

ISSN 0042-8752

Том 64, Номер 2

Март–Апрель 2024



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



Журнал печатает оригинальные статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам ихтиологии и биологическим основам рыбного хозяйства



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 64, Номер 2, 2024

Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* (Cobitidae) Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. III. Мофогенетическая изменчивость, таксономический статус и диагностические признаки щиповок черноморского побережья к северу от Месхетского хребта Малого Кавказа

Е. Д. Васильева, Б. А. Лёвин, В. П. Васильев

127

Строение и функционирование жаберной крышки и бранхиостегальных лучей у Teleostei

Е. С. Громова, В. В. Махотин

147

Характерные черты сезонного распределения демерсальных рыб на тихоокеанском шельфе северных Курильских островов

Ким Сен Ток

169

Сравнительная характеристика размерных показателей нитчатого шлемоносца *Gymnoscaphus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) и у западного побережья Камчатки (Охотское море)

В. В. Панченко, А. А. Матвеев

199

Особенности жизненного цикла и распределения малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* (Macrouridae) в северо-западной части Берингова моря

А. И. Алфёров, Д. С. Курносов

206

Сравнительное исследование экологии питания *Bothrocara brunneum* и *B. zestum* (Zoarcidae) в глубоководных экосистемах северо-западной части Тихого океана

В. В. Напазаков

219

Тактики поведения рыб в потоке воды при голодании

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

230

Изменение активности Na^+/K^+ -АТФазы и липидного состава жабр горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) Белого моря в ходе нерестовой миграции

Е. И. Кяйвяряйнен, Н. Н. Фокина, Н. Л. Рендаков, Д. А. Ефремов, Н. Н. Немова

236

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О случае массовой поимки северного морского окуня *Sebastes borealis* (Sebastidae)
в водах Охотского моря у северо-восточной оконечности острова Сахалин

Ю. Н. Полтев, А. В. Лученков

244

Лейкоцитарный состав периферической крови и иммунокомпетентных органов леща
Abramis brama (Cyprinidae) водохранилищ верхней Волги

Т. А. Суворова, А. В. Герман

248

УДК 597.551.2.591.15

**ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЩИПОВОК РОДА *COBITIS*
(COBITIDAE) ЗАКАВКАЗЬЯ В АНТРОПОГЕННЫЙ ПЕРИОД
ПО ДАННЫМ МУЗЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ.
III. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ,
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ
ЩИПОВОК ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
К СЕВЕРУ ОТ МЕСХЕТСКОГО ХРЕБТА МАЛОГО КАВКАЗА**

© 2024 г. Е. Д. Васильева^{1, *}, Б. А. Лёвин^{2, 3}, **В. П. Васильев³**

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

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

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2023 г.

После доработки 03.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

На основе сравнительного исследования изменчивости внешних морфологических признаков, особенностей окраски, краниологических и кариологических характеристик щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Колхидской низменности, анализа данных по геологической истории региона и зоогеографических данных сделан вывод о том, что популяции восточного Черноморского побережья к северу от Месхетского хребта Малого Кавказа относятся к самостоятельному виду *C. osurgeticus*. От обитающего в водоёмах Аджарии *C. satunini* он отличается структурой кариотипа, рядом пропорций нейрокrania и отдельных костей черепа, более коротким хвостовым стеблем, положением спинного плавника. Выявленная филогенетическая близость митохондриальных генов двух видов может быть связана с диплоидно-полиплоидными отношениями и межвидовой гибридизацией в роде *Cobitis* и предполагает необходимость дальнейших исследований популяций восточного побережья Чёрного моря, включая щиповок Абхазии, для которых предварительно не исключается гибридное происхождение при скрещивании с *C. tanaitica*. Обозначен неотип *C. osurgeticus*, представлен видовой диагноз.

Ключевые слова: щиповки Закавказья, *Cobitis osurgeticus*, изменчивость внешних признаков, митохондриальный геном, кариотип, краниологические характеристики, диагноз.

DOI: 10.31857/S0042875224020018, **EDN:** GYNISN

Настоящая работа продолжает начатую ранее серию публикаций по видам щиповок рода *Cobitis* Linnaeus, 1758 (Cobitidae), обитающим в водоёмах Закавказья (Васильева, Васильев, 2020; Vasil'eva, Vasil'ev, 2020; Vasil'eva et al., 2020; Васильева, Васильев, 2023), и посвящена популяциям щиповок водоёмов восточного побережья Чёрного моря к северу от Месхетского хребта Малого Кавказа.

Согласно схеме структурно-тектонического районирования Кавказа (Паффенгольц, 1959), восточное побережье Чёрного моря представлено несколькими самостоятельными структурными комплексами. В пределах Большого Кавказа

выделяют зону погружения западной части Главного хребта и собственно южный склон главной части Главного хребта; юго-восточную часть Черноморского побережья относят к Аджаро-Триалетской зоне Малого Кавказа. Разделяет складчатые структуры Большого и Малого Кавказа Рионо-Куринская депрессия, представляющая собой межгорный прогиб, южная граница которого проходит “примерно через Нотанеби (= Натанеби), Самтредиа, Боржоми...” (Давыдова и др., 1966. С. 365). Опушенная на значительную глубину западная часть Рионско-Куринской глыбы, перекрытая мезозойскими, третичными и четвертичными отложениями, располагается в основании Колхидской низменности. В нача-

ле четвертичного периода эта низменность была Колхидским заливом Чёрного моря; в связи с подъёмом Большого Кавказа, а также с накоплением аллювиальных отложений залив был заполнен рыхлыми толщами, и возникла низменная аллювиальная равнина. Реки Кодори, Ингури, Цхенис-Цхали, Риони выносят большое количество рыхлых наносов, продолжая заполнять залив (Давыдова и др., 1966).

Обычно границы Колхидской низменности расширяют на юг до г. Кобулет. Однако относящаяся уже к Аджаро-Триалетской зоне Малого Кавказа и лежащая к югу от западной оконечности Аджарского хребта Кахаберская равнина, в отличие от Колхидской низменности, образовалась дельтовыми отложениями р. Чорохи и нескольких впадающих здесь же в море небольших речек. Наносы из песка, ила и галечников, вынесенные реками из недр Аджарского и Шавшетского хребтов (Кузнецов, 1937), служат основным материалом формирования равнины, в далёком прошлом покрытой сетью то возникающих, то исчезающих озёр лагунного происхождения. С севера Кахаберская равнина ограничена р. Натанеби, устья которой в плейстоцене и голоцене достигали чорохские отложения (River basis analysis ..., 2013).

Изначально щиповок рода *Cobitis* из р. Риони, окрестностей городов Поты, Пицунда, Сухуми и оз. Инкит (территория собственно Колхидской низменности и Абхазии), как и других популяций Западного Закавказья, относили к считавшемуся широко распространённым в Европе и Сибири виду *C. taenia* Linnaeus, 1758 (Радде, 1899; Каврайский, 1906; Барач, 1941; Берг, 1949). После того как из бассейна р. Кинтриши в Аджарии был описан подвид *C. taenia satunini* (Gladkov, 1935), всех щиповок Западной Грузии стали относить к этому подвиду (Эланидзе, 1983), а затем и к самостоятельному виду *C. satunini* (Ninua, Japoshvili, 2008; Perdices et al., 2018; Kuljanishvili et al., 2020), расширяя его распространение вплоть до Турции (Naseka, 2010; Freyhof et al., 2018). В то же время уже в середине 1990-х гг. на основе кариологических исследований были выявлены генетическая неоднородность щиповок Закавказья (Vasil'ev, Vasil'eva, 1994) и существенные различия в структуре кариотипа между особями из р. Риони и рек Аджарии (Кинтриши и Чорохи) (Васильев, 1995). Учитывая эти данные, геоморфологические различия и особенности геохронологии собственно Колхидской низменности, ограниченной на юге северным склоном Малого Кавказа, и южной части восточного

побережья Чёрного моря, в предыдущей работе (Васильева, Васильев, 2023) мы изучили морфокариологическую изменчивость и диагностические характеристики щиповок Аджарии, идентифицируемых как *C. satunini sensu stricto*. Цель настоящего исследования — на основе музейных коллекций, молекулярно-генетического, кариологического и краниологического анализов дать оценку морфогенетической однородности щиповок Колхидской низменности и их дивергенции от известных видов Закавказья, выявить диагностические признаки и уточнить таксономический статус.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования изменчивости внешних морфологических характеристик и окраски щиповок Колхидской низменности проводили на материалах из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ). Были изучены также экземпляры из рек Абхазии. В общей сложности обработаны 86 экз.

