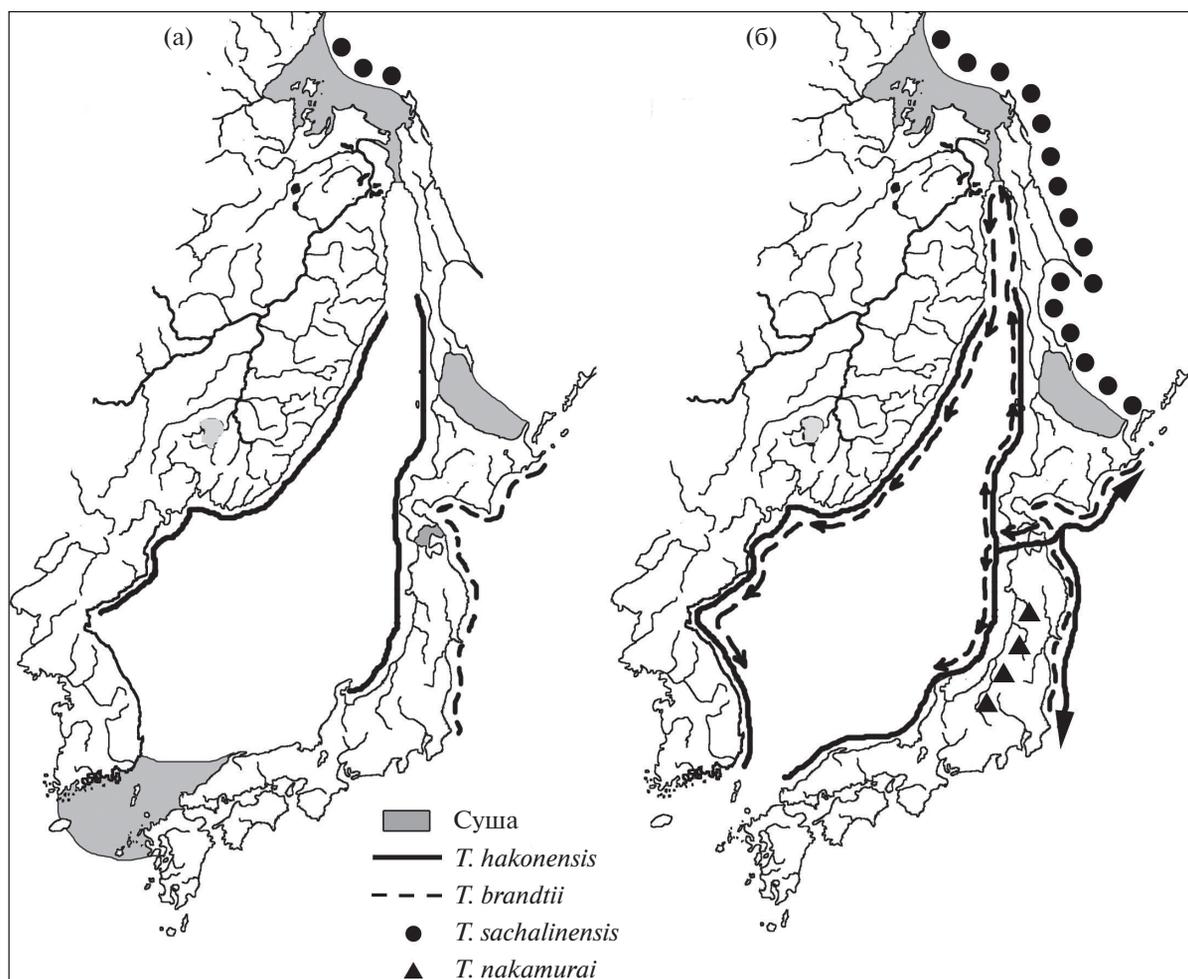


Рис. 3. Распространение дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в конце плиоцена—начале плейстоцена (а) и после открытия Сангарского пролива во второй половине плейстоцена (б).

ститься южнее, вынуждены были перейти к еще более позднему нересту, который в настоящее время у *T. brandtii* происходит в среднем на месяц позже, чем у *T. hakonensis* (Гавренков, Свиридов, 2001; Гриценко, 2002). Более короткое в северных широтах лето и поздний сезон размножения заставили их перенести нерест из верхних участков рек (как у *T. hakonensis*) в средние участки рек любой протяженности. Сильное похолодание конца

плиоцена привело к значительному расширению зоны вечной мерзлоты и, следовательно, к уменьшению выхода подземных ключей — излюбленного места нереста предковой формы красноперок. Для *T. hakonensis* до сих пор характерно размножение в местах выхода ключей при небольшой скорости течения (0.6–0.9 м/с) и с небольшим содержанием кислорода (6–8 мг/л). Поскольку грунтом для нерестилищ *T. hakonensis* служит

Таблица 1. Вариабельность меристических признаков дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (по: Гриценко, 1974; Гавренков, Иванков, 1979; Doi, Shinzawa, 2000; Hosoya, 2002; Kim, Park, 2002; Гудков и др., 2010; Sakai, Amano, 2014; собственные данные)

Вид	Чешуи боковой линии	Жаберные тычинки	Лучи Р	Лучи V	Позвонки
<i>T. hakonensis</i>	61–90	11–18	13–17	7–12	43–50
<i>T. brandtii</i>	71–96	9–16	13–19	7–13	45–53
<i>T. sachalinensis</i>	72–84	10–16	15–18	10–13	42–46
<i>T. nakamurai</i>	84–96	9–10	19–20	14–16	—

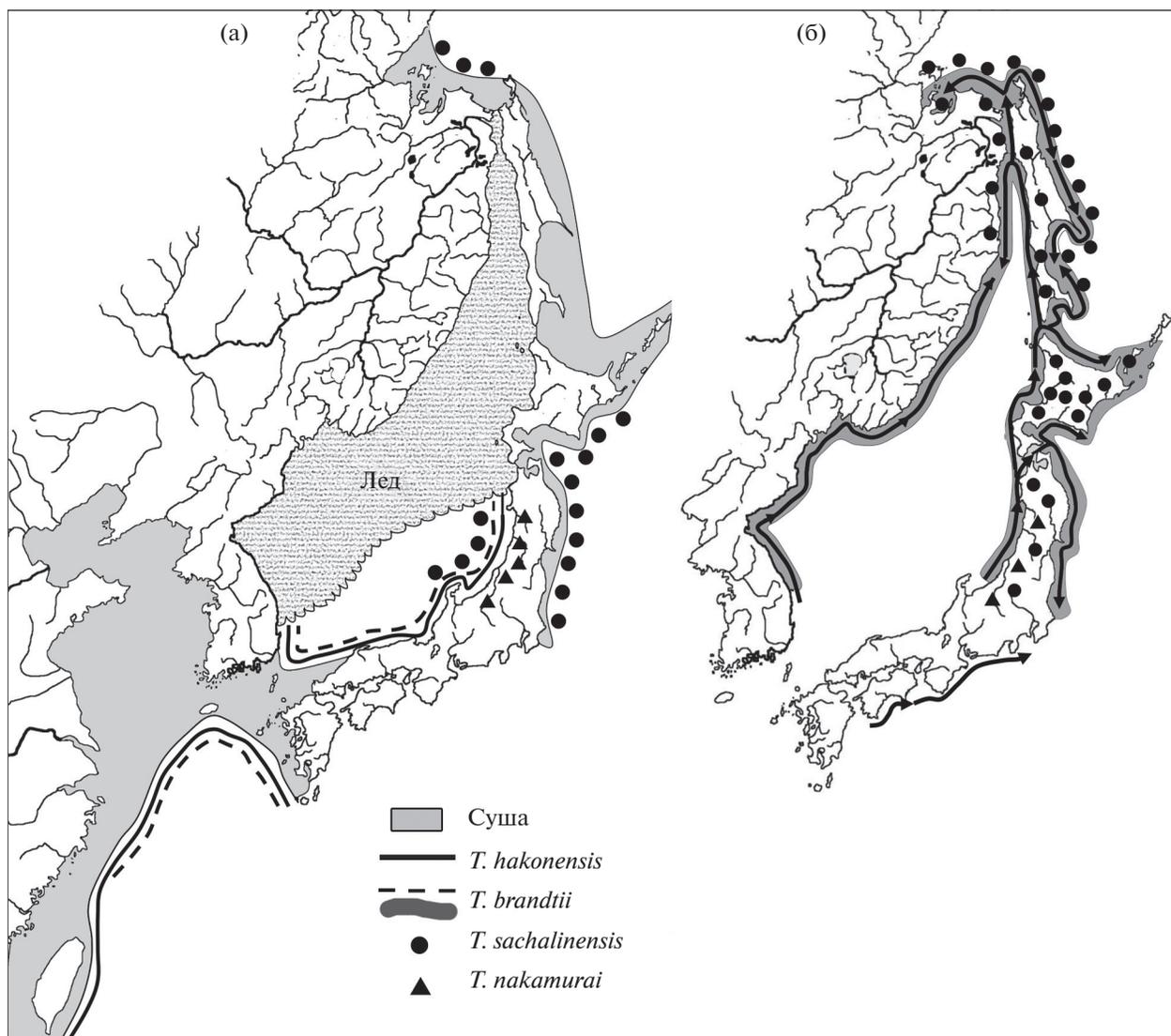
Примечание: “—” — нет данных.

средняя и мелкая галька, в которую оплодотворенная икра закапывается на глубину 10–15 см, то икра у *T. hakonensis* неклеякая или слабосклеякая (Гавренков, 1982). Небольшое количество ключей в районах формирования *T. brandtii* привело к адаптации нереста на участках дна с хорошо выраженными русловым и подрусовым потоками воды, более быстрым течением (0,8–1,4 м/с) и большим насыщением воды кислородом (9–11 мг/л), где грунт представлен преимущественно средней и крупной галькой. Изменение условий нереста в большинстве популяций *T. brandtii* привело к выметыванию сильно клейкой икры непосредственно на грунт, на боковую поверхность камней и в расщелины между ними (Гавренков, Свиридов, 2001). У *T. brandtii* меньше распространено сохранение икры в грунте; в отличие от *T. hakonensis* она закапывает икру в продольные насыпные гряды (бугры), расположенные поперек течения и хорошо промываемые потоком воды. Морфологической адаптацией для постройки нерестовых гряд из более крупных фракций грунта следует считать более сильное, чем у *T. hakonensis*, утолщение кожных покровов в нерестовый период. Дальнейшая дивергенция размеров тела предковой формы и значительные различия в условиях обитания и нереста отразились на плодовитости *T. brandtii* и *T. hakonensis* (в среднем 35 тыс. икринок против 20 тыс.), а также на размерах их икринок (средний диаметр 1,96 мм против 2,41 мм) (Гавренков, Свиридов, 2001). Кроме того, на различие условий нереста (в первую очередь кислородного режима) указывает окраска икринок, которая зависит от содержания в них каротиноидов: у *T. brandtii* окраска икринок варьирует от бесцветной до зеленоватой, а у *T. hakonensis* от красноватой до оранжевой (Иванков и др., 2017). Формирование видов дальневосточных красноперок в значительно различающихся условиях среды существенно отразилось и на строении чешуи. В холодных и плотных водах Охотского моря у *T. brandtii*, вынужденной к тому же нереститься на участках с относительно быстрым течением, на чешуе радиальных лучей, снижающих турбулентность потока воды при движении рыб (Бурдак, 1974), сформировалось примерно в 2 раза больше, чем у более тепловодной *T. hakonensis*, нерестящейся на медленном течении (Иванков и др., 2016б).

Прогрессирующее похолодание климата и усиление ледовой обстановки на рубеже плиоцена и плейстоцена (Цой и др., 2003; Плетнев, 2004) привели к исчезновению амфидромных популяций *T. brandtii* в Охотском море. Они могли остаться лишь в более теплых водах Восточной Японии и в лимане р. Амур (рис. 3а). Но если у Восточной Японии красноперки в основном сохранили приобретенную экологию и морфологию, то в постепенно охлаждающемся и поздно освобождающемся ото льда лимане р. Амур

*T. brandtii* была вынуждена перейти к более пресноводному образу жизни и относительно позднему нересту. Это вызвало вторичное уменьшение количества метамеров – позвонков и чешуй (табл. 1), а также обособление до уровня вида (*T. sachalinensis*). Однако адаптации данного вида к обитанию в холодных водах, выработанные совместно с *T. brandtii*, показывают близость видов друг к другу и значительную отдаленность от *T. hakonensis*. У обоих видов рот полунижний (у *T. hakonensis* он почти конечный), одна “брачная” полоса (у *T. hakonensis* их 3) и значительно больше ребер на чешуйных пластинках (средние значения у *T. brandtii* 22,3–28,9, у *T. sachalinensis* 23,3–31,7 против 12,7–15,3 у *T. hakonensis*) (Иванков и др., 2017). Кроме этого близкий по времени нерест у *T. brandtii* и *T. sachalinensis* происходит значительно позже, чем у *T. hakonensis*. В ходе нереста первые два вида достаточно легко скрещиваются друг с другом, тогда как гибридов с участием *T. hakonensis* крайне мало (Sakai, 1995). Следовательно, длительная изоляция закрепила обособление лиманной формы до уровня вида – сахалинской красноперки *T. sachalinensis*, популяции которой значительно более “привязаны” к пресным водам или полностью жилые.

Следующий этап формирования дальневосточных красноперок начался после открытия Сангарского пролива в середине плейстоцена (Nishimura, 1964a, 1964b; Линдберг, 1972; Плетнев, 2004), когда появилась возможность взаимных миграций *T. hakonensis* из Японского моря к Восточной Японии и *T. brandtii* с восточного побережья Японии в Японское море (рис. 3б). Крупночешуйная красноперка у восточного побережья Японии, обитая в зоне смешения течений, не получила широкого распространения, так как с севера ее сдерживало холодное течение Ойясио, а с юга – теплое течение Курисио. Более холодноводная *T. brandtii*, заселившая реки западного побережья Японии, скорее всего, в период закрытого Корейского пролива была вытеснена теплыми водами Цусимского течения севернее, в район Татарского пролива и северного Приморья, в более подходящие для этого вида климатические условия. Из этих районов не позднее предпоследнего оледенения она расселилась вдоль материкового побережья до Кореи. Оставшиеся в реках северо-западного Хонсю жилые популяции *T. brandtii* оказались изолированы от амфидромных *T. brandtii* не только географически, но и жилыми формами *T. hakonensis*, а затем и *T. sachalinensis*. Под воздействием естественного отбора у оттесненных в верховья рек жилых *T. brandtii* для более маневренного плавания в быстрых водах увеличилось количество лучей в грудных и брюшных плавниках и количество чешуй (табл. 1). В условиях верхнего течения рек питание водными насекомыми и молодь рыб привело к формированию “полуверхнего” рта (нижняя челюсть



**Рис. 4.** Распространение дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* 240–130 тыс. лет назад во время предпоследнего оледенения (а) и 130–70 тыс. лет назад в период последнего межледникового (б).

длиннее верхней) и уменьшению количества жабренных тычинок. В результате длительной изоляции в новых условиях произошло обособление жилой формы *T. brandtii* рек северо-западного Хонсю до уровня вида *T. nakamurai* (рис. 3б).

Популяции *T. brandtii* у восточного побережья Японии, обитавшие в относительно теплых условиях смешения вод Ойясио и Куроисио (рис. 4а), во время оледенений конца плейстоцена не менее трех раз изолировались от широко распространенных в Японском и Охотском морях популяций этого вида, живущих преимущественно в более холодных условиях. Это привело к морфологической и генетической дивергенции, позволившей разделить вид *T. brandtii* на 2 подвида – *T. brandtii maruta* и *T. brandtii brandtii* (Sakai, Amano, 2014).

Не менее чем на подвидовом уровне различаются материковые и островные популяции *T. hakonensis*. Дивергенция между ними в северной части Японского моря началась, по-видимому, с похолодания на рубеже плейстоцена и плейстоцена (рис. 3а) и регулярно поддерживалась в эпоху оледенений второй половины плейстоцена, когда во время похолодания климата и развития оледенения в северной и западной частях Японского моря эти формы были широко и надолго изолированы (рис. 4а). Следует заметить, что до открытия северных проливов Японского моря в межледниковье (130–70 тыс. лет назад), предшествующее последнему оледенению, островные популяции обитали в зоне теплых течений, а материковые – в зоне холодных. Это, в частности, отразилось на количестве позвонков и чешуи (Гудков и др., 2010). Ко времени начала “холодного” плейсто-

цена (0.7 млн лет назад) материковые и островные популяции *T. hakonensis*, скорее всего, уже разошлись до уровня подвидов. При похолодании климата они мигрировали в южную часть Японского моря и в Восточно-Китайское море, где обитали парapatрично, а во время последнего оледенения, когда Корейский пролив полностью не закрывался (Ono, 1984; Park et al., 2000), их ареалы практически не соприкасались. Специализированные эколого-морфологические работы для описания этих таксонов не проводились, однако значительное различие материковой и островной *T. hakonensis* следует из уже имеющихся морфологических (Гудков и др., 2010) и генетических данных (Sakai et al., 2002; Семина и др., 2006; Watanabe et al., 2018).

Аналогичная дивергенция у *T. brandtii* в северо-западной части Японского моря началась не ранее середины плейстоцена, т.е. намного позднее, чем у *T. hakonensis*. Поэтому морфологические и генетические различия материковых и островных популяций *T. brandtii* намного ниже (Романов, Ковалев, 2005; Брыков и др., 2013; Золотова, 2019).

Виды *T. sachalinensis* и *T. nakamurai* из-за ограниченности ареалов и отсутствия длительной изоляции их частей подвидов не образовали.

#### Формирование популяционной структуры красноперок

Популяционная структура красноперок рода *Tribolodon* окончательно оформилась во время двух последних оледенений плейстоцена. Изменение климата и чередование открытия и закрытия проливов Японского моря были основными факторами, повлиявшими на формирование как амфидромных, так и жилых популяций. До открытия проливов Лаперуза и Невельского *T. brandtii* и *T. hakonensis* не могли проникнуть в Охотское море из Японского, как и от восточного побережья Японии, где они сдерживались холодным течением Ойясио. С другой стороны, это холодное течение способствовало расселению *T. sachalinensis* из Охотского моря к восточному побережью Японии, откуда данный вид в начальной стадии предпоследнего оледенения (или в предыдущий цикл похолодания) мог проникнуть в Японское море (рис. 4а).

Во время предпоследнего оледенения (240–130 тыс. лет назад) холод и льды вытесняли *T. sachalinensis* по крайней мере до северо-западного побережья о-ва Хонсю, а *T. hakonensis* – в южную часть Японского моря и северную часть Восточно-Китайского моря до о-ва Тайвань, что подтверждается современным распространением их жилых популяций. Ареал более холодноводной *T. brandtii*, был, очевидно, немного севернее ареала *T. hakonensis* (рис. 4а). Значительная регрессия уровня Мирового океана в предпослед-

нее оледенение (до –140 м) привела к длительному закрытию Корейского пролива и дивергенции материковых и островных *T. hakonensis* и *T. brandtii* на две группы популяций: “северные” в Японском море и “южные” в Восточно-Китайском море (рис. 4а).

Наступившее 130–70 тыс. лет назад межледниковье было теплее современного. Глобальное потепление климата привело к значительному повышению уровня моря, которое фиксируется для того периода в виде морских террас высотой 12–40 м на побережье о-ва Сахалин и Японии (Плетнев, 2004). После открытия Корейского пролива и по мере восстановления системы течений красноперки мигрировали на север, причем миграционный путь составлял около 1.5 тыс. км (рис. 4а, 4б). Доказательством этого служит современное место обитания наиболее южных жилых популяций *T. hakonensis*, оставшихся в верховьях рек о-ва Тайвань и изолированных от ближайших популяций южной Японии. Вытесняемая на север при потеплении климата *T. hakonensis* оставляла в более прохладных условиях рек свои жилые формы. В Японии жилые формы *T. hakonensis* распространены преимущественно в южной части, хотя присутствуют и на о-ве Хоккайдо (Sakai, 1995). Аналогично жилые популяции формировались и у *T. sachalinensis*, наиболее южные популяции которой находятся в реках северо-западной части о-ва Хонсю, где сахалинская красноперка обитает в нижнем и среднем течении и совместно с жилой *T. hakonensis* изолирует живущий в верховьях автохтонный вид *T. nakamurai*. Отсутствие жилых форм *T. brandtii* в Японии и на о-ве Сахалин можно объяснить двумя основными причинами. В южной Японии этому холодноводному виду слишком тепло, а в реках северного Хонсю и севернее эта экологическая ниша уже занята его производными – *T. sachalinensis* и *T. nakamurai*, причем *T. sachalinensis*, имеющая в Японии только жилую форму (рис. 4б), довольно многочисленна. Интересна ситуация с отсутствием жилых форм *T. hakonensis* и *T. brandtii* у материкового побережья, где известны только жилые популяции *T. hakonensis* в реках о-ва Тайвань. Попытки формирования этими видами жилых популяций, без сомнения, были (к тому же у материка производные *T. brandtii* отсутствуют), однако создать их в небольших гористых и без эстуариев водотоках Приморья и восточного побережья Кореи очень трудно. Не способствовал созданию жилых форм и суровый климат, особенно в периоды оледенений, в условиях которых гипотетические малочисленные жилые популяции существовать не могут. Южнее в северном Китае условия для создания жилых форм также неблагоприятные. Во время оледенений конца плейстоцена, когда уровень океана опускался более чем на 100 м, Желтое море и обширный шельф Восточно-Китайского моря были сушей и бассейном огромных рек Ху-

анхэ и Янцзы (Nisimura, 1964; Линдберг, 1972). В межледниковье создание жилых или амфидромных популяций в хорошо прогреваемых низовьях рек, а также миграция в их верховья были невозможны.

Наиболее значимым событием этого межледниковья было открытие северных проливов Японского моря и заселение красноперками южной части Охотского моря (рис. 46). В реках Охотского моря, где к этому времени уже имелись и жилые, и амфидромные значительно связанные с пресными водами популяции *T. sachalinensis*, более тепловодная *T. hakonensis* освоила экологическую нишу нижнего течения рек и озер-лагунов. Близкородственная к *T. sachalinensis* мелкочешуйная красноперка заняла периферийную от нее зону (Sakai, 1995; Сафронов и др., 2005).

Во время первой фазы последнего оледенения (70–40 тыс. лет назад) в покрытом льдами Охотском море (Горбаренко и др., 2003) при зимних температурах ниже современных на 8–15°C (Короткий и др., 1997) красноперки могли оставаться только в лимане р. Амур, где *T. hakonensis* и *T. brandtii* были вынуждены адаптироваться к более пресноводному образу жизни. Времени на подобную адаптацию по сравнению с *T. sachalinensis* у них было немного, но все же сейчас и молодь, и взрослые особи этих видов на о-ве Сахалин в течение года неоднократно заходят в реки и обычно на нерестилищах лососей в сентябре–октябре (Сафронов и др., 2005; собственные данные). С окончанием межстадиала последнего оледенения (40–22 тыс. лет назад) из Охотского моря к западному и восточному побережью Японии были вынуждены мигрировать амфидромные популяции *T. hakonensis*, *T. brandtii* и *T. sachalinensis*. Кроме этих популяций, зашедших в Охотское море из Японского моря в период межстадиала, южнее Охотского моря расселились популяции *T. brandtii* и *T. hakonensis*, сформировавшиеся в нем в первую фазу последнего оледенения. Во вторую фазу последнего оледенения (22–11 тыс. лет назад) в изолированном льдами лимане р. Амур продолжилось обособление наиболее холодноводных популяций *T. brandtii* и *T. hakonensis* и их адаптация к пресноводному образу жизни. В южной части ареала *T. brandtii* и *T. hakonensis* во время последнего оледенения повторялись такие же миграции, как в предпоследнее оледенение, но Корейский пролив в этот период полностью не закрывался (Ono, 1984; Park et al., 2000), поэтому изоляция “южных” и “северных” групп популяций отсутствовала.

Современный ареал дальневосточных красноперок (рис. 1) окончательно сформировался в голоцене после окончания последнего оледенения. Во время последнего оледенения открытый Корейский пролив практически изолировал материковых и островных красноперок, поэтому самые южные популяции *T. hakonensis* и *T. brandtii* ми-

грировали из Восточно-Китайского моря на север отдельно, создавая зоны смешения с популяциями, пережившими оледенение в южной части Японского моря. Материковые популяции перемещались вдоль Кореи к побережью Приморья, а островные — двумя ветвями вдоль южной Японии до встречи с популяциями восточной Японии и с усиливающимся Цусимским течением вдоль западного берега Японии. Популяции *T. hakonensis* и *T. brandtii*, пережившие оледенение в Японском море (“северные”), расселились вдоль материкового побережья только до северного Приморья, в то время как миграционный путь островных популяций, находившихся в зоне влияния теплого Цусимского течения, оказался гораздо длиннее. До открытия северных проливов Японского моря, через которые воды этого течения вытекают в Тихий океан и Охотское море, Цусимское течение должно было подниматься намного севернее. Это способствовало проникновению в Татарский пролив и к побережью Хабаровского края *T. hakonensis*, *T. brandtii* и *T. sachalinensis* (рис. 46), откуда после открытия прол. Лаперуза (12–11 тыс. лет назад) они попали в южную часть Охотского моря, а через прол. Невельского (7 тыс. лет назад) — в лиман р. Амур и к восточному Сахалину (Кафанов и др., 2003; Долганов, Земнухов, 2007). Кроме этого, небольшая часть особой островных популяций *T. hakonensis* и *T. brandtii*, вероятно, попадает таким образом и к южному Приморью. Исключительную молодость этих мигрантов демонстрирует сахалинская красноперка *T. sachalinensis*, у которой в популяции р. Тумнин — крайней материковой точке распространения, имеется только один гаплотип (Брыков и др., 2013). На молодость популяций *T. brandtii* р. Тумнин указывает, в частности, наименьшая в пределах ареала вида вариабельность количества лучей в грудных и брюшных плавниках (Романов, Ковалев, 2005).

Дивергенция южных популяций *T. brandtii* и *T. hakonensis* вследствие закрытия Корейского пролива в предпоследнее оледенение и островных популяций *T. brandtii*, *T. hakonensis* и *T. sachalinensis* в результате изоляции в Охотском море во время последнего оледенения подтверждается бимодальным распределением гаплотипов в зонах смешения популяций (Брыков и др., 2013) и распространением внутривидовых группировок этих видов (Watanabe et al., 2018). Наличие представителей двух популяций в зоне их смешения на юге Приморья хорошо демонстрируют и два отчетливых пика нереста у *T. brandtii* и *T. hakonensis* в р. Раздольная (Гавренков, Свиридов, 2001).

Интересная эволюционная ситуация возникла в среднем плейстоцене после образования симпатрического ареала *T. brandtii* и *T. hakonensis*. Холодноводная по происхождению *T. brandtii* с поздним нерестом, вселившаяся в Японское море, и более тепловодная *T. hakonensis* с ранним нерестом,

заселившая Охотское море, “экологически” поменялись местами. В результате взаимопроникновения в ареалы друг друга видов с генетически закрепленными условиями размножения (наиболее консервативной частью жизненного цикла рыб) оказалось, что в зоне симпатрии генеративно-холодноводный вид *T. brandtii* вынужден размножаться в более теплых условиях, а генеративно-тепловодный вид *T. hakonensis* — в более холодных. Изменение направления адаптации видов к условиям жизни и, в первую очередь, к условиям нереста, привело к процессу конвергенции, в основном морфологической. Конвергенция у материковых популяций *T. brandtii* и *T. hakonensis* выражена значительно сильнее, чем у островных. Основная причина этого явления — отсутствие жилых форм у красноперок материкового побережья. Следует заметить, что любая жилая форма экологически и генетически более “продвинута” по сравнению с проходной и, следовательно, обладает меньшей способностью к гибридизации с другим видом по сравнению с исходной. У островных красноперок кроме амфидромных *T. brandtii* и *T. hakonensis* имеются жилые *T. sachalinensis*, *T. hakonensis* и *T. nakamurai*, которые реки Японии занимают полностью. Амфидромная форма *T. brandtii* малочисленна, выше эстуариев и устьев рек она не заходит. По данным Сакаи (Sakai, 1995) *T. hakonensis* почти не скрещивается с *T. brandtii* и *T. sachalinensis*, основная гибридизация идет между более близкими видами *T. brandtii* и *T. sachalinensis*. Кроме этого на величину гибридизации, по-видимому, влияет малочисленность островных популяций *T. brandtii* по сравнению с численностью *T. hakonensis*, в то время как у материкового побережья численность *T. brandtii* примерно в 3 раза выше, чем *T. hakonensis* (Sakai, 1995; Гавренков, Свиридов, 2001).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ формирования биоразнообразия дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* показал, что исходный вид красноперок произошел от плоскоголового амурского жереха *Pseudaspius leptocephalus* в условиях лимана р. Амур во второй половине миоцена. Предковая форма красноперок адаптировалась к питанию богатой кормовой базой эстуарно-прибрежной зоны в водах широкого спектра солености, сохранив размножение (более консервативную и важную часть жизненного цикла) в пресных водах. В результате изоляции Японского моря, разделившей ареал предкового вида в конце плиоцена (около 2.4 млн лет назад), в теплых условиях Японского моря сформировалась *T. hakonensis*, а севернее в Охотском море и у восточной Японии — более холодноводная *T. brandtii*. При дальнейшем похолодании конца плиоцена — начала плейстоцена амфидромная форма *T. brandtii* в Охотском

море исчезла, но осталась у восточной Японии, а в лимане р. Амур из нее сформировалась вторично более приверженная к пресным водам *T. sachalinensis*. После открытия в конце эоплейстоцена (около 0.7 млн лет назад) Сангарского пролива *T. brandtii* проникла в Японское море и заселила реки западного побережья Японии, однако в дальнейшем под воздействием теплых вод Цусимского течения была вынуждена отойти севернее, оставив в реках северо-западного Хонсю жилые популяции, которые в течение второй половины плейстоцена обособились в красноперку Накамуры *T. nakamurai*.

Многочисленная изоляция популяций *T. brandtii* восточной Японии закрывавшимся во время оледенений Сангарским проливом привела к разделению *T. brandtii* на 2 подвида — *T. brandtii maruta* и *T. brandtii brandtii*. Не менее значимо различаются материковая и островная формы *T. hakonensis*. Дивергенция между ними началась вследствие изоляции холодными условиями в северной части Японского моря, вероятно, еще с похолодания рубежа плиоцена и плейстоцена, регулярно поддерживалась в эпоху оледенений второй половины плейстоцена, когда во время похолодания климата и развития оледенения северной и западной частей Японского моря эти формы были широко и длительно изолированы.

Популяционная структура дальневосточных красноперок сформировалась в основном во время двух последних оледенений плейстоцена под влиянием значительного изменения климата и изоляции части их ареалов во время закрытия проливов Японского моря. Во время предпоследнего оледенения (240–130 тыс. лет назад) закрытие Корейского пролива привело к дивергенции популяций *T. hakonensis* и *T. brandtii* Японского и Восточно-Китайского морей. Формирование наиболее северных популяций *T. hakonensis* и *T. brandtii* происходило в период последнего оледенения в лимане р. Амур, где изолированные льдами красноперки адаптировались к более пресноводному образу жизни.

В межледниковья амфидромные популяции красноперок, оттесняемые теплом на север, оставляли в прохладных условиях рек свои жилые формы, полностью изолированные от соседних водотоков. Формирование большинства жилых популяций происходило путем неоднократного вселения проходных форм и было вынужденным явлением.

В результате формирования симпатрического ареала *T. hakonensis* и *T. brandtii* произошло изменение направления их адаптации к условиям жизни, которое вызвало процесс морфологической конвергенции. Более сильно конвергенция этих видов выражена у материковых популяций вследствие отсутствия у материкового побережья жилых форм красноперок.