Колхидская низменность, ЗММУ: Р-21366 — самец *SL* 48.5 мм, р. Риони у моря, 09.07.1967 г., сборщик Р. Ф. Эланидзе; Р-24566 — самец *SL* 44.0 мм и самка *SL* 44.0 мм, р. Сепа выше пгт. Уреки, 22.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симонов, ДНК-ваучеры ML804 и ML805; Р-24567 — 10 самок *SL* 44.6–63.3 мм и два самца *SL* 46.5 и 57.7 мм (депигментированы), р. Хоби, 06.07.1967 г., сборщик Р. Ф. Эланидзе; Р-24568 — пять самок *SL* 66.0–75.0 мм и самец *SL* 52.5 мм (депигментированы), р. Ингури у с. Рухи, 25.07.1955 г., сборщик Р. Ф. Эланидзе; Р-24569 — самец *SL* 44.0 мм и самка *SL* 44.0 мм, р. Охаркали (приток Ингури), 18.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симонов, ДНК-ваучеры ML806 и ML807; Р-24570 — 37 самцов *SL* 47.3–69.0 мм (включая ваучеры на кариотип) и 14 самок *SL* 47.3–89.4 мм, р. Ногела у пос. Абаша, бассейн Риони, 26.06.1985 г., сборщик В. П. Васильев; Р-24571 — самка *SL* 69.0 мм, р. Натанеби у г. Озургети, 20.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симонов, ДНК-ваучер ML803.

Абхазия, ЗММУ: Р-24575 — пять самок *SL* 55.5–72.2 мм и три самца *SL* 53.0–55.5 мм, р. Мачара выше с. Мачара, Гулрыпшский район, 29.04.2019 г., сборщики А. А. Болотовский, О. Н. Артаев, ДНК-ваучеры ML811–ML813; Р-24576 — две самки *SL* 66.3 и 70.5 мм и самец *SL* 53.2 мм, р. Мокви, 29.04.2019 г., сборщики А. А. Болотовский, О. Н. Артаев, ДНК-ваучеры ML814–ML816.

Для сравнительного анализа с целью выяснения морфологической дивергенции щиповок Колхидской низменности и Абхазии от известных видов Закавказья и определения их таксономического статуса использовали сведения из предшествующих публикаций (Васильева, Васильев, 2012, 2020, 2023; Vasil'eva et al., 2020), а также изученные и идентифицированные в настоящей работе пробы *C. satunini*, включающие ваучерные экземпляры для молекулярно-генетического анализа.

C. satunini, Аджария, ЗММУ: P-24572 – две самки *SL* 68.0 и 72.3 мм и самец *SL* 56.0 мм, р. Меджинисцкали, 17.09.2016 г., сборщики Б.А. Лёвин, Е.П. Симонов, ДНК-ваучеры ML808–ML810; P-24573 – шесть экз. (самки и молодь) *SL* 40.2–73.5 мм и три самца *SL* 43.3–52.2 мм, р. Меджинисцкали, 17.09.2016 г., сборщики Б.А. Лёвин, Е.П. Симонов; P-24574 – две самки *SL* 59.0 и 66.7 мм и самец *SL* 46.5 мм, р. Дехва, 19.09.2016 г., сборщики Б.А. Лёвин, Е.П. Симонов, ДНК-ваучеры ML800–ML802.

На всех музейных пробах анализировали признаки, обычно используемые для диагностики разных видов рода *Cobitis*: окраску (если она сохранилась), форму нижней губы, чешуи, органа Канестрины у самцов, относительную длину усиков, развитие кожистых килей на хвостовом стебле (Васильева, 1988; Mousavi-Sabet et al., 2011; Freyhof et al., 2018; Vasil'eva et al., 2020); измеряли общую (*TL*) и стандартную (*SL*) длину тела. При изучении изменчивости окраски руководствовались общей схемой Гамбетты (Gambetta, 1934), включающей четыре полосы пигментации на теле, начиная с *Z1* (узкая полоса мелких пятен непосредственно под срединным дорсальным рядом крупных пятен) до *Z4* (средний боковой ряд пятен). У большинства взрослых особей подсчитывали число лучей в плавниках, считая два последних прилежащих к одному птеригофору ветвистых луча спинного (*D*) и анального (*A*) плавников как $1\frac{1}{2}$ (Kottelat, Freyhof, 2007). Аналогично считали два сближенных последних ветвистых луча (нормально развитый и недоразвитый) в парных плавниках – грудном (*P*) и брюшном (*V*).

На более многочисленных выборках из рек Ногела (Колхидская низменность) и Мачара (Абхазия), а также у единственной самки из р. Натанеби изучали изменчивость 27 морфометрических признаков, обычно применяемых в исследованиях по щиповкам (Васильева, 1988; Vasil'eva et al., 2020), у остальных особей анализировали лишь отдельные морфометрические

характеристики. У всех взрослых самцов оценивали положение окончания пластинки органа Канестрины по отношению к членикам причленённого луча; промеры органа Канестрины получены на отпрепарированных пластинках при краниологических исследованиях.

Краниологические исследования проводили на особях, отловленных в р. Ногела (бассейн Риони) у пос. Абаша 26.06.1985 г. Зафиксированные поваренной солью экземпляры были в том же году обработаны в лаборатории после того, как головы рыб ошпаривали кипятком. Для промеров очищенного черепа и костей использовали систему измерений, разработанную ранее (Васильева, 1984; Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). Длину основания черепа измеряли от переднего конца сошника до заднего конца основной затылочной кости, а длину различных костей – между наиболее удалёнными их частями. Ширину черепа измеряли на уровне *ethmoidalia lateralia*, *sphenotica* и *pterotica*; измеряли глубину черепа в переднем и заднем отделах, длину теменного отверстия и отверстий на *occipitale laterale*. Схема промеров различных костей представлена ранее для *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). На основе полученных промеров рассчитали 25 краниологических индексов в процентах длины основания черепа или длины отдельных костей. У всех особей также подсчитывали число глоточных зубов.

Для статистического анализа морфометрических признаков и краниологических характеристик использовали стандартные унивариантные методы. Фотографии черепов и чешуи выполнены под биноклем Olympus SZX10 (Япония) с использованием камеры Invenio 8DII (DeltaPix, Дания).

Кариологические исследования выполнены по 22 экз. (21 самец, 1 самка) из р. Ногела. Всем особям прижизненно вводили ~0.05 мл раствора колхицина (0.3–0.4%), и через 4 ч клетки переднего отдела почки использовали для хромосомных препаратов, приготовленных по ранее опубликованному методу (Васильев, 1978). Метафазные хромосомы окрашивали в 4%-ном растворе Гимзы в фосфатном буфере (pH 6.8). От каждой изученной рыбы анализировали от трёх до пяти метафазных пластинок. Хромосомы классифицировали в соответствии с системой, предложенной Леваном с соавт. (Levan et al., 1964). Фотографии митотических хромосом (в метафазе) сделаны цифровой камерой Leica DFC295 (Leica Microsystems, Германия).

Выделение ДНК, постановка ПЦР, секвенирование и молекулярно-генетический анализ. ДНК

выделяли из плавников, фиксированных в 96%-ном этаноле, по стандартному солевому методу (Aljanabi, Martinez, 1997). Исследовали последовательности баркодowego фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы *c* (*COI*) митохондриальной ДНК (мтДНК), успешно используемого для идентификации видов рыб (Ward et al., 2005; Levin et al., 2018). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл (1× буфер, 1.5 мМ MgCl₂, 10 мкМ каждого праймера, 0.2 мкМ каждого dNTP, 1 мкл ДНК-матрицы и 1 ед. Таq-полимеразы (“Евроген”, Россия)). Амплификацию фрагмента *COI* проводили с использованием коктейля праймеров (Ivanova et al., 2007). Условия ПЦР соответствовали указанным в работе Ивановой с соавт. (Ivanova et al., 2007). Полученные ПЦР-продукты визуализировали в 1.5%-ном агарозном геле, затем очищали с использованием 96%-ного этанола и ацетата аммония. Последовательности нуклеотидов получали на автоматическом секвенаторе ABI3500 (Applied Biosystems, США) в ИБВВ РАН в соответствии с инструкцией производителя. Гомологичные участки последовательностей проверены на ошибки в программе FinchTV 1.4.0 (Rothgänger et al., 2006) и выравнены с использованием пакета программ MEGA7 (Tamura et al., 2007). Всего получено 20 последовательностей гена *COI*

от закавказских щиповок рода *Cobitis* из девяти локальностей бассейна восточной части Чёрного моря и одна последовательность от *C. saniae* Eagderi, Jouladeh-Roudbar, Jalili, Sayyadzadeh et Esmaeili, 2017 из бассейна Каспийского моря. Полученные последовательности депонированы в международную базу данных Генбанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) под номерами OR115557–OR115577 (табл. 1). Для сравнительных целей из Генбанка взяты последовательности *C. satunini* из бассейна Риони, Грузия (KP050504, KP050505, KP050519); *C. faridpaki* Mousavi-Sabet, Vasil’eva, Vatandoust et Vasil’ev, 2011 из р. Сияхруд (Siyahrud), Иран (KY476335); *C. saniae* из р. Карасу, бассейн р. Аракс, Иран (KP050509); *C. taenia* из водоёмов Швеции (KJ128460) и Германии (KM286530), а также *C. tanaitica* (Băcescu et Mayer, 1969) из р. Девица – притока р. Дон в Воронежской области (MH795406).

Построение филогенетических деревьев осуществляли методами байесовской вероятности (BI) и максимального правдоподобия (ML) в программах MrBayes v.3.2.7 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001) и IQ-TREE v.1.5.4 (Nguyen et al., 2015). Оптимальные модели нуклеотидных замен для каждой позиции кодона определены с использованием программ PartitionFinder v.2.1.1 (Lanfear et al., 2012) для BI (1-я позиция кодона – K80, 2-я позиция кодона – F81, 3-я позиция

Таблица 1. Собственный материал для генетического анализа

№	Локальность	Бассейн	Географические координаты		Номера ДНК-ваучеров	Номера в базе данных Генбанка
			с.ш.	в.д.		
Cobitis saniae						
1	Р. Алазань, приток р. Кура	Каспийское море	42°03'32"	45°14'03"	ML349	OR115557
Закавказские щиповки рода Cobitis Черноморского бассейна						
2	Р. Дехва	Чёрное море	41°47'59"	41°46'06"	ML800, ML802	OR115563, OR115564
3	Р. Меджинисцкали у г. Батуми	То же	41°35'09"	41°40'01"	ML808—810	OR115570—OR115572
4	Р. Скурдуми, приток р. Натанеби	»	41°56'07"	41°59'17"	ML164, ML803	OR115558, OR115565
5	Р. Сепа	»	41°59'09"	41°49'01"	ML804, ML805	OR115566, OR115567
6	Р. Супса	»	41°59'07"	41°58'36"	ML172, ML173	OR115559, OR115560
7	Р. Губисцкали, приток р. Риони	»	42°11'09"	42°25'52"	ML362, ML363	OR115561, OR115562
8	Р. Охаркали, бассейн р. Ингури	»	42°43'16"	42°02'30"	ML806, ML807	OR115568, OR115569
9	Р. Мокви	»	42°45'49"	41°27'35"	ML814—816	OR115575—OR115577
10	Р. Мачара	»	42°57'51"	41°06'44"	ML812, ML813	OR115573, OR115574

кодона — GTR) и IQ-TREE v.1.5.4 для ML (1-я позиция кодона — K2P, 2-я позиция кодона — F81 + F, 3-я позиция кодона — TN + F). Модели, полученные с помощью IQ-TREE, впоследствии использовали в ML-анализе с тем же программным обеспечением с применением 1000 реплик сверхбыстрого бутстрепа (ultrafast bootstrap — по: Minh et al., 2013). Следующие настройки использовали для запуска MrBayes: два независимых запуска алгоритма Монте-Карло по схеме марковской цепи, частота сохранения параметров составляла 500 генераций, первые 25% генераций отбрасывали как отжиг. Конвергенцию цепей оценивали путём проверки среднего стандартного отклонения разделённых частот и коэффициента потенциального уменьшения масштаба. Филогенетические деревья, полученные с помощью анализов BI и ML, визуализировали в программе FigTree v.1.4.3 (Rambaut, Drummond, 2008). Поскольку филогенетические деревья, полученные разными методами, имели одинаковую топологию, в статье приводится дерево согласно анализу BI.

РЕЗУЛЬТАТЫ

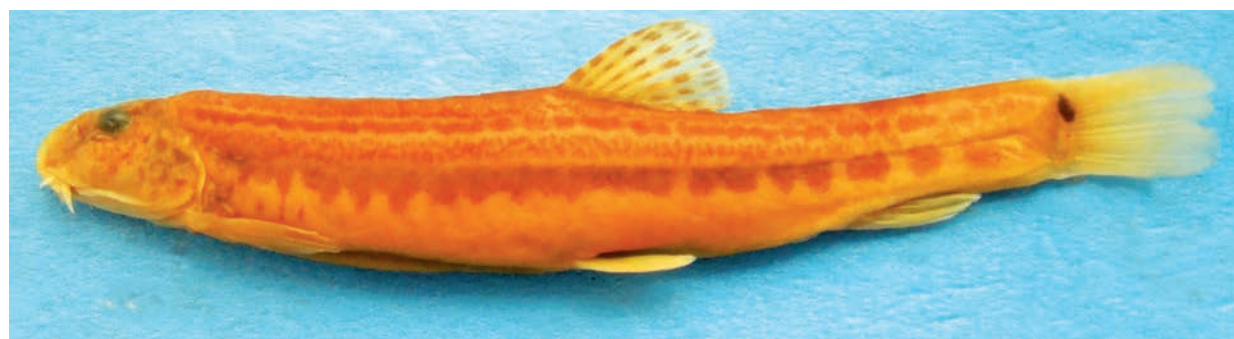
Изменчивость внешних морфологических характеристик и особенности окраски щиповок Колхидской низменности и Абхазии

Изученные выборки щиповок из разных рек Колхидской низменности характеризуются невысокой изменчивостью меристических признаков. *D* II—III $7\frac{1}{2}$, *A* II—III $5\frac{1}{2}$ (6), *P* I $6\frac{1}{2}$ — $8\frac{1}{2}$, *V* I 5 — $5\frac{1}{2}$, *C* (хвостовой плавник) I (12)13—15 I (обычно 14). Тело удлинённое, умеренно сжатое с боков, невысокое: наибольшая высота тела перед спинным плавником меньше длины хвостового стебля, а толщина тела над основанием брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела. Спинной плавник обычно начинается заметно впереди основания брюшных плавников, редко на одном с ними уровне или позади основания брюшных плавников. Хвостовой стебель умеренной длины: его длина (*lpc*) составляет 13.2—17.6% *SL* (в среднем 13.8—15.4%) и 64.8—84.4% длины головы (в среднем 67.6—75.4%). Стебель сильно сжат с боков, высокий, высота хвостового стебля больше половины его длины; кожистые гребни обычно хорошо выражены, но не высокие. Голова относительно короткая (~ 20% *SL*), сжата с боков; глаза небольшие, расположены в верхней части головы; межглазничное пространство узкое, выпуклое. Рыло слабо удлинённое (заметно менее половины длины головы), высота головы на уровне середины глаза обычно превышает половину

длины головы; передняя часть головы постепенно понижается к переднему концу рыла (рис. 1); особи с передней частью рыла, срезанной, почти вертикальной или отклоняющейся книзу площадкой не обнаружены. Суборбитальный шип двуветвистый, слабо изогнутый, его передняя ветвь заметно короче задней ветви, обычно заходящей за середину глаза. Рот маленький, нижний, нижняя губа двулопастная, с короткими складчатыми ментальными долями (рис. 2); три пары относительно коротких усиков: роstralные, максиллярные и мандибулярные; мандибулярные усики чаще не доходят до переднего края глаза, у отдельных особей доходят или даже заходят за него. Хвостовой плавник усечённый, с закруглёнными верхним и нижним краями. Тело покрыто мелкой чешуёй; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (её диаметр составляет от 13 до 50% наибольшего диаметра чешуи, чаще не превышает 40%), несколько смещённой от центра, и большим числом поперечных борозд (рис. 3).