В работе изложены основные закономерности происхождения и расселения дальневосточных красноперок. Для более полного понимания процесса формирования этой интересной группы рыб необходима дальнейшая детализация биологических и генетических данных.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

При написании настоящей статьи каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов не проводилось.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2004. 389 с.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. Сравнительный анализ изменчивости митохондриальной ДНК у четырех видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. 2013. Т. 49. № 3. С. 1–11.
- Бурдак В.Д. Ложбины стока на чешуе рыб // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. № 3. С. 20–21.
- Гавренков Ю.И. Экология *Tribolodon brandti* (Dybowski) и крупночешуйной *T. hakonensis* (Gunther) дальневосточных красноперок в период размножения // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. № 3. С. 634–644.
- Гавренков Ю.И., Иванков В.Н. Таксономический статус и биология дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* южного Приморья // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. № 6. С. 1014–1023.
- Гавренков Ю.И., Свиридов В.В. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в бассейнах рек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2001. Вып. 1. С. 296–304.
- Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: ГЕОС. 2002. 222 с.
- Горбаренко С.А., Лесков В.Ю., Артемова А.В. и др. Ледовый покров Охотского моря в последнем оледенении и голоцене // Докл. Акад. наук. 2003. Т. 388. № 5. С. 678–682.
- Гриценко О.Ф. Систематика дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Sauvage, 1883 (*Leuciscus brandti* Dybowski) (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. № 5. С. 782–795.
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО. 2002. 248 с.
- Гудков П.К., Полякова Н.Е., Семина А.В., Назаркин М.В. Сравнительный морфологический анализ крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* Gunther, 1877 (Cyprinidae, Cypriniformes) Сахалина и южного Приморья // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 6. С. 772–776.
- Долганов В.Н., Земнухов В.В. Формирование ихтиофауны лагун северо-восточного Сахалина // Изв. ТИПРО. 2007. Т. 151. С. 389–394.
- Золотова А.О. Морфологическая и молекулярная изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Osteichthyes: Cyprinidae) с анализом последовательностей ДНК в систематике семейства Leuciscinae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2019. 24 с.
- Иванков В.Н., Борисовец Е.Э., Большаков С.Г. Анализ межпопуляционных и межвидовых морфологических различий дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Teleostei: Cyprinidae) // Биол. моря. 2016а. Т. 42. № 1. С. 3–12.
- Иванков В.Н., Каплуненко В.А., Борисовец Е.Э. Диагностика морфологически близких видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Osteichthyes: Cyprinidae) // Биол. моря. 2016б. Т. 42. № 5. С. 343–348.
- Иванков В.Н., Каплуненко В.А., Борисовец Е.Э., Золотова А.О. Таксономические различия и экологическая обусловленность строения чешуи у трех морфологически близких видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Teleostei: Cyprinidae) // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 3. С. 181–187.
- Картавец Ю.Ф., Свиридов В.В., Ханзава Н., Сазаки Т. Генетическая дивергенция видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) и близких таксонов // Генетика. 2002. Т. 38. С. 1518–1531.
- Кафанов А.И., Лабай В.С., Печенева Н.В. Биота и сообщества макробентоса лагун северо-восточного Сахалина. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2003. 173 с.
- Короткий А.М., Пушкарь В.С., Гребенникова В.А. Морские террасы и четвертичная история шельфа Сахалина. Владивосток: Дальнаука. 1997. 194 с.
- Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Л.: Изд-во АН СССР. 1955. 334 с.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографическое обоснование гипотезы. Л.: Наука. 1972. 548 с.
- Лисицын А.П. Палеоокеанология / Океанология. Геология океана. Геологическая история океана. М.: Наука. 1980. С. 386–405.
- Плетнев С.П. Историко-геологическое развитие острова Сахалин / Растительный и животный мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука. 2004. С. 11–22.
- Плетнев С.П. Палеоглубины охотоморского седиментационного бассейна в кайнозое // Тихоокеан. геология. 2009. Т. 28. № 2. С. 17–28.
- Плетнев С.П. Палеоокеанология Японского моря на раннем этапе развития // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 2015. № 2. С. 159–169.
- Роготнев М.Г., Лабай В.С., Заварзина Н.К. Сравнительная характеристика питания некоторых массовых прибрежных рыб озера Тунайча (южный Сахалин) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2005. Вып. 3. С. 566–575.
- Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon*

- brandtii* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2005. Вып. 3. С. 483–491.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д., Никифоров С.Н. и др. Видовой состав и распределение рыб в лагунах северо-восточного Сахалина // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 2. С. 168–179.
- Сорокин А.П., Махинов А.Н., Воронов Б.А. и др. Эволюция бассейна Амура в мезозое-кайнозое и ее отражение в современной динамике рельефа // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 3. С. 72–80.
- Семина А.В., Полякова Н.Е., Брыков В.А. Генетический анализ выявляет криптический вид у дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* // Докл. Акад. наук. 2006. Т. 407. № 4. С. 571–573.
- Худяков Г.И. Геоморфотектоника юга Дальнего Востока. М.: Наука. 1977. 256 с.
- Цой И.Б., Терехов Е.П., Горювая М.Т. и др. Кайнозойское осадконакопление на западном склоне южно-охотской котловины Охотского моря // Тихоокеан. геология. 2003. Т. 22. № 4. С. 19–34.
- Chinzei K. Late Cenozoic zoogeography of the Sea of Japan area // Episodes. 1991. V. 14. № 3. P. 231–235.
- Doi A., Shinzawa H. *Tribolodon nakamurai*, a new cyprinid fish from the middle part of Honshu Island, Japan // Raffles Bull. Zool. 2000. V. 48. № 2. P. 241–247.
- Hosoya K. Cyprinidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press. 2002. P. 1464–1467.
- Kaizuka S. Late Cenozoic palaeogeography of Japan // GeoJournal. 1980. V. 4. № 2. P. 101–109.
- Kim I.S., Park J.Y. Freshwater fishes of Korea. Seoul: Kyohak Publ. 2002. 467 p.
- Kitamura A., Kimoto K. History of the inflow of the warm Tsushima Current into the Sea of Japan between 3.5 and 0.8 Ma // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2006. № 236. P. 355–366.
- Kozaka Y., Horikawa K., Asahara Y. et al. Late Miocene–mid-Pliocene tectonically induced formation of the semi-closed Japan Sea, inferred from seawater Nd isotopes // Geology. 2018. V. 46. № 10. P. 903–906.
- Nishimura S. Origin of the Japan Sea as viewed from the evolution and distribution of marine fauna Part I // Earth Sci. 1964a. V. 1964. № 73. P. 18–27. [https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.73\\_18](https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.73_18)
- Nishimura S. Origin of the Japan Sea as viewed from the evolution and distribution of marine fauna, Part II // Earth Sci. 1964b. V. 1964. № 75. P. 29–46. [https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.75\\_29](https://doi.org/10.15080/agcjchikyukagaku.1964.75_29)
- Ono Y. Last glacial paleoclimate reconstructed from glacial and periglacial landforms in Japan // Geogr. Rev. Jpn. 1984. V. 57. № 1. P. 87–100.
- Park S.-C., Yoo D.-G., Lee C.-W., Lee E.-I. Last glacial sea-level changes and paleogeography of the Korea (Tsushima) Strait // Geo-Mar. Lett. 2000. V. 20. P. 64–71.
- Sakai H. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae) // Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 1995. V. 42. № 1–2. P. 1–98.
- Sakai H., Goto A., Jeon S.-R. Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan // Zool. Sci. 2002. V. 19. P. 1291–1303.
- Sakai H., Amano S. A new subspecies of anadromous Far Eastern dace, *Tribolodon brandtii maruta* subsp. nov. (Teleostei, Cyprinidae) from Japan // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A. 2014. V. 40. № 4. P. 219–229.
- Watanabe K., Sakai H., Sanada T., Nishida M. Comparative phylogeography of diadromous and freshwater daces of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae) // Ichthyol. Res. 2018. V. 65. № 4. P. 383–397.

## The Formation of Biological Diversity of Far Eastern Redfins of the Genus *Tribolodon* (Cyprinidae)

V. N. Dolganov

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

An evolutionary scenario of the origin and dispersal of Far Eastern redfins of the genus *Tribolodon*, based on the data of their phenotypic and biological variation and also the climatic and geological history of the Far Eastern seas, is proposed in the present review. As the analysis has shown, the initial species of redfins originated from the Amur redfin, *Pseudaspius leptcephalus*, under the conditions of the Amur River estuary in the second half of the Miocene. As a result of the isolation of the Sea of Japan, which divided the range of the ancestral species in the late Pliocene (ca. 2.4 Myr ago), *T. hakonensis* was formed in the warmer conditions of the Sea of Japan, while the cold-water *T. brandtii* was formed in the Sea of Okhotsk. With the further cooling in the late Pliocene and early Pleistocene, the amphidromous form of *T. brandtii* in the Amur estuary gave rise to a fresher-water redfin species, *T. sachalinensis*. The landlocked populations of *T. brandtii* in rivers of northwestern Honshu evolved into *T. nakamurai* during the second half of the Pleistocene. The multiple isolations of the *T. brandtii* populations in eastern Japan due to the freeze-up of the Tsugaru Strait during glaciations led to the split of *T. brandtii* into two subspecies, *T. brandtii maruta* and *T. brandtii brandtii*.

*Keywords:* *Tribolodon* redfins, origin, distribution, biology, ancestral form, species, populations, residential forms

## ОСМОТИЧЕСКАЯ И ИОННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* LINNAEUS, 1758 (GASTEROSTEIDAE) ИЗ БЕЛОГО МОРЯ И ПРЕСНОВОДНОГО ОЗЕРА КРИВОЕ

© 2021 г. В. И. Мартемьянов\*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок 152742, Россия

\*e-mail: martem@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.08.2020 г.

После доработки 02.03.2021 г.

Принята к публикации 01.04.2021 г.

У особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, отловленных в Белом море и акклиматизированных к условиям пресноводного оз. Кривое, определены значения осмоляльности, обусловленной неорганическими ионами ( $Osm_{inorg}$ ), а также содержание натрия и калия, общей, свободной и связанной фракций воды в сыворотке крови, спинномозговой жидкости, эритроцитах, мышцах, печени и мозге. Установлено, что  $Osm_{inorg}$  в эритроцитах, мышцах, печени и мозге трехиглой колюшки была достоверно ниже, чем во внутренней среде. Дефицит ионов в тканях компенсировался накоплением органических осмолитов ( $Osm_{org}$ ). Показано, что трехиглая колюшка имеет пресноводный и морской типы осмотической и ионной регуляции, что характерно для эвригаллиных видов. В пресной и морской воде  $Osm_{inorg}$  и содержание натрия в сыворотке крови рыб поддерживались в диапазонах, характерных для морских видов. Данные признаки указывают на морское происхождение *G. aculeatus*.

**Ключевые слова:** регуляция клеточного объема, сыворотка крови, спинномозговая жидкость, эритроциты, мышцы, печень, мозг, осмоляльность, ионы

DOI: 10.31857/S0134347521060097

Основа жизнедеятельности любого организма – способность поддерживать объем клеток на стабильном уровне в широких диапазонах того или иного фактора среды. Это создает оптимальные условия для функционирования клеток разных тканей и органов организма независимо от внешних условий. Клеточный объем зависит от поддержания осмотического равновесия между внутренней средой и внутриклеточной жидкостью органов и тканей организма.

Осмотической активностью обладают неорганические ионы и органические осмолиты. Общая осмоляльность ( $Osm_{total}$ ) состоит из осмоляльности, обусловленной неорганическими ионами ( $Osm_{inorg}$ ), и осмоляльности, связанной с органическими осмолитами ( $Osm_{org}$ ):  $Osm_{total} = Osm_{inorg} + Osm_{org}$ . В норме при стабильных условиях осмоляльность сыворотки крови ( $Osm_{total\ serum}$ ), а также межклеточной ( $Osm_{total\ extra}$ ) и внутриклеточной ( $Osm_{total\ intra}$ ) жидкостей уравновешены между собой:  $Osm_{total\ serum} = Osm_{total\ extra} = Osm_{total\ intra}$ . На основе уравнения  $Osm_{total} = Osm_{inorg} + Osm_{org}$  следует:  $Osm_{inorg\ serum} + Osm_{org\ serum} = Osm_{inorg\ extra} + Osm_{org\ extra} = Osm_{inorg\ intra} + Osm_{org\ intra}$ .

$Osm_{total}$  внутренней среды организма определяется, как правило, методом криоскопии, который позволяет оценить общий вклад неорганических электролитов и органических осмолитов ( $Osm_{inorg} + Osm_{org}$ ). Однако этот метод не удается применить для измерения  $Osm_{total}$  в разных органах и тканях организма. Поэтому исследования механизмов регуляции объема клеток к изменению осмоляльности внутренней среды организма связаны с определением концентрации отдельных осмолитов в той или иной ткани. Предложено использовать метод кондуктометрии для определения  $Osm_{inorg}$  в плазме/сыворотке крови, эритроцитах и разных тканях пресноводных (Мартемьянов, 2014; Мартемьянов, Васильев, 2018), морских (Мартемьянов, 2020) и эвригаллиных (Мартемьянов и др., 2021) видов рыб.

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* широко распространена по всему среднеширотному Северному полушарию. Различные аспекты эволюции, экологии и поведения этих рыб обсуждаются во многих статьях (Arnold et al., 2003; Demchuk et al., 2015; Bakhvalova et al., 2016; Golovin et al., 2019; Murzina et al., 2019), обзорах (Baker, 1994; Kitano et al., 2012; Lajus et al., 2019, 2020) и книгах (Wootton, 1976, 1984). Трехиглая колюшка

*G. aculeatus* образует морские (Golovin et al., 2019; Lajus et al., 2020) и пресноводные популяции (Krokhin, 1970; Ершов и др., 2015; Lugert et al., 2017). В опытах *in vitro* показано, что при изменении осмоляльности физиологического раствора клетки мышц трехиглой колюшки способны регулировать объем за счет изменения количества внутриклеточных осмолитов (Lange, Fugelli, 1965).

Механизмы адаптации клеток организма к изменению осмоляльности в экспериментах *in vitro* и *in vivo* существенно различаются (Martemyanov, 2017; Мартемьянов, Васильев, 2018; Martemyanov, Poddubnaya, 2019, 2020). Поэтому для адекватного понимания процессов, происходящих при приспособлении разных типов клеток организма к изменению осмоляльности внеклеточной жидкости, необходимы данные, полученные *in vivo*.

Цель настоящей работы – определить *in vivo*  $Osm_{inorg}$ , содержание натрия, калия и воды (общей, свободной и связанной фракций) в сыворотке крови, спинномозговой жидкости (СМЖ), эритроцитах, мышцах, печени и мозге трехиглой колюшки *G. aculeatus*, отловленной в Белом море и акклимированной к условиям пресного оз. Кривое.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования был собран 24.06–03.07.2018 г. на Беломорской биостанции “Картеш” Зоологического института РАН. В период исследования в устье ручья, вытекающего из оз. Кривое и впадающего у пристани в море, наблюдали большую стаю самок колюшки с гонадами IV стадии зрелости. Рыболовной снастью “паук” 24.06.2018 г. за один прием быстро отловили около 300 рыб.

Колюшек, помещенных в две емкости, доставили на пристань, расположенную на оз. Кривое (около 50 м от моря), и рассадили в два садка для акклимации к пресной воде. Рыбы находились в садках до 03.07.2018 г. Все колюшки без каких-либо внешних проявлений беспокойства перенесли прямой перенос из моря в пресную воду. После акклимации у рыб брали пробы, как описано ниже.

В день помещения колюшек в садки брали пробы у рыб из морской воды. Самок колюшки быстро извлекали из морской воды снастью “паук” и из каудального сосуда рыб отбирали кровь в пластиковые пробирки, находящиеся в поролоновом штативе, помещенном в термос со льдом. Процедура отбора крови у одной особи длилась не больше минуты. Мы стремились взять пробу быстро, чтобы исключить влияние стресса на исследуемые показатели. В каждую пробирку собирали кровь от 6–8 особей. После отбора крови рыб складывали в полиэтиленовый пакет, чтобы исключить удаление влаги из тела. Пробирки с кровью в термосе и рыб в полиэтиленовом пакете до-

ставили в лабораторию для последующей обработки.

Кровь центрифугировали при 3000 об/мин в течение 10 мин. После этого пипеткой брали определенный объем сыворотки и помещали в чистые пластиковые пробирки. Остальную часть сыворотки вместе с верхним слоем фибриногена, лейкоцитов и эритроцитов отбрасывали. Эритроциты дополнительно промокали фильтровальной бумагой для удаления остаточной жидкости. Пробы эритроцитов (90–120 мг) помещали на плотную обеззоленную бумагу и взвешивали. Для взятия проб сыворотки крови и спинномозговой жидкости использовали полоски обеззоленной фильтровальной бумаги размером 5 × 10 мм. Полоску фильтровальной бумаги, подвешенную на крючке, окунали в пробирку с сывороткой. После насыщения бумаги жидкостью полоску подвешивали на крючок специально изготовленной стойки с подножкой, установленной на столик электронных весов марки HR-150AZ (A & Co. Ltd., Japan) с точностью измерения 0.1 мг.

После вскрытия черепа рыбы полоску фильтровальной бумаги, подвешенную на крючке, окунали в СМЖ и взвешивали. После взвешивания пробу сыворотки крови и СМЖ снимали с весов и подвешивали на растянутую проволоку, закрепленную с двух сторон за стойки.

С помощью ножниц мозг (26–60 мг) извлекали из черепа, помещали на плотную обеззоленную бумагу и взвешивали. Пробы мышечной ткани (42–86 мг), взятые в области второго-четвертого ребер, и пробы печени (30–92 мг) помещали на плотную обеззоленную бумагу и взвешивали. Для анализа использовали 86 самок колюшки общей длиной 61–75 мм и массой 2.6–5.0 г.

Высушенные на воздухе пробы поместили в пластиковые пробирки и доставили в Институт биологии внутренних вод РАН. Пробы сушили в сушильном шкафу при температуре 105°C. Через неделю пробы по очереди доставали из сушильного шкафа и быстро взвешивали в горячем состоянии. Затем пробы не менее 3 нед. находились в помещении, впитывая влагу до определенной постоянной массы (влажная проба).

Разные фракции воды (тотальную, свободную и связанную) в организме и тканях рыб определяли по ранее предложенной методике (Мартемьянов, 2014). Содержание разных фракций воды в тканях выражали в процентах. Фракция свободной воды в биологических жидкостях является растворителем для осмотически активных веществ, поэтому  $Osm_{inorg}$  выражали в мОсм/кг свободной воды, а содержание натрия и калия – в ммоль/кг свободной воды.

Сухие пробы помещали в пластиковые пробирки, в которые приливали бидистиллированную воду так, чтобы достичь разведения для плазмы и СМЖ в 500 раз, для мышц и мозга в 200 раз, а для эритроцитов и печени в 100 раз. Через сутки

пробы встряхивали и определяли общую концентрацию ионов кондуктометрическим методом (Хлебович, 1974) с использованием платиновых электродов (две пластины по 1 см<sup>2</sup> с расстоянием между ними 1 см), соединенных с реохордным мостом Р-38, питаемым переменным током. Этот метод особенно ценен при анализе очень слабых растворов. Затем измеряли концентрацию натрия и калия на пламенном спектрофотометре Flapho-4 (фирма Carl Zeiss, Jena, Германия).

В научной литературе соленость внешней среды выражена в разных единицах. Для адекватного сравнения осмотических взаимодействий между организмом рыб и внешней средой литературные данные по солености среды, выраженные в разных единицах, пересчитывали в мОсм/кг раствора на основе таблицы изоосмотических концентраций разных сред (см.: Хлебович, 1974).

Данные обрабатывали статистически. Средние значения и их стандартные ошибки рассчитывали с помощью программы Microsoft Excel 10. Для определения значимости различий с вероятностью  $p \leq 0.05$  применяли t-критерий Стьюдента с поправкой Бонферрони, используя программу STATISTICA 10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В сыворотке крови трехиглой колюшки, отловленной в Белом море,  $Osm_{inorg}$  была ниже, чем во внешней среде, на 280.4 мОсм, а содержание натрия было меньше на 187.5 ммоль (табл. 1). В сыворотке крови рыб из оз. Кривое, акклиматизированных к пресной воде,  $Osm_{inorg}$  по отношению к внешней среде была выше в среднем на 433 мОсм, а концентрация натрия – на 208 ммоль.

В сыворотке крови, а также СМЖ рыб из моря и пресной воды  $Osm_{inorg}$  достоверно не различалась. По сравнению с  $Osm_{inorg}$  СМЖ морских рыб,  $Osm_{inorg}$  СМЖ пресноводной группы рыб поддерживалась на достоверно более низком уровне (табл. 2). Содержание натрия в сыворотке крови и СМЖ морской и пресноводной выборки рыб достоверно не различалось. Однако в СМЖ трехиглой колюшки из моря и пресной воды содержание натрия было достоверно ниже на 22.2–24.6%, а калия выше в среднем в 5 раз, чем в сыворотке крови (табл. 2). При перемещении трехиглой колюшки из морской воды в пресную, достоверные различия наблюдались только для  $Osm_{inorg}$  в СМЖ.

Содержание разных фракций воды в СМЖ морских рыб по сравнению с таковым в сыворотке крови достоверно различалось, а у пресноводной выборки трехиглой колюшки данные различия отсутствовали. Уровни общей и свободной фракций воды в сыворотке крови пресноводной выборки рыб были достоверно выше, чем в таковой морской колюшки. Все три фракции воды в

СМЖ пресноводной выборки рыб достоверно отличались от таковых морских рыб (табл. 2).

По отношению к сыворотке крови  $Osm_{inorg}$  в мозге, мышцах, печени и эритроцитах трехиглой колюшки из моря была достоверно ниже на 11, 20, 16.2 и 18.2% соответственно. В мозге, мышцах и эритроцитах трехиглой колюшки, акклиматизированной к пресной воде,  $Osm_{inorg}$  была достоверно ниже, чем в сыворотке крови, соответственно на 9.6, 17.7 и 15.1% (табл. 2).

При перемещении трехиглой колюшки из морской воды в пресную достоверные различия наблюдались только в  $Osm_{inorg}$ , содержании натрия и калия в печени. При акклиматизации трехиглой колюшки к пресной воде достоверные различия наблюдались для общей и свободной фракций воды в мозге и для связанной воды в печени (табл. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В сыворотке крови (табл. 1) трехиглой колюшки, отловленной в море,  $Osm_{inorg}$  и содержание натрия были значительно ниже, чем во внешней среде. Трехиглая колюшка осуществляет в морской среде гипоосмотический и гипонатремический типы регуляции, которые характерны для морских видов рыб (Мартемьянов, 2013). Основой такой регуляции является наличие в жаберном эпителии рыб ионоцитов морского типа, отвечающих за трансэпителиальный перенос ионов из крови во внешнюю среду.

В сыворотке крови рыб (табл. 1), акклиматизированных к пресной воде оз. Кривое,  $Osm_{inorg}$  и содержание натрия были гораздо выше, чем во внешней среде. Трехиглая колюшка в пресной воде осуществляет гиперосмотический и гипернатремический типы регуляции. Такие типы осмотической и ионной регуляции характерны для пресноводных видов рыб (Мартемьянов, 2013). Основой подобной регуляции является наличие в жаберном эпителии рыб ионоцитов пресноводного типа, которые выполняют трансэпителиальный перенос ионов из внешней среды в кровь.

Таким образом, в зависимости от солености среды тип осмотической и ионной регуляции у трехиглой колюшки может быть пресноводным или морским. Основой регуляции является наличие у каждого эвригалинного вида в жаберном эпителии ионоцитов, функционирующих по пресноводному и морскому типам (Wu et al., 2003; Horng et al., 2009; Shen et al., 2011; Hiroi, McCormick, 2012; Hsu et al., 2014). Следовательно, трехиглая колюшка, обитающая в Белом море, по отношению к солености среды является эвригалинным видом.

У трехиглой колюшки, акклиматизированной к пресной воде,  $Osm_{inorg}$  внутренней среды в среднем составляла 435 мОсм/кг (14.3 г/л), а у рыб из моря – 453 мОсм/кг (14.9 г/л). Эти результаты

**Таблица 1.** Показатели осмольности, обусловленной неорганическими ионами ( $Osm_{inorg}$ ), содержание натрия, калия и общей, свободной и связанной фракций воды в тканях трехиглой колючки *Gasterosteus aculeatus*, отловленной в Белом море и акклиматизированной к условиям оз. Кривое

Характеристики среды обитания	л, экз.	Проба	$Osm_{inorg}$ , мОсм/кг свободной воды	Концентрация ионов, ммоль/кг свободной воды		Вода, %		
				натрий	калий	общая	свободная	связанная
Белое море:	10	Сыворотка	452.6 ± 8.9	222.5 ± 5.8	9.8 ± 0.7	89.1 ± 0.4	86.1 ± 0.5	2.99 ± 0.13
осмольность 753 мОсм/л (25.5 г/л)	6	СМЖ	456.7 ± 8.0	173.1 ± 5.0	52.7 ± 3.4	86.2 ± 0.9	82.0 ± 1.1	4.00 ± 0.25
содержание натрия 410 ммоль/л	6	Мозг	402.8 ± 9.1	106.2 ± 4.5	90.2 ± 3.2	81.3 ± 0.1	80.3 ± 0.2	1.05 ± 0.08
содержание калия 4 ммоль/л	8	Мышцы	362.3 ± 7.4	59.9 ± 5.2	121.3 ± 3.0	81.0 ± 0.5	79.3 ± 0.6	1.80 ± 0.12
температура 10–11°C	8	Печень	379.1 ± 8.2	59.0 ± 5.4	130.6 ± 1.9	76.0 ± 0.2	73.8 ± 0.2	2.21 ± 0.04
	6	Эритроциты	370.4 ± 9.8	99.7 ± 4.8	93.8 ± 4.7	77.7 ± 1.1	75.2 ± 1.2	2.29 ± 0.07
Оз. Кривое:	7	Сыворотка	435.4 ± 4.1	208.1 ± 1.7	9.5 ± 0.7	94.0 ± 0.2	91.2 ± 0.3	2.62 ± 0.17
осмольность 2.2 мОсм/л (0.065 г/л)	8	СМЖ	407.7 ± 9.0	156.9 ± 4.5	45.1 ± 3.3	93.3 ± 0.4	90.6 ± 0.4	2.68 ± 0.09
содержание натрия 0.48 ммоль/л	8	Мозг	393.8 ± 5.3	112.0 ± 1.9	84.8 ± 1.0	82.5 ± 0.2	81.4 ± 0.2	1.08 ± 0.05
содержание калия 0.029 ммоль/л	8	Мышцы	358.2 ± 5.4	61.2 ± 2.9	117.9 ± 4.7	82.1 ± 0.3	80.8 ± 0.3	1.45 ± 0.10
температура, 17°C	8	Печень	413.5 ± 7.0	86.3 ± 4.0	117.2 ± 3.5	75.8 ± 1.2	74.2 ± 1.1	1.69 ± 0.12
	6	Эритроциты	369.7 ± 9.0	90.9 ± 2.8	95.6 ± 5.4	77.6 ± 1.2	75.6 ± 1.3	2.02 ± 0.17

Примечание. СМЖ – спинномозговая жидкость.

**Таблица 2.** Результаты статистического анализа по t-критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони

Показатель	<i>p</i> A–B	<i>p</i> a–b	<i>p</i> A–a	<i>p</i> B–b
$Osm_{inorg}$	1	0.08	0.592	0.008*
Na	0.0003*	0.000001*	0.248	0.136
К	0.0000001*	0.0000001*	1	0.548
Вода общая	0.012*	0.94	0.0000001*	0.00002*
Вода свободная	0.004*	1	0.000004*	0.000016*
Вода связанная	0.004*	1	0.424	0.0004*
	<i>p</i> A–C	<i>p</i> A–D	<i>p</i> A–E	<i>p</i> A–F
$Osm_{inorg}$	0.008*	0.000004*	0.00008*	0.00016*
	<i>p</i> a–c	<i>p</i> a–d	<i>p</i> a–e	<i>p</i> a–f
$Osm_{inorg}$	0.0002*	0.000004*	0.09	0.00008*
	<i>p</i> C–c	<i>p</i> D–d	<i>p</i> E–e	<i>p</i> F–f
$Osm_{inorg}$	1	1	0.028*	1
Na	0.828	1	0.004*	0.584
К	0.408	1	0.02*	1
Вода общая	0.002*	0.376	1	1
Вода свободная	0.004*	0.196	1	1
Вода связанная	1	0.176	0.004*	0.676

Примечание. \*Достоверные различия;  $Osm_{inorg}$  – осмоляльность, обусловленная неорганическими ионами; сравниваемые показатели для сыворотки (A, a), спинномозговой жидкости (B, b), мозга (C, c), мышц (D, d), печени (E, e) и эритроцитов (F, f). Прописными буквами обозначены данные для морской трехиглой колюшки, строчными – для пресноводной.

указывают на то, что у трехиглой колюшки в диапазоне солёности от пресной воды до 14.3 г/л функционируют ионоциты пресноводного типа регуляции, поддерживающие более высокие  $Osm_{inorg}$  и содержание натрия в сыворотке крови по сравнению с таковыми во внешней среде. При солёности 14.9 г/л и выше функционируют ионоциты морского типа регуляции, поддерживающие более низкие показатели  $Osm_{inorg}$  и содержание натрия в сыворотке крови по сравнению с таковыми во внешней среде. Переход с одного типа регуляции на другой у трехиглой колюшки происходит в диапазоне солёности 14.3–14.9 г/л.

Ранее было показано, что дальневосточная крупночешуйная красноперка *Tribolodon hakonensis* – это эвригалинный вид, обладающий как пресноводным, так и морским типом осмотической и ионной регуляции. При этом переход с пресноводного типа регуляции на морской наблюдается у рыб в диапазоне солёности 11.6–13.6 г/л (Мартемьянов и др., 2021). Следовательно, зона солёности, при которой происходит переход с одного типа регуляции на другой, различается у разных видов эвригалинных рыб.

Сыворотка крови и СМЖ составляют внутреннюю среду организма. У трехиглой колюшки, отловленной в море и акклиматизированной к пресной воде, содержание натрия в СМЖ по сравнению с таковой в сыворотке крови было достоверно ниже, а калия – выше, чем в сыворотке крови (табл. 2).

Сходные закономерности отмечены у пресноводного карася *Carassius auratus* (см.: Мартемьянов, Васильев, 2018) и у отловленной в Белом море морской трески *Gadus morhua* (см.: Мартемьянов, 2020). Вероятно, такой паттерн регуляции характерен для позвоночных животных.

По сравнению с внутренней средой,  $Osm_{inorg}$  в мозге, мышцах, печени и эритроцитах трехиглой колюшки, отловленной в море и после акклиматизации к пресной воде, была достоверно ниже (табл. 1). У трехиглой колюшки из морской и пресной воды осуществляется сходный паттерн регуляции:  $Osm_{inorg\ serum} > Osm_{inorg\ brain}, Osm_{inorg\ muscle}, Osm_{inorg\ liver}$  и  $Osm_{inorg\ erythrocytes}$ . Клетки этих тканей для обеспечения осмотического равновесия с внутренней средой компенсируют недостаток неорганических ионов за счет накопления органических осмолитов.

Различия между трехиглой колюшкой из морской и пресной воды проявились следующим образом. Содержание общей и свободной фракций воды в сыворотке и СМЖ трехиглой колюшки из моря существенно ниже, а количество сухого остатка – выше, чем у рыб из пресной воды (табл. 1, 2). Сухой остаток включает преимущественно органические вещества. Следовательно, доля участия органических веществ в  $Osm_{org}$  сыворотки крови и СМЖ морской трехиглой колюшки больше, чем у рыб, акклиматизированных к пресной воде. На эвригалинных видах показано, что в морской сре-

де доля участия органических осмолитов в компенсации  $Osm_{org}$  в разных тканях рыб также больше, чем в пресной.

В ходе акклимации тилапии *Oreochromis mossambicus* к морской воде наблюдали усиление экспрессии гена, кодирующего переносчик таурина в разных тканях организма. Это приводило к увеличению количества молекул белка-переносчика на мембранах и к активации поглощения таурина из внутренней среды в клетки (Takeuchi et al., 2001, 2002). У особей этого вида, акклимированных к морской среде, содержание свободных аминокислот в мышцах, печени, жабрах, сердце и почках увеличивалось в среднем в 2 раза за счет распада белков (Venkatachari, 1974). При адаптации к морской воде угря *Anguilla anguilla* (см.: Huggins, Colley, 1971), камбалы *Platichthys flesus*, трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (см.: Lange, Fugelli, 1965), мозамбикской тилапии *Sarotherodon mossambicus* (см.: Assem, Hanke, 1983) и фундулюса *Fundulus diaphanus* (см.: Ahokas, Sorg, 1977) в мышцах рыб существенно повышалась концентрация свободных аминокислот. Клеточный объем сердечной мышцы эвригалинной камбалы *P. flesus* в гиперосмотических условиях регулируется путем увеличения внутриклеточной концентрации ионов калия и аминокислоты таурина (Vislie, Fugelli, 1975). При перемещении эвригалинных рыб бородачатой кефали *Crenimugil labrosus* и камбалы *Paralichthys lethostigma* из пресной воды в морскую содержание аминокислот в мышцах увеличивалось соответственно на 82 и 66% (Lasserre, Gilles, 1971).

Эволюционные аспекты биологии трехиглой колюшки интенсивно изучаются генетическими методами. С их помощью удается реконструировать степень родства между существующими популяциями и другими видами рыб. Систематическое положение и степень родства трехиглой колюшки по отношению к другим видам семейства Gasterosteidae описаны в обзоре (Foster, 2019). Происхождение трехиглой колюшки по отношению к солености среды на основе каких-либо объективных критериев не определено. Полагают, что около 12 500 лет назад после последнего таяния ледников пресноводные места обитания были повторно заселены морскими предками трехиглой колюшки (Walker, Bell, 2000; Gow et al., 2006; Mäkinen et al., 2006; Caldera, Bolnick, 2008; Wund et al., 2008; Foster, 2019).

В пресной и морской воде  $Osm_{inorg}$ , содержание натрия и калия в сыворотке крови трехиглой колюшки достоверно не различались (табл. 2, А–а), что свидетельствует о морском происхождении трехиглой колюшки Белого моря. Исходная материнская популяция этого вида формировалась в морской воде, стабилизируя показатели водно-солевого гомеостаза, характерные для морской среды. Затем, осваивая пресные воды, популяция

формировала структуры и системы пресноводного типа регуляции, стремясь при этом сохранить параметры осмотического и ионного гомеостаза на оптимальных для функционирования клеток организма уровнях.

Пресноводная популяция трехиглой колюшки морского происхождения, сформировав пресноводный тип регуляции и имея в наличии “исходный морской тип”, возвратилась в Белое море. Если бы исходная морская популяция трехиглой колюшки не осваивала пресные воды, не сформировался бы пресноводный тип осмотической и ионной регуляции. В этом случае трехиглая колюшка Белого моря имела бы лишь морской тип осмотической и ионной регуляции. Если предположить, что предками трехиглой колюшки Белого моря были пресноводные популяции, которые, осваивая море, сформировали морской тип осмотической и ионной регуляции, то  $Osm_{inorg}$  и содержание натрия в сыворотке крови рыб, акклимированных к пресной воде, поддерживались бы на уровнях, характерных для пресноводных видов.

У эвригалинных видов рыб пресноводного происхождения осмоляльность и содержание натрия в плазме крови в пресной воде не отличаются от таковых у пресноводных видов. У эвригалинной камбалы *P. flesus*, акклимированной к пресной воде, осмоляльность и содержание натрия в плазме поддерживались на уровне  $275.9 \pm 4.5$  мОсм/кг и  $133.8 \pm 1.2$  ммоль/л соответственно (Macfarlane, 1974). По сравнению с показателями у трехиглой колюшки из пресной воды (табл. 1), осмоляльность и содержание натрия в плазме крови камбалы было существенно ниже – в среднем на 159.5 мОсм и 74.3 ммоль соответственно.