Орган Канестрини у изученных щиповок большой, широкий, топорообразной формы (рис. 4), ширина пластинки составляет около половины её длины (40.7—52.4%). Нижний край пластинки обыкновенно доходит до конца четвёртого членика причлещённого к пластинке луча и далее. У мелкого самца *SL* 44.0 мм из р. Охаркали пластинка заканчивалась на уровне конца второго членика, у одного самца *SL* 46.5 мм из р. Хоби — на уровне конца третьего членика; среди особей из р. Ногела (изученных на внешнюю морфологию и использованных для краниологического анализа) только у 14.3% самцов пластинка на левом плавнике не достигала конца четвёртого членика, а заходила за половину пятого и далее (до конца восьмого членика) у 52.4%; на правом плавнике пластинка не достигала конца четвёртого членика у 9.4% самцов, а заходила за половину пятого и далее у 59.4%. Морфометрические признаки изученных особей представлены в табл. 2, 3.

У экземпляров с сохранившейся пигментацией общий фон тела бежевый с тёмными коричневыми пятнами, образующими характерные полосы пигментации — зоны Гамбетты. Мелкие крапинки первой зоны разбросаны между пятнами середины спины, опускаются чуть ниже и тянутся полосой до начала хвостового плавника. Вторая зона представлена некрупными пятнами прямоугольной или овальной формы, нередко сливающимися друг с другом. Мелкие крапинки третьей зоны периодически



(a)



(б)



(в)



(г)



(д)



(е)

Рис. 1. Щиповки рода *Cobitis* из водоёмов Колхидской низменности, внешний вид сбоку: а – самка *SL* 72.0 мм ЗММУ Р-24570, р. Ногела; б – самец *SL* 56.5 мм ЗММУ Р-24570, р. Ногела; в – самка *SL* 44.0 мм ЗММУ Р-24569, р. Охаркали; г – самец *SL* 44.0 мм ЗММУ Р-24566, р. Сеп; д – самка *SL* 82.5 мм ЗММУ Р-24566, р. Сеп; е – самка *SL* 69.0 мм ЗММУ Р-24570, неотип *Cobitis osurgeticus*, р. Натанеби.

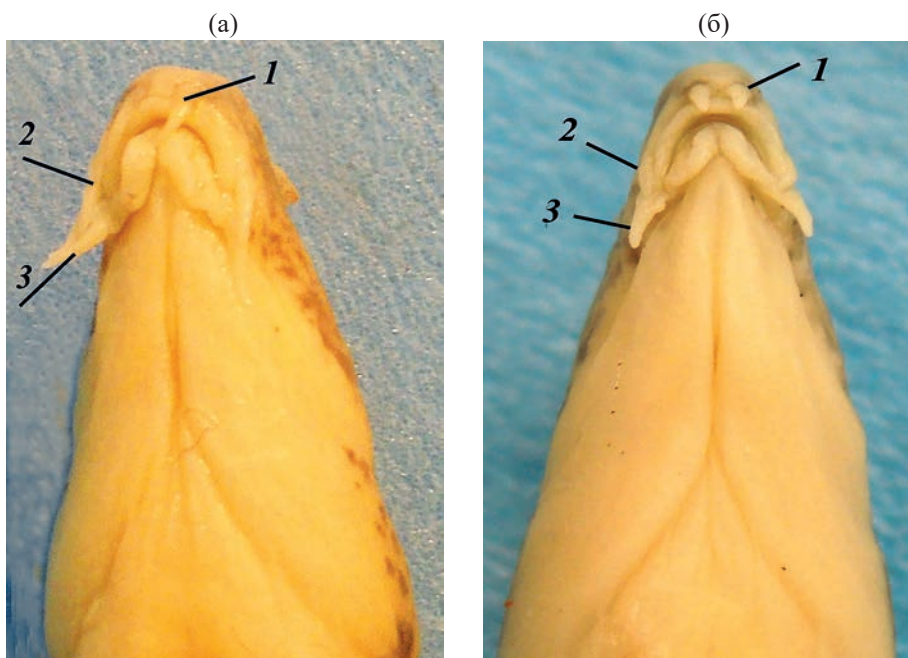


Рис. 2. Щиповки рода *Cobitis* из водоёмов Колхидской низменности; голова, вид снизу: а – самка SL 82.5 мм ЗММУ Р-24566, р. Сепа; б – самка SL 69.0 мм ЗММУ Р-24570, неотип *Cobitis osurgeticus*, р. Натанеби. Усики: 1 – ростральные, 2 – максиллярные, 3 – мандибулярные.

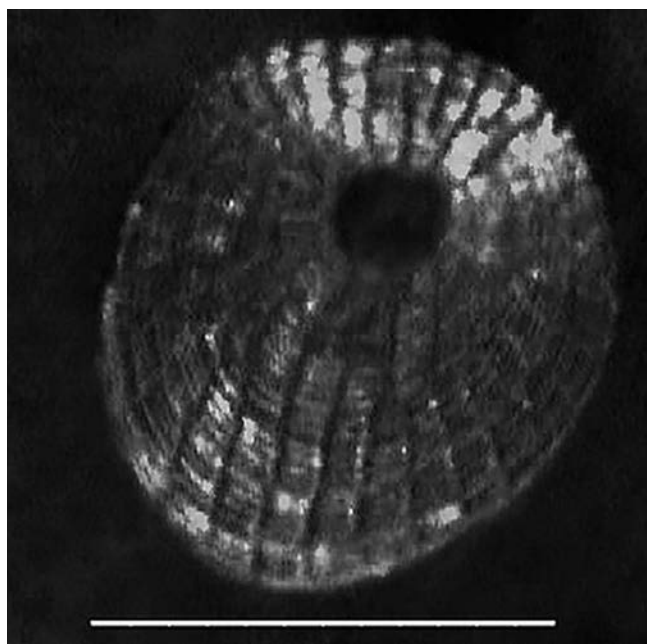


Рис. 3. Чешуя крупной самки щиповки рода *Cobitis* из р. Ногела, ЗММУ Р-24570 SL 89.4 мм. Масштаб здесь и на рис. 4: 1 мм.

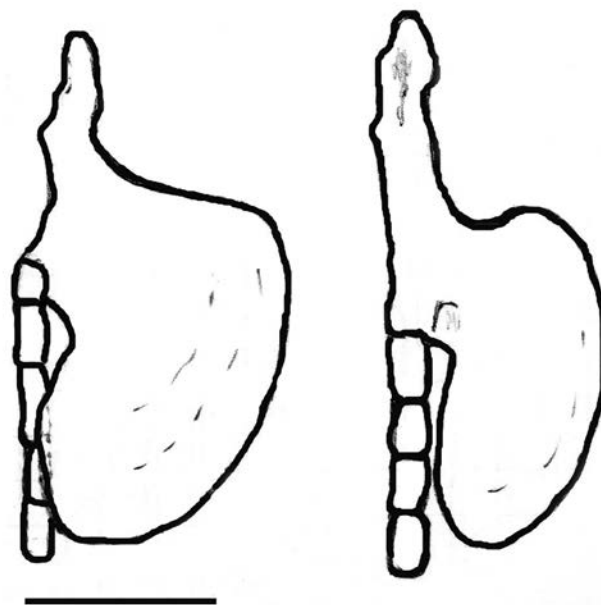


Рис. 4. Орган Канестрини щиповок рода *Cobitis* из р. Ногела.

сгущаются, образуя неправильные пятна; ширина зоны уменьшается в каудальном направлении, она крайне редко доходит до основания хвостового плавника (всего 8% особей из р. Ногела: два из 12 самцов с сохранившейся окраской и самец из р. Охаркали), а обычно выражена не далее начала анального плавника (рис. 1). Пятна

четвёртой зоны вдоль линии бока крупные, заметно крупнее глаза, их форма сильно варьирует (округлые, прямоугольные, почти треугольные), нередко они сливаются в передней части тела, общее число пятен меняется от 11 до 19, чаще бывает 12–14 пятен. Вдоль средней линии спины 13–21, чаще 15–16 пятен. У основания хвостово-

Таблица 2. Морфометрические характеристики щиповок рода *Cobitis* из рек Колхидской низменности и Абхазии

Признак	Колхидская низменность			Абхазия	
	Натанеби	Ногела		Мачара	
	Самка	Самки (<i>n</i> = 13)	Самцы (<i>n</i> = 16)	Самки (<i>n</i> = 5)	Самцы (<i>n</i> = 3)
<i>TL</i> , мм	80.2	<u>61.0–89.4</u> 75.3 ± 2.57	<u>55.2–69.0</u> 60.6 ± 1.09	<u>64.5–85.1</u> 80.0	<u>62.8–65.0</u> 63.9
<i>SL</i> , мм	69.0	<u>52.2–76.0</u> 64.5 ± 2.17	<u>45.8–58.8</u> 50.9 ± 0.93	<u>55.5–72.2</u> 68.2	<u>53.0–55.0</u> 54
В% <i>SL</i>					
<i>aD</i>	50.9	<u>49.3–53.4</u> 51.6 ± 0.39	<u>48.3–53.5</u> 50.7 ± 0.34	<u>50.0–52.3</u> 51.2	<u>48.7–52.0</u> 50.5
<i>pD</i>	40.3	<u>36.3–41.4</u> 39.4 ± 0.39	<u>37.9–42.9</u> 39.4 ± 0.31	<u>39.6–41.6</u> 40.5	<u>38.9–40.0</u> 39.6
<i>aV</i>	51.9	<u>49.4–53.7</u> 52.0 ± 0.37	<u>49.4–54.7</u> 52.0 ± 0.41	<u>49.6–52.3</u> 50.5	<u>50.9–51.1</u> 51.0
<i>aA</i>	76.5	<u>73.7–79.0</u> 76.3 ± 0.43	<u>72.6–77.5</u> 75.4 ± 0.43	<u>73.5–74.8</u> 74.2	<u>72.1–76.6</u> 74.3
<i>lpc</i>	14.9	<u>13.6–17.6</u> 15.4 ± 0.31	<u>14.0–17.1</u> 15.4 ± 0.25	<u>15.1–17.3</u> 16.4	<u>16.0–16.8</u> 16.5
<i>H</i>	14.5	<u>13.7–17.2</u> 14.9 ± 0.32	<u>13.4–16.2</u> 14.7 ± 0.21	<u>14.8–17.5</u> 16.0	<u>14.4–14.8</u> 14.6
<i>h</i>	9.1	<u>8.1–10.4</u> 9.1 ± 0.19	<u>8.6–10.6</u> 9.4 ± 0.13	<u>8.5–9.9</u> 9.2	<u>9.4–9.6</u> 9.5
<i>P–V</i>	32.3	<u>29.4–34.2</u> 31.6 ± 0.45	<u>26.7–33.5</u> 30.9 ± 0.47	<u>30.6–32.1</u> 31.3	<u>30.6–32.4</u> 31.4
<i>lP</i>	14.4	<u>12.8–15.6</u> 14.2 ± 0.21	<u>19.4–23.7</u> 21.4 ± 0.32	<u>13.6–15.5</u> 14.8	<u>19.1–22.2</u> 20.8
<i>lV</i>	12.3	<u>11.1–14.0</u> 12.3 ± 0.26	<u>13.5–16.7</u> 15.0 ± 0.19	<u>12.4–12.7</u> 12.6	<u>14.3–15.4</u> 14.8
<i>lD</i>	10.6	<u>9.4–11.5</u> 11.1 ± 0.23	<u>10.6–12.9</u> 11.8 ± 0.14	<u>11.2–12.8</u> 11.9	<u>11.1–11.7</u> 11.4
<i>lA</i>	9.0	<u>6.7–9.9</u> 8.4 ± 0.22	<u>7.9–10.7</u> 9.3 ± 0.22	<u>7.8–8.8</u> 8.3	<u>7.6–9.1</u> 8.5
<i>hD</i>	11.9	<u>12.2–15.5</u> 14.1 ± 0.27	<u>13.5–17.9</u> 16.4 ± 0.34	<u>14.1–14.5</u> 14.3	<u>17.2–18.0</u> 17.6
<i>hA</i>	11.2	<u>9.9–11.9</u> 10.8 ± 0.24	<u>11.7–16.0</u> 13.6 ± 0.22	<u>11.1–12.8</u> 12.0	<u>13.3–14.3</u> 13.7
<i>w</i>	7.5	<u>7.0–10.0</u> 8.9 ± 0.24	<u>6.3–9.0</u> 8.2 ± 0.17	<u>7.2–8.2</u> 7.6	<u>6.7–7.0</u> 6.9
<i>wm</i>	7.4	<u>7.2–10.2</u> 8.5	<u>6.7–9.1</u> 7.8 ± 0.17	<u>7.1–8.0</u> 7.4	<u>5.8–7.6</u> 6.5
<i>c</i>	17.7	<u>19.3–22.2</u> 20.4 ± 0.22	<u>18.5–22.8</u> 21.7 ± 0.29	<u>18.5–20.2</u> 19.5	<u>20.4–20.7</u> 20.6
В% <i>c</i>					
<i>ao</i>	41.0	<u>35.9–47.1</u> 40.2 ± 0.86	<u>35.6–46.6</u> 39.5 ± 0.84	<u>40.2–42.9</u> 42.1	<u>36.6–38.0</u> 37.3
<i>o</i>	18.9	<u>14.0–21.6</u> 17.0 ± 0.59	<u>17.9–24.7</u> 20.8 ± 0.50	<u>18.3–20.3</u> 19.2	<u>18.6–23.2</u> 20.4
<i>po</i>	50.0	<u>48.6–60.5</u> 54.1 ± 0.92	<u>46.6–62.5</u> 52.8 ± 1.15	<u>50.0–54.1</u> 51.4	<u>45.5–53.1</u> 48.6

Таблица 2. Окончание

Признак	Колхидская низменность			Абхазия	
	Натанеби	Ногела		Мачара	
	Самка	Самки (<i>n</i> = 13)	Самцы (<i>n</i> = 16)	Самки (<i>n</i> = 5)	Самцы (<i>n</i> = 3)
<i>lB1</i>	6.6	<u>6.3–13.1</u> 9.1 ± 0.52	<u>9.5–12.9</u> 11.1 ± 0.35	<u>12.0–15.5</u> 13.1	<u>15.0–17.6</u> 15.9
<i>lB3</i>	13.9	<u>12.2–21.9</u> 16.7 ± 0.80	<u>15.0–25.9</u> 19.4 ± 0.70	<u>15.8–21.8</u> 18.8	<u>18.6–19.6</u> 19.2
<i>hc</i>	53.3	<u>49.2–59.8</u> 53.4 ± 0.86	<u>45.5–68.5</u> 53.3 ± 1.33	<u>48.2–59.4</u> 53.9	<u>54.6–56.3</u> 55.3
<i>io</i>	14.8	<u>10.4–15.0</u> 12.5 ± 0.41	<u>11.2–17.3</u> 14.1 ± 0.55	<u>14.1–15.2</u> 14.8	<u>13.9–16.1</u> 15.0
<i>lpc</i>	84.4	<u>65.5–83.5</u> 75.4 ± 1.58	<u>64.0–80.5</u> 71.1 ± 1.37	<u>74.7–92.5</u> 84.7	<u>77.9–82.4</u> 80.2
<i>lP/P–V</i>	44.4	<u>41.6–49.5</u> 45.0 ± 0.75	<u>59.9–77.3</u> 69.4 ± 1.30	<u>42.8–49.8</u> 47.3	<u>59.0–71.0</u> 66.4
<i>aD/aV</i>	98.1	<u>93.2–106.1</u> 99.2 ± 1.08	<u>91.3–107.9</u> 97.6 ± 0.95	<u>97.3–105.4</u> 101.5	<u>95.4–102.2</u> 99.2

Примечание. *TL*, *SL* – общая и стандартная длина; *aD*, *pD*, *aV* и *aA* – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния; *lpc* – длина хвостового стебля, *H* – наибольшая высота тела перед спинным плавником, *h* – высота хвостового стебля, *P–V* – пектоцентрально-анальное расстояние; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавников; *lD*, *lA* – длина основания спинного и анального плавников; *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавников; *w* – толщина тела на уровне спинного плавника, *wt* – толщина тела на уровне основания брюшных плавников, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *lB1* – длина усиков 1-й пары, *lB3* – длина мандибулярных усиков (3-я пара), *hc* – высота головы на уровне середины глаза, *io* – межглазничное расстояние. Над чертой – пределы изменчивости, под чертой – среднее значение и его ошибка, *n* – число исследованных особей, экз.