В недавно колонизированных водоемах трехиглая колюшка образовала такие экотипы, как озерная и ручьевая формы (Thompson et al., 1997), в пределах озер – лимнетические и придонные формы (Baker et al., 2005) или иловые и лавовые формы (Hendry et al., 2009; Ólafsdóttir, Snorrason, 2009). Если эти пресноводные популяции трехиглой колюшки сформированы морскими предками, то у них должен сохраниться морской тип осмотической и ионной регуляции. Чтобы проверить это, необходимо провести сходные эксперименты по влиянию солености среды на показатели осмотической и ионной регуляции у трехиглой колюшки, обитающей в пресноводных водоемах.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания тема № 121050500046-8 и при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00120 а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ершов П.Н., Иванова Т.С., Иванов М.В. Изменчивость меристических признаков у трехглазой колюшки из малого озера Карельского побережья Белого моря // Тр. ЗИН РАН. 2015. Т. 319. № 4. С. 504–507.
- Мартемьянов В.И. Оценка статуса рыб по отношению к солёности среды на основе типов осмотической и ионной регуляции // Тр. ЗИН РАН. 2013. Приложение № 3. С. 175–181.
- Мартемьянов В.И. Методы определения общей, свободной и связанной фракций воды в организме и тканях гидробионтов // Вода: химия и экология. 2014. № 2. С. 86–95.
- Мартемьянов В.И. Показатели осмотической и ионной регуляции у рыб Белого моря // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. № 2. С. 209–218.
- Мартемьянов В.И., Васильев А.С. Регуляция объема эритроцитов, мышц, печени и мозга у карася *Carrasius auratus* (Cyprinidae) в ответ на повышение осмотической концентрации в плазме крови // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58. № 4. С. 478–485.
- Мартемьянов В.И., Ламаш Н.Е., Андреева А.М. Осмотическая и ионная регуляция у дальневосточной крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* (Günther, 1877) (Cypriniformes: Cyprinidae) в море и реках // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 3. С. 153–159.
- Хлебович В.В. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука. 1974. 236 с.
- Ahokas R.A., Sorg G. The effect of salinity and temperature on intracellular osmoregulation and muscle free amino acids in *Fundulus diaphanous* // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Integr. Physiol. 1977. V. 56. P. 101–105.
- Arnold K.E., Adam A., Orr K.J. et al. Sex-specific survival and parasitism in three-spined sticklebacks: seasonal patterns revealed by molecular analysis // J. Fish. Biol. 2003. V. 63. P. 1046–1050.
- Assem H., Hanke W. The significance of the amino acids during osmotic adjustment in teleost fish-I. Changes in the euryhaline *Sarotherodon mossambicus* // Comp. Biochem. Physiology. 1983. V. 74A. P. 531–536.
- Baker J.A. Life history variation in female threespine stickleback. In: The evolutionary biology of the threespine stickleback. New York: Oxford University Press. 1994. P. 144–187.
- Baker J.A., Cresko W.A., Foster S.A., Heins D.C. Life-history differentiation of benthic and limnetic ecotypes in a polytypic population of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Evol. Ecol. Res. 2005. V. 7. P. 121–131.
- Bakhvalova A.E., Ivanova T.S., Ivanov M.V. et al. Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. V. 17. P. 317–334.
- Caldera E.J., Bolnick D.I. Effects of colonization history and landscape structure on genetic variation within and among threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations in a single watershed // Evol. Ecol. Res. 2008. V. 10. P. 575–598.
- Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T. et al. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 2015. V. 95. P. 1635–1643.
- Foster S.A. Threespine stickleback. In: Encyclopedia of Animal Behavior (Second Edition) Academic Press, Elsevier Ltd. 2019. P. 214–220.
- Golovin P.V., Bakhvalova A.E., Ivanov M.V. et al. Sex-biased mortality of marine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) during their spawning period in the White Sea // Evol. Ecol. Res. 2019. V. 20. P. 279–295.
- Gow J.L., Peichel C.L., Taylor E.B. Contrasting hybridization rates between sympatric three-spined sticklebacks highlight the fragility of reproductive barriers between evolutionarily young species // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 739–752.
- Hendry A.P., Bolnick D.I., Peichel D.B. Along the speciation continuum in sticklebacks // J. Fish Biol. 2009. V. 75. P. 2000–2036.
- Hiroi J., McCormick S.D. New insights into gill ionocyte and ion transporter function in euryhaline and diadromous fish // Respir. Physiol. Neurobiol. 2012. V. 184. P. 257–268.
- Hornig J.L., Hwang P.P., Shin T.H. et al. Chloride transport in mitochondrion rich cells of euryhaline tilapia (*Oreochromis mossambicus*) larvae // Am. Physiol. Cell Physiol. 2009. V. 297. C845–C854.
- Hsu H.H., Lin L.Y., Tseng Y.C. et al. A new model for fish ion regulation: identification of ionocytes in freshwater- and seawater-acclimated medaka (*Oryzias latipes*) // Cell Tissue Res. 2014. V. 357. P. 225–243.
- Huggins A.K., Colley L. The changes in the non-protein nitrogenous constituents of muscle during the adaptation of the eel *Anguilla anguilla* L. from fresh water to sea water // Comp. Biochem. Physiol. 1971. V. 38B. P. 537–541.
- Kitano J., Ishikawa A., Kume M., Mori S. Physiological and genetic basis for variation in migratory behavior in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Ichthyol. Res. 2012. V. 59. P. 293–303.
- Krokhin Y.M. Estimation of the biomass and abundance of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Lake Dal'neye based on the food consumption of plankton-feeding fishes // J. Ichthyol. 1970. V. 10. P. 471–475.
- Lajus D.L., Golovin P.V., Yurtseva A.O. et al. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress and fitness in stickleback: a review of the literature and examination of cranial structures // Evol. Ecol. Res. 2019. V. 20. P. 83–106.
- Lajus D.L., Golovin P.V., Zelenskaia A.E. et al. Threespine stickleback of the White Sea: population characteristics and role in the ecosystem // Contemp. Probl. Ecol. 2020. V. 13. P. 132–145.
- Lange R., Fugelli K. The osmotic adjustment in the euryhaline teleosts, the flounder, *Pleuronectes flesus* L. and the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // Comp. Biochem. Physiol. 1965. V. 15. P. 283–292.
- Lasserre P., Gilles R. 1971. Modification of the amino acid pool in the parietal muscle of two euryhaline teleosts

- during osmotic adjustment // *Experientia*. 1971. V. 27. № 12. P. 1434–1435.
- Lugert V., Meyer E.I., Kurtz J., Scharsack J.P. Effects of an anthropogenic saltwater inlet on three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) (Teleostei: Gasterosteidae) and their parasites in an inland brook // *Europ. Zool. J.* 2017. V. 84. P. 444–456.
- Macfarlane N.A.A. Effect of hypophysectomy on osmoregulation in the euryhaline flounder, *Platichthys flesus* (L.) in seawater and in fresh water // *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.* 1974. V. 47. P. 201–217.
- Mäkinen H.S., Cano J.M., Merila J. Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) revealed by microsatellites // *Mol. Ecol.* 2006. V. 15. P. 1519–1534.
- Martemyanov V.I. Mechanisms of regulation of erythrocyte volume in common carp *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) at increase in the osmotic concentration of blood plasma within the zone of critical water salinity // *J. Ichthyol.* 2017. V. 57. P. 306–312.
- Martemyanov V.I., Poddubnaya N.Y. Volume regulation of muscle cells in the carp *Cyprinus carpio* in response to hypernatremia // *Bratisl. Lek. Listy*. 2019. V. 120. № 1. P. 52–57.
- Martemyanov V.I., Poddubnaya N.Y. Regulation ranges and patterns of adaptation to hyponatremia by cells of various organs and tissues of vertebrate animals // *Bratisl. Med. J.* 2020. V. 121. P. 218–224.
- Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N. et al. Lipid and fatty acid status of the liver and gonads of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae) from different spawning grounds in the White Sea // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2019. V. 46. P. 82–91.
- Olafsdottir G.A., Snorrason S.S. Parallels, nonparallels, and plasticity in population differentiation of threespine stickleback within a lake // *Biol. J. Linn. Soc.* 2009. V. 98. P. 803–813.
- Shen W.P., Horng J.L., Lin L.Y. Functional plasticity of mitochondrion-rich cells in the skin of euryhaline medaka larvae (*Oryzias latipes*) subjected to salinity changes // *Am. J. Physiol. Regul. Integ. Comp. Physiol.* 2011. V. 300. R858–R868.
- Takeuchi K., Toyohara H., Kinoshita M., Sakaguchi M. Ubiquitous increase in taurine transporter mRNA in tissues of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) during high-salinity adaptation // *Fish. Physiol. Biochem.* 2001. V. 23. P. 173–182.
- Takeuchi K., Toyohara H., Kinoshita M., Sakaguchi M. Role of taurine in hyperosmotic stress response of fish cells // *Fish. Sci.* 2002. V. 68. P. 1177–1180.
- Thompson C.E., Taylor E.B., McPhail J.D. Parallel evolution of lake-stream pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*) inferred from mitochondrial DNA variation // *Evolution*. 1997. V. 51. P. 1955–1965.
- Venkatachari S.A.T. Effect of salinity adaptation on nitrogen metabolism in the freshwater fish *Tilapia mossambica*. I. Tissue protein and amino acid levels // *Mar. Biol.* 1974. V. 24. P. 57–63.
- Vislie T., Fugelli K. Cell volume regulation in flounder (*Platichthys flesus*) heart muscle accompanying and alteration in plasma osmolality // *Comp. Biochem. Physiol.* 1975. V. 52A. P. 415–418.
- Walker J.A., Bell M.A. Net evolutionary trajectories of body shape evolution within a microgeographic radiation of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // *J. Zool.* 2000. V. 252. P. 293–302.
- Wootton R.J. The biology of the stickleback. London: Academic Press. 1976. 387 p.
- Wootton R.J. A functional biology of sticklebacks. London: Croom Helm. 1984. 265 p.
- Wu Y.C., Lin L.Y., Lee T.H. Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, 2Cl<sup>-</sup>-cotransporter: A novel marker for identifying freshwater- and seawater-type mitochondria-rich cells in gills of the euryhaline tilapia, *Oreochromis mossambicus* // *Zool. Studies*. 2003. V. 42. P. 186–192.
- Wund M.A., Baker J.A., Clancy B. et al. A test of the “Flexible stem” model of evolution: ancestral plasticity, genetic accommodation, and morphological divergence in the threespine stickleback radiation // *Am. Nat.* 2008. V. 172. P. 449–462.

## Osmotic and Ionic Regulation in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 (Gasterosteidae) from the White Sea and Freshwater Lake Krivoe

V. I. Martemyanov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia*

Several three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, were live captured in the White Sea and acclimated to the conditions of freshwater Lake Krivoe. Then they were subjected to measurements of osmolality caused by inorganic ions ( $Osm_{inorg}$ ), levels of sodium and potassium, and also levels of total, free, and bound water fractions in serum, cerebrospinal fluid (CSF), red blood cells, muscles, liver, and brain. The  $Osm_{inorg}$  value in red blood cells, muscles, liver, and brain of the experimental fish was found to be significantly lower compared to that in the internal environment. The deficiency of ions in tissues was compensated by the accumulation of organic osmolites ( $Osm_{org}$ ). It has been shown that three-spined sticklebacks have both the freshwater and marine types of osmotic and ion regulation, which is typical of euryhaline species. In fresh and sea water, the  $Osm_{inorg}$  value and the sodium level in fish serum were maintained within ranges typical of marine species. These features indicate the marine origin of *G. aculeatus*.

**Keywords:** regulation of cell volume, serum, cerebrospinal fluid, red blood cells, muscles, liver, brain, osmolality, ions

УДК 595.2

## МОРФОЛОГИЯ И НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО АНАТОМИИ ПИКНОГОНИД СЕМЕЙСТВА COLOSSENDEIDAE (ARTHROPODA: CHELICERATA)

© 2021 г. Н. В. Алексеева\*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

\*e-mail: nina.alexeyeva.spb@gmail.com

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.

После доработки 23.04.2021 г.

Принята к публикации 30.06.2021 г.

Пикногониды – небольшая группа архаичных первичноводных хелицероных. У пикногонид необычный план строения и ряд особенностей, отличающих их от остальных хелицерат. Известно около десяти современных семейств пикногонид и более тысячи видов, однако наше представление об этой группе складывается из сведений об организации нескольких десятков видов, что не охватывает имеющегося разнообразия. Такую малоизученную группу составляют виды семейства *Colossendeidae*. С помощью методов световой микроскопии изучена морфология *Colossendeis drakei* Calman, 1915, *C. fragilis* Pushkin, 1993, *C. scotti* Calman, 1915 и *Decolopoda australis* Eights, 1835; получены некоторые сведения об анатомии этих животных. Описано внешнее строение каждого вида, приведены данные о наличии и специфике расположения основных систем органов. Проанализирован план строения животного, отмечены консолидация туловища и отсутствие функциональных межсегментарных сочленений. Выявленные особенности значительно расширяют наше понимание плана строения пикногонид. Так, отмечена тенденция к увеличению площади поверхности средней кишки, выражающаяся в удлинении дивертикулов и/или формировании складок. Обнаружена гипертрофия периферической части гонады у самок, у которых половой дивертикул простирается почти на всю длину ходильной ноги. Впервые описано наличие половых дивертикулов у самцов пикногонид.

**Ключевые слова:** хелицероные, морские пауки, тагмозис, половая система

**DOI:** 10.31857/S0134347521060024

Морские пауки представляют собой обособленную группу архаичных морских хелицероных (Wheeler, Hayashi, 1998; Dunlop, Arango, 2005; Masta et al., 2010). Пикногониды во многом отличаются от остальных хелицерат, оставаясь неизменными на протяжении длительного периода (Bergström et al., 1980). Туловище пикногонид состоит из цефалосомы, трех-пяти свободных сегментов и несегментированного лишнего придатков абдомена (Vilpoux, Waloszek, 2003). Цефалосома формирует непарный вырост (хоботок) и несет придатки – хелифоры, пальпы и яйценожные ножки, а также пару ходильных ног. Остальные ходильные ноги располагаются на свободных сегментах тела. Пищеварительная и половая системы образуют слепые выросты (дивертикулы), проникающие в конечности (Fahrenbach, Arango, 2007; Soler-Membrives et al., 2011). Обобщенные данные об анатомии пикногонид приведены в нескольких работах (Helfer, Schlottke, 1935; King, 1973; Arnaud, Vamber, 1987). Однако опубликованные сведения касаются преимущественно

мелких представителей семейств Nymphonidae Wilson, 1878, Callipallenidae Hilton, 1942 и Phoxichilidiidae Sars, 1891. Информация об организации этих пикногонид и формирует наше представление о всей группе животных. Однако многие виды, а порой и семейства пикногонид до сих пор недостаточно изучены. Это касается, например, пикногонид семейств Ascorhynchidea Hoek, 1881, Rhynchothoracidae Thompson, 1909, Pallenopsidae Fry, 1978, Endeidae Norman, 1908 и Colossendeidae. Последние особо сложны для морфоанатомических исследований, так как имеют крупные размеры (Hedgpeth, 1947) и обладают массивной кутикулой (Fahrenbach, 1994), что затрудняет применение микроскопических методов. Лишь в немногих работах опубликованы данные об анатомии колоссендеид, в частности, об организации кровеносной (Firstman, 1973) и пищеварительной (Cano-Sánchez, López-González, 2017; Wagner et al., 2017) систем. В настоящей работе приведены и проанализированы сведения о морфологии и некоторые данные об анатомии

**Таблица 1.** Ориентация и характеристика срезов, выполненных в разных частях тела морских пауков семейства Colossendeidae

Ориентация	Туловище	Хоботок	Ходильные ноги	Яйценосные ножки
Сагиттальная	Срединный разрез	Срединный разрез	Срединный разрез в районе каждого сустава	—
Поперечная	Серия срезов толщиной 0.5–1.0 мм	Серия срезов толщиной 0.8–1.0 мм	По 3–4 среза толщиной 1–2 мм в средней части каждого членика	По 2–3 среза толщиной 1.0–1.2 мм в базальной и средней частях

видов *Colossendeis drakei* Calman, 1915, *C. fragilis* Pushkin, 1993, *C. scottii* Calman, 1915 и *Decolopoda australis* Eights, 1835.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования использован материал из спиртовой коллекции Зоологического института РАН. Не имеющих видимых повреждений животных извлекали из фиксатора (70% этанол) и переводили в дистиллированную воду через серию спиртов понижающейся концентрации (50, 30 и 10%). Всех особей изучали однотипно, манипуляции (табл. 1) выполняли вручную с помощью лезвия, срезы просматривали в стереомикроскопе Leica M205 C. Толщину срезов оценивали с помощью окуляр-микрометра.

В ходе исследования использовали следующие материалы: 1) *Colossendeis drakei* Calman, 1915, дата сбора 23.03.1987 г., сбор “Эврика”, Южные Оркнейские острова (60°43'6" S, 47°00'00" W), глубина 280–310 м, собрал И.С. Смирнов, определил А.Ф. Пушкин; 2) *C. fragilis* Pushkin, 1993, дата сбора 13.12.1988 г., сбор БМРТ “Пионер Латвии”, Южная Георгия и Южные Сандвичевы острова (53°50'4" S, 36°10'5" W), 182–185 м, собрал И.П. Турнов, определил А.Ф. Пушкин; 3) *C. scottii* Calman, 1915, дата сбора 21.04.1981 г., сбор БМРТ “Академик Книпович”, Южная Георгия (55°08'4" S, 34°39'5" W), глубина 116–135 м, собрал И.П. Турнов, определил А.Ф. Пушкин; 4) *Decolopoda australis* Eights, 1835, дата сбора 10.12.1988 г., сбор БМРТ “Пионер Латвии”, Южная Георгия и Южные Сандвичевы острова (54°55'6" S, 35°08'5" W), 135 м, собрал И.П. Турнов, определил А.Ф. Пушкин.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

#### Внешняя морфология

У всех изученных колоссендеид пальпы состоят из 9 члеников, а яйценосные ножки из 10; у представителей рода *Colossendeis* четыре пары ходильных ног, у вида *Decolopoda australis* — пять. Основные морфометрические показатели для каждого вида приведены в табл. 2.

Туловище *Colossendeis fragilis* вытянутое, внешне несегментированное, гладкое (рис. 1а, 1б). Це-

фалосома имеет прямой выступающий передний край. Глазной бугорок высокий, конической формы, смещен к хоботку. Латеральные выросты отделены друг от друга, расширяются к дистальному концу (рис. 1а, 1б). Абдомен цилиндрической формы, подвижно соединен с туловищем. Хелифоры отсутствуют, основания пальп и яйценосных ножек сближены (рис. 1б). Эти придатки включают по 9 (рис. 1в) и 10 (рис. 1г) члеников соответственно.

Туловище *C. drakei* вытянутое, со следами сегментации, гладкое (рис. 1д, е). Передний край цефалосомы вдавлен (рис. 1д). Глазной бугорок высокий, с округлой вершиной, смещен к хоботку. Латеральные выросты отделены друг от друга, расширяются к дистальному концу (рис. 1д, 1е). Абдомен удлинённый, цилиндрической формы (рис. 1д), подвижно соединен с туловищем. Хелифоры отсутствуют. Пальпы и яйценосные ножки располагаются на цефалосоме вентрально. Основания яйценосных ножек нависают над основаниями пальп (рис. 1е); сами конечности включают по 10 и 9 члеников соответственно (рис. 1ж–1з).

У *C. scottii* туловище гладкое, внешне несегментированное (рис. 1и, 1к). Передний край цефалосомы незначительно выступает, срединная часть вдавлена. Глазной бугорок высокий, конической формы, смещен от хоботка. Латеральные выросты соприкасаются друг с другом, расширяясь по направлению к придатку (рис. 1и, 1к). Абдомен удлинённый, утолщается к дистальному концу, соединен с туловищем подвижно. Хелифоры отсутствуют. Основания пальп и яйценосных ножек сближены. Эти конечности состоят из девяти члеников (рис. 1л), а яйценосные ножки — из 10 (рис. 1м).

У *Decolopoda australis* дисковидное гладкое туловище. Следы сочленений в виде поперечных вдавлений сохраняются (рис. 2а, 2б). Хоботок и ходильные ноги покрыты небольшими коническими шипами. Передний край цефалосомы прямой (рис. 2а). Глазной бугорок невысокий и уплощенный, занимает срединное положение на цефалосоме. Латеральные выросты плотно прилегают друг к другу и расширяются к дистальному концу (рис. 2а, 2б). Абдомен вытянут и утолщен на свободном конце, подвижно соединен с туловищем.

**Таблица 2.** Морфометрические данные четырех видов морских пауков семейства Colossendeidae

Параметр	<i>Colossendeis fragilis</i>	<i>C. drakei</i>	<i>C. scotti</i>	<i>Decolopoda australis</i>
Длина хоботка, мм	22.2	20.1	29.9	13.2
Длина шеи, мм	1.3	1.7	2	1.5
Длина цефалосомы, мм	3.5	4.9	4	4.2
Длина первого свободного сегмента, мм	4.0	4.1	3.8	1.3
Длина туловища, мм	11.3	18.4	15.3	9.4
Длина абдомена, мм	1.7	4.9	3.9	4.0
Ширина латерального выроста, мм	1.8	3.5	3.5	2.1
Расстояние между латеральными выростами, мм	1.9	2.8	0	0
Длина хелифоры, мм	—	—	—	13.0
Длина пальпы, мм	31.2	29.0	38.8	16.2
Длина яйценосной ножки, мм	42.9	67.8	62.2	37.6
Длина ходильной ноги, мм	97.0	131.7	104.5	75.0
Отношение длины хоботка к длине туловища	1.97	1.09	1.95	1.40
Отношение длины абдомена к длине туловища	0.15	0.27	0.26	0.43
Отношение длины ходильной ноги к длине туловища	8.58	7.16	6.83	6.52
Отношение длины ходильной ноги к длине туловища (включая длину хоботка)	2.91	3.41	2.29	3.30
Отношение длины ротовой полости к длине глотки	4.24	1.32	2.38	0.80
Отношение длины ротовой полости к длине пищевода	12.00	2.75	12.67	2.92
Отношение длины средней кишки к длине передней кишки	1.94	1.15	2.92	1.75
Отношение длины туловища к длине брюшной нервной цепочки	3.18	2.36	2.14	1.79

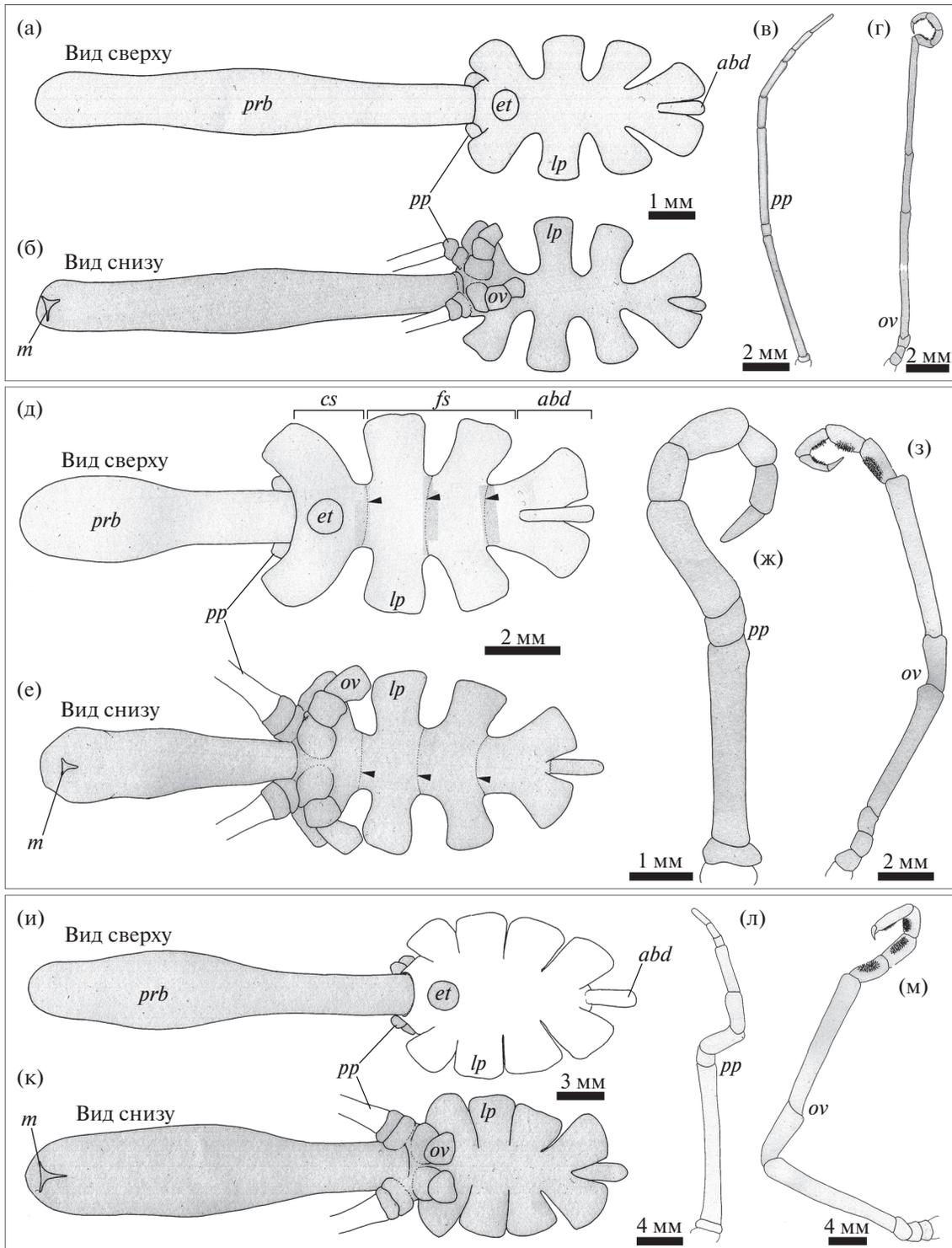
Хелифоры состоят из четырех члеников (рис. 2а, 2б). Клешня развита, пальцы гладкие, смыкаются дистальными концами. Основания пальп и яйценосных ножек сближены (рис. 2б). Пальпы состоят из девяти члеников (рис. 2в), яйценосные ножки — из 10 (рис. 2г).

*Пищеварительная система*

Рот располагается на свободном конце подвижно соединенного с туловищем хоботка (рис. 1б, 1е, 1к; 2б) и окружен тремя гладкими губами. Он ведет в переднюю кишку, занимающую хоботок и часть цефалосомы (рис. 3). Этот отдел кишки выстлан кутикулой и включает ротовую полость, глотку и пищевод (относительные размеры отделов указаны в табл. 2). У *C. fragilis* ротовая полость гладкая, у остальных исследованных колоссендеид покровы формируют три продольных ряда складок (рис. 3б–3г). В глотке располагается цедильный аппарат — совокупность многочисленных кутикулярных шипов (рис. 3). Глотка сужается и переходит в пищевод. Его кутикула гладкая, без выростов.

Средняя кишка включает центральный канал (рис. 4), который залегает срединно в туловище. От него берут начало слепые трубковидные выросты — дивертикулы. У всех пикногонид имеются дивертикулы ходильных ног: четыре пары у представителей рода *Colossendeis* и пять пар у *D. australis*. У последнего вида имеются дивертикулы хелифор (рис. 3г). У *C. fragilis* (рис. 3а) и *C. scotti* (рис. 3в) все выросты отходят попарно от центрального канала в пределах цефалосомы и первого свободного сегмента. У остальных изученных видов семейства дивертикулы отходят менее компактно (рис. 3б, 3г), в пределах всех сегментов, за исключением последнего. Дивертикулы *C. fragilis* и *C. drakei* гладкие (рис. 5а, 5б), у *C. scotti* они формируют многочисленные складочки (рис. 5в), а у *D. australis* — карманы (рис. 5г). Задняя кишка выстлана кутикулой. Она залегает в абдомене (рис. 3) и заканчивается анусом.

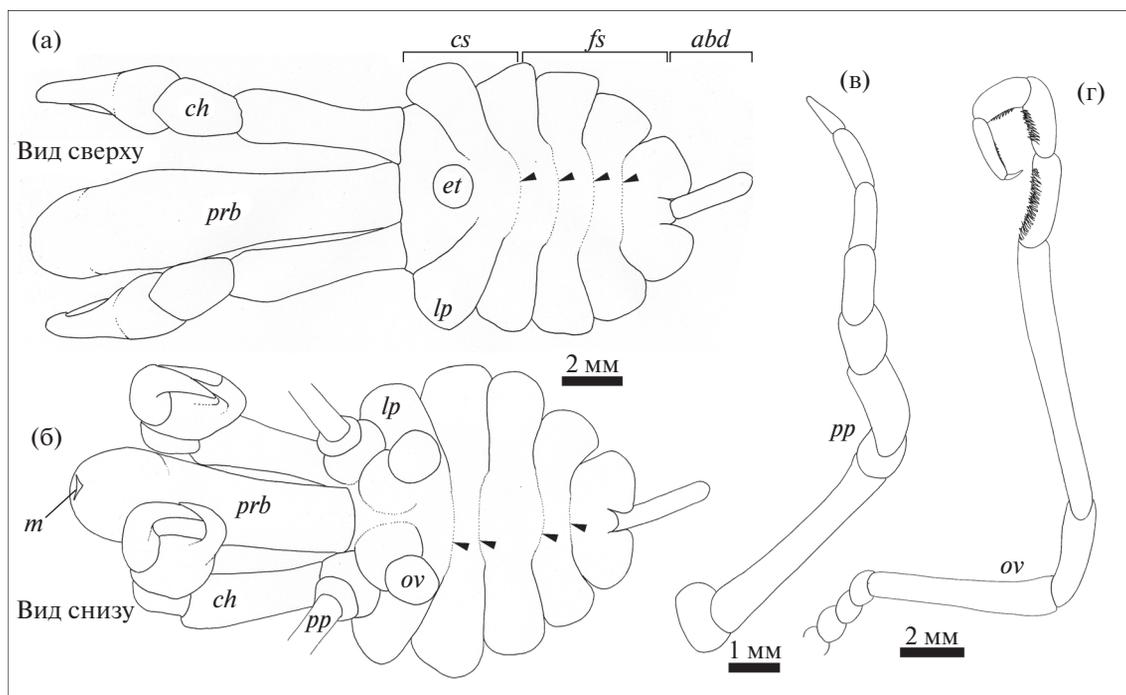
*Полость тела* представляет собой гемоцель и разделена на отдельные зоны. Над кишкой располагается трубковидное сердце (рис. 4), занимающее зону свободных сегментов тела. Дорсально просвет сердца ограничен стенкой тела, вентрально — центральным каналом средней кишки, а ла-



**Рис. 1.** Внешний вид, пальпа и яйценосная ножка *Colossendeis fragilis* (а–г), *C. drakei* (д–з), *C. scottii* (и–м). Обозначения: *abd* – abdomen, *cs* – цефалосома, *et* – глазной бугорок, *fs* – свободные сегменты тела, *lp* – латеральный вырост, *m* – рот, *ov* – яйценосная ножка, *pp* – пальпа, *prb* – хоботок. Наконечник стрелки маркирует сегментарные границы.

терально – собственно стенками сердца (рис. 4). По бокам от него располагается перикардиальная полость, ограниченная снизу горизонтальной септой (рис. 4). Латеральные стенки сердца и го-

ризонтальная септа уплощены. Вертикальная септа представлена отдельными диффузно расположенными клеточными тяжами, которые соединяют ганглии брюшной нервной цепочки со



**Рис. 2.** Внешний вид (а–б), пальпа (в) и яйценосная ножка (г) *Decolopoda australis*. Обозначения: *abd* – abdomen, *ch* – хелифора, *cs* – цефалосома, *et* – глазной бугорок, *fs* – свободные сегменты тела, *lp* – латеральный вырост, *m* – рот, *ov* – яйценосная ножка, *pp* – пальпа, *prb* – хоботок. Наконечник стрелки маркирует сегментарные границы.

стенкой тела (рис. 4). Горизонтальная септа также продолжается во все придатки и тянется от дивертикула гонады до стенки тела. В месте соединения септы со стенкой тела формируется продольный валик (рис. 5).

**Нервная система** представлена мозгом и брюшной нервной цепочкой (БНЦ). Мозг залегает под глазным бугорком (рис. 3). Дорсолатерально от него отходят парные окологлоточные коннективы. У *Colossendeis* БНЦ располагается в пределах цефалосомы и первого свободного сегмента тела и включает 5 ганглиев (рис. 3а–3в). У *D. australis* БНЦ состоит из 6 ганглиев и располагается в цефалосоме, занимая первые три свободных сегмента тела (рис. 3г). Во всех случаях первый ганглий подглоточный, а все последующие – ганглии ходильных ног.

**Половая система** самцов и самок (рис. 6) состоит из туловищной и периферической частей. Туловищная часть имеет U-образную форму и располагается над центральным каналом средней кишки по бокам от сердца (рис. 4). У самок половой дивертикул простирается на всю длину ходильной ноги (рис. 6б, 6г) и только у *C. fragilis* оканчивается в предпоследнем членике (рис. 6а). У самцов *D. australis* и *C. drakei* периферическая часть представлена лишь протоками (рис. 6б, 6г). У самцов *C. scotti* и *C. fragilis* формируются половые дивертикулы, занимающие весь третий коксальный членик (рис. 6а, в). У обоих полов поло-

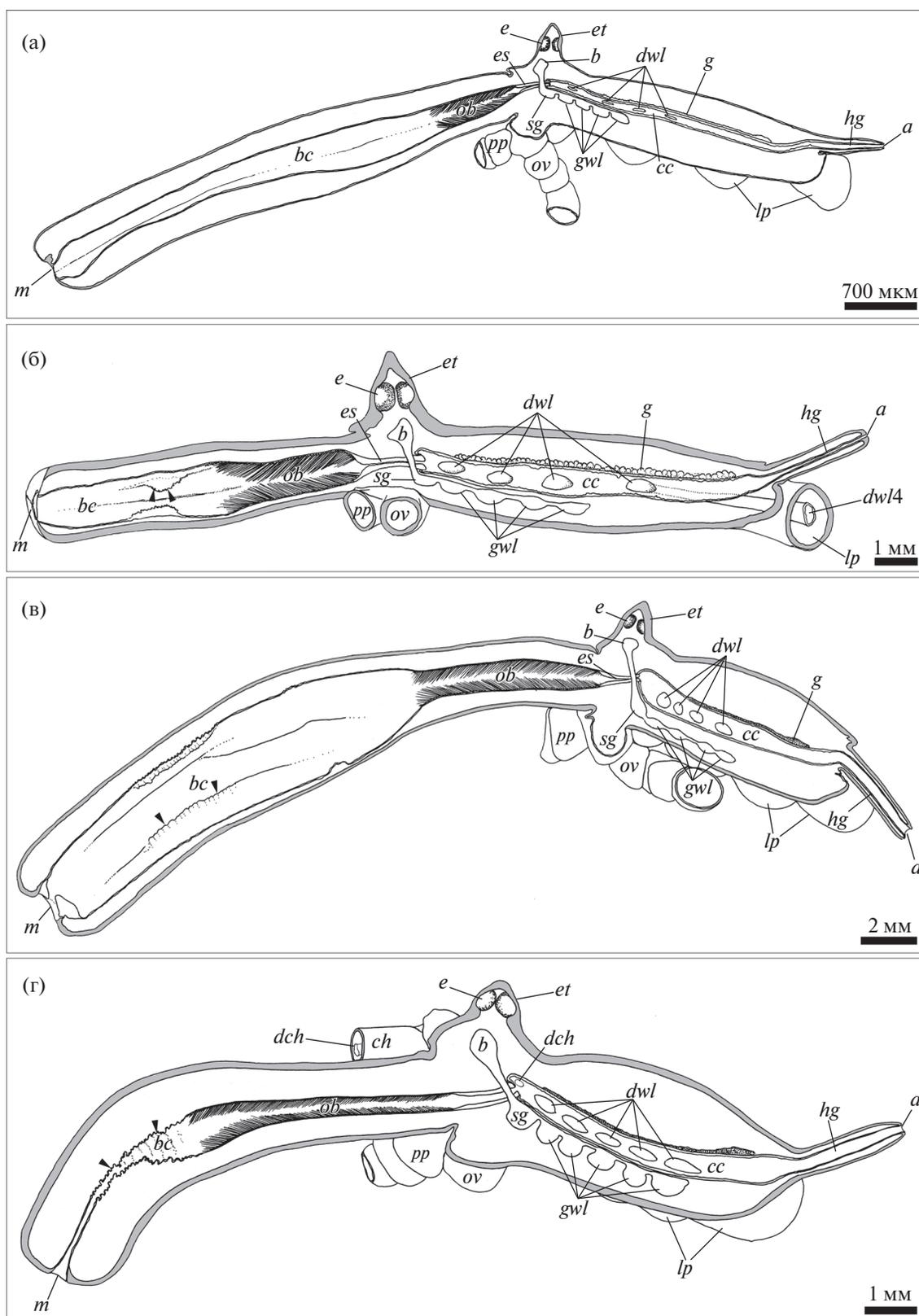
вые дивертикулы располагаются над дивертикулом кишки (рис. 4–5). Гонапоры и у самок, и у самцов открываются на втором коксальном членике каждой ходильной ноги (рис. 6).

## ОБСУЖДЕНИЕ

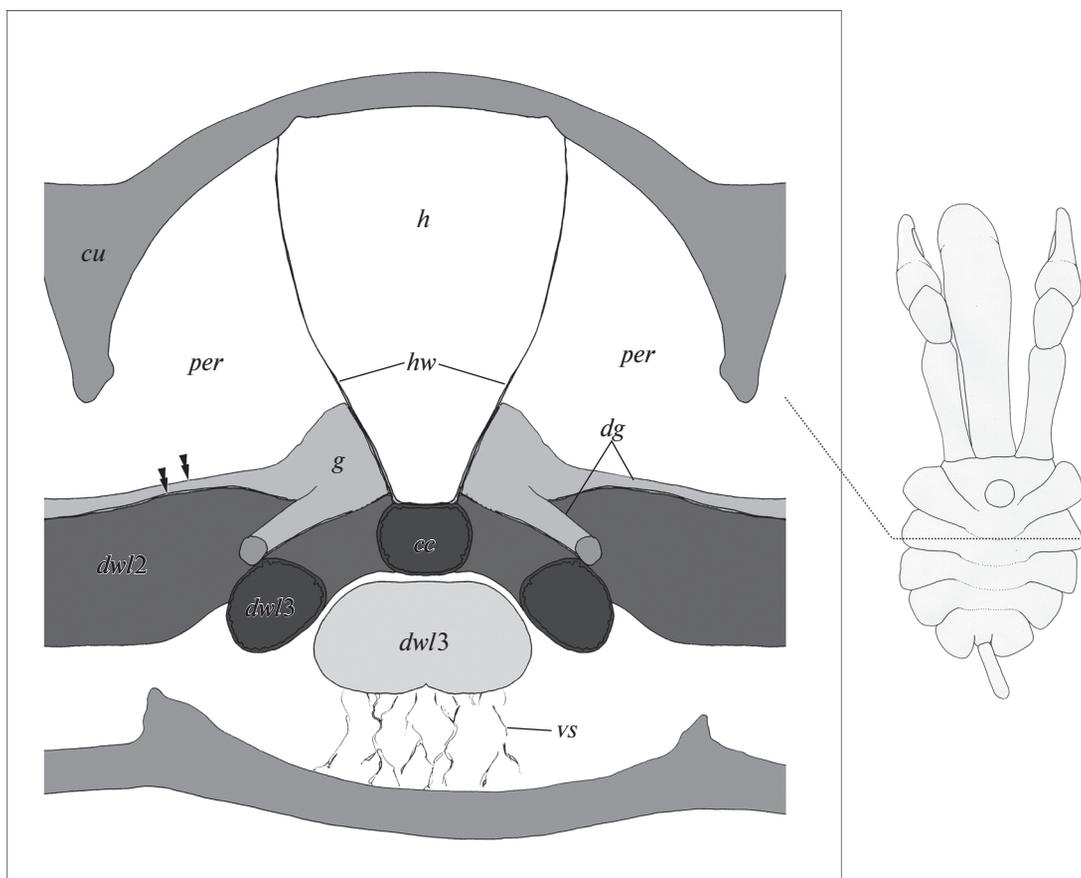
### 1. Анализ внешнего вида пикногонид семейства Colossendeidae

Показано, что туловище колоссендеид внешне либо не сегментировано, либо со слабыми следами сегментации. В последнем случае без затруднения прослеживается тот же тип тагмозиса, что и у сегментированных форм пикногонид (Vilproux, Waloszek, 2003). Туловище включает цефалосому, зону свободных сегментов тела и abdomen. Цефалосома у исследованных видов относительно короткая (табл. 2), у представителей рода *Colossendeis* на ней находятся хорошо развитые членистые и очень компактно расположенные пальпы, а также яйценосные ножки и первая пара ходильных ног; хелифоры отсутствуют.

Для большинства пикногонид характерны трехчлениковые хелифоры. У некоторых видов количество члеников вторично может уменьшаться до двух или одного, а иногда хелифоры и вовсе редуцируются (Arnaud, Vamber, 1987). Известно, что редукция хелифор происходит в онтогенезе (Пушкин, 1993; Vilproux, Waloszek, 2003; Alexeeva, Tamberg, 2021). У *Decolopoda australis* хели-



**Рис. 3.** Сагиттальный разрез через туловище *Colossendeis fragilis* (а), *C. drakei* (б), *C. scotti* (в) и *Decolopoda australis* (г). Обозначения: а – анус, б – надглоточный ганглий (мозг), bc – ротовая полость, cc – центральный канал средней кишки, ch – хелифора, dch – дивертикул хелифоры, dwl(4) – место отхождения дивертикулов средней кишки в ходильные ноги (4), e – глаза, es – пищевод, et – глазной бугорок, g – гонада, gwL – ганглии ходильных ног, hg – задняя кишка, lp – латеральный вырост, m – рот, ob – щупальцевый аппарат, ov – яйценосная ножка, pp – пальпа, sg – подглоточный ганглий. Наконечником стрелки отмечены продольные кутикулярные складки ротовой полости.



**Рис. 4.** Организация полости тела на примере самки *Decolopoda australis*, схема поперечного среза через туловище. Обозначения: *cc* – центральный канал средней кишки, *cu* – кутикула, *dg* – половой дивертикул, *dwl(2–3)* – дивертикулы вторых и третьих ходильных ног, *g* – туловищная часть гонады, *gw3* – ганглий третьих ходильных ног, *h* – просвет сердца, *hw* – стенка сердца, *per* – перикард, *vs* – вертикальная септа. Двойная стрелка маркирует положение горизонтальной септы, в толще которой залегает гонада. Уровень среза показан пунктирной линией.

лифоры четырехчлениковые, что очень редко встречается у современных пикногонид и наблюдается только в семействах Pallenopsidae (Bamber, 1985) и Colossendeidae (Calman, Gordon, 1933), значительно удаленных друг от друга (Arango, Wheeler, 2007). Существует три возможных механизма формирования четырехчлениковой хелифоры.

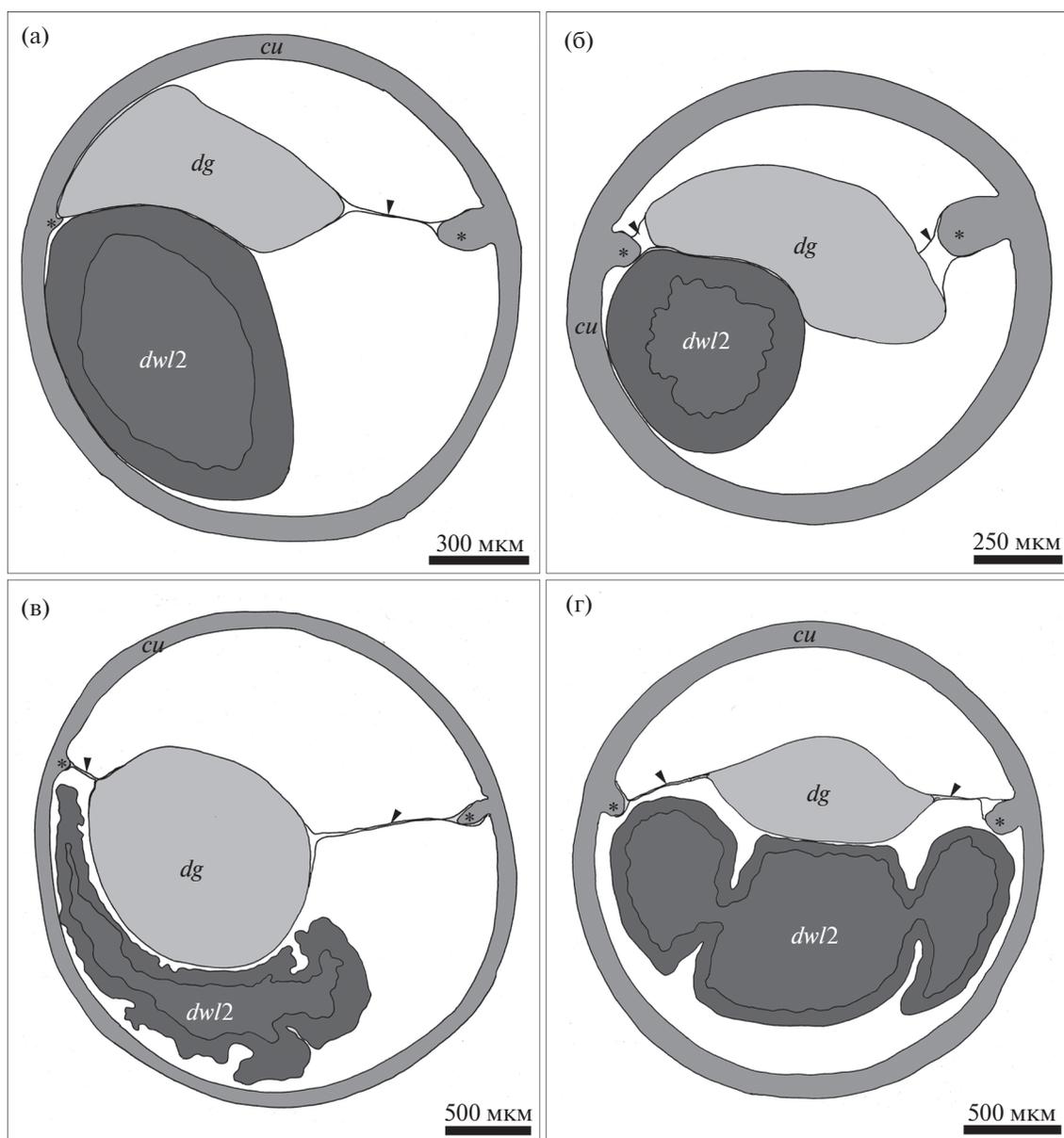
Во-первых, выделение дополнительного членика из уже имеющихся элементов хелифоры, базального или среднего члеников. Подобное явление описано у пикногонид, но для других придатков: пальп, яйценосных ножек (Alexeeva et al., 2018) и ходильных ног (Okuda, 1940; Vilpoux, Waloszek, 2003; Alexeeva et al., 2018). В ходе развития внутри одного членика в толще новой кутикулы закладывается новая сочленовная граница, которая становится функциональной после очередной линьки.

Во-вторых, формирование членика из латерального выроста туловища. У вымерших форм *Palaeopantopus maucheri* и *Palaeoisopus problematicus* отмечена избыточная членистость проксималь-

ного участка ноги. Высказано предположение, что это дополнительные коксальные членики ходильных ног, отсутствующие у современных форм (Bergström et al., 1980).

В-третьих, сохранение исходной полимерной конечности. Известно, что у вымерших морских пауков хелифоры могли включать пять члеников, как у *Palaeoisopus problematicus* (см.: Bergström et al., 1980), или четыре членика, как у *Haliestes dasos* (см.: Siveter et al., 2004) и *Pentapantopus vogteli* (см.: Köhl et al., 2013). Первые два механизма подразумевают, что базовым является трехчлениковое строение, а четырехчлениковая хелифора вторична. В третьем механизме подобное строение хелифоры принимается как анцестральное.

Зона свободных сегментов тела морфологически выражена только у *D. australis* и *C. drakei*, она включает соответственно 4 и 3 сегмента. Пикногонид *D. australis* относится к вторично видоизмененным полимерным формам (Arango, Wheeler, 2007; Arabi et al., 2010). Подобные морские пауки встречаются также в семействах Русногонидеи и



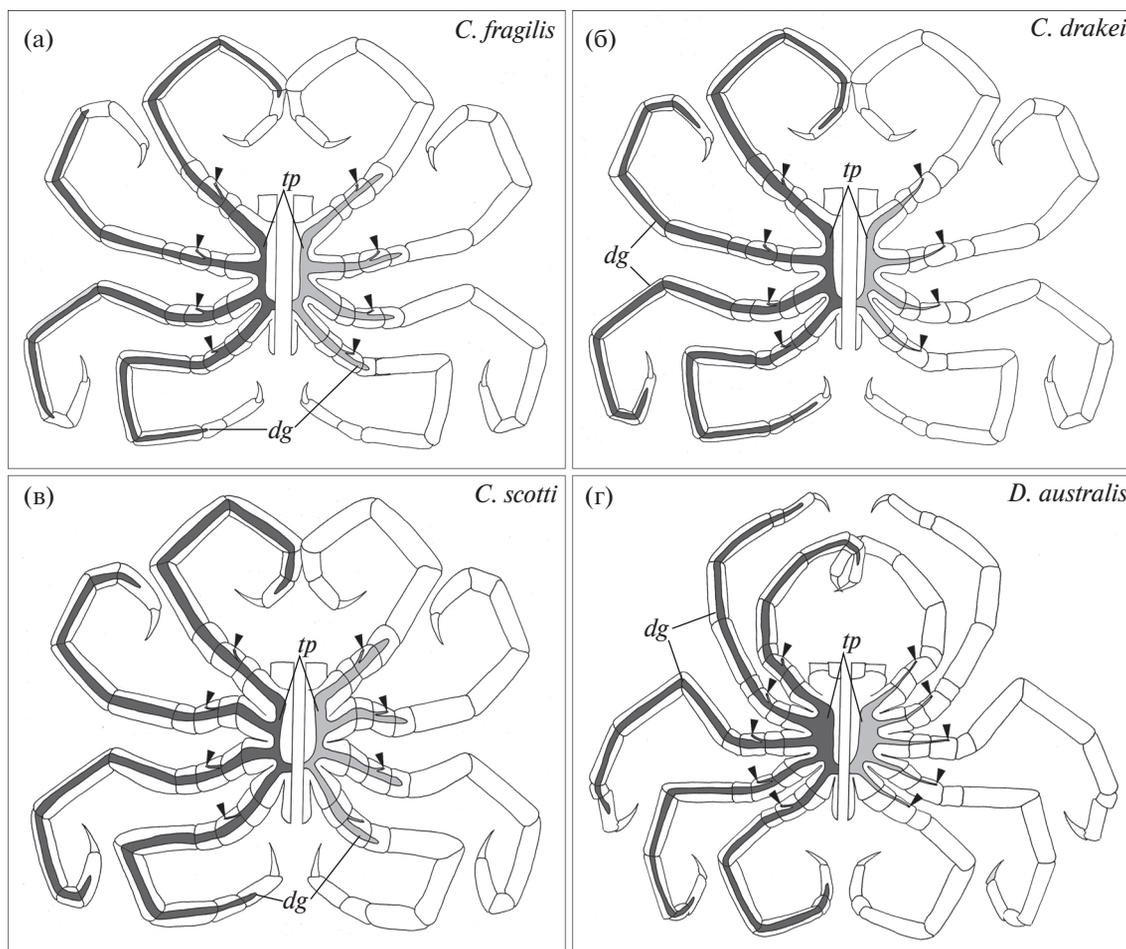
**Рис. 5.** Срезы (схема) через середину бедренного членика ходильной ноги самок *Colossendeis fragilis* (а), *C. drakei* (б), *C. scotti* (в) и *Decolopoda australis* (г). Обозначения: *cu* – кутикула, *dg* – половая дивертикула, *dwl2* – дивертикул второй ходильной ноги. Наконечник стрелки маркирует горизонтальную септу, звездочка – кутикулярный валик.

Nymphonidae и сформировались независимо (Hedgpeth, 1947; Arabi et al., 2010). У подавляющего большинства современных (Arnaud, Vamber, 1987) и вымерших (Bergström et al., 1980; Siveter et al., 2004; Poschmann, Dunlop, 2006; Rudkin et al., 2013) пикногонид 3 свободных сегмента и только у *Pentapantopus vogteli*, филогенетическое положение которого спорно, их 4 (Kühl et al., 2013). По-видимому, это доказывает лабильность плана строения пикногонид, а не примитивность данного вида. Подобное явление характерно и для современной фауны пикногонид.

## 2. Особенности внутренней организации колоссендеид

### 2.1. Организация пищеварительной системы

Особенности вооружения рта и организации передней кишки напрямую связаны со спецификой питания (Fahrenbach, Arango, 2007; Soler-Membrives et al., 2011, 2013; Wagner et al., 2017). По-товое отверстие питающейся гидроидными полипами нимфонида *Nymphon brevivirostre* снабжено кутикулярной бахромой (Alexeeva et al., 2018), которая располагается на внутреннем крае губ и позволяет повреждать тонкий эпителий добычи.



**Рис. 6.** Схемы организации женской (темно-серый цвет) и мужской (светло-серый) половой системы *Colossendeis fragilis* (а), *C. drakei* (б), *C. scotti* (в) и *Decolopoda australis* (г). Обозначения: *dg* – половой дивертикул, *tp* – туловищная часть гонады. Наконечник стрелки маркирует гонопоры. Ходильные ноги изображены не в масштабе.

У личинок и молоди *Pycnogonum littorale* края губ срастаются, формируя ротовую трубку, которая способна нарушить целостность жесткой гидроризы полипа *Clava multicornis* (Vilpoux, Waloszek, 2003; Alexeeva, Tamberg, 2021). У исследованных колоссендеид губы гладкие, поэтому можно предположить, что пищей для них служат животные, лишенные жестких покровов (см.: Wicksten, 2017).

Длина передней кишки значительно варьирует у разных групп пикногонид (Wagner et al., 2017). У колоссендеид она превышает длину центрального канала (табл. 2). Ротовая полость служит насосом, нагнетающим пищу в переднюю кишку. При этом *D. australis* отличается относительно длинной ротовой полостью. Вероятно, это связано с тем, что питается данный морской паук более грубой пищей, требующей лучшей фильтрации и более тщательного измельчения.

Средняя кишка состоит из центрального канала и системы выростов. Дивертикулы значитель-

но увеличивают площадь средней кишки (ПСК), участвуют в распределении веществ и располагаются в хелифорах и ходильных ногах (Arnaud, Vamberger, 1987). Предполагаемых причин увеличения ПСК несколько. Во-первых, отсутствие транспортной системы, что может быть связано с редукцией сердца и/или самой полости тела (Alexeeva, Tamberg, 2021). Во-вторых, несоразмерное увеличение размеров тела – пропорционально или в результате формирования дополнительных сегментов. При этом площадь кишки уже не может обеспечивать имеющийся объем (Schmidt-Nielsen, 1984). Вероятно, у колоссендеид данная причина является основной.

Механизмов, позволяющих достичь большей ПСК, также может быть несколько. Во-первых, это увеличение количества дивертикулов, которое может происходить как за счет формирования новых выростов (например, дивертикулы хоботка и личиночных ног), так и посредством бифуркации уже имеющихся (Fry, 1965; Arnaud, Vamberger, 1987).

1987; Alexeeva, Tamberg, 2021). Второй возможный механизм — удлинение дивертикулов вследствие их более кучного отхождения (Helfer, Schlottke, 1935; King 1973; Arnaud, Bamber, 1988). И, наконец, формирование складок и карманов также приводит к увеличению ПСК. Последние два варианта обнаружены нами у исследованных колоссендеид.

## 2.2. Организация половой системы

Базовый план строения половой системы пикногонид описан для обоих полов и в целом единообразен (Arnaud, Bamber, 1987). Туловищная часть, расположенная над центральным каналом средней кишки, у большинства пикногонид, в том числе и у колоссендеид, имеет U-образную форму. Описана также пластинчатая форма (Alexeeva, Tamberg, 2021), кроме этого известны примеры резорбции данной области гонады у самок (Miyazaki, Makioka, 2010).

От туловищной части отходят выводные протоки, которые оканчиваются гонопорами на втором коксальном членике всех или некоторых ходильных ног. У самок пикногонид протоки формируют слепые выросты — половые дивертикулы, в которых происходит созревание яиц. Однако организация этой части половой системы у колоссендеид значительно отличается от имеющих у нас представлений. У всех исследованных самок половые дивертикулы (вителляррии) гипертрофированы и располагаются вдоль дивертикулов средней кишки, простираясь на всю длину ходильной ноги. У небольших пикногонид дивертикул располагается только в феморальном членике (Arnaud, Bamber, 1987). Очевидно, что большие размеры колоссендеид наряду с гипертрофированными вителлярриями позволяют значительно увеличить количество формирующихся яиц. Неудивительно, что у самцов колоссендеид, хотя и не у всех, мы также обнаружили формирование половых дивертикулов, ранее не описанных у других пикногонид.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена с использованием оборудования кафедры зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета, а так-

же оборудования ЦКП “Таксон” (<http://www.ckrp-rf.ru/ckrp/3038/>) в рамках Госзадания Зоологического института РАН, № АААА-А19-119022690122-5.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою признательность заведующему Лабораторией морских исследований С.Г. Денисенко за возможность работать с коллекциями ЗИН РАН и Е.Л. Мархасевой за консультации во время работы с коллекционным материалом.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пушкин А.Ф. Фауна многоколенчатых (Pycnogonida) Южного океана // Исслед. фауны морей. XX (XXX). Результаты биологических исследований советских антарктических экспедиций. 1993. Т. 8. 397 с.
- Alexeeva N., Tamberg Y. Anatomical changes in postembryonic development of *Pycnogonum littorale* // J. Morphol. 2021. V. 282. № 3. P. 329–354.
- Alexeeva N., Tamberg Y., Shunatova N. Postembryonic development of pycnogonids: a deeper look inside // Arthropod Struct. Dev. 2018. V. 47. № 3. P. 299–317.
- Arabi J., Cruaud C., Couloux A., Hassanin A. Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: sea spiders (Pycnogonida) as a case study // C. R. Biol. 2010. V. 333. № 5. P. 438–453.
- Arango C.P., Wheeler W.C. Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology // Cladistics. 2007. V. 23. № 3. P. 255–293.
- Arnaud F., Bamber R.N. The biology of Pycnogonida // Adv. Mar. Biol. 1987. V. 24. P. 1–96.
- Bamber R.N. A second *Pallenopsis mollissima* (Hoek), with other deep water pycnogonids from the Glasgow Museum // Zool. J. Linn. Soc. 1985. V. 83. № 4. P. 301–306.
- Bergström J., Stürmer W., Winter G. *Palaeoisopus*, *Palaeopantopus* and *Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the lower Devonian Hunsrück slate, West Germany // Paläontol. Z. 1980. V. 54. № 1. P. 7–54.
- Calman W.T., Gordon I. A dodecapodous pycnogonid // Proc. R. Soc. London. Ser. B. 1933. V. 113. № 781. P. 107–115.
- Cano-Sánchez E., López-González P.J. Basal articulation of the palps and ovigers in Antarctic *Colossendeis* (Pycnogonida; Colossendeidae) // Helgol. Mar. Res. 2017. V. 70. № 1. P. 1–8.
- Dunlop J.A., Arango C.P. Pycnogonid affinities: a review // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2005. V. 43. № 1. P. 8–21.
- Fahrenbach W.H. Microscopic anatomy of Pycnogonida: I. Cuticle, epidermis, and muscle // J. Morphol. 1994. V. 222. № 1. P. 33–48.
- Fahrenbach W.H., Arango C.P. Microscopic anatomy of Pycnogonida: II. Digestive system. III. Excretory system // J. Morphol. 2007. V. 268. № 11. P. 917–935.
- Firstman B. The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite // J. Arachnol. 1973. P. 1–54.

- Fry W.G. The feeding mechanisms and preferred foods of three species of Pycnogonida // Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.). Zool. 1965. V. 12. P. 195–223.
- Hedgpeth J.W. The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean // Proc. U.S. Natl. Mus. 1947. V. 97. P. 157–342.
- Helfer H., Schlotzke E. Pantopoda // Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. 1935. Bd. 5, Abt. IV, Buch 2.
- King P.E. Pycnogonids. London: Hutchinson. 1973. 140 p.
- Kühl G., Poschmann M., Rust J. A ten-legged sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the lower Devonian Hunsrück slate (Germany) // Geol. Mag. 2013. V. 150. № 3. P. 556–564.
- Masta S.E., McCall A., Longhorn S.J. Rare genomic changes and mitochondrial sequences provide independent support for congruent relationships among the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) // Mol. Phylogenet. Evol. 2010. V. 57. № 1. P. 59–70.
- Miyazaki K., Makioka T. Structure of the adult female reproductive system in the sea spider, *Propallene longiceps* (Pycnogonida, Callipallenidae) and its functional and evolutionary significance // Invertebr. Reprod. Devel. 2010. V. 54. № 1. P. 35–39.
- Okuda S. Metamorphosis of a Pycnogonid parasitic in a Hydromedusa (with 10 text-figures) // J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Zool. 1940. V. 7. № 2. P. 73–86.
- Poschmann M., Dunlop J.A. A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany // Palaeontology. 2006. V. 49. № 5. P. 983–989.
- Rudkin D.M., Cuggy M.B., Young G.A., Thompson D.P. An Ordovician pycnogonid (sea spider) with serially subdivided 'head' region // J. Paleontol. 2013. V. 87. № 3. P. 395–405.
- Soler-Membrives A., Rossi S., Munilla T. Feeding ecology of *Ammothella longipes* (Arthropoda: Pycnogonida) in the Mediterranean Sea: a fatty acid biomarker approach // Estuarine. Coastal. Shelf Sci. 2011. V. 92. № 4. P. 588–597.
- Soler-Membrives A., Arango C.P., Cuadrado M., Munilla T. Feeding biology of carnivore and detritivore Mediterranean pycnogonids // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2013. V. 93. № 3. P. 635–643.
- Schmidt-Nielsen K. Scaling. Why is animal size so important? Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1984. 241 p.
- Siveter D.J., Sutton M.D., Briggs D.E., Siveter D.J. A Silurian sea spider // Nature. 2004. V. 431. № 7011. P. 978–980.
- Vilpoux K., Waloszek D. Larval development and morphogenesis of the sea spider *Pycnogonum litorale* (Ström, 1762) and the tagmosis of the body of Pantopoda // Arthropod Struct. Dev. 2003. V. 32. № 4. P. 349–383.
- Wagner P., Dömel J.S., Hofmann M. et al. Comparative study of bisected proboscides of Pycnogonida // Org. Diversity Evol. 2017. V. 17. № 1. P. 121–135.
- Wheeler W.C., Hayashi C.Y. The phylogeny of the extant chelicerate orders // Cladistics. 1998. V. 14. № 2. P. 173–192.
- Wicksten M.K. Feeding on cnidarians by giant pycnogonids (Pycnogonida: Colossendeidae Jarzinsky, 1870) in the north Central Pacific and North Atlantic oceans // J. Crustacean Biol. 2017. V. 37. № 3. P. 359–360.

## Morphology and Some Data on the Anatomy of Pycnogonids of the Family Colossendeidae (Arthropoda: Chelicerata)

N. V. Alexeeva

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg 199034, Russia

Pycnogonids are a small group of archaic primarily marine chelicerates. They exhibit an unusual bauplan and some features that distinguish them from the rest of the chelicerates. There are about ten modern families of pycnogonids and more than a thousand species. However, the knowledge of this group consists of information about the organization of several dozen species, which does not comprise the available diversity. Species of the family Colossendeidae are poorly studied. Using light microscopy, we examined the morphology of *Colossendeis drakei* Calman, 1915, *C. fragilis* Pushkin, 1993, *C. scotti* Calman, 1915, and *Decolopoda australis* Eights, 1835 and obtained some information about their anatomy. The external structure of each species is described; data on the presence and position of the main organ systems are given. The study of the bauplan of colossendeids revealed the consolidation of the body and the absence of functional segmental boundaries. Our results significantly expand the understanding of the body plan in pycnogonids. Thus, there is a tendency for the midgut surface area to increase through the elongation of the midgut diverticula and/or the formation of infoldings. In females, the vitellarium is hypertrophied and extends almost the entire length of the walking leg. The presence of the gonad diverticula in male pycnogonids is described for the first time.

**Keywords:** chelicerates, sea spiders, tagmosis, reproductive system

УДК 597.5:591.4

## БАТИМЕТРИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЯПОНСКОГО ВОЛОСОЗУБА *ARCTOSCOPIUS JAPONICUS* (STEINDACHNER, 1881) (TRICHODONTIDAE) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ) И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ЕГО БИОЛОГИИ

© 2021 г. В. В. Панченко<sup>1</sup>, \*, Д. В. Антоненко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

<sup>2</sup>Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), Владивосток 690091, Россия

\*e-mail: vlad-panch@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.09.2020 г.

После доработки 12.10.2020 г.

Принята к публикации 01.04.2021 г.

В зал. Петра Великого японский волосозуб *Arctoscopus japonicus* в апреле–октябре встречается в придонных слоях воды на глубине от 1.5 до 550 м при температуре от  $-0.2$  до  $16.5^{\circ}\text{C}$ , однако его распределение в течение этого периода изменяется. Завершив пелагический этап развития, молодь (FL от 3.5 см) переходит к донному образу жизни и в июле отходит от берега. Летом молодь обитает на глубине около 25–55 м, осенью распространяется по шельфу. Характерное для юга ареала созревание части рыб на первом году жизни не отмечено. Основная масса рыб старших возрастов в теплое время года придерживается батиметрического диапазона 40–60 м и прилегающих глубин. Осенью перед подходом к побережью на нерест производители опускаются глубже, проникая в нижнюю часть шельфа и на материковый склон.

**Ключевые слова:** *Arctoscopus japonicus*, нерест, сеголетки, залив Петра Великого, Японское море, распределение, размерный состав, температура

**DOI:** 10.31857/S0134347521060103

Японский волосозуб *Arctoscopus japonicus* – элиторальный широкобореальный преимущественно приазиатский вид, распространенный у восточного материкового и островного побережья Тихого океана от берегов Японии и Кореи на юге до зал. Акутан и Алеутских островов на севере, а у западного побережья на юго-востоке Аляски (Линдберг, Красюкова, 1969; Fishes of Japan..., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Новиков и др., 2002; Черешнев, Назаркин, 2002; Федоров и др., 2003; Черешнев и др., 2003; Фадеев, 2005; Nelson, 2006; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). В водах Японии и Кореи японский волосозуб служит объектом промысла, поэтому во многих публикациях освещаются аспекты его биологии в этих регионах (Окйама, 1970, 1990; Myoung et al., 1989; Sakuramoto et al., 1997; Watanabe et al., 2004, 2005; Lee et al., 2006; Yang et al., 2008, 2009; Lee et al., 2009; An et al., 2011; Komoto et al., 2011; Yang et al., 2012, 2013; Отчет об оценке состояния запасов..., 2020).

Сведения о распределении и биологии *A. japonicus* в российских водах фрагментарны (Минева, 1955; Ширманкина, 1996; Черешнев, Назаркин,

2002; Черешнев и др., 2003; Фадеев, 2005). Наиболее подробно этот вид исследован отечественными ихтиологами в северо-западной части Японского моря. В водах северного Приморья ( $44^{\circ}40' - 47^{\circ}20'$  с.ш. материкового побережья) распределение и некоторые аспекты биологии *A. japonicus* целенаправленно изучали на основе проведенных в прибрежной зоне сетных и неводных ловов (Колпаков, 1999, 2004). На расположенном южнее участке в зал. Петра Великого исследован ранний онтогенез японского волосозуба, а также отмечены особенности распределения и биологии вида на более поздних этапах развития (Соколовская, Епур, 2001). Дополнительные данные представлены при описании ихтиофауны районов Японского моря (Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2009). Подробный анализ распределительного диапозона обитания вида, ни в одном из районов не проводили.