Таблица 3. Морфометрические признаки, дифференцирующие разные виды щиповок рода *Cobitis* из рек Закавказья, в изученных малочисленных выборках

Признак	Колхидская низменность			Аджария		Абхазия		
	Ингури	Хоби		Меджинисцкали		Дехва	Мокви	
	Самки (<i>n</i> = 5)	Самки (<i>n</i> = 10)	Самцы (<i>n</i> = 2)	Самки (<i>n</i> = 4)	Самцы (<i>n</i> = 2)	Самки (<i>n</i> = 2)	Самки (<i>n</i> = 2)	Самец
<i>TL</i> , мм	<u>77.2–87.0</u> 82.4	<u>52.0–73.0</u> 66.2	<u>54.5–66.5</u> 60.5	<u>77.2–86.0</u> 81.7	<u>62.0–65.0</u> 63.5	<u>67.0–78.0</u> 72.5	<u>77.2–82.0</u> 79.6	63.1
<i>SL</i> , мм	<u>66.0–75.0</u> 70.6	<u>44.6–63.3</u> 57.1	<u>46.5–57.7</u> 52.1	<u>66.7–73.5</u> 70.1	<u>52.2–56.0</u> 54.1	<u>59.0–66.7</u> 62.9	<u>66.3–70.5</u> 68.4	53.2
<i>aD/SL</i>	<u>47.5–51.2</u> 49.7	<u>47.3–53.2</u> 51.0	<u>48.9–53.8</u> 51.4	<u>48.5–51.3</u> 50.3	<u>49.4–51.8</u> 50.6	<u>49.7–52.0</u> 50.9	<u>50.2–51.4</u> 50.8	52.6
<i>aV/SL</i>	<u>46.1–52.6</u> 50.4	<u>50.2–54.5</u> 52.9	<u>53.3–53.4</u> ~53.4	<u>46.6–51.8</u> 49.5	50.2	<u>48.3–48.7</u> 48.5	<u>49.5–51.1</u> 50.3	51.1
<i>lpc/SL</i>	<u>13.7–15.6</u> 14.7	<u>13.2–16.1</u> 14.8	<u>13.4–14.2</u> 13.8	<u>14.5–16.3</u> 15.7	<u>15.4–15.7</u> 15.6	<u>16.6–17.0</u> 16.8	<u>16.7–17.0</u> 16.9	15.4
<i>lpc/c</i>	67.8–78.0 73.9	<u>64.8–82.1</u> 73.8	<u>66.4–68.8</u> 67.6	<u>71.9–84.7</u> 80.2	<u>73.5–73.9</u> 73.7	<u>84.1–85.5</u> 84.8	<u>90.8–92.6</u> 91.7	75.2
<i>hc/c</i>	<u>50.8–53.7</u> 52.4	<u>49.6–58.0</u> 53.3	<u>56.3–56.9</u> 56.6	<u>49.3–57.3</u> 53.8	<u>51.4–53.0</u> 52.2	<u>51.3–54.6</u> 53.0	<u>49.2–56.6</u> 52.9	53.2
<i>aD/aV</i>	<u>94.3–111.1</u> 98.9	<u>89.8–103.4</u> 96.5	<u>91.6–100.9</u> 96.3	<u>96.7–105.8</u> 101.8	<u>98.4–103.2</u> 100.8	<u>102.9–106.8</u> 104.9	<u>100.6–101.5</u> 101.1	102.9

Примечание. Обозначения см. в табл. 2.

го плавника в верхней части на коже продолговатое чёрное пятно, обычно сохраняющееся при длительном хранении и сильной депигментации особей; в нижней части основания хвостового плавника у многих рыб некрупные, тёмно-коричневые пигментные пятнышки образуют более или менее заметную неровную полосу. На голове разбросаны мелкие пятнышки, которые, сгущаясь, образуют хорошо выраженную полосу от конца рыла через глаз, а также менее чёткие полосы вдоль нижнего края щеки и на жаберной крышке. Мелкие пятнышки вдоль лучей плавников образуют полосы на спинном и хвостовом плавниках.

В целом по внешним морфологическим характеристикам и общей окраске тела колхидские щиповки очень похожи на щиповок Аджарии, относящихся к виду *C. satunini*. Однако, согласно нашим данным (Васильева, Васильев, 2023), у *C. satunini*, в отличие от колхидских щиповок, относительная длина хвостового стебля больше: *lpc* варьирует от 13.9 до 18.3% *SL* (в среднем 15.5–16.8%) и от 71.9 до 105.3% длины головы (в среднем 73.7–85.8%) (табл. 3; Васильева, Васильев, 2023); сильнее сдвинут к хвосту спинной плавник, начало которого примерно на одном уровне с основаниями брюшных плавников или чуть впереди них или даже чуть позади, соответственно, соотношение антедорсального и антевентрального расстояний близко к 100% (у колхидских щиповок спинной плавник обычно начинается заметно впереди основания брюшных плавников, и соотношение антедорсального и антевентрального расстояний, как правило, менее 100%). Кроме этого, у *C. satunini* нередко особи с тупым, срезанным впереди рылом, не обнаруженные у колхидских щиповок.

У впервые изученных нами щиповок из водоёмов Абхазии спинной плавник начинается на уровне оснований брюшных плавников или чуть впереди них, и соответственно соотношение антедорсального и антевентрального расстояний близко к 100%; хвостовой стебель удлинённый: *lpc* варьирует от 15.1 до 17.3% *SL* (в среднем 16.4–16.9%) и от 74.7 до 92.6% длины головы (в среднем 80.2–91.7%) (табл. 2, 3); голова укорочена: даже у мелких особей её длина не превышает 20.7% *SL*; мандибулярные усики чаще заходят за передний край глаза (у 75% особей из р. Мачара и у самца из р. Мокви); пластинка широкого органа Канестрини достигает пятого–половины шестого члеников прикреплённого луча. У всех изученных особей третья зона Гамбетты узкая (у колхидских щиповок и *C. satunini* часто в передней части широкая, превышает по ширине

вторую зону), крайне редко доходит до основания хвостового плавника, обычно не достигает начала анального плавника (75% пробы из р. Мачара); вдоль средней линии бока у них 13–19, чаще 16 или 18 пятен, вдоль середины спины – 14–25, чаще 16 пятен; у основания хвостового плавника интенсивное овальное чёрное пятно в верхней части и узкая скобка из сливающихся мелких пятен – в нижней (рис. 5). По остальным характеристикам абхазские щиповки сходны с колхидскими и *C. satunini*. При этом по ряду характеристик, прежде всего по относительной длине хвостового стебля, соотношению антедорсального и антевентрального расстояний, наличию узкой третьей зоны Гамбетты, обычно не достигающей начала анального плавника, абхазские щиповки сходны с видом *C. tanaitica*, населяющим бассейны рек Днестр, Южный Буг, Днепр, Обиточная, Калка, Дон и Кубань (Васильева, Васильев, 1998).

Краниологические характеристики щиповок Колхидской низменности

Общий вид черепа и его костей у изученных щиповок из р. Ногела представлен на рис. 6, 7. Принципиальных отличий этих щиповок от изученных ранее выборок видов щиповок Закавказья – *C. satunini*, *C. saniae* и *C. derzhavini* Vasil'eva, Solovyeva, Levin et Vasil'ev, 2020 (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020; Васильева, Васильев, 2023) – в форме или отсутствии тех или иных элементов черепа не наблюдается. Однако выявлены заметные различия в отдельных пропорциях нейрокrania и некоторых костей. Так щиповки из р. Ногела характеризуются самым низким черепом: наибольшая высота черепа у них не превышает 29.6% длины основания черепа (табл. 4), а в выборках перечисленных видов средние значения наибольшей высоты черепа варьируют в диапазоне от 28.4 до 34.8%, при этом с выборками *C. satunini* и выборкой *C. derzhavini* из Тбилисского водохранилища наблюдается хиатус: значения признака в этих выборках – 31.6–36.7%. По высоте черепа в области этmoidного отдела различия достоверны, но слабее выражены: в отличие от щиповок из р. Ногела средние значения высоты этmoidного отдела у *C. satunini* и *C. derzhavini* из Тбилисского водохранилища изменяются в пределах 22.8–23.9%, лежащих за общим диапазоном изменчивости у щиповок р. Ногела.