Цель настоящей работы – на основании имеющихся в нашем распоряжении данных траловых ловов, включающих практически весь батиметрический диапазон обитания *A. japonicus* в зал.

Петра Великого, проследить сезонные закономерности распределения японского волосозуба на разных этапах жизненного цикла и выявить обусловленность распределения этого вида абиотическими и биотическими факторами.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены данные проведенных на судах ТИНРО в апреле–октябре 2004–2016 гг. донных траловых съемок и контрольных тралений на юге материковой акватории российских вод Японского моря в зал. Петра Великого: от устья реки Туманная (42°17' с.ш., 130°41' в.д.) до м. Поворотный (42°40' с.ш., 133°02' в.д.). Работы вели в диапазоне глубин 5–735 м на мягких грунтах в светлое время суток тралами ДТ/ТВ с длиной верхней подборки 23.2 м (горизонтальное раскрытие 13 м) и 27.1 м (горизонтальное раскрытие 16 м) с селективной вставкой в кутце 10 × 10 мм. Часть тралений на глубинах 5–20 м и все траления в прибрежной зоне на глубинах 2–5 м выполнены донным тралом с длиной верхней подборки 14.6 м (горизонтальное раскрытие 6 м) и модифицированным в ТИНРО бим-тралом также с использованием мелкочечной дели 10 × 10 мм. По результатам 2049 тралений проведен анализ улова, в ходе 861 траления при помощи гидрологического зонда SBE19plus измерена придонная температура воды.

Для получения сравнимых результатов при использовании тралов разных конструкций уловы *Arctoscopus japonicus* пересчитывали на плотность по формуле:  $P = B/S$ , где  $P$  – плотность, экз./км<sup>2</sup>;  $B$  – улов, экз.;  $S$  – площадь траления, км<sup>2</sup>. Коэффициенты уловистости рыб при пересчете на плотность не вводили. Частоту встречаемости определяли как процентное отношение числа результатов тралений к общему их числу в определенном батиметрическом интервале.

При массовых промерах длину рыб ( $FL$ ) измеряли с точностью до 1 см; при промере молоди минимальную и максимальную длину измеряли с точностью до 1 мм. Промерено 4446 экз. *A. japonicus*. Для биологического анализа использовали 50 экз. рыб, пойманных во второй декаде октября 2010 г. на глубинах свыше 200 м, измерения проводили с точностью 1 мм.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

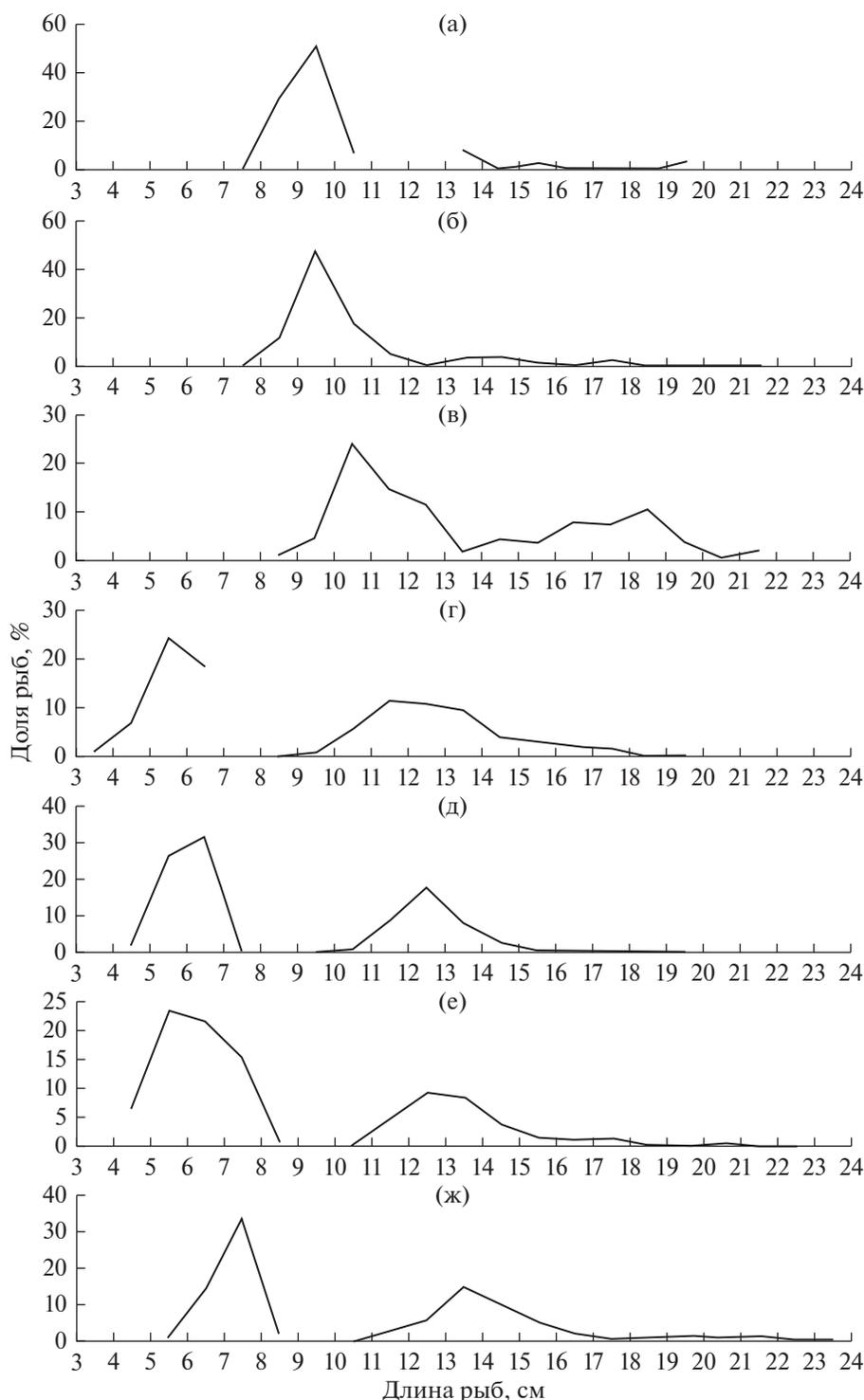
За время проведения работ в зал. Петра Великого встречены особи *Arctoscopus japonicus FL* от 3.5 до 24 см. В первой декаде июля в уловах трала выделялась группа мелкоразмерной молоди, длина которой варьировала от 3.5 до 4.0 см, к концу месяца максимальный размер рыб этой группы составлял 6.2 см (рис. 1). В следующей размерной группе длина рыб в июле составляла 9 см и более.

Очевидно, что к этой группе принадлежали рыбы старшего возраста. Размерный состав этих двух групп в течение долгого времени не перекрывался. В октябре минимальные и максимальные размерные показатели молоди увеличились соответственно до 5.6 и 8.5 см. В апреле после зимовки длина молоди варьировала от 7.1 до 10.5 см (рис. 1). В последующие месяцы разрыв в размерном составе между молодью и старшими рыбами нивелировался.

Распределение мелкоразмерной молоди *A. japonicus* отличалось от такового рыб старших возрастов. В июле молодь встречалась в уловах трала на глубине от 26 до 60 м, наибольшие концентрации отмечены в основном на глубине 28–54 м. Удельная численность и частота встречаемости молоди на глубине 20–40 м оказались выше, чем на глубине 40–60 м (табл. 1). В августе молодь по-прежнему встречалась лишь в диапазонах глубин 20–40 и 40–60 м. Абсолютные значения глубин обитания в августе составили 23–50 м, а частота встречаемости молоди на глубине 40–60 м в отличие от таковой в июле, несмотря на низкую среднюю плотность рыб, оказалась больше, чем на глубине 20–40 м (табл. 1).

В сентябре молодь распространилась глубже, проникая за 80-метровую изобату. Основные ее скопления по-прежнему формировались на глубине 20–40 м, однако на глубине 40–60 м и особенно 60–80 м частота встречаемости рыб оказалась выше (табл. 1). В октябре с прогрессирующим выхолаживанием вод молодь распространилась не только в глубоководную часть, но и в прибрежную зону, и была отмечена на глубине от 11 до 106 м. Плотность молоди на глубине 10–20 м оказалась довольно высокой за счет одного улова у 20-метровой изобаты, однако частота встречаемости здесь не превысила 4% (табл. 1). Значительные уловы молоди зарегистрированы вблизи 80-метровой изобаты. В результате высокая удельная численность отмечена в диапазонах глубин 60–80 и 80–100 м. В последнем наибольшей была и частота встречаемости молоди. На глубине 40–60 м показатели встречаемости были близки, однако зафиксированная плотность молоди была наименьшей; в двух из девяти тралений, проведенных здесь в октябре, молодь *A. japonicus* присутствовала как единичные особи (табл. 1).

В ходе немногочисленных тралений, проведенных в апреле, группу молоди после зимовки наблюдали выше 100-метровой изобаты, глубже встречались лишь старшие рыбы. В этом месяце *A. japonicus* отмечали на глубине от 40 до 151 м, а также на глубине 481 м (табл. 1). Наибольший улов зафиксирован на глубине 55 м среди молоди. Во многом благодаря этому улову показатель плотности в диапазоне глубин 40–60 м оказался наиболее высоким, однако частота встречаемости



**Рис. 1.** Размерный состав уловов *Arctoscopus japonicus* в заливе Петра Великого в апреле (а), мае (б), июне (в), июле (г), августе (д), сентябре (е) и октябре (ж).

рыб была выше на глубинах 100–150 м среди старших особей.

В последующие месяцы разрыв в размерном составе между молодью, появившейся в уловах прошлым летом, и старшими рыбами постепенно

нивелировался. Выровнялось и распределение по глубинам, хотя и просматривалось несколько большее тяготение рыб небольшого размера к минимальным глубинам, а крупных — к максимальным. В мае минимальная глубина, на которой



встречались особи *A. japonicus*, составляла 12 м, а максимальная — 360 м; *FL* рыб, пойманных на этих глубинах, составляла соответственно 9–11 и 18 см. Однако на глубине 335 м была поймана особь длиной 11 см. В июне при тралениях на глубине 5–10 м в основном в водорослевом поясе были найдены лишь экземпляры длиной 9–13 см. Длина особи, пойманной в нижней части шельфа на глубине 183 м, также составила 10 см, хотя на глубине 240 м (самая глубоководная поимка в этот период) отмечена среднеразмерная особь длиной 16 см.

В мае наибольшие концентрации *A. japonicus* были приурочены к глубине 20–40 м, заметные скопления отмечены на глубине 10–20 м. Частота встречаемости японского волосозуба на глубине 40–60 м оказалась больше, чем на глубине 10–20 м. В июне скопления формировались на глубине 20–40 м и особенно на глубине 40–60 м, хотя встречаемость оказалась наибольшей на глубине 60–80 м (табл. 1).

К июлю *A. japonicus* покидал интенсивно прогреваемое мелководье. В отличие от мелкоразмерной молодежи, старших особей отмечали в более широком батиметрическом диапазоне, хотя они и придерживались больших глубин (табл. 1). Единичные рыбы старших возрастов были отмечены в июле уже на глубине 16–20 м, а максимальная глубина обнаружения составила 267 м. Наиболее заселенным старшими рыбами оставался диапазон 40–60 м, где уловы повысились, вероятно, за счет рыб из мелководной зоны.

Характер распределения рыб старшей возрастной группы в августе мало изменился, однако они откочевали из мелководной зоны на глубину до 29 м. Глубины обитания старших рыб остались практически неизменными и в сентябре (табл. 1), хотя плотность рыб в глубоководной зоне (свыше 100 м) несколько повысилась, а предпочитаемые глубины стали меньше — около 30–40 м.

В октябре особи *A. japonicus* старшей возрастной группы распространились как в сторону мелководья, так и в глубоководную зону (табл. 1) и встречались в широком диапазоне от 11 до 550 м. Наибольшие уловы этой группы рыб были характерны для глубин 60–80 м, но стабильнее старшие особи присутствовали в уловах на глубине 140–340 м.

Согласно результатам биологического анализа, проведенного во второй декаде октября, среди особей *A. japonicus* размером от 13.8 до 23.7 см, пойманных в глубоководной зоне (свыше 200 м, максимальная глубина поимки 550 м), соотношение полов было близко 1 : 1. У самцов и самок степень зрелости гонад приближалась к IV стадии, у некоторых особей гонады находились на переходной стадии — от IV к V (нерестовой). Для самцов IV стадия зрелости гонад характеризуется

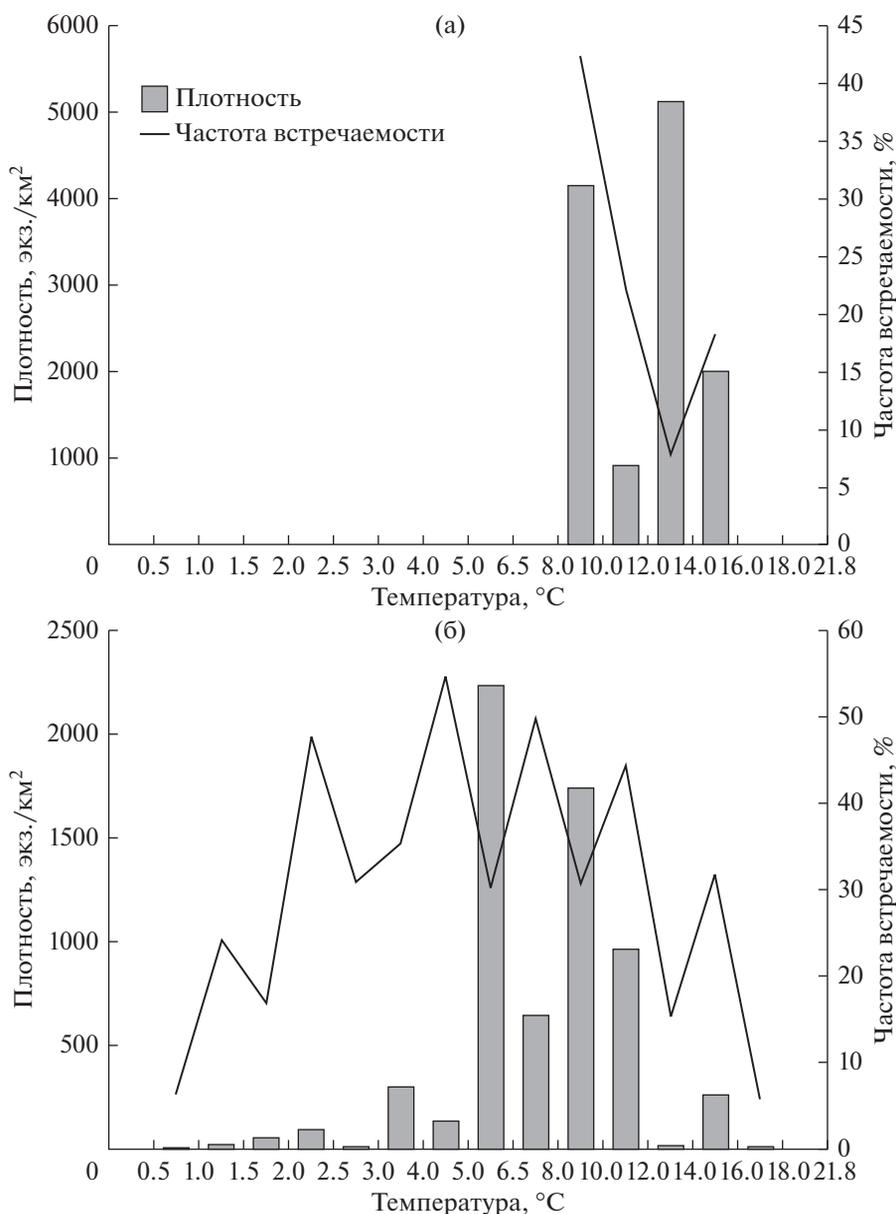
окончанием сперматогенеза, а для самок — присутствием ооцитов, закончивших трофоплазматический рост и готовых к вымету в предстоящем нересте (Сакун, Буцкая, 1968).

В июле и августе — в первые два месяца появления в уловах донных тралов мелкоразмерной молодежи *A. japonicus*, температурный фон их обнаружения мало различался и варьировал от 8.4 до 15.9°C, хотя на предпочитаемых в это время молодью глубинах зафиксированы и гораздо меньшие значения температуры — от 2.7°C. Наибольшие усредненные показатели плотности молодежи соответствовали температурным диапазонам 12–14 и 8–10°C. К температуре 8–10°C была приурочена и наибольшая частота ее встречаемости (рис. 2а). В сентябре минимальная температура, при которой встречались мелкоразмерные особи, снизилась до 1.7°C. Во время сентябрьских тралений, в уловах которых молодежь присутствовала в большом количестве на относительно малых глубинах 20–40 м, температуру не измеряли, как и в период октябрьских тралений.

В апреле *A. japonicus* встречался при температуре от –0.2 до 0.7°C. Наибольший улов выполнен при отрицательной температуре воды, он был представлен мелкими особями. В мае и июне *A. japonicus* встречался при температуре от 0.5 до 6.1°C, но относительно высокие уловы отмечены при температуре выше 3.5°C. В наиболее теплые месяцы в июле и сентябре температурный диапазон для особей старших возрастных групп составил 0.7–16.5°C, т.е. был гораздо шире, чем для мелкоразмерной молодежи. Наибольшие концентрации рыб старшего возраста были отмечены в температурном диапазоне 3.6–15°C. Наивысшие усредненные показатели их плотности зарегистрированы при температуре 5–12°C, а частота встречаемости оставалась значительной и при меньших значениях температуры (рис. 2б). В сентябре на фоне начинающегося общего выхолаживания вод понизилась и максимальная температура, при которой встречались особи старшего возраста. Температурный градиент их обитания составил 0.9–12.7°C. В октябре в глубоководной зоне, в которой измеряли температуру (свыше 200 м, включая и максимальную по глубине поимку на глубине 550 м), температура обнаружения старших рыб варьировала от 0.6 до 2°C.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В япономорских водах за пределами российской побережья известны две популяции *Arcoscopus japonicus* (Okiyama, 1970; Sakuramoto et al., 1997; Отчет об оценке состояния запасов..., 2020) или две единицы запаса (Watanabe et al., 2004, 2005) — “северная” и “западная”, которые различаются, в частности, местами нереста. Размножение “северной” популяции проходит у побережья



**Рис. 2.** Плотность и частота встречаемости молоди (а) и старших рыб (б) *Arctoscopus japonicus* относительно придонной температуры в июле–августе.

северной части о-ва Хонсю, а “западной” — у Южной Кореи. Граница, разделяющая две популяции, находится в центральной части о-ва Хонсю у п-ва Ното.

В российской зоне Японского моря описан *A. japonicus*, нагуливающийся и нерестящийся на севере Приморского края в районе, прилегающем к мысу Золотой (Колпаков, 1999, 2004). Согласно полученным нами данным, на юге Приморья в водах зал. Петра Великого также происходят нагул и, как известно из литературных источников (Соколовская, Епур, 2001), нерест этого вида. Нельзя исключить возможность того, что рыбы

данного вида, обитающие в североприморских водах и в зал. Петра Великого, принадлежат к разным популяциям, как это показано, например, для хорошо изученного промыслового вида тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Амброз, 1931; Калчугин, Вдовин, 2000).

Японский волосозуб *A. japonicus* — фитофил, откладывающий икру в зарослях водной растительности прибрежной зоны. Выклев личинок в зал. Петра Великого проходит в апреле–мае (Соколовская, Епур, 2001), а в водах северного Приморья — в эти же месяцы, но в массе несколько позже (Колпаков, 2004). В холодной северной ча-

сти ареала в районе Тауйской губы (Охотское море) личинки появляются лишь в летний период (Черешнев, Назаркин, 2002; Черешнев и др., 2003). В водах Японии и Южной Кореи начало выклева случается раньше — в марте (Okuyama, 1990; Yang et al., 2013) или даже в конце февраля при температуре от 7.3°C (Komoto et al., 2011). Сходные феновые значения (от 8.2°C) при лове личинок в зал. Петра Великого были ранее отмечены лишь в мае (Соколовская, Епур, 2001).

Мелкоразмерные особи *A. japonicus* длиной 3.5–4.0 см зарегистрированы нами в тралениях на акватории зал. Петра Великого в первой декаде июля. В зал. Петра Великого после весеннего выклева переход сеголеток *A. japonicus* к придонному существованию происходит при длине *SL* 3.2 см (*FL* около 3.5 см) не ранее середины июня (Соколовская, Епур, 2001). Сеголетки перестают встречаться в планктонных ловах, но не сразу покидают прибрежную зону. Следовательно, мелкоразмерная молодь, которая появляется в июле в уловах трала, это отошедшие от берега особи текущего года рождения (сеголетки). В водах северного Приморья переход мальков к донному образу жизни осуществляется позже, к концу июля, но длина особей, переходящих к донному образу жизни, идентична отмеченной для *A. japonicus* из зал. Петра Великого (Колпаков, 2004).

На юге ареала в водах Республики Корея, где *A. japonicus* проходит пелагическую личиночную стадию в более ранний сезон, отдельные мальки проникают в придонные слои воды за 10-метровую изобату уже в мае. В июне на глубинах менее 10 м они уже не встречаются, так как сосредоточены на глубине 10–50 м (Yang et al., 2013). В зал. Петра Великого это происходит не раньше июля. Примечательно, что в июле в начальный период появления сеголеток в траловых ловах мы отмечали их лишь на глубине от 26 до 60 м, хотя завершившие метаморфоз и отходящие из зоны прибрежной растительности мальки должны наблюдаться и ближе к берегу. Отсутствие мелкоразмерных особей в уловах на глубине менее 26 м может быть связано с тем, что переход из прибрежья происходит в ночное время, не охваченное съемкой. Не исключено также, что сеголетки отходят от берега в пелагическом варианте. В расположенном севернее районе Приморского края ювенильных особей *A. japonicus* отмечали на глубинах 20–40 м на расстоянии одной мили от берега, где они в массе собирались на свет сайровой лампы (Колпаков, 1999).

В связи с более ранним выклевом неудивительно, что размер сеголеток в идентичные календарные даты в японских и южнокорейских водах больше, чем у рыб из зал. Петра Великого. В августе, когда в этом районе исследования минимальный размер сеголеток составлял 4.1 см, а

максимальный 7.4 см, у берегов Кореи минимальный размер сеголеток различался незначительно (4.2 см), а максимальный превышал 9 см (Yang et al., 2013). В популяции, нерестящейся у берегов Японии, уже к концу мая у части мальков длина тела превышала 3 см (Komoto et al., 2011), т.е. и здесь рост молоди опережал рост рыб в зал. Петра Великого. В более суровых условиях северного Приморья в июле длина сеголеток варьировала от 2.5 до 3.8–4.0 см (Колпаков, 2004), тогда как в зал. Петра Великого в это время она составляла 3.5–6.2 см (рис. 1). Это может быть следствием как более низкого темпа роста рыб в водах северного Приморья, так и более позднего, чем в зал. Петра Великого, времени выклева личинок.

У побережья Республики Корея годовые приросты *A. japonicus* заметно выше, чем на севере Приморья, что также способствует достижению больших размеров. По результатам анализа в южнокорейских водах возраст самок длиной более 25 см составлял 5 лет, а самцов длиной более 20 см — 4 года (Yang et al., 2008). В водах северного Приморья даже при несколько меньшей длине рыб в выборке (самки до 24 см, самцы менее 20 см) возраст составлял до 7 лет у самок и 5+ лет у самцов (Колпаков, 1999, 2004). Следует заметить, что образование годовых колец у этого вида происходит в нерестовый период, т.е. в северном Приморье — в октябре, а в Южной Корее на два месяца позже — в декабре. Но даже с учетом указанной разницы тенденция более быстрого роста *A. japonicus* на юге ареала очевидна.

Более быстрый рост рыб на юге происходит несмотря на раннее наступление половой зрелости и, соответственно, появлением дополнительных энергозатрат на генеративный рост. В япономорских водах о-ва Хонсю и Южной Кореи некоторые самцы созревают в возрасте одного года, остальные, как и самки, в возрасте двух лет (Отчет об оценке состояния запасов..., 2020). В водах северного Приморья не отмечены особи, созревающие в первый год жизни. Лишь на второй год основная масса самцов и некоторое количество самок включаются в репродуктивную часть популяции, принимая участие в нересте. Остальные становятся половозрелыми на третий год жизни (Колпаков, 1999, 2004). Заметим, что в северной части ареала в районе Тауйской губы Охотского моря массовое созревание *A. japonicus* также происходит в возрасте 2+ (Черешнев и др., 2003).

Согласно полученным нами данным, в течение всего периода наблюдений, включая преднерестовый осенний период, сеголетки держались обособленно от рыб старших возрастов. Мелкоразмерные рыбы не отмечены и при проведении биоанализа производителей. По данным, опубликованным ранее (Соколовская, Епур, 2001), в зал.

Петра Великого в преднерестовый осенний период среди производителей также не отмечено хорошо разделяющихся по размерам особей первого года жизни. Следовательно, несмотря на то, что в зал. Петра Великого особи *A. japonicus* на первом году жизни более крупные, чем в водах северного Приморья, возраст их созревания ближе к возрасту созревания особей из северного, а не из южного района.

Обращает на себя внимание значительное снижение плотности сеголеток *A. japonicus* в августе по сравнению с июлем и следующее затем нелогичное возрастание в сентябре (табл. 1). Объясняется это тем, что сроки наших работ из года в год варьировали и на август пришлось меньше, чем в смежные месяцы, данных лет с высокой урожайностью его поколений. Помимо же локальных межгодовых изменений урожайности поколений *A. japonicus* подвержен долгопериодичным флюктуациям численности (Okiyama, 1990; Sakuramoto et al., 1997; Watanabe et al., 2005; Lee et al., 2009; Yang et al., 2012). В начале 1960-х годов в водах зал. Петра Великого этот вид в летний нагульный период образовывал мощные промысловые скопления, успешно облавливаемые рыбаками (Фадеев, 2005). В 1980–1990-х гг. запасы японского волосозуба в заливе находились на низком уровне, он даже не относился к видам, встречающимся в каждой траловой съемке (Измятинский, 2001; Вдовин и др., 2004). В 2000-х годах, несмотря на локальные межгодовые колебания, тенденцию роста численности *A. japonicus*, временами значительную, мы регистрировали при каждой съемке залива. Любопытно, что подобные по срокам колебания отмечены и для обитающей у берегов Японии “северной” популяции. Высокий запас и, соответственно, вылов японского волосозуба наблюдались здесь в 1970-е годы, однако с начала 1980-х до конца 1990-х годов вид находился в депрессии, затем произошел некоторый подъем численности, хотя она и не достигла уровня 1970-х годов (Отчет об оценке состояния запасов..., 2020). Тенденции изменения запасов обитающей южнее так называемой западной популяции заметно отличаются.

Во время работ в 2004–2016 гг. в водах зал. Петра Великого мы отмечали особей *A. japonicus* длиной до 24 см. Ранее здесь обнаруживали рыб этого вида длиной до 28–30 см (Соколовская, Епур, 2001; Соколовский и др., 2009). Возможно, наибольшие размеры характерны для *A. japonicus* в периоды спада численности. По архивным данным, во время съемки, проводившейся в заливе в 1989 г., когда вид находился в депрессивном состоянии, было встречено лишь 13 рыб, но длина двух из них составляла 26 и 28 см, а масса — соответственно 140 и 160 г.

Существует мнение, что изменение уровня запаса *A. japonicus* связано с изменениями температуры, происходящими в глубинных водах (Yang et al., 2012). В таком случае одинаковые тенденции в динамике численности *A. japonicus* в зал. Петра Великого и в водах центральной Японии можно объяснить сходством динамики процессов, идущих в глубинных водах этих районов.

Как в летний, так и в осенний периоды сеголетки концентрируются на меньших глубинах, чем рыбы старших возрастных групп. В апреле после зимовки также отмечено отдельное обитание молоди, что позволяет предположить, что и в зимний период молодь обитает обособлено от старших особей.

Обращает на себя внимание отсутствие в апреле скоплений *A. japonicus* глубже 100-метровой изобаты (табл. 1), где в это время встречались лишь представители группы старших рыб. Одной из причин малых уловов могут быть особенности поведения рыб. Обитая в придонных слоях воды, *A. japonicus* способен, используя стратегию хищника—засадника или избегая хищников, почти полностью зарываться в грунт (Новиков и др., 2002; Nelson, 2006; An et al., 2011; Yang et al., 2013) или, напротив, смещаться в пелагиаль (Иванов, Беляев, 1988). Не исключено, что в апреле данные особенности поведения рыбы используют шире, чем в последующие месяцы.

В апреле неисследованными оказались глубины до 22 м (табл. 1), в связи с чем батиметрический диапазон обитания *A. japonicus*, возможно, был охвачен не в полной мере. По данным Н.В. Колпакова (1999), в северном Приморье с апреля по конец мая и молодь японского волосозуба, и взрослые особи держатся в прибрежье на небольших (особенно в ночное время) глубинах. В зал. Петра Великого молодь *A. japonicus* также отмечена в мае—июне в уловах малькового невода и драги в зоне растительного пояса на глубинах 1.5–5.0 м (Соколовская, Епур, 2001). Исходя из этого, можно предположить, что присутствие *A. japonicus* в заливе на небольших глубинах характерно и для апреля.

После нагула в теплые летние месяцы с началом охлаждения вод в сентябре часть рыб смещается на меньшие глубины, что обусловлено снижением температуры воды до более комфортных для вида значений. Начинаясь в это время отход старших рыб в глубоководную зону связан с концентрацией здесь созревающих производителей. Т.Г. Соколовская и И.В. Епур (2001) со ссылкой на неопубликованные данные траловых ловов сотрудника ТИНРО Н.П. Новикова сообщали о появлении в сентябре 1998 г. на глубине 105–120 м особей *A. japonicus* (в основном самцов) длиной 12–14 см с половыми продуктами на IV стадии зрелости. Из этого же источника из-

вестно, что в зал. Петра Великого в октябре 1959 г. на глубине 250–280 м наблюдали особей длиной 16–28 см (пол не указывается) с гонадами на IV–V стадии зрелости. В октябре на глубине свыше 200 м нам также встречались производители обоих полов, гонады которых имели такую же степень зрелости. Максимальная глубина, до которой в это время мы встречали откочевавших рыб, составила 550 м. Такая глубина обитания считается для вида максимальной (Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014).

В сентябре–октябре в зал. Петра Великого происходит смещение производителей в сторону материкового склона, несмотря на следующий затем обратный переход на нерест к побережью. Сроки размножения *A. japonicus* в разных районах различаются. В водах Японии в “северной” популяции нерестовый период приходится в основном на конец ноября и декабрь (Okiyama, 1990; Watanabe et al., 2004; Отчет об оценке состояния запасов..., 2020). У побережья Южной Кореи нерест сдвинут на более поздние сроки – декабрь–январь (Myoung et al., 1989; Lee et al., 2006; Yang et al., 2008, 2009; An et al., 2011). В расположенных севернее водах Приморья рыбы нерестятся раньше – в конце сентября–октябре (Колпаков, 1999), как и в охотоморских водах о-ва Сахалин и в зал. Терпения, где начало нереста отмечено в третьей декаде сентября (Ширманкина, 1996). Далее на север в районе Тауйской губы размножение происходит в середине сентября (Черешнев и др., 2003). Определяющим фактором начала икрометания, вероятно, является температура воды. В южных водах нерест начинается при температуре ниже 10°C (Yang et al., 2009), в северном Приморье нерест протекает при температуре 4–8°C (Колпаков, 1999). В прибрежье зал. Петра Великого температура, указываемая в качестве пригодной для нереста в водах северного Приморья, наблюдается к ноябрю, а ниже 10°C обычно опускается во второй половине октября (Панченко, 2002). Очевидно, что нерест *A. japonicus* в зал. Петра Великого должен проходить позже, чем в более суровых температурных условиях северного Приморья, и несколько раньше, чем в интенсивно прогреваемых водах Японии и Южной Кореи. Предполагается, что в заливе икрометание японского волосозуба проходит в ноябре–декабре (Соколовская, Епур, 2001).

Поскольку на юге Японского моря нерест *A. japonicus* проходит позже, чем на севере, а выклев, напротив, начинается раньше, инкубационный период на севере гораздо больше. Однако, несмотря на укороченный на юге ареала инкубационный период, количество градусо-дней, проходящих с момента откладки икры до вылупления личинок, в южных и северных районах оказывается сходным за счет разницы температуры (Колпаков, 2004).

В октябре рыбы старших возрастных групп обитали в средней части шельфа и в глубоководной зоне, однако отдельные некрупные особи этой группы встречались и на мелководье от 11 м. Это могли быть как несозревшие на втором году жизни и продолжавшие нагуливаться особи, так и рыбы, начинавшие подходы к нерестовым участкам – предвестники преднерестовых скоплений. Как отмечено выше, появление в раннеосенний период созревающих рыб в глубоководной зоне начинается преимущественно с мелкоразмерных самцов, поэтому подходы рыб на нерестилища также могут начинаться с них. В прибрежье северного Приморья преднерестовые скопления наблюдали в середине сентября при нересте в конце сентября–октябре (Колпаков, 1999). Перед нерестом *A. japonicus* располагается мористее нерестилищ. На юге ареала для подходов на икрометание и оплодотворение рыбы используют ночное время, а утром отходят обратно (An et al., 2011).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом в апреле–октябре в зал. Петра Великого японский волосозуб *Arctoscopus japonicus* встречается на глубине от 1.5 до 550 м при температуре от –0.2 до 16.5°C. В июле–августе отошедшие от берега сеголетки в отличие от рыб старших возрастов придерживаются мелководных лучше прогретых вод. Они встречаются в основном на глубинах от 20–25 до 55–60 м при температуре 8.4–15.9°C. В сентябре при постепенном выхолаживании шельфовых вод сеголетки распространяются по шельфу, в октябре они проникают как в прибрежную зону, так на глубины свыше 100 м.

На первом году жизни размеры сеголеток и рыб старших возрастных групп не перекрываются. Минимальный размер сеголеток, перешедших к донному образу жизни, в июле составляет 3.5 см, максимальный к концу месяца достигает 6.2 см. На первом году жизни (и, по-видимому, в дальнейшем) в зал. Петра Великого рыбы растут быстрее, чем на севере материковой акватории Японского моря, но медленнее, чем на юге. Созревание части рыб на первом году жизни, характерное для южных популяций, в заливе и на севере Приморья, не наблюдалось.

После зимовки в апреле двухлетки встречались на меньших глубинах отдельно от старших рыб, что позволяет предположить их обособленное обитание и в зимний период. В дальнейшем для них характерно совместное обитание, хотя и прослеживается несколько большее тяготение двухлеток к минимальным глубинам распространения вида, а старших особей – к максимальным.

В мае *A. japonicus* концентрируется на глубинах менее 40 м при температуре выше 3.5°C. При

дальнейшем прогреве воды скопления постепенно смещаются глубже и в июле—августе основная масса старших рыб придерживается глубины 40—60 м, образуя скопления при температуре 3.6—15°C. С началом охлаждения вод в сентябре *A. japonicus* распространяется по шельфу, а в октябре батиметрическое распространение вида составляет 11—550 м. Осенью в нижней части шельфа и верхнем отделе материкового склона при слабopоложительной температуре концентрируются производители, откочевывающие перед предстоящим нерестом глубже, хотя нерест протекает в мелководной зоне. Так как появление созревающих рыб в глубоководной зоне начинается с мелкоразмерных самцов, с них могут начинаться и подходы рыб на нерестилища.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) П.В. Калчугину, С.Ф. Соломатову, А.Н. Вдовину и М.И. Бойко за помощь в сборе данных при траловых работах, а также В.В. Цыгиру за помощь в поиске и интерпретации данных, доступных лишь на японском языке.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброс А.И. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* С. V.) залива Петра Великого. Биологический очерк // Изв. ТИНРО. 1931. Т. 6. 313 с.
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 168—190.
- Иванов А.Н., Беляев В.А. Рыбные ресурсы эпипелагиали субарктического фронта // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Мин. рыб. хоз-ва СССР. Владивосток: ТИНРО. 1988. С. 84—92.
- Измятинский Д.В. Характеристика ихтиофауны верхней сублиторали залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 6. С. 761—765.
- Калчугин П.В., Вдовин А.Н. Некоторые аспекты внутривидовой дифференциации тихоокеанской сельди (*Clupea pallasi*) в водах Приморья // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 166—170.
- Колтаков Н.В. Некоторые черты биологии японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* из вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. 1999. Т. 126. С. 318—326.
- Колтаков Н.В. Рост и продукционные характеристики японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* из вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 273—281.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. 1969. Ч. 3. Л.: Наука. 480 с.
- Минева Т.А. Некоторые данные по биологии волосозуба обыкновенного // Изв. ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 195—198.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. 2002. Владивосток: Дальрыбвтуз. 552 с.
- Отчет об оценке состояния запасов волосозуба за 2019 год (дайджест). 2020. (<http://abchan.fra.go.jp/>)
- Панченко В.В. Сезонное распределение бычков рода *Muohoscephalus* (Cottidae) в прибрежной зоне залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 1. С. 64—69.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог: Сб. тр. зоол. музея МГУ. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2014. Т. 53. 733 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 1968. 46 с.
- Соколовская Т.Г., Енур И.В. Особенности раннего онтогенеза японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Trichodontidae) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 761—767.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука. 2007. 200 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 2009. 376 с.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 2003. 204 с.
- Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2005. 366 с.
- Черешнев И.А., Назаркин М.В. О находке японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Trichodontidae) в районе Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 5. С. 710—713.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Назаркин М.В. Новые данные по биологии японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* из Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 5. С. 718—720.
- Ширманкина Л.С. Результаты первого этапа исследований по волосозубу японскому в Сахалино-Курильском промысловом районе // Материалы юбилейной науч. конф. Владивосток. 1996. С. 199—200.
- An H.C., Lee K.H., Lee S.I. et al. Behaviour habitats of sailfin sandfish, *Arctoscopus japonicas* approaching toward the

- eastern coastal waters of Korea in the spawning season // J. Fish. Mar. Sci. Educ. 2011. V. 23. № 1. P. 35–42.
- Fishes of Japan with pictorial keys to the species, English edition. Tokai Univ. Press. Tokyo. 2002. 1749 p.
- Komoto R., Kudou H., Takatsu T.* Vertical distribution and feeding habits of Japanese sandfish (*Arctoscopus japonicus*) larvae and juveniles off Akita Prefecture in the Sea of Japan // Aquacult. Sci. 2011. V. 59. № 4. P. 615–630.
- Lee H.W., Kim J.H., Kang Y.J.* Sexual maturation and spawning in the sandfish *Arctoscopus japonicus* in the East Sea of Korea // J. Korean Fish. Soc. V. 39. № 4. 2006. P. 349–356.
- Lee S.I., Yang J.H., Yoon S.C. et al.* Biomass estimation of sailfin sandfish, *Arctoscopus japonicus*, in Korean waters // Korean J. Fish. Aquat. Sci. 2009. V. 42. № 5. P. 487–493.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* Fishes of Alaska. 2002. Bethesda, MD: Am. Fish. Soc. 1037 p.
- Myoung J.G., Kim J.M., Kim Y.U.* Egg development and morphology of sandfish, *Arctoscopus japonicus* larvae and juveniles reared in the laboratory // J. Korean Fish. Soc. 1989. V. 22. № 3. P. 129–137.
- Nelson J.S.* Fishes of the World. Canada, Edmonton: University of Alberta. 2006. 601 p.
- Okiyama M.* Studies on the population biology of the sandfish, *Arctoscopus japonicus* (Steindachner). Population analysis (preliminary report) // Bull. Jpn. Sea Reg. Fish. Res. Lab. 1970. № 22. P. 59–69.
- Okiyama M.* Contrast in reproductive style between two species of sandfishes (Family Trichodontidae) // Fish. Bull. USA. 1990. V. 88. № 3. P. 543–549.
- Sakuramoto K., Kitahara T., Sugiyama H.* Relationship between temperature and fluctuations in sandfish catch (*Arctoscopus japonicus*) in the coastal waters off Akita Prefecture // ICES J. Mar. Sci. 1997. V. 54. P. 1–12.
- Watanabe K., Sugiyama H., Sugishita S. et al.* Estimation of distribution boundary between two sandfish *Arctoscopus japonicus* stocks in the Sea of Japan off Honshu, Japan using density indices // Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. 2004. V. 68. № 1. P. 27–35.
- Watanabe K., Sugiyama H., Sugishita S. et al.* Estimating and monitoring the stock size of sandfish *Arctoscopus japonicus* in the northern Sea of Japan // Fish. Sci. 2005. № 71. P. 776–783.
- Yang J.H., Lee S.I., Cha H.K. et al.* Age and growth of the sandfish, *Arctoscopus japonicus* in the East Sea of Korea // J. Korean Soc. Fish. Tech. 2008. V. 44. № 4. P. 312–322.
- Yang J.H., Lee S.I., Park K.Y. et al.* Development of artificial spawning seaweeds of the sandfish, *Arctoscopus japonicus* // J. Korean Soc. Fish. Tech. 2009. V. 45. № 4. P. 234–242.
- Yang J.H., Lee S.I., Park K.Y. et al.* Migration and distribution changes of the sandfish, *Arctoscopus japonicus* in the East Sea // J. Korean Soc. Fish. Tech. 2012. V. 48. № 4. P. 401–414.
- Yang J.H., Yoon S.C., Park J.H. et al.* Distribution and migration of larval and juvenile sandfish *Arctoscopus japonicus* in the coastal waters off Gangwondo, Korea // Kor. J. Fish. Aquat. Sci. 2013. V. 46. № 5. P. 649–652.

## The Japanese Sandfish *Arctoscopus japonicus* (Steindachner 1881) (Trichodontidae) in Peter the Great Bay (Sea of Japan): Bathymetric Distribution and Some Comments on the Biology

V. V. Panchenko<sup>a</sup> and D. V. Antonenko<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

<sup>b</sup>*Pacific Branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”, Vladivostok 690091, Russia*

The studies conducted in April – October showed that Japanese sandfish *Arctoscopus japonicus* occurred in Peter the Great Bay in the near-bottom water layers at a depth of 1.5 to 550 m at a temperature of –0.2 to 16.5°C, but distribution of the species varied during this period significantly. After a period of pelagic development, young fish with a length (FL) from 3.5 cm pass to the benthic mode of life and leave in July the coastal area. In summer, juveniles live at a depth of about 25–55 m, and in autumn, they spread over the shelf. Maturation of some individuals in the first year of life was not observed in the bay, it is typical only for the southern areas of the range. In the warm season, the majority of older fish adhere to the bathymetric range of 40–60 m and adjacent depths. In autumn, before spawners approach the coast for spawning, they descend into deeper waters, penetrate into the lower part of the shelf and onto the continental slope.

**Keywords:** *Arctoscopus japonicus*, spawning, underyearlings, Peter the Great Bay, Sea of Japan, distribution, size composition, temperature

УДК 597.553.2:639.3.03

## К ВОПРОСУ ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ КРУПНОМАСШТАБНОГО ЗАВОДСКОГО РАЗВЕДЕНИЯ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM, 1792) НА ОСТРОВЕ ИТУРУП (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

© 2021 г. А. М. Каев<sup>1</sup>\*, Л. В. Ромасенко<sup>1</sup>, Д. А. Каев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Южно-Сахалинск 693023, Россия

<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690922, Россия

\*e-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 08.11.2020 г.

После доработки 05.01.2021 г.

Принята к публикации 17.02.2021 г.

Известно, что за последние 20 лет выпуск молоди кеты с лососевых рыбопроизводных заводов на о-ве Итуруп увеличился более чем в 10 раз. Предполагается, что столь значительное наращивание объемов выпуска заводской молоди на о-ве Итуруп стало причиной уменьшения средней массы рыб и более высокого, чем на юге Сахалина, темпа снижения возврата производителей относительно численности выпускаемой молоди. На основе склеритограмм изучены особенности роста в первый год жизни молоди кеты, которая нагуливается в заливах о-ва Итуруп. Установлено, что замедление роста рыб, отмеченное при больших объемах выпущенной заводской молоди, происходит только в ранний морской период жизни, в то время как характер роста в открытых морских водах существенно не изменяется. Следовательно, доводы о переполнении лососями старше малькового возраста экологической емкости Северной Пацифики и прилегающих дальневосточных морей представляются необоснованными.

**Ключевые слова:** кета, остров Итуруп, выпуски, заводская молодь, относительная величина возврата, масса тела взрослых рыб, темп роста

DOI: 10.31857/S0134347521060073

На Дальнем Востоке России Сахалино-Курильский регион многие десятилетия остается лидером по объемам заводского разведения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) и кеты *O. keta* (Walbaum, 1792) (Марковцев, 2011). Однако дискуссии об эффективности лососевых рыбопроизводных заводов (ЛРЗ) еще продолжаются. Несмотря на положительные оценки заводского разведения горбуши (Рухлов, Шубин, 1986; Хоревин, 1994; Романчук, 2000), сомнения вызывает отсутствие значимых возвратов рыб в районы расположения ЛРЗ в случаях резкого сокращения численности молоди, скатывающейся с естественных нерестилищ. Ни в одном из районов разведения кеты за период 1970–1995 гг. не обнаружено статистически значимой положительной корреляции между выпусками молоди и последующими уловами. Более того, после замены в 1960-х годах в бассейне р. Найба на юго-восточном побережье Сахалина естественного воспроизводства кеты крупномасштабным заводским разведением местное стадо кеты в последующие годы фактически перестало фигурировать как

единица промыслового запаса. Попытки исправить положение за счет инкубации на ЛРЗ икры, привозимой с о-ва Итуруп, не принесли положительного результата (Каев, 2012).

Ситуация начала коренным образом меняться в 1990-х годах благодаря реконструкции действующих ЛРЗ (в том числе систем водоснабжения), совершенствованию биотехники разведения, переводу части предприятий на самостоятельную хозяйственную деятельность и строительству новых ЛРЗ с частной формой собственности (Каев, Игнатъев, 2015). Предпочтение в разведении стали отдавать кете, которая в отличие от горбуши служит идеальным объектом для пастбищного лососеводства. Молодь кеты, как и молодь горбуши, скатывается в море на первом году жизни, однако она активно питается в пресных водах, что позволяет успешно менять сроки ее подкормки для достижения наибольшего успеха при выпуске в природную среду. Кроме того, сравнительно короткие сроки выращивания молоди кеты при обильном и качественном водоснабжении во многом снижают риски эпизоотий. В Японии ис-

пользование такого подхода позволило увеличить уловы кеты с 30 тыс. т в 1970 г. до 235 тыс. т в начале XXI века (Eggers et al., 2005). Существенные успехи достигнуты и в Сахалино-Курильском регионе. Вылов кеты (преимущественно в районах расположения ЛРЗ) увеличился (в среднем) с 2367 т в 1986–1990 гг. до 25936 т в 2008–2013 гг. Рост уловов произошел в основном за счет повышения жизнестойкости выпускаемой молодежи; на некоторых ЛРЗ индексы выживаемости рыб в течение морского периода жизни достигли мирового уровня (Каев, Игнатьев, 2015).

Эти успехи основаны на использовании заводами пастбищного принципа, когда выращенных в заводских условиях мальков выпускают в естественную среду обитания для нагула и дальнейшей жизни. Поэтому нельзя исключить, что в определенной ситуации наращивание объемов выпуска молодежи может спровоцировать действие факторов, связанных с плотностью. Некоторые исследователи считают, что снижение размеров тела, наблюдаемое у многих популяций разных видов лососей по обоим побережьям Северной Пацифики, связано с фактическим удвоением численности лососевых рыб в результате реализации с начала 1980-х годов программ по восстановлению их запасов (Bigler et al., 1996; Гриценко и др., 2000; Кловач, 2003). Однако до сих пор не получено каких-либо достоверных фактов, подтверждающих, что именно пищевой фактор жестко лимитирует численность лососевых рыб в открытых морских водах (Шунтов и др., 2010, 2019; Волков, 2016).

Цель данного исследования – оценка состояния стада кеты о-ва Итуруп в условиях наращивания объемов заводского разведения на основе (а) анализа выживаемости и массы тела вернувшихся на о-в Итуруп производителей по сравнению с аналогичными показателями на юго-западном и юго-восточном побережьях о-ва Сахалин, где развитие заводского разведения этого вида менее интенсивно; (б) изучения по склеритограммам особенностей роста в течение первого года жизни кеты и горбуши, которые обитают в совместных скоплениях сначала как мальки в прибрежных водах о-ва Итуруп, а затем как сеголетки в открытых водах Охотского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа межгодовых изменений выживаемости и размеров тела кеты привлечены данные по количеству молодежи, выпущенной с ЛРЗ, по численности вернувшихся производителей (далее – возвратов) и средней массе тела кеты, полученные при подготовке ежегодных статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам ([http://www.npafc.org/new/pub\\_documents.html](http://www.npafc.org/new/pub_documents.html)).

Возврат производителей кеты в нерестовые или базовые заводские реки происходит в возрасте от 2+ до 6+ лет. Для характеристики выживаемости отдельных поколений обычно применяют коэффициент возврата – процентное отношение численности вернувшихся рыб всех возрастных групп изучаемого поколения к соответствующей численности выпущенной молодежи. Согласно нашим расчетам, основанным на фондовых материалах Сахалинского филиала ВНИРО, в возвратах основная часть рыб представлена возрастными группами 3+ и 4+, доли которых на о-ве Итуруп в среднем составляют соответственно 65.3 и 28.8%, на юго-восточном побережье о-ва Сахалин 68.5 и 25.1%, а на его юго-западном побережье 26.8 и 61.0%. Но даже на юго-западном побережье, где в возвратах доминируют пятилетки, отмечается достоверная зависимость ( $R^2 = 0.68$ ) между суммарной численностью трехлеток и четырехлеток, а также суммарной численностью рыб более старшего возраста (Каев, Игнатьев, 2013). Поэтому при анализе соотношения между скатом и возвратом для привлечения данных о последних еще не полностью вернувшихся поколениях использовали условный показатель – отношение суммарной численности рыб в нерестовой части популяции в годы возврата четырехлеток соответствующих поколений к количеству выпущенной молодежи.

Чешую у кеты и горбуши собирали по общепринятой методике (McLellan, 1987) из уловов закидным неводом в устье р. Рыбачья и расположенных вблизи ставных неводов (около 8 км в средней части побережья зал. Курильский). Ретроспективную оценку роста четырехлеток кеты по первой годовой зоне (ПГЗ) роста чешуи проводили по методике, отработанной на горбуше (Каев, 2015а). Межсклеритные расстояния на чешуе измеряли в направлении наибольшего радиуса, начиная со второго склерита. Первый склерит (центральную чешуйную пластинку) не измеряли, чтобы избежать возможных ошибок из-за разной степени деформации центра чешуи, присущей в той или иной степени всем рыбам на завершающих этапах нерестовой миграции лососей. Межсклеритные расстояния представлены в процентах к величине радиуса ПГЗ, начиная со второго склерита. Чтобы унифицировать полученные данные с данными предыдущих лет, за окончание ПГЗ принимали последний из четырех смежных склеритов с наименьшей суммой межсклеритных расстояний. В соответствии с этой методикой измеряли ПГЗ на чешуе у четырехлетних особей кеты из возвратов в зал. Курильский о-ва Итуруп соответственно в 2017 (28 экз.), 2018 (99 экз.) и 2019 (139 экз.) годах. Пересчитали, исключая радиус центральной чешуйной пластинки, ранее полученные данные измерений чешуи четырехлеток

кеты в этом же районе в 2002 г. (59 экз.), 2004 г. (71 экз.) и 2006 г. (70 экз.).

Измерения чешуи и расчеты приростов длины горбуши, пойманной в 2011, 2014, 2015, 2017–2019 гг. (соответственно 147, 241, 238, 194, 152, 241 экз.) проводили по стандартной методике (Каев, 2015б).

Количество склеритов на чешуе разных рыб неодинаково, поэтому для сопоставления склеритограмм ПГЗ число склеритов нормировали к единому часто встречающемуся у рыб этих видов значению: у кеты – к 27, а у горбуши – к 23 (Каев, 2003, 2015а).

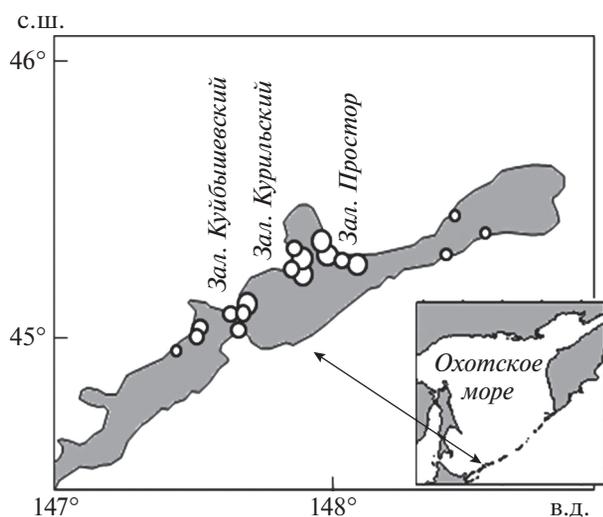
Количество проанализированных образцов чешуи зависело от объема собранных проб и от качества чешуи. У ряда образцов наблюдали не только деформацию, но и разрушение центральной части чешуи. Чаще всего чешуя с разрушенной центральной частью встречалась у кеты; ранее это считали характерным признаком рыб, происходящих с ЛРЗ о-ва Хоккайдо (Bigler, 1988). Однако подобное повреждение чешуи обнаружено и у кеты на о-ве Итуруп (многолетние неопубликованные наблюдения А.М. Каева). В 2017 г. было проанализировано небольшое число образцов, что связано как с повреждением чешуи, так и с низкой долей четырехлетних рыб в этом году. Однако анализ массивов данных по величине межсклеритных расстояний показал, что даже в этой малой выборке 24 из 27 эмпирических распределений статистически не отличались от нормального (значения  $p$  в пределах от 0.195 до 0.820). В остальных трех распределениях уровень отличия от нормального превышал только первый статистический уровень значимости ( $p$  от 0.016 до 0.048). Это близко к результатам анализа больших по объему выборок кеты в другие годы: из 130 эмпирических распределений 111 статистически не отличались от нормального ( $p$  от 0.0521 до 0.9363), в 15 распределениях уровень отличия от нормального превысил первый ( $p$  от 0.0184 до 0.0477) и только в четырех распределениях – второй статистический уровень значимости ( $p$  от 0.0012 до 0.0071). Такая же ситуация отмечена и для горбуши, у которой 123 эмпирических распределения статистически не отличались от нормального ( $p$  от 0.0570 до 0.9930), в восьми распределениях уровень отличия от нормального превысил первый ( $p$  от 0.0180 до 0.0429) и только в одном распределении – второй статистический уровень значимости ( $p = 0.0014$ ), что приемлемо для биологических исследований (Плохинский, 1970). Статистическая обработка материалов проведена в среде Windows в программе Microsoft Office Excel. Проверка данных на соответствие нормальному распределению (по критерию  $\chi^2$ ) выполнена с применением компьютерной программы “Statistica”. Для суждения о степени расхождения фраг-

ментов кривых роста из разных выборок при их попарном сравнении оценивали достоверность различия по критерию Фишера ( $F$ ) между средними значениями приростов за время формирования соответствующих склеритов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

До 2000 г. на о-ве Итуруп действовали всего два ЛРЗ (Курильский и Рейдовый), выпускавшие молодь кеты в заливы Курильский и Простор; в 2010 г. число ЛРЗ достигло 8, а в 2020 г. – 18 (рис. 1). В конце прошлого столетия в среднем выпускали по 10.1 млн мальков, в начале нынешнего столетия – по 40.6 млн, в 2010 г. количество молоди превысило 100 млн, а в 2020 г. достигло 300 млн особей (рис. 2а). На Сахалине увеличение численности выпусков молоди кеты было значительно менее интенсивным: на юго-западном побережье в 1991–2000 гг. выпустили в среднем за год по 74.7 млн, в 2001–2010 гг. – по 76.9 млн, в 2011–2020 гг. – по 103.4 млн мальков; на юго-восточном побережье в эти же периоды выпустили соответственно по 40.1, 79.2 и 116.4 млн мальков. Причем, если на Сахалине 16 ЛРЗ, выпускающих молодь кеты на юго-западном побережье, рассредоточены по рекам на протяжении примерно 175 км, а 11 ЛРЗ на юго-восточном побережье на протяжении 135 км, то на о-ве Итуруп 88% молоди кеты выпускают на сравнительно небольшую акваторию средней части охотоморского побережья острова (заливы Куйбышевский, Курильский и кутовая часть зал. Простор) с расстоянием между устьями крайних базовых рек 5, 9 и 10 км соответственно.

Ни в одном из рассматриваемых районов возврат рыб дикого происхождения не создает существенных помех для анализа относительной величины возврата выпущенной заводской молоди. На юго-западном и юго-восточном побережьях Сахалина промысловые уловы кеты представлены рыбами заводских популяций. В некоторых реках, где отсутствуют ЛРЗ, отмечены заходы многочисленных производителей этого вида, часть которых, по-видимому, результат стрейнга рыб заводского происхождения. Дикие рыбы в значимом количестве представлены только в возвратах кеты на о-ве Итуруп, однако изменение их количества заметно сказывалось на расчетах коэффициента возврата заводских популяций только в 1990-х годах, когда численность заводской молоди сильно варьировала и была сопоставима с величиной ската молоди с нерестилищ. Устойчивое наращивание количества выпускаемой заводской молоди в последующие годы привело к тому, что доля мальков, скатывающихся с нерестилищ, стала незначительной. Например, в 2014–2018 гг. в зал. Курильский с ЛРЗ выпускали в среднем по 72.4 млн мальков, а численность покатников с нерестилищ по экспертной оценке составляла лишь



**Рис. 1.** Карта-схема расположения на о-ве Итуруп лососевых рыбопроизводных заводов, выпускавших молодь кеты *Oncorhynchus keta* в 2017–2020 гг. Обозначения: объем от 0.2 до 1.4 млн экз. — мелкие кружки, от 6 до 19 млн экз. — средние и от 19 до 42 млн экз. — крупные.

7.3 млн экз. Разница в соотношении диких и заводских рыб в возвратах, по-видимому, была еще больше, так как с ЛРЗ выпускают подращенных мальков, а с нерестилищ часть молоди скатывается с не полностью рассосавшимся желточным мешком (Каев, 2003).

Сопоставление трендов соотношения выпусков молоди и последующих возвратов взрослых рыб показало, что у кеты на юго-западном и юго-восточном побережьях Сахалина относительные возвраты сначала возрастали и были наибольшими от выпусков молоди в 2003–2011 гг., а затем этот показатель снижался. Процесс роста возвратов кеты начал развиваться и на о-ве Итуруп (судя по наибольшим значениям возвратов от выпусков молоди в 2005–2006 гг.), однако вскоре последовал устойчивый спад относительных значений возврата (рис. 26).

Во всех рассматриваемых районах наблюдалось уменьшение массы тела кеты (рис. 3). При этом темп снижения массы рыб на обоих побережьях южной части о-ва Сахалин был примерно одинаковым, а кета о-ва Итуруп мельчала заметно быстрее, о чем можно судить по коэффициентам, характеризующим степень наклона линейных трендов, рассчитанных для 2001–2020 гг. для кеты о-ва Итуруп ( $Y = -74.28x + 152728$ ), юго-западного ( $Y = -48.37x + 100519$ ) и юго-восточного ( $Y = -35.84x + 75102$ ) побережья о-ва Сахалин.

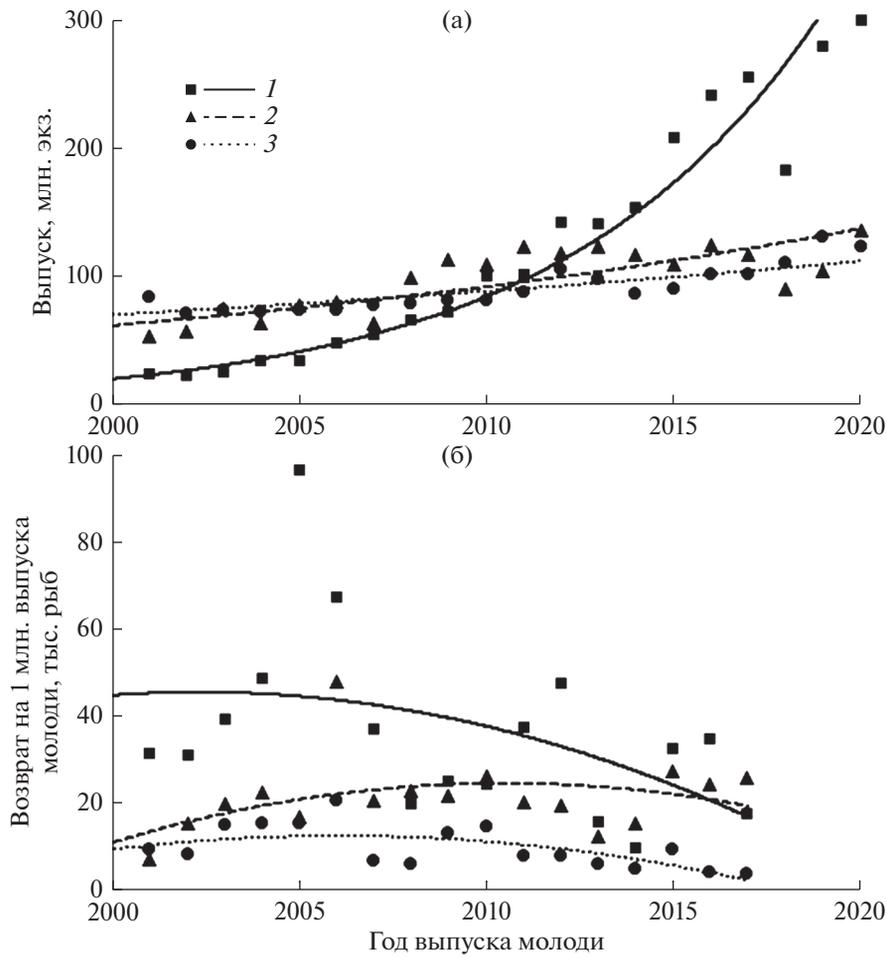
Профили склеритограмм указывают на существенные изменения роста кеты о-ва Итуруп, произошедшие у последних поколений, молодь которых нагуливалась в прибрежных водах остро-

ва в 2014, 2015 и 2016 гг., по сравнению с поколениями с нагулом молоди соответственно в 1999, 2001 и 2003 гг. (рис. 4). Судя по первым девяти межсклеритным расстояниям, различия в скорости роста, оцененные по критерию Фишера ( $F$ ) от 10.26 ( $p < 0.01$ ) до 22.35 ( $p < 0.001$ ) или в среднем 15.53 ( $p < 0.001$ ), в этот период у молоди были довольно велики в 1999, 2001 и 2003 гг. Однако они в несколько раз меньше, чем при попарном сопоставлении такого же сочетания межсклеритных расстояний между поколениями данной группы и рыб, нагуливавшихся в прибрежных водах острова в 2014, 2015 и 2016 гг. ( $F$  от 45.81 до 149.87, в среднем 90.05; во всех случаях  $p < 0.001$ ). В то же время межгодовые различия в росте рыб в прибрежных водах у молоди второй группы оказались кардинально меньше; значения  $F$  варьировали от 0.15 ( $p > 0.05$ ) до 7.35 ( $p < 0.01$ ) и в среднем составили 3.54 ( $p > 0.05$ ).

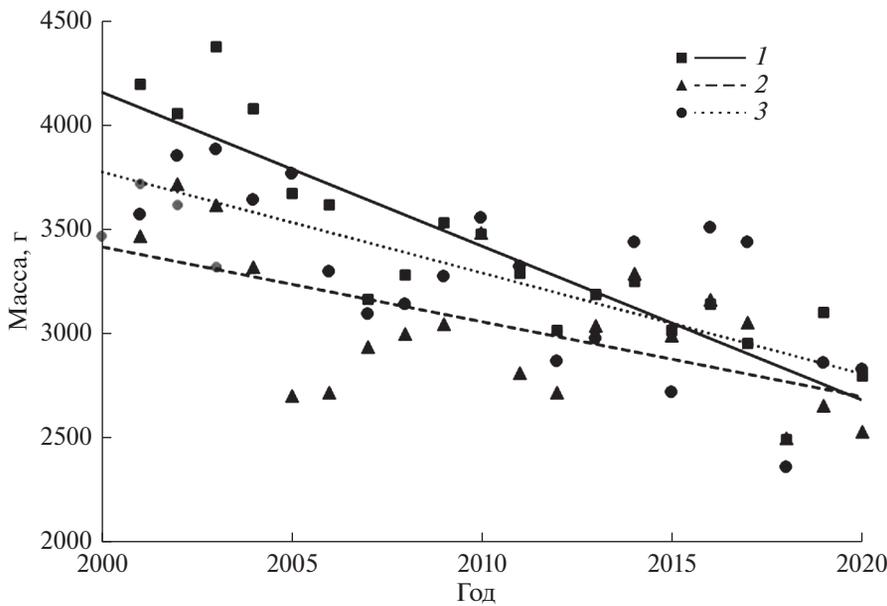
У молоди горбуши в последние годы также отмечено изменение конфигурации в профиле кривых роста при нагуле в прибрежных водах о-ва Итуруп (рис. 5). В результате слабых приростов при формировании первых склеритов по сравнению с таковым последующих исчез локальный минимум на кривых, характерный для предыдущих поколений в период откочевки мальков в открытые морские воды (между 4 и 7 склеритами). В то же время приросты у сеголеток последних трех поколений в открытых морских водах в среднем были выше, чем у предыдущих поколений, что, вероятно, и послужило причиной искусственного завышения у них расчетной длины мальков при формировании первого склерита.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Отмеченные расхождения трендов соотношения выпусков заводской молоди и последующих возвратов кеты в подавляющей степени определяются условиями выживания в ранний морской период жизни, так как уже во второй половине первого года нагула молодь горбуши и кеты разных стад охотоморского бассейна находится в едином огромном скоплении в центрально-южной части Охотского моря, а при первой зимовке — в океане (Шунтов, Темных, 2008, 2011). На решающее значение раннего морского периода жизни в формировании численности лососей разных стад давно обращали внимание (Parker, 1962; Ricker, 1964; Шершнева, 1975; Каев, 1979, 2003; Heard, 1991; Карпенко, 1998). Эта точка зрения превалирует и в настоящее время, несмотря на появление гипотезы о двух критических периодах и критических размерах лососей в течение морского периода жизни (Beamish, Mahnken, 2001; Howard et al., 2016), так как при отсутствии непосредственных доказательств значимость второго критического периода и критического размера рыб остается



**Рис. 2.** Количество выпускаемой молоди кеты *Oncorhynchus keta* в 2001–2020 гг. (а) и относительная численность взрослых рыб в возвратах через 3 года (б) на о-ве Итуруп (1), юго-восточном (2) и юго-западном (3) побережьях о-ва Сахалин.



**Рис. 3.** Изменение средней массы кеты *Oncorhynchus keta* на о-ве Итуруп (1), юго-восточном (2) и юго-западном (3) побережьях о-ва Сахалин в 2001–2020 гг.

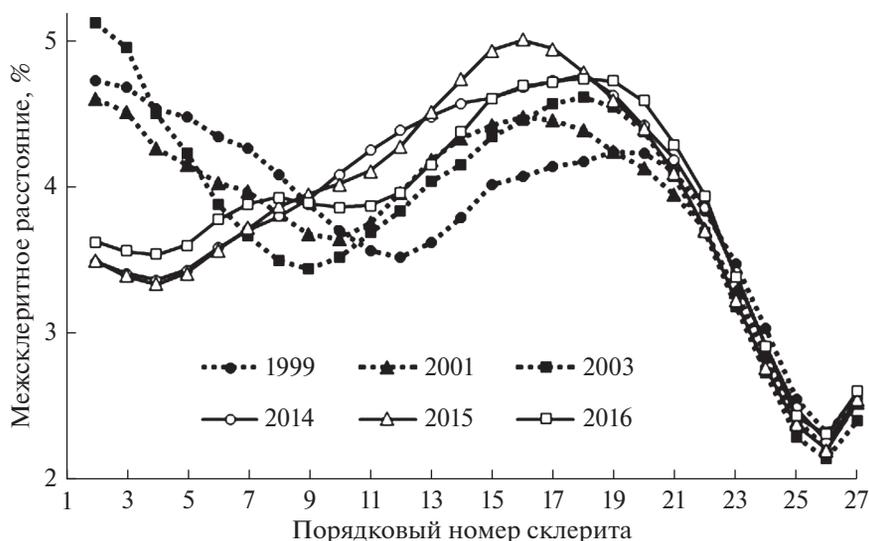


Рис. 4. Изменение межсклеритных расстояний в первой годовой зоне у четырехлеток кеты *Oncorhynchus keta* о-ва Итуруп при нагуле в Охотском море.