Ещё заметнее выражены различия по относительной ширине нейрокrania: у щиповок из р. Ногела он на всех уровнях существенно уже, чем у других видов щиповок Закавказья (табл. 4, рис. 6). В разных выборках этих видов ширина

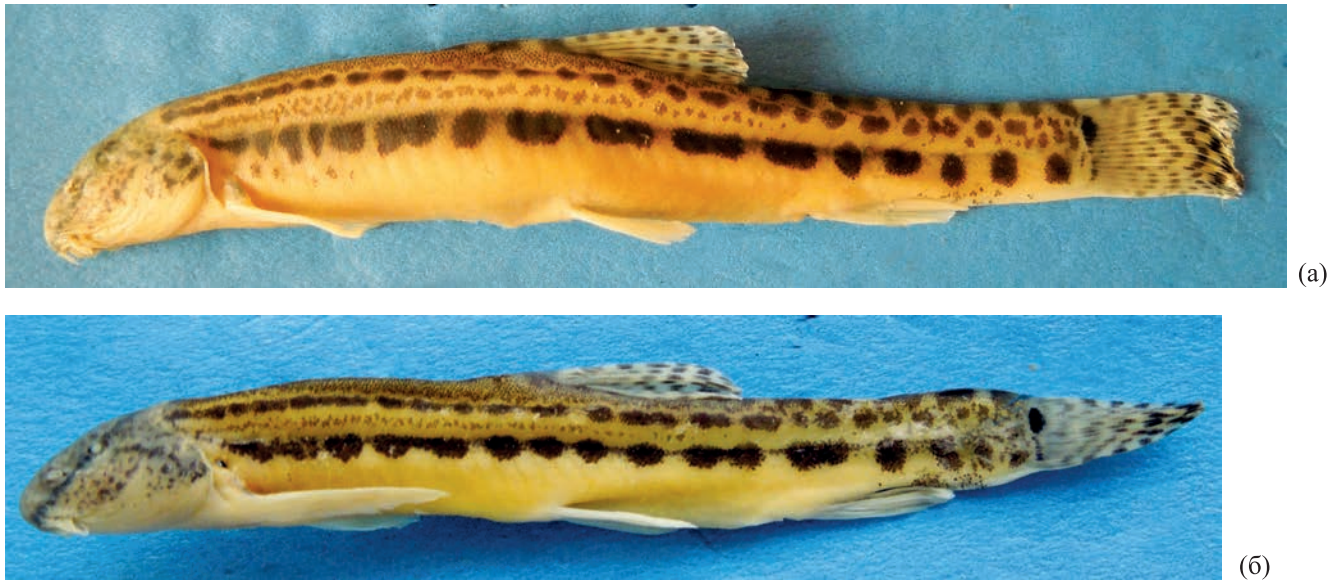


Рис. 5. Щиповки рода *Cobitis* из р. Мачара, Абхазия, ЗММУ Р-24575, внешний вид сбоку: а — самка *SL* 72.0 мм, б — самец *SL* 53.0 мм.

череп на уровне *sphenotica* варьирует от 25.2 до 38.7 (в среднем 29.8–35.3)%, ширина на уровне *ethmoidalia lateralia* — от 16.8 до 28.0 (в среднем 21.1–24.5)%, а на уровне *pterotica* — 34.5–47.6 (в среднем 37.7–45.1)%, соответственно в большинстве случаев наблюдается хиатус между щиповками р. Ногела и другими видами. Кроме этого, у щиповок р. Ногела в среднем меньше длина теменного отверстия черепа: в выборках *C. satunini*, *C. saniae* и *C. derzhavini* средние значения — 19.8–26.3%, у *C. satunini* — 25.7–26.0%, эти значения лежат вне диапазона изменчивости признака у щиповок р. Ногела.

По ряду краниологических индексов выявлены заметные достоверные различия между щиповками р. Ногела и выборками *C. satunini*. У особей из изученных выборок этого вида в среднем больше отверстия на *occipitale laterale* (11.0–12.5%), длина передней части *hyomandibulare* (68.2–68.5%), меньше отношение высоты отростка к высоте кости *maxillare* (67.6–69.4%). В наибольшей степени щиповки из р. Ногела отличаются от *C. derzhavini*: у последнего вида более высокое *operculum* (высота кости варьирует от 57.3 до 79.5, в среднем 65.5–68.5%), длиннее его передняя часть (83.7–107.9, в среднем 93.8–98.8%), шире *praepoperculum* (11.0–20.0, в среднем 15.4–16.1%), меньше отношение высоты отростка к высоте кости *maxillare* (51.4–85.7, в среднем 58.5–74.4%). В целом краниологическая дивергенция щиповок р. Ногела от *C. satunini*, *C. saniae* и *C. derzhavini* превышает уровень дивергенции между этими видами.

Структура кариотипа колхидских щиповок

Кариотип щиповок р. Ногела включает в диплоидном наборе (2n) 50 хромосом, из которых 4 пары метацентрических (m), 7 пар субметацентрических (sm) и 14 пар субтело- и акроцентрических (sta) хромосом (рис. 8). Число хромосомных плеч (NF) 72. Этот кариотип существенно отличается от кариотипа *C. satunini* большим числом одноплечих хромосом и, соответственно, меньшим числом хромосомных плеч: у *C. satunini* 24 sta и NF = 76 (Васильев, 1995; Васильева, Васильев, 2023). По общей структуре кариотипа к колхидским щиповкам ближе обитающие в бассейне Каспийского моря *C. saniae* и *C. derzhavini*, у которых по 30 sta и NF = 70 (Васильев, 1995; Vasil'eva et al., 2020).

Филогения закавказских щиповок рода *Cobitis*

Согласно филогенетическому дереву *COI* мтДНК, изученные виды щиповок подразделяются на две клады (рис. 9): А) европейско-черноморскую, включающую закавказских щиповок восточного побережья Чёрного моря (*C. satunini* sensu stricto Аджарии и колхидские и абхазские популяции, обозначенные на рисунке как *C. osurgeticus*), фактически не различающихся между собой по мтДНК, а также обыкновенную щиповку *C. taenia* из водоёмов Европы (Германия, Швеция) и донских щиповок *C. tanaitica* из Дона; В) каспийскую, включающую восточнокавказские виды *C. derzhavini*, *C. saniae* и иранский вид *C. faridpaki*. При этом сестринской линией западнокавказских щиповок является