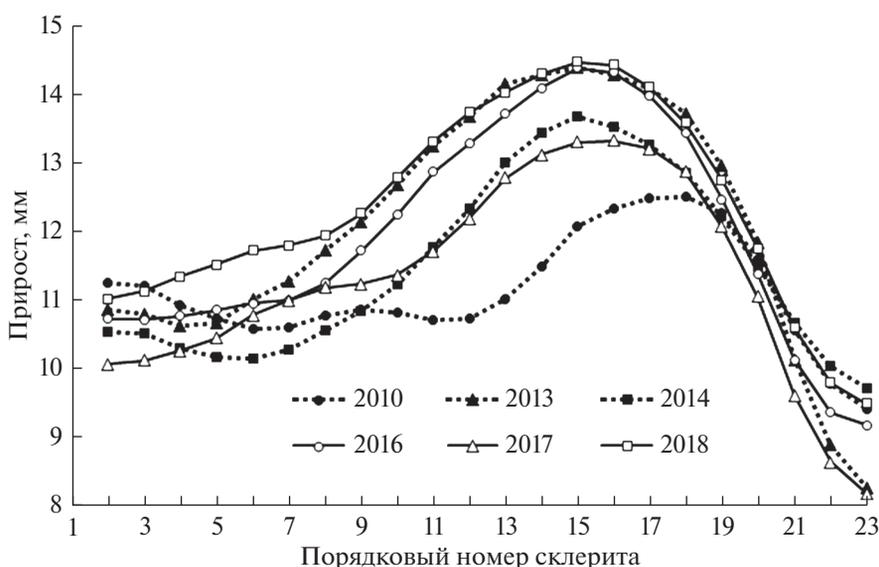


Рис. 5. Изменение приростов за время формирования одного склерита в первой годовой зоне у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о-ва Итуруп при нагуле в Охотском море.

дискуссионной (Beacham et al., 2018). Важность периода прибрежного морского обитания для формирования численности поколений показана для горбуши о-ва Итуруп (Каев, Irvine, 2016) — вида, который покидает эти воды раньше, чем кета, уходя в районы обширного нагула в открытом море. Показанная значимость прибрежного периода жизни для становления численности поколений лососей позволяет предположить, что начавшееся с 2007 г. снижение на о-ве Итуруп относительных возвратов кеты связано с нарастанием плотности скоплений молоди в его заливах.

Размеры рыб — один из индикаторов условий их обитания, поэтому рост считается одним из важнейших атрибутов динамики стада (Никольский, 1974). В 1980-х годах было замечено снижение размеров лососей, в том числе и кеты разных популяций, по азиатскому (Каев, 1994; Kaeriyama, 1996) и американскому (Bigler, Helle, 1994; Helle, Hoffman, 1995) побережьям северной части Тихого океана. Высказывалось предположение, что наблюдаемое снижение размеров тела у разных видов лососей — результат фактического удвоения с начала 1980-х годов численности рыб

в ходе реализации программ по восстановлению их запасов (Bigler et al., 1996; Гриценко и др., 2000). Действительно, суммарный выпуск заводской молоди лососей с начала 1970-х годов (0.9 млрд экз.) увеличился в 5 раз к началу 1990-х годов (5.1 млрд экз.), причем на азиатском побережье рост был связан в основном с выпуском молоди кеты в Японии — с 0.5 до 2.1 млрд экз. (Irvine et al., 2012).

На наш взгляд, более важную роль могло сыграть устойчивое потепление атмосферы и гидросферы северной части Тихого океана, начавшееся с середины XX столетия. Изменения происходили не равномерно, а ступенчато, с резкими переходами от одного климатического состояния к другому. Наиболее важные “климатические сдвиги” произошли в 1977 и 1989 гг., в первом случае наблюдался положительный “сдвиг”, а во втором — отрицательный. Изменения, произошедшие в последние годы, позволяют говорить о переходе в новую климатическую эпоху, более теплую, чем предыдущие два десятилетия (Хен и др., 2019). Тенденция к снижению размеров тела кеты с начала 1980-х годов появилась после первого “климатического сдвига”. В 1990-х годах в северо-западной части Тихого океана сохранялась высокая численность кеты и началось значительное увеличение численности горбуши, однако в эти годы произошло изменение тренда размеров тела кеты с отрицательного на положительный (Каев, Ромасенко, 2003). В нынешнем столетии тренд размеров тела кеты вновь сменился на отрицательный. Судя по изменениям средней массы кеты в рассматриваемых нами стадах (см. рис. 3), этот тренд развивается и в настоящее время. К отмеченным климатическим процессам можно добавить замеченные в начале 1990-х годов крупные перестройки в составе и структуре зоопланктонных и нектонных сообществ, причина которых лежит в плоскости законов и принципов цикличности природных процессов и явлений, связанных с глобальными изменениями климата (Шунтов, 1994, 2000, 2001; Иванов, 1998), что также могло отразиться на росте лососей.

На размерах тела кеты в возвратах может существенно сказываться скорость роста молоди кеты в прибрежных морских водах. Даже на расположенном рядом о-ве Кунашир кета значительно мельче, чем на о-ве Итуруп, что связано с ее медленным ростом в менее богатых кормовыми ресурсами прибрежных кунаширских водах (Каев, Ромасенко, 2017). Более того, даже в пределах острова кета на охотоморском побережье Кунашира несколько крупнее; у нее в ПГЗ роста чешуи на 1 склерит больше, чем у рыб на океанском побережье, что связано с ускорением роста рыб на охотоморском побережье благодаря проникающим сюда теплым водам Цусимского течения (Каев, 1998). В дальнейшем рыбы растут в сов-

местных скоплениях в центрально-южной части Охотского моря в сравнительно близких для разных популяций условиях нагула, а затем — в океанских водах. Заметим, что многие годы кета о-ва Итуруп была существенно крупнее кеты южной части о-ва Сахалин, что связано с благоприятными условиями нагула молоди в прибрежных водах о-ва Итуруп (Каев, 2003). Однако в настоящее время масса тела рыб этих стад почти не различается, и это сложно объяснить, учитывая специфические условия обитания кеты о-ва Итуруп, сложившиеся именно для нее в открытых морских и океанских водах. В то же время данный процесс по времени совпал с интенсивным наращиванием объемов заводского разведения кеты на этом острове, что привело к созданию в прибрежье моря сверхплотных скоплений молоди и, как следствие, к замедлению ее роста.

Это замедление хорошо видно при сопоставлении склеритограмм ПГЗ чешуи четырехлеток кеты разных поколений (рис. 4). Профиль склеритограмм у поколений, молодь которых нагуливалась в зал. Курильский в 1999, 2001 и 2003 гг., полностью соответствует профилю склеритограмм у молоди, нагуливавшейся в этом заливе в 1994 г. (Каев, 1998), и указывает на быстрый рост молоди в прибрежных водах. В процессе откочевки темп роста кеты постепенно снижается, однако, достигнув центрально-южной части Охотского моря, рыбы снова вступают в период быстрого роста. У молоди последних поколений наблюдается резкое замедление роста в прибрежье, в то время как профиль склеритограмм, характеризующий обитание молоди в центрально-южной части моря, остается прежним. При внешнем сходстве склеритограмм у четырехлеток кеты первых трех поколений выявлены статистически достоверные различия по ширине межсклеритных расстояний, формировавшихся при нагуле в прибрежных водах в разные годы. Отчасти такие различия в росте молоди разных поколений могут быть обусловлены плотностью зоопланктона в прибрежных водах острова, заметно меняющейся год от года в зависимости от притока водных масс разного происхождения. Однако в большинстве случаев эти изменения не носили фатального характера благодаря лабильности питания мальков. Лишь в отдельных случаях, судя по переходу на питание нехарактерными в обычной ситуации мелкими объектами и по снижению показателей накормленности, отмечали дефицит пищи, который отражался на показателях роста молоди (Каев, 2003).

Исследования особенностей питания, в результате которых в 2015 г. впервые зафиксирована ситуация с голоданием молоди кеты и горбуши из-за недостатка кормовых объектов (Чебанова и др., 2018), недавно были возобновлены. Все последние рекордные по величине выпуска с ЛРЗ

поколения кеты характеризовались слабым ростом молоди при формировании первых склеритов. Одновременно уменьшились и межгодовые различия в росте молоди вплоть до статистически незначимых величин. Вероятно, в сверхплотных скоплениях молоди в прибрежных водах о-ва Итуруп межгодовые изменения условий обитания не так заметно отражаются на росте рыб.

В последние годы рекордно высокие выпуски на о-ве Итуруп заводской молоди кеты в сочетании с высокой численностью молоди горбуши (в 2011–2020 гг. с нерестилищ скатывалось в среднем по 289 млн экз., в дополнение к которым с ЛРЗ выпускали в среднем по 116 млн мальков горбуши) привели к замедлению роста у последних поколений молоди горбуши в прибрежных водах острова (рис. 5). Как правило, в прибрежных водах молодь горбуши питается преимущественно крупными формами калянид, а кета чаще переходит на питание другими объектами. Принято считать, что если при переходе кеты на питание другими объектами снижается накормленность мальков, значит переход обусловлен дефицитом крупных калянид, в добычании которых горбуша имеет преимущество благодаря высокой численности и более быстрому росту, чем у кеты (Каев, 2003). В настоящее время, судя по синхронному снижению темпов роста в прибрежных водах острова у обоих видов, в связи с большими выпусками с ЛРЗ предварительно подращенной молоди кеты ситуация изменилась. Как и у кеты, замедление роста молоди горбуши последних поколений произошло только в ранний морской период жизни, темпы роста рыб в центральной-южной части Охотского моря остались на уровне предыдущих поколений. Необычным выглядит лишь рост сеголеток в открытых морских водах в 2010 г., однако это не связано с плотностью рыб. Такая же аномалия в росте, отмеченная в 2010 г. у горбуши юго-восточного побережья Сахалина, связана не с переходом на питание второстепенными кормовыми объектами, а прежде всего с аномально выраженным прогревом поверхностных вод в центрально-южной части Охотского моря (Каев, 2015б).

Полученные результаты позволяют заключить, что значительное увеличение выпусков молоди кеты на довольно ограниченную акваторию (центральная часть охотоморского побережья о-ва Итуруп) привело к возрастанию в динамике стада роли факторов, связанных с плотностью, что обусловило уменьшение выживаемости и размеров тела рыб в морском периоде жизни. Судя по профилям склеритограмм ПГЗ, у молоди кеты, как и у обитающей совместно с ней молоди горбуши, снижение темпов роста наблюдалось только при нагуле в прибрежных водах острова; в открытых морских водах характер роста у данных видов не изменился. Эти выводы соответствуют осно-

ванной на результатах многолетних комплексных экосистемных исследований точке зрения об отсутствии существенных оснований для высказываний о переполнении лососями старше малькового возраста экологической емкости Северной Пацифики и прилегающих дальневосточных морей (Шунтов и др., 2010, 2017, 2019).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам СахНИРО, обеспечившим сбор проб и проведение биологических анализов кеты и горбуши, включавших отбор образцов чешуи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 187. С. 162–186.
- Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промышленно-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. 2000. С. 241–246.
- Иванов О.А. Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 3–54.
- Каев А.М. Некоторые особенности роста молоди осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежье о. Итуруп // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. Вып. 5. С. 853–859.
- Каев А.М. Только ли морской промысел определяет “недоловы” кеты? // Рыб. хоз-во. 1994. № 4. С. 28–30.
- Каев А.М. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 5. С. 650–658.
- Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. 2003. 288 с.
- Каев А.М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиологии. 2015а. Т. 55. № 3. С. 298–312.

- Каев А.М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // *Вопр. ихтиологии*. 2015б. Т. 55. № 5. С. 570–585.
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И. Методические аспекты прогнозирования численности кеты заводского происхождения в Сахалинской области // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. 2013. Бюл. № 8. С. 72–82.
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // *Тр. ВНИРО*. 2015. Т. 153. С. 95–104.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ. 2017. 124 с.
- Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО. 1998. 165 с.
- Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: Изд-во ВНИРО. 2003. 164 с.
- Марковцев В.Г. Современное состояние и перспективы разведения лососей на Дальнем Востоке // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. 2011. Бюл. № 6. С. 170–183.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая пром-ть. 1974. 448 с.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 1970. 367 с.
- Романчук Е.Д. Взаимодействие смешанных популяций горбуши искусственного и естественного воспроизводства в Сахалино-Курильском бассейне // *Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей*. Хабаровск: ХоТИНРО. 2000. С. 96–102.
- Рухлов Ф.Н., Шубин А.О. О промысловом возврате горбуши заводского происхождения // *Марикультура на Дальнем Востоке*. Владивосток: ТИНРО. 1986. С. 3–12.
- Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д. Изменчивость и взаимосвязь основных климатических индексов для северной части Тихого океана: тренды, климатические сдвиги, спектры, корреляции // *Изв. ТИНРО*. 2019. Т. 199. С. 163–178.
- Хоревин Л.Д. Значение разведения лососей для поддержания их запасов в Сахалинской области // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб*. СПб.: ГосНИОРХ. 1994. С. 204–206.
- Чебанова В.В., Френкель С.Э., Зеленихина Г.С. Связь питания молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* с обилием зоопланктона в прибрежье залива Простор (о. Итуруп) // *Вопр. ихтиологии*. 2018. Т. 58. № 5. С. 608–616.
- Шеринев А.П. Биология молоди кеты из прибрежных вод юго-восточной части Татарского пролива // *Лососевые Дальнего Востока*: Тр. ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 58–66.
- Шунтов В.П. Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // *Вестн. ДВО РАН*. 1994. № 2. С. 59–66.
- Шунтов В.П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, со-мнения // *Вестн. ДВО РАН*. 2000. № 1. С. 19–29.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей Рос-сии. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра. 2001. Т. 1. 580 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владиво-сток: Изд-во ТИНРО-центра. 2008. Т. 1. 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владиво-сток: Изд-во ТИНРО-центра. 2011. Т. 2. 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. Об устойчи-вости стереотипов в представлении о морской экологи-и тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // *Изв. ТИНРО*. 2017. Т. 188. С. 3–36.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найденко С.В. и др. К обос-нованию экологической емкости дальневосточ-ных морей и субарктической Пацифики для паст-бишного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщ. 4. Влияние фактора плотности на обеспе-ченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона // *Изв. ТИНРО*. 2010. Т. 161. С. 25–52.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найденко О.С. Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихооке-анских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmoni-dae) в океанический период их жизни // *Изв. ТИНРО*. 2019. Т. 196. С. 3–22.
- Beacham T.D., Araujo H.A., Tucker S., Trudel M. Validity of inferring size-selective mortality in Pacific salmon from scale circulus spacing // *First NPAFC-IYS Workshop on Pacific Salmon Production in a Changing Climate*, Khabarovsk, Russia, May 26–27, 2018 / North Pacific Anadromous Fish Commission Technical. Report № 11. Vancouver: North Pac. Anadromous Fish Comm. 2018. P. 56–58.
- Beamish R.J., Mahnken C. A critical size and period hy-pothesis to explain natural regulation of salmon abun-dance and the linkage to climate and climate change // *Prog. Oceanogr.* 2001. V. 49. № 1–4. P. 423–437.
- Bigler B. Focal scale damage among chum salmon (*Oncorhynchus keta*) of Hokkaido, Japan // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1988. V. 45. № 4. P. 698–704.
- Bigler B.S., Helle J.H. Decreasing size of North Pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): possible causes and conse-quences // *North Pac. Anadromous Fish Comm. Doc.* 1994. № 61. P. 1–34.
- Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H. A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. V. 53. № 2. P. 455–465.
- Eggers D.M., Irvine J.R., Fukuwaka M., Karpenko V.I. Catch trends and status of North Pacific salmon // *North Pac. Anadromous Fish Comm. Doc.* 2005. № 723. P. 1–35.
- Heard W.R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gor-buscha*) // *Pacific salmon life histories*. Vancouver: UBC Press. 1991. P. 119–230.
- Helle J.H., Hoffman M.S. Size decline and older age at ma-turity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–92 // *Climate Change and Northern Fish Populations / Canadian Special*

- Publication of Fisheries and Aquatic Sciences № 121. Ottawa: Natl. Res. Counc. Can. 1995. P. 245–260.
- Howard K.G., Murphy J.M., Wilson L.I. et al. Size-selective mortality of Chinook salmon in relation to body energy after the first summer in nearshore marine habitats // Pacific Salmon and Steelhead Production in a Changing Climate: Past, Present, and Future / North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin № 6. Vancouver: North Pac. Anadromous Fish Comm. 2016. P. 1–11.
- Irvine J.R., Tompkins A., Saito T. et al. Pacific salmon status and abundance trends – 2012 update // North Pac. Anadromous Fish Comm. Doc. 2012. № 1422. P. 1–89.
- Kaeriyama M. Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan // Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult. 1996. Suppl. 2. P. 11–15.
- Kaev A.M. Wild and hatchery reproduction of pink and chum salmon and their catches in the Sakhalin-Kuril region, Russia // Environ. Biol. Fishes. 2012. V. 94. P. 207–218.
- Kaev A.M., Irvine J.R. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // Pacific Salmon and Steelhead Production in a Changing Climate: Past, Present, and Future / North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin № 6. Vancouver: North Pac. Anadromous Fish Comm. 2016. P. 297–305.
- Kaev A.M., Romasenko L.V. Some results of studying chum salmon in Ilyushin and Sernovodka rivers on the Kunashir Island (Kuril Islands) // North Pac. Anadromous Fish Comm. Doc. 2003. № 670. P. 1–14.
- McLellan S.E. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. Nanaimo, British Columbia: Dept. Fish. Oceans, Fish. Res. Branch, Pac. Biol. Stn. 1987. 27 p.
- Parker R.R. Estimations of ocean mortality rates for Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Board Can. 1962. V. 19. № 4. P. 561–589.
- Ricker W.E. Ocean growth and mortality of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Board Can. 1964. V. 21. № 5. P. 905–931.

## On the Issue of Efficiency of Large-Scale Hatchery Rearing of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*, Walbaum, 1792) on Iturup Island, Kuril Islands

A. M. Kaev<sup>a</sup>, L. V. Romasenko<sup>a</sup>, and D. A. Kaev<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO), Yuzhno-Sakhalinsk 693023, Russia

<sup>b</sup>Far Eastern Federal University, Vladivostok 690922, Russia

As known, the number of juvenile chum salmon released from the salmon fish hatcheries on Iturup Island has increased more than 10-fold over the last 20 years. An assumption has been made that such a substantial increase in numbers of released hatchery-reared fry on Iturup caused a decrease in the average body weight of fish and a more rapid, than in Sakhalin, decline in the number of returning spawners relative to the number of juveniles released. The patterns of growth in the first year of life of chum salmon that feed in the bays of Iturup Island were studied using diagrams of fish scale circuli. It has been found that the growth retardation in fish, observed in cases of release of large numbers of hatchery-reared juveniles, occurs only in the early marine stage of life history, while the growth pattern in open sea waters remained unchanged. Consequently, the statement that salmon older than fry deplete the carrying capacity of the North Pacific and the adjacent Far Eastern seas seems ungrounded.

**Keywords:** chum salmon, Iturup Island, fry releases, hatchery-reared juveniles, marine survival index, adult fish body weight, growth rate

УДК 595.384.51:574.587

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВЫРАВНЕННОСТИ ВИДОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ВЛИЯНИЯ КАМЧАТСКОГО КРАБА *PARALITHODES* *CAMTSCHATICUS* (TILESIIUS, 1815) (DECAPODA: ANOMURA) НА БЕНТОС БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2021 г. Л. В. Павлова\*

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск 183010, Россия

\*e-mail: sea1234@mail.ru

Поступила в редакцию 28.08.2020 г.

После доработки 22.04.2021 г.

Принята к публикации 24.06.2021 г.

Для быстрой оценки экологических последствий вселения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в Баренцево море предложено использовать индекс “разности выравнинности” ( $D_E$ ), основанный на соотношении г- и К-стратегов в донных сообществах. Установлено, что камчатский краб, избирательно выедавая беспозвоночных среднего размера, изменяет размерно-возрастной состав бентоса мягких грунтов в сторону преобладания молоди долгоживущих видов, что эквивалентно обилию мелких видов-оппортунистов. Значения индекса  $D_E$ , полученные для побережья Баренцева моря при плотности поселения камчатского краба  $\geq 20$  экз./1000 м<sup>2</sup>, указывают на экологическое неблагополучие донных сообществ мягких грунтов: изменение размерного состава и степени доминирования видов по биомассе.

**Ключевые слова:** *Paralithodes camtschaticus*, Баренцево море, бентос, донные сообщества, избирательность питания, индекс  $D_E$

**DOI:** 10.31857/S0134347521060115

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – чужеродный вид для Баренцева моря. Его естественный ареал охватывает Берингово, Охотское и Японское моря, тихоокеанское побережье Камчатки, Курильских островов и американское побережье до Британской Колумбии (Виноградов, 1941). Интродуцированный в 1960–1970-е годы в Баренцево море с целью повышения продуктивности северных морей и развития промысла ракообразных в Северо-Восточной Атлантике камчатский краб успешно адаптировался к условиям южной части Баренцева моря, и в настоящее время только промысловая численность этого вида в российской части моря оценивается более чем в 20–40 млн особей (Материалы..., 2020). С начала 2000-х годов ведется коммерческий промысел камчатского краба.

В донных сообществах Баренцева моря *P. camtschaticus* выступает прежде всего как активный бентофаг, конкурирующий с местными донными рыбами и беспозвоночными (Falk-Petersen et al., 2011; Boudreau, Worm, 2012; Павлова, 2015; Fuhrmann et al., 2017). Интенсивность питания камчатского краба и выедание им бентоса значительны (Павлова и др., 2007; Павлова, 2015), в то же время кормовая база в южной части Баренцева

моря по сравнению с таковой в дальневосточных морях относительно небогата. Так, средние значения биомассы на юге моря и в побережье Мурманна редко превышают 50–100 г/м<sup>2</sup> (Зацепин, 1962; Бритаев и др., 2010; Любина и др., 2012; Захаров и др., 2018; Павлова и др., 2018) и лишь в юго-восточной части моря составляют более 200 г/м<sup>2</sup> (Захаров и др., 2018). На шельфах Охотского и Берингова морей средняя биомасса макрозообентоса выше 300 г/м<sup>2</sup> (Кобликов, Надточий, 2002; Надточий и др., 2007). Очевидно, что при высокой численности камчатского краба нагрузка на бентос Баренцева моря может быть значительной. Для рационального управления запасом вселенца в новом ареале и для минимизации ущерба его кормовой базы необходимо иметь возможность быстро оценить экологическое состояние бентоса в районах распространения вида.

При оценке влияния камчатского краба на бентос традиционно используют мониторинг, в ходе которого регистрируют изменение биомассы всего бентоса или отдельных кормовых видов, трофической структуры и соотношения таксономических групп (Сенников, Шацкий, 2002; Anisimova et al., 2005; Павлова, 2008; Britayev et al.,

2010; Oug et al., 2018). Наблюдаемые изменения иногда трудно интерпретировать, поскольку к подобным эффектам могут приводить и другие стрессовые факторы (климатические изменения, траловый промысел, загрязнение); изменения могут быть и частью сукцессионных процессов в донных сообществах. В настоящей работе предпринята попытка, используя структурно-функциональные характеристики бентоса, оценить его состояние в районах питания камчатского краба. Предлагаемый метод быстрой оценки влияния этого вида на бентос основан на избирательности его питания в отношении размера кормовых беспозвоночных. Подобная избирательность широко распространена у настоящих крабов (Michele, 1995; Floyd, Williams, 2004).

Цель данного исследования – поиск индекса, количественные выражения которого сигнализировали бы о нарушении состояния донных сообществ мягких грунтов в результате трофической деятельности камчатского краба.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

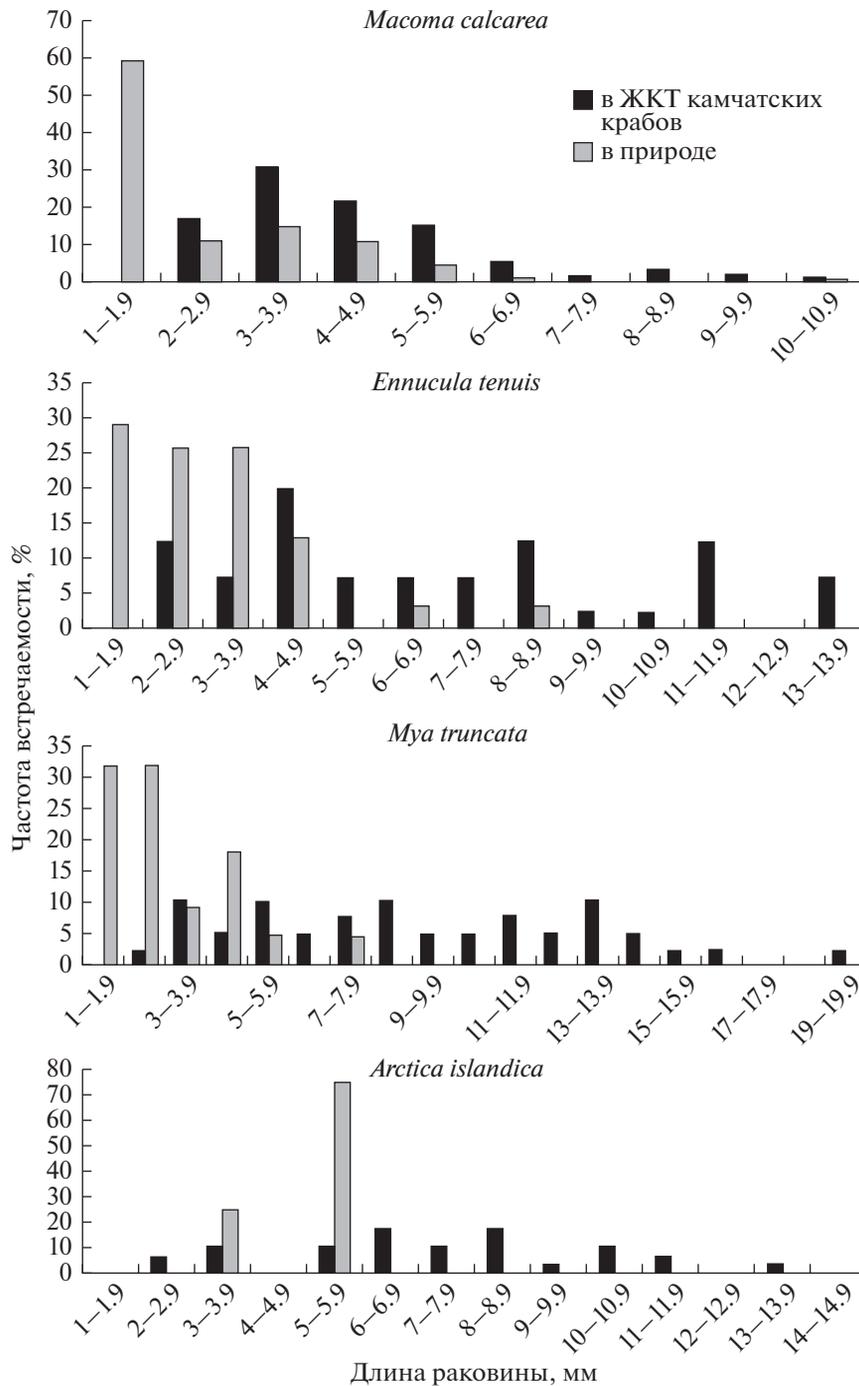
Материал для исследования отбирали в Кольском заливе Баренцева моря. В конце мая 2013 г. на 8 разрезах с использованием легководолазной техники на глубине от 5 до 30 м одновременно были отобраны пробы бентоса мягких грунтов (10 станций, 30 проб), проведен учет плотности распределения крабов и отловлены животные для последующего анализа их питания. Методика сбора мега- и макробентоса (соответственно, одномоетровыми рамками и водолазной рамкой площадью 0.0625 м<sup>2</sup>), а также данные по составу, структуре и распределению бентоса, в том числе бентоса мягких грунтов, опубликованы ранее (Павлова и др., 2018). В зависимости от рельефа дна плотность поселения крабов на каждом разрезе оценивали на площади от 1200 до 6000 м<sup>2</sup> (отдельно в агрегациях и на “фоновой” площади) и рассчитывали средние значения (Блинова и др., 2005). Содержимое пищеварительного тракта изучено у 51 особи камчатского краба с шириной карапакса (ШК) от 50 до 175 мм. Размеры кормовых беспозвоночных восстанавливали по их фрагментам, которые сопоставляли с экземплярами этих животных из спиртовых коллекций, а также использовали найденные зависимости, например, между длиной ( $L$ , мм) раковины и расстоянием от макушки до нижнего края замочной площадки под ней ( $h$ , мм) у моллюска *Macoma calcaria* ( $L = 15.88h - 0.671$ ,  $R^2 = 0.947$ ). Всего в пищевых комках крабов измерено 225 моллюсков, в пробах – 334.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2013 г. в районе исследования по численности преобладали неполовозрелые особи камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* с ШК 70–110 мм (60%). Плотность поселения краба на разрезах изменялась от 0 до 60 экз./1000 м<sup>2</sup>, биомасса – от 0 до 18 кг/1000 м<sup>2</sup>. На мягких грунтах основу питания крабов составляли двустворчатые моллюски *Macoma calcaria*, *Ennucula tenuis*, *Mya truncata* и *Arctica islandica*, в меньшей степени полихеты и брюхоногие моллюски. При плотности распределения крабов 20–60 экз./1000 м<sup>2</sup> отмечено несоответствие размеров массовых кормовых беспозвоночных в пищеварительных трактах этих ракообразных и в пробах бентоса. В пищевых комках крабов присутствовали *Bivalvia* разных размеров, а в пробах бентоса преобладала молодь массовых видов (рис. 1), вероятно, более крупные моллюски были выедены. При низкой плотности поселения крабов (1–6 экз./1000 м<sup>2</sup>) моллюски в пробах были представлены большим числом размерных классов, чем в пищевых комках (рис. 2); в пробах регулярно находили особей старше 1–2 лет.

Избирательное выедание моллюсков среднего и относительно крупного размера приводит к значительному снижению биомассы *Bivalvia* и бентоса в целом. При этом плотность поселения двустворчатых моллюсков существенно не изменяется, а их видовое разнообразие не снижается. В местах массовых скоплений камчатского краба меняется размерно-возрастная структура донных беспозвоночных: в грунте остается преимущественно ранняя молодь кормовых объектов, соответственно, выравнивается видов по биомассе увеличивается, в то время как выравнивается видов по численности остается на прежнем уровне. Подобное состояние макробентоса эквивалентно состоянию сообществ, в составе которых преобладают г-стратеги – мелкие многочисленные короткоживущие виды-оппортунисты с невысокими значениями биомассы и высокими показателями численности. В случае с чрезмерным выеданием бентоса крабами роль г-стратегов выполняет молодь долгоживущих видов.

Подобное изменение соотношения биомассы и численности фиксируют методы и индексы, основанные на соотношении видов с противоположными жизненными стратегиями: метод кумулятивных кривых Уорвика (Warwick, 1986) или ABC-метод и сравнительно недавно предложенный индекс “разности выравниваемости”  $D_E$  (Денисенко, 2006; Денисенко и др., 2013). Первый метод обладает хорошей разрешающей способностью, но не имеет количественного выражения. Второй метод изменяется в ограниченных пределах от  $-1$  до  $+1$  и может использоваться для градиентного картирования. Индекс  $D_E$  представляет собой разность выравниваемостей Пиелу; в основе



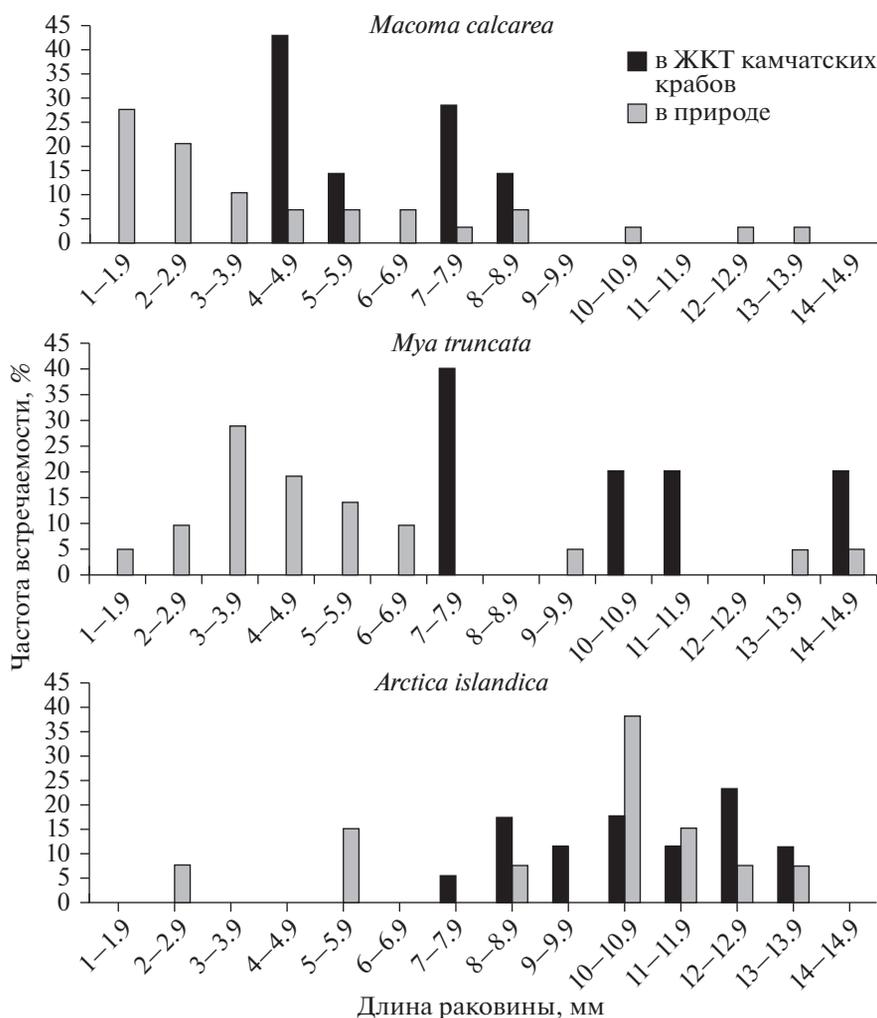
**Рис. 1.** Частота встречаемости двусторчатых моллюсков разных размерных групп в пробах бентоса и желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* при плотности поселения крабов 20 экз./1000 м<sup>2</sup> (северная часть Кольского залива, 2013 г.)

расчета лежит разница показателей информационных индексов Шеннона, рассчитанных по биомассе и численности:

$$D_E = [H'(SpB) - H'(SpA)] / \log_2(N),$$

где  $H'(SpB)$  – индекс разнообразия видов Шеннона, рассчитанный по биомассе;  $H'(SpA)$  – индекс

разнообразия видов Шеннона, рассчитанный по численности,  $N$  – количество видов в выборке (Денисенко, 2006; Денисенко и др., 2013). Переходные и положительные значения индекса указывают на стрессовое состояние бентоса и изменение обилия видов с г-стратегией. Индекс легок в вычислении, а также чувствителен к антропо-

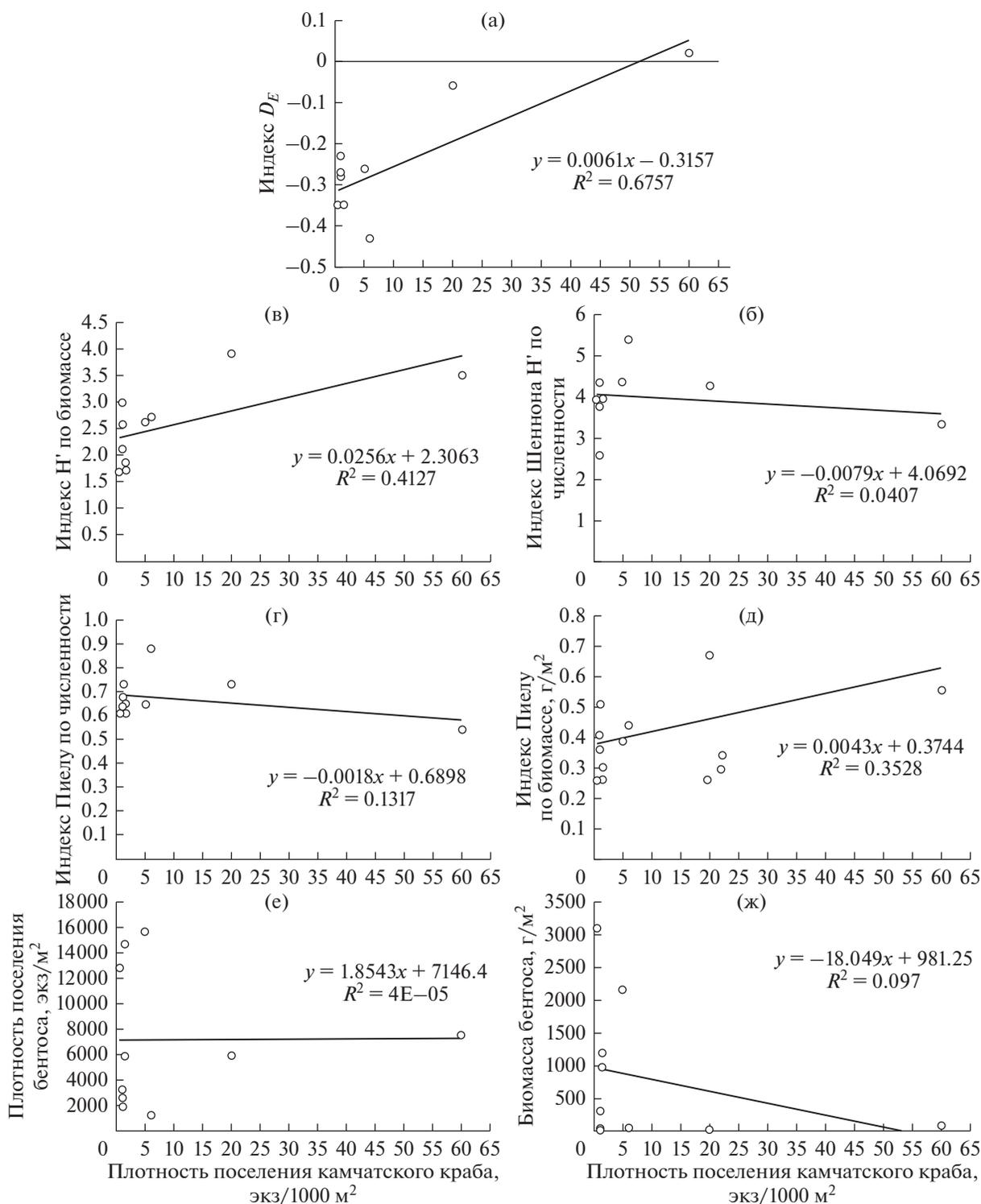


**Рис. 2.** Частота встречаемости двустворчатых моллюсков разных размерных групп в пробах бентоса и в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* при плотности поселения крабов 1.1–6.0 экз./1000 м<sup>2</sup> (северная часть Кольского залива, 2013 г.)

генным и естественным стрессовым факторам (Денисенко, 2006).

Применительно к оценке влияния на бентос камчатского краба переходные или положительные значения  $D_E$  будут указывать на нарушения размерно-возрастной структуры гидробионтов: исчезновение в составе бентоса взрослых форм долгоживущих видов вследствие их полного выедания и изменение доминирования видов по биомассе. В 2013 г. в мелководной зоне северной части Кольского залива такие нарушения с переходными (0.02 и -0.06) значениями показателя выравнивания видов были отмечены всего в двух точках (рис. 3а). Здесь находились скопления неполовозрелых камчатских крабов с плотностью поселения 20 экз./1000 м<sup>2</sup> и выше. Другие весомые причины неблагоприятного состояния бентоса, кроме деятельности камчатского краба, в этих районах неизвестны. Уровень загрязнения в

указанной части Кольского залива низкий (Информационный бюллетень..., 2013), значительные концентрации бентосоядных рыб (Карамушко и др., 2009), как и другие возмущающие факторы (траловый промысел, влияние речного стока), здесь отсутствуют. Следует отметить, что положенные в основу  $D_E$  информационные индексы Шеннона и Пиелу, рассчитанные по численности, не указывали на какие-либо нарушения структуры бентоса (рис. 3б, 3г). Эти же индексы, рассчитанные по биомассе, свидетельствовали о более слабой по сравнению с индексом “разности выравнивания” связи с численностью камчатского краба (рис. 3в, 3д). Сами по себе значения численности и биомассы бентоса, неравномерность распределения которых в природе значительна, также не позволяют однозначно судить о степени трофической нагрузки на донные сообщества (рис. 3е, 3ж).



**Рис. 3.** Изменчивость показателей индекса  $D_E$  (а); индекса Шеннона  $H'$ , рассчитанного по численности (б) и биомассе (в); индекса Пиелу, рассчитанного по численности (г) и биомассе (д), а также плотности поселения (е) и биомассы бентоса мягких грунтов (ж) в зависимости от плотности поселения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (северная часть Кольского залива, 2013 г.)

При фоновом распределении 0.5–1.5 экз./1000 м<sup>2</sup> или в рассеянных скоплениях крабов с невысо-

кой плотностью (5–6 экз./1000 м<sup>2</sup>) индекс “разности выравненности” сохранял значения ниже

–0.2, что свидетельствует о все еще разнообразной размерной структуре массовых видов гидробионтов и нормальном доминировании видов (о присутствии выраженных доминантов по биомассе).

Следует отметить, что в 2017 г. для глубинной части Кольского залива также определены переходные значения индекса  $D_E$  – в куту и локально в устьевой (северной) части, причем причины, вызывающие изменения значений  $D_E$  в этих районах, были разными. В более опресненной и загрязненной кутовой части в составе бентоса действительно увеличивалась доля мелких г-стратегов (мелкие виды полихет родов *Vipalponephthys*, *Cossura*, *Chaetozone*), но явные доминанты по биомассе в пробах присутствовали. В устьевой части залива повышение индекса до нулевых значений было связано с преобладанием в составе бентоса разнообразной молодежи долгоживущих видов двусторчатых моллюсков, при этом явные доминанты по биомассе в пробах отсутствовали (Павлова и др., 2019).

Таким образом, способность камчатского краба изменять структуру популяций своих жертв позволяет применять для оценки состояния бентоса индексы, оценивающие соотношение видов с противоположными жизненными стратегиями. Индекс “разности выравненности”  $D_E$  показал себя наиболее чувствительным при плотности поселения крабов от 20 экз./1000 м<sup>2</sup> и выше. Признаками негативного влияния на бентос именно камчатского краба, а не других факторов являются не обилие в пробах мелких видов-оппортунистов (как, например, в районах с антропогенным загрязнением), а наличие молодежи долгоживущих видов при практически полном отсутствии взрослых форм и нарушение нормального доминирования видов. Использование указанного индекса или применение АВС-метода при анализе проб бентоса может служить задаче оперативного мониторинга кормовой базы камчатского краба в прибрежье или открытой части Баренцева моря. Неблагополучное состояние бентоса, в свою очередь, может сигнализировать о чрезмерно высокой численности этих ракообразных и о необходимости применения соответствующих мер по управлению запасом камчатского краба.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания ММБИ РАН (№ темы в ГЗ 0228-2019-0025).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность сотрудникам Российского государственного гидрометеорологического университета (г. Санкт-Петербург) к. б. н. Ю.А. Зуеву и С.В. Голдину за помощь при сборе материала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др.* Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 3. Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны. М.: Изд-во ВНИРО. 2005. 135 с.
- Бритаев Т.А., Удалов А.А., Ржавский А.В.* Структура и многолетняя динамика сообществ мягких грунтов заливов Баренцева моря // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130. № 1. С. 50–62.
- Виноградов Л.Г.* Камчатский краб. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1941. 94 с.
- Денисенко С.Г.* Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики (Исслед. фауны морей). Т. 56 (64). СПб.: Изд-во ЗИН РАН. 2006. С. 35–46.
- Денисенко С.Г., Барбашова М.А., Скворцов В.В. и др.* Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу “разности выравненности” ( $D_E$ ) // Биология внутренних вод. 2013. № 1. С. 46–55.
- Захаров Д.В., Манушин И.Е., Стрелкова Н.А. и др.* Характеристика кормовой базы и питание краба-стригуна опилио в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 172. С. 70–90.
- Зацепин В.И.* Сообщества фауны донных беспозвоночных мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1962. Т. 12. С. 245–344.
- Информационный бюллетень о состоянии геологической среды прибрежно-шельфовых зон Баренцева, Белого и Балтийского морей в 2012 г. СПб.: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ. 2013. 112 с.
- Карамушко О.В., Берестовский Е.Г., Карамушко Л.И.* Ихтиофауна залива // Кольский залив: освоение и рациональное природопользование. М.: Наука. 2009. С. 249–264.
- Кобликов В.Н., Надточий В.А.* Макрозообентос шельфа северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 329–335.
- Любина О.С., Зимица О.Л., Фролова Е.А. и др.* Распределение зообентоса на мягких грунтах в губах Ивановская и Дроздовка Восточного Мурмана (Барен-

- цево море) // Докл. РАН. 2012. Т. 447. № 2. С. 230–234.
- Материалы общего допустимого улова в районе добычи (вылова) водных биологических ресурсов во внутренних морских водах Российской Федерации, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и Каспийском море на 2021 год (с оценкой воздействия на окружающую среду). Ч. 3. Камчатский краб. Мурманск: ПИПРО им. Н.М. Книповича. 2020. С. 2–15.
- Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г. Некоторые результаты бонитировки бентоса в российских водах дальневосточных морей: состав и количественное распределение (Охотское море) // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 149. С. 310–337.
- Павлова Л.В. Влияние молоди камчатского краба на зообентос Кольского залива (Баренцево море) // Докл. РАН. 2008. Т. 422. № 1. С. 138–141.
- Павлова Л.В. Экологический рацион камчатского краба в прибрежной мелководной зоне Баренцева моря // Докл. РАН. 2015. Т. 463. № 2. С. 244–249.
- Павлова Л.В., Бритаев Т.А., Ржавский А.В. Выедание бентоса молодь камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) в прибрежье Баренцева моря по данным экспериментальных исследований // Докл. РАН. 2007. Т. 414. № 4. С. 566–569.
- Павлова Л.В., Нехаев И.О., Пантелеева Н.Н. и др. Мелководный бентос Кольского залива (Баренцево море): биоразнообразие и оценка современного состояния сообществ // Тр. Кольск. науч. центра РАН. Океанология. 2018. № 4–5(9). С. 61–92.
- Павлова Л.В., Ахметчина О.Ю., Гарбуль Е.А. и др. Современное состояние зообентоса сублиторали Кольского залива (Баренцево море) // Тр. Кольск. науч. центра РАН. Океанология. 2019. № 3(10). С. 35–75.
- Сенников А.М., Шацкий А.В. Промыслово-биологическая характеристика урагубской группировки камчатского краба // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд-во ПИПРО. 2002. С. 98–109.
- Anisimova N., Berenboim B., Gerasimova O. et al. On the effect of red king crab on some components of the Barents Sea ecosystem // Ecosystem dynamics and optimal long-term harvest in the Barents Sea fisheries, Proceedings of the 11-th joint Russian-Norwegian Symposium. Murmansk, Russia. 2005. P. 298–306.
- Boudreau S.A., Worm B. Ecological role of large benthic decapods in marine ecosystems: a review // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. V. 469. P. 195–213.
- Britayev T.A., Rzhavsky A.V., Pavlova L.V., Dvoretzkiy A.G. Studies on impact of the alien Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) on the shallow water benthic communities of the Barents Sea // J. Appl. Ichthyol. 2010. V. 26 (Suppl. 2). P. 66–73. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01494.x>
- Falk-Petersen J., Renaud P., Anisimova N. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea: a review // ICES J. Mar. Sci. 2011. V. 68. № 3. P. 479–488.
- Floyd T., Williams J. Impact of green crab (*Carcinus meanas* L.) predation on a population of soft-shell clams (*Mya arenaria* L.) in the southern Gulf of St. Lawrence // J. Shellfish Res. 2004. № 2. V. 23. P. 457–462.
- Fuhrmann M.M., Pedersen T., Nilssen E.M. Trophic niche of the invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a benthic food web // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2017. V. 565. P. 113–129.
- Michele F. Behavioural plasticity in prey-size selectivity of the blue crab *Callinectes sapidus* feeding on bivalve prey // J. Anim. Ecol. 1995. V. 64. P. 63–74.
- Oug E., Sundet J.H., Cochrane S.K.J. Structural and functional changes of soft-bottom ecosystems in northern fjords invaded by the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // J. Mar. Syst. 2018. V. 180. P. 255–264.
- Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // Mar. Biol. 1986. V. 92. P. 557–562.

## The Red King Crab *Paralithodes camchaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Anomura): the Use of Species Equality Indicators to Assess the Influence on the Benthos of the Barents Sea

L. V. Pavlova

Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk 183010, Russia

The “Difference of Evenness” ( $D_E$ ) index, based on the ratio of r- and K-strategists in benthic communities was proposed for a quick assessment of the ecological consequences of the introduction of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) from Kamchatka in the Barents Sea. It was found that the red king crab, selectively eating medium-sized invertebrates, changes the size-age composition of the soft-bottom benthos towards the predominance of juveniles of long-lived species, which is equivalent to the abundance of small opportunistic species. The  $D_E$  index values obtained for the coastal area of the Barents Sea at a settlement density of the king crab  $\geq 20$  ind./1000 m<sup>2</sup> indicated an ecological stress to benthic communities of soft soils: a change in the size composition and the degree of species dominance in terms of biomass.

**Keywords:** *Paralithodes camtschaticus*, Barents Sea, benthos, benthic communities, food selectivity,  $D_E$  index

УДК 582.26

## ОЦЕНКА РАЗНООБРАЗИЯ ВИДОВ РОДА *PSEUDO-NITZSCHIA* H. PERAGALLO, 1900 (BACILLARIOPHYTA) В ПЛАНКТОНЕ ВБЛИЗИ КАРАДАГА МЕТОДАМИ МНОГОМЕРНОГО СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

© 2021 г. Н. А. Давидович<sup>1</sup>, \*, С. Л. Полякова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского, Феодосия 298188, Россия

\*e-mail: [nickolaid@yandex.ru](mailto:nickolaid@yandex.ru)

Поступила в редакцию 29.09.2020 г.

После доработки 11.04.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

В составе рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 известно более 50 видов. Семь из них указаны для Черного моря. Из-за высокого морфологического сходства многих представителей принято считать криптовыми, для их надежной идентификации требуется использование разных и зачастую ресурсозатратных методов. Задача исследования состояла в оценке общего количества видов рода *Pseudo-nitzschia*, встречающихся вблизи Карадага (юго-восточный Крым) в период их массового развития весной. Помимо экспертной оценки использованы методы многомерной статистики, которые позволили по простым биометрическим параметрам определить количество видов в пробах и, опираясь на первоначально полученный массив данных, установить видовую принадлежность объектов во вновь отобранных пробах.

**Ключевые слова:** диатомовые, *Pseudo-nitzschia*, видовое разнообразие, многомерная статистика, кластерный анализ, дискриминантный анализ

**DOI:** 10.31857/S0134347521060036

Род *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 вызывает особый интерес исследователей ввиду токсичности многих его представителей (Trainer et al., 2012; Bates et al., 2018). К настоящему времени в составе этого планктонного исключительно морского рода известно более 50 видов (Guiry & Guiry, 2020). Из них семь видов, включая *P. calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle, *P. delicatissima* (Cleve) Heiden, *P. fraudulenta* (Cleve) Hasle, *P. inflantula* Hasle, *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle, *P. pungens* (Grunov et Cleve) Hasle и *P. seriata* (Cleve) Peragallo, указаны для Черного моря (Сеничева, 2002; Рябушко, 2003; Lundholm et al., 2003). До сих пор актуальна проблема распознавания видов этого рода, в том числе с использованием световой микроскопии (Bates et al., 1993; Amato et al., 2007; Lundholm et al., 2012, и др.). Многих представителей рода принято считать криптовыми из-за их высокого морфологического сходства; за привычными названиями видов скрываются видовые комплексы (Lundholm et al., 2012). Но в гидробиологической практике часто требуется быстро и с приемлемой надежностью ответить на вопрос о том, сколько видов присутствует в пробе.

Задача настоящего исследования состояла в определении количества видов рода *Pseudo-nitzschia* в период массового развития этих водорослей в планктоне вблизи Карадага (юго-восточное побережье Крымского полуострова). Для этого кроме традиционной экспертной оценки мы применили методы многомерной статистики. В качестве параметров использованы простые биометрические данные (длина, ширина, длина перекрытия клеток в цепочке). При этом была проверена возможность идентификации видов по перечисленным параметрам, но для другого периода наблюдений с использованием первоначально полученного массива данных.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Планктонные пробы отбирали еженедельно в апреле–мае 2020 и 2021 гг. с причала Карадагской научной станции (44°54'40" N, 35°12'11" E) при помощи малой планктонной сети Джеди (ячей 74 мкм). Измеряли длину (апикальный размер) и ширину клеток (трансапикальный размер), а также длину перекрытия (наложения) клеток в цепочке, используя для этого инвертированный световой

**Таблица 1.** Некоторые биометрические показатели\* видов рода *Pseudo-nitzschia* в исследованных пробах

Кластер	Вид	Число клеток**	Длина клеток, мкм	Ширина клеток, мкм	Перекрытие, мкм	Перекрытие, %
1	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	81	124–158 (138)	2.3–5.1 (4.5)	29.3–33.8 (31.6)	19.4–25.5 (22.8)
2	<i>P. calliantha</i>	42	90–146 (108)	3.4–5.1 (3.6)	22.5–25.4 (22.7)	15.4–25.0 (21.4)
3	<i>P. seriata</i>	120	71–112 (96)	5.1 (5.1)	15.2 (15.2)	13.6–21.4 (16.0)
4	<i>P. pseudodelicatissima</i>	576	56–153 (97)	2.3 (2.3)	6.8–18 (11.4)	6.5–21.1 (12.0)

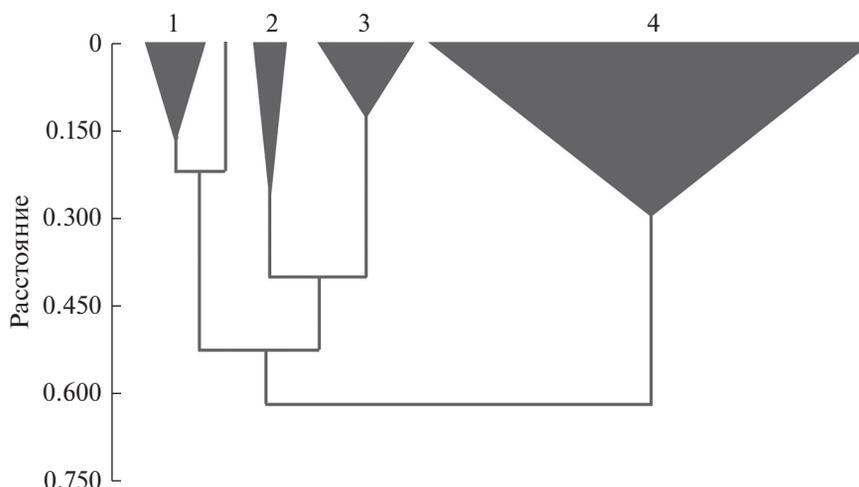
\*Указаны диапазоны значений и в скобках средние значения.

\*\*Разделение выполнено по результатам кластерного анализа.

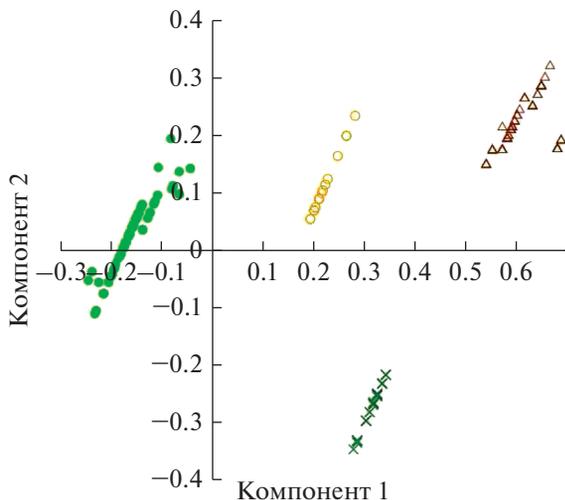
микроскоп Nib-100 (Китай) с длиннофокусными объективами увеличением  $\times 20$ ,  $\times 40$  и  $\times 50$ , а также откалиброванной окулярной линейкой с ценой деления соответственно 5.07, 2.53 и 2.25 мкм. Одиночные клетки игнорировали. Полученную матрицу данных обрабатывали с помощью программы Past 4.02 (Hammer et al., 2001; <http://folk.uio.no/ohammer/past/>). В случае иерархического кластерного анализа уровень объединения кластеров выбирали субъективно, руководствуясь наибольшей дистанцией между кластерами, при которой определялось разумное количество видов. Использован алгоритм невзвешенного парно-группового среднего. В качестве индекса сходства применяли евклидово расстояние. Для анализа главных компонент и дискриминантного анализа использованы значения переменных, нормированные по максимальному значению. Объекты с сильно отклоняющимися значениями переменных были исключены из анализа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в 2020 и 2021 гг. было измерено соответственно 823 и 482 клетки, относящиеся к роду *Pseudo-nitzschia*. Использование световой микроскопии позволило выделить четыре морфотипа, больше всего различавшихся по ширине и перекрытию клеток (табл. 1). В результате кластеризации для избранных характеристик построена дендрограмма (рис. 1). Распределение объектов на диаграмме рассеяния, полученной в результате анализа главных компонент (рис. 2), совпадает с разбиением, которое дает кластерный анализ по нормированным значениям этих же признаков. Руководствуясь принадлежностью измеренных нами клеток к четырем кластерам, соотносящимся с четырьмя видами (табл. 1), выполнен дискриминантный анализ для весенних проб 2020 г. (рис. 3а). Показана высокая степень дискриминации объектов. На основании полученной матрицы значений дискриминантный анализ позволил



**Рис. 1.** Дендрограмма иерархической кластеризации клеток *Pseudo-nitzschia* по нормированным значениям длины, величины перекрытия и ширины клеток. Кластеры с малыми расстояниями агрегированы. Под номерами кластеры: 1 – широкие клетки с большим перекрытием (на рис. 2 и 3 – треугольники), 2 – клетки с промежуточным значением признаков (на рис. 2 и 3 – незаштрихованные окружности), 3 – широкие клетки со сравнительно небольшим перекрытием (на рис. 2 и 3 – косые крестики), 4 – клетки с наименьшим перекрытием (на рис. 2 и 3 – заштрихованные окружности).



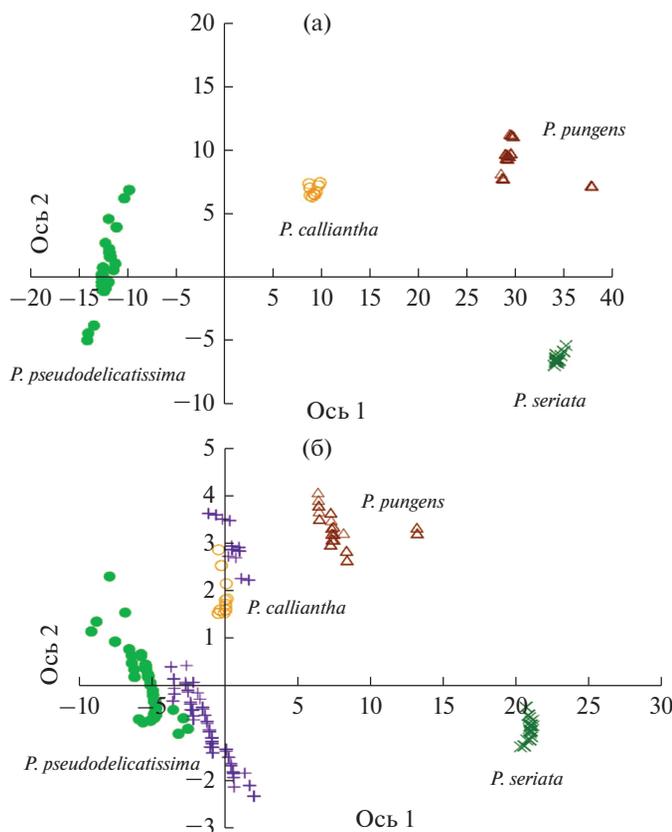
**Рис. 2.** Диаграмма рассеяния, полученная в результате анализа главных компонент по нормированным значениям трех параметров. Первая главная компонента объясняет 75%, вторая – 18% общей дисперсии.

установить принадлежность объектов во вновь отобранных пробах весной 2021 г. (рис. 3б).

Процедура кластерного анализа к настоящему времени достаточно хорошо разработана с точки

зрения математики и реализована во многих программных пакетах обработки данных (Hammer et al., 2001; Шитиков, Мاستицкий, 2017). Одна из основных проблем кластеризации – интерпретация полученных результатов, а именно определение того порогового уровня объединения, который бы позволил установить, какое количество групп на самом деле присутствует в изучаемой выборке. Несмотря на наличие формальных подходов, облегчающих определение предпочтительного числа кластеров (Milligan, Cooper, 1985), общепринятого окончательного решения пока не найдено.

В нашем случае в зависимости от набора используемых при анализе признаков в пробах определяется присутствие трех или четырех основных групп. Следует обратить внимание на то, что из-за доступной точности измерений получено только четыре значения для ширины клеток, поэтому, учитывая такую ступенчатую градацию, большее доверие вызывают параметры длины клеток и длины перекрытия клеток. Последняя характеристика служит важным таксономическим признаком при идентификации представителей рода *Pseudo-nitzschia* (см.: Skov et al., 1999). Анализ главных компонент по нормированным значениям длины клеток, длины перекрытия и



**Рис. 3.** Результат дискриминантного анализа по трем параметрам: а – весна 2020 г., б – весна 2021 г.; “+” – вновь выявленные объекты.

ширины клеток достаточно непротиворечиво разделяет объекты по четырем группам (морфотипам) (табл. 1). По результатам выполненных ранее исследований известно, что в планктоне в районе Карадага обычно присутствуют *P. calliantha* и *P. pungens* (Полякова, Давидович, 2019). Самые тонкие клетки (шириной менее 3 мкм) с коротким перекрытием мы идентифицировали как *P. pseudodelicatissima*. На основании морфологических и биометрических критериев можно предположить, что последний кластер, вероятнее всего, представлен видом *P. seriatata*.

Важным преимуществом проведенного анализа является возможность статистической оценки, благодаря которой можно выявить объекты с отклоняющимися характеристиками и оценить степень этих отклонений. Кроме того, дискриминантный анализ позволяет обоснованно отнести новые объекты к одной из уже выявленных групп. Так, установлено, что во вновь отобранных весной 2021 г. пробах присутствовали два вида, которые по биометрическим характеристикам были ближе всего к *P. calliantha* и *P. pseudodelicatissima* (рис. 3б).

Полученный массив значений биометрических параметров, “привязанный” к конкретным надежно идентифицированным объектам, в дальнейшем будет служить основой для мониторинга видового разнообразия и видового состава рода *Pseudo-nitzschia*.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания КНС–ПЗ РАН филиала ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ “Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов”, номер гос. регистрации 121032300019-0.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Полякова С.Л., Давидович Н.А. Динамика численности и размерное распределение клеток токсикогенных видов из рода *Pseudo-nitzschia* у берегов Карадага (район Биостанции) // *Вопр. соврем. альгологии*. 2019. № 2(20). С. 64–68.

Рябушко Л.И. Атлас токсичных микроводорослей Черного и Азовского морей. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2003. 140 с.

Сеничева М.И. Новые и редкие для Черного моря виды диатомовых и динофитовых водорослей // *Экол. моря*. 2002. Вып. 62. С. 25–29.

Шутиков В.К., Маслицкий С.Э. Классификация, регрессия, алгоритмы Data Mining с использованием R. 2017. [Электронный ресурс] <https://github.com/ranalytics/data-mining>. Дата обращения 05 августа 2020.

Amato A., Kooistra W.H.C.F., Levaldi Ghiron J.H. et al. Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms // *Protist*. 2007. V. 158. № 2. P. 193–207.

Bates S.S., Hubbard K.A., Lundholm N. et al. *Pseudo-nitzschia*, *Nitzschia*, and domoic acid: New research since 2011 // *Harmful Algae*. 2018. V. 79. P. 3–43.

Bates S.S., Léger C., Keafer B.A., Anderson D.M. Discrimination between domoic-acid-producing and nontoxic forms of the diatom *Pseudo-nitzschia pungens* using immunofluorescence // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1993. V. 100. P. 185–195.

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. <http://www.algaebase.org>. Searched August 5, 2020.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. V. 4, issue 1. Art. 4. 9 p. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm). Searched August 5, 2020.

Lundholm N., Bates S.S., Baugh K.A. et al. Cryptic and pseudo-cryptic diversity in diatoms – with descriptions of *Pseudo-nitzschia hasleana* sp. nov. and *P. fryxelliana* sp. nov. // *J. Phycol.* 2012. V. 48. № 2. P. 436–454.

Lundholm N., Moestrup Ø., Hasle G.R., Hoef-Emden K. A study of the *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima/cuspidata* complex (Bacillariophyceae): what is *P. pseudodelicatissima*? // *J. Phycol.* 2003. V. 39. № 4. P. 797–813.

Milligan G.W., Cooper M.C. An examination of procedures for determining the number of clusters in a data set // *Psychometrika*. 1985. V. 50. № 2. P. 159–179.

Skov J., Lundholm N., Moestrup Ø., Larsen J. Potentially toxic phytoplankton. 4. The diatom genus *Pseudo-nitzschia* (Diatomophyceae/Bacillariophyceae) // *ICES Identification Leaflets for Plankton*. 1999. № 185. P. 1–23.

Trainer V.L., Bates S.S., Lundholm N. et al. *Pseudo-nitzschia* physiological ecology, phylogeny, toxicity, monitoring and impacts on ecosystem health // *Harmful Algae*. 2012. V. 14. P. 271–300.

**Assessment of the Species Diversity of the Genus *Pseudo-nitzschia*  
H. Peragallo, 1900 (Bacillariophyta) in Plankton near Karadag  
Using Multidimensional Statistical Analysis**

**N. A. Davidovich<sup>a</sup> and S. L. Polyakova<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>*T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve, Russian Academy of Sciences, Branch of A.O. Kovalevsky  
Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Feodosia 298188, Russia*

More than 50 species are known in the genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900. Seven of them were recorded in the Black Sea. Due to the high morphological similarity, many representatives of the genus are considered to be cryptic; their reliable identification requires the use of different, often very resource-consuming methods. The aim of this study was to estimate the total number of *Pseudo-nitzschia* species occurring near Karadag (southeastern Crimea) during the period of their mass development in spring. In addition to expert assessment, we used multivariate statistics methods, which allowed an estimation of the number of species in samples based on simple biometric parameters. Using the initially obtained array of data, it was possible to determine the species identity of objects in newly collected samples.

*Keywords:* diatoms, *Pseudo-nitzschia*, species diversity, multivariate statistics, cluster analysis, discriminant analysis