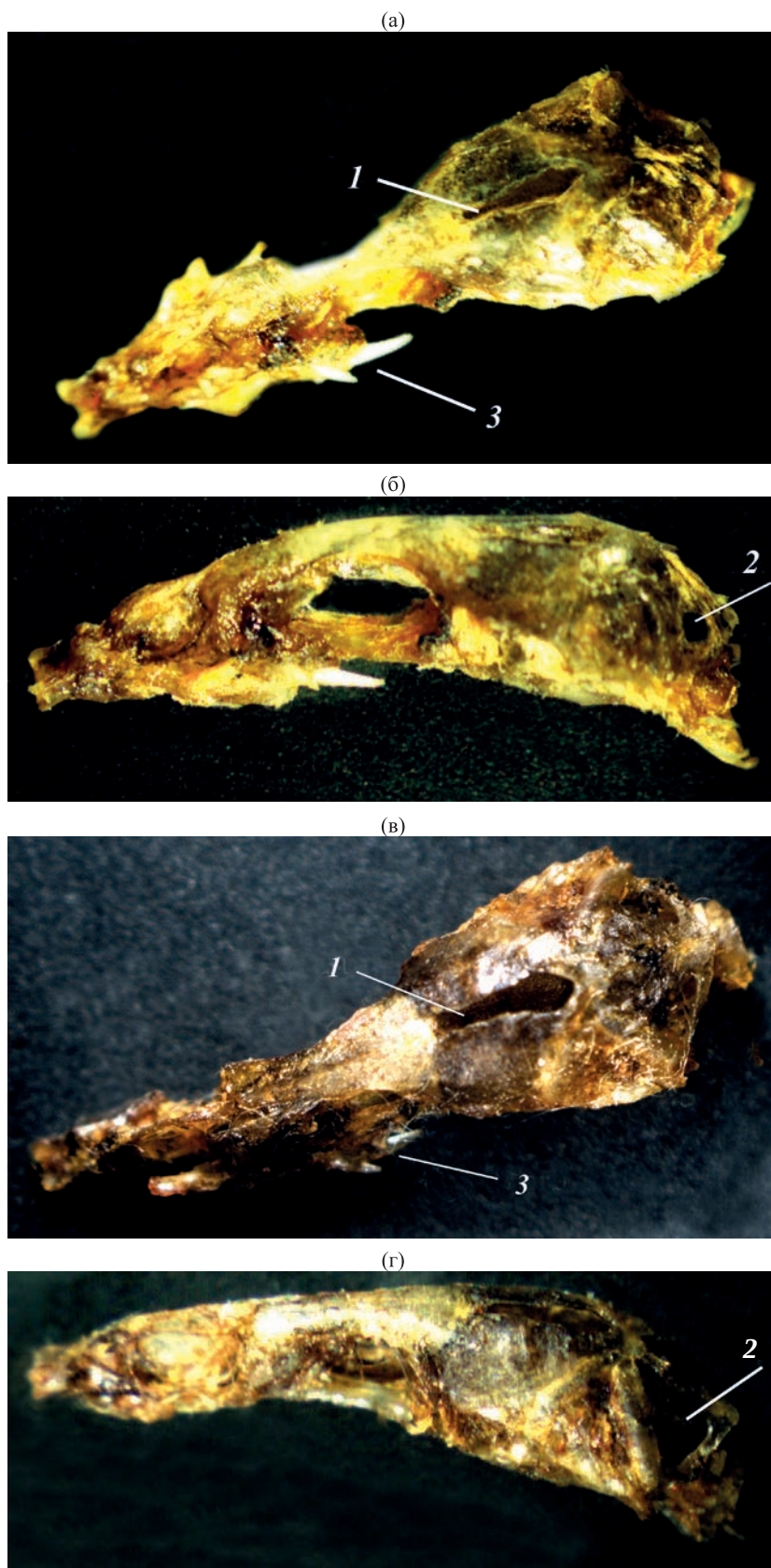


Рис. 6. Черепа щиповки рода *Cobitis* из р. Ногела, длина основания 13.0 мм (а, б) и *C. derzhavini* из Мингечаурского водохранилища, длина основания 11.5 мм (в, г); вид: а, в-сверху, б, г – сбоку. 1 – теменное отверстие, 2 – отверстие на occipitale laterale, 3 – суборбитальный шип.

Таблица 4. Краниологические индексы щиповок рода *Cobitis* из р. Ногела, бассейн р. Риони

Признак	Самцы (<i>n</i> = 17)	Самки (<i>n</i> = 7)	Признак	Самцы (<i>n</i> = 17)	Самки (<i>n</i> = 7)
<i>TL</i> , мм	<u>61.0–72.0</u> 65.4	<u>58.5–88.0</u> 76.6	В% длины кости		
<i>SL</i> , мм	<u>53.0–62.0</u> 57.0	<u>51.0–78.5</u> 67.1	<i>hPm</i>	<u>78.8–114.8</u> 99.6 ± 2.17	<u>89.7–111.0</u> 97.8
<i>CrL</i> , мм	<u>9.3–11.0</u> 10.1	<u>9.0–13.0</u> 11.1	<i>hD</i>	<u>40.4–61.6</u> 51.2 ± 1.03	<u>46.8–59.1</u> 51.5
В% <i>CrL</i>			<i>rD</i>	<u>60.3–81.3</u> 73.4 ± 1.31	<u>72.6–87.4</u> 78.4
<i>Hmax</i>	<u>25.2–29.6</u> 27.8 ± 0.31	<u>25.2–28.7</u> 26.6	<i>wH</i>	<u>45.9–58.8</u> 54.0 ± 0.95	<u>46.8–59.7</u> 54.0
<i>Heth</i>	<u>17.4–21.4</u> 19.4 ± 0.24	<u>16.0–22.2</u> 18.6	<i>lH</i>	<u>54.4–75.5</u> 61.4 ± 1.46	<u>54.7–68.3</u> 59.3
<i>sSph</i>	<u>24.8–30.1</u> 27.2 ± 0.44	<u>23.7–27.8</u> 25.8	<i>h1/h2Mx</i>	<u>72.7–94.7</u> 84.8 ± 2.14	<u>79.2–100.0</u> 87.2
<i>sPt</i>	<u>30.7–36.1</u> 33.4 ± 0.37	<u>30.5–34.5</u> 32.2	<i>b/aSorb</i>	<u>88.9–116.2</u> 103.3 ± 2.22	<u>91.7–128.9</u> 113.3
<i>sEth</i>	<u>15.8–20.8</u> 18.1 ± 0.37	<u>17.0–20.4</u> 19.0	<i>lSorb</i>	<u>72.2–80.5</u> 77.5 ± 0.58	<u>75.0–80.3</u> 78.0
<i>Lf1</i>	<u>16.7–22.8</u> 19.2 ± 0.38	<u>16.0–24.1</u> 18.4	<i>sSorb</i>	<u>11.4–17.0</u> 14.5 ± 0.47	<u>3.6–20.1</u> 12.4
<i>Lf2</i>	<u>7.4–11.8</u> 9.8 ± 0.28	<u>8.3–11.1</u> 9.3	<i>wCl</i>	<u>10.9–15.7</u> 13.6 ± 0.39	<u>12.9–15.9</u> 14.2
<i>Lorb</i>	<u>20.6–26.5</u> 23.8 ± 0.48	<u>20.4–25.2</u> 22.6	<i>WCl</i>	<u>23.0–36.7</u> 32.5 ± 0.84	<u>27.0–33.7</u> 29.7
В% длины кости			В% длины всей пластинки органа Канестрини		
<i>hOp</i>	<u>43.7–56.1</u> 50.6 ± 0.80	<u>50.5–57.3</u> 53.4	<i>wCanl</i>	<u>40.7–52.4</u> 46.1 ± 0.90	
<i>lOp</i>	<u>76.3–85.8</u> 82.2 ± 0.77	<u>82.8–93.9</u> 86.3	<i>wCanr</i>	<u>40.8–50.8</u> 46.7 ± 0.76	
<i>hSop</i>	<u>14.2–22.6</u> 20.2 ± 0.61	<u>15.0–23.5</u> 19.2	<i>lCanl</i>	<u>36.5–54.4</u> 46.0 ± 1.16	
<i>h1/h2Iop</i>	<u>61.1–100.0</u> 79.7 ± 3.06	<u>65.6–86.5</u> 76.2	<i>lCanr</i>	<u>36.9–53.8</u> 47.1 ± 1.31	
<i>wPop</i>	<u>10.3–16.9</u> 12.8 ± 0.34	<u>9.0–16.7</u> 12.9	<i>phTl</i>	<u>9–14</u> 11.0 ± 0.33	<u>7–13</u> 10.4
<i>rPop</i>	<u>22.5–35.9</u> 28.3 ± 0.95	<u>25.0–33.3</u> 27.5	<i>phTr</i>	<u>8–13</u> 10.6 ± 0.40	<u>7–13</u> 10.3

Примечание. *CrL* – длина основания черепа, *Hmax*, *Heth* – наибольшая высота черепа и высота его передней части; *sSph*, *sPt*, *sEth* – ширина черепа на уровне соответственно sphenotica, pterotica и ethmoidalia lateralia; *Lf1* – длина теменного отверстия, *Lf2* – длина отверстия на occipitale laterale, *Lorb* – длина орбиты; *hOp*, *lOp* – высота и длина переднего края operculum; *hSop* – высота suboperculum, *h1/h2Iop* – отношение высоты передней части interoperculum к высоте задней части; *wPop*, *rPop* – ширина и расстояние до отростка праеоперкулум; *hPm* – высота праемахилляре; *hD*, *rD* – высота и расстояние до конца отростка dentale, *wH*, *lH* – ширина и длина передней части hyomandibulare; *h1/h2Mx* – отношение высоты отростка maxillare к высоте кости, *b/aSorb* – отношение расстояния до бокового выроста к расстоянию от бокового выроста до наружного шипа на суборбитальном шипе, *lSorb* – расстояние до вершины наружного шипа, *sSorb* – глубина вырезки у основания наружного шипа суборбитального шипа, *wCl*, *WCl* – ширина верхней части и наибольшая ширина cleithrum; *wCanl*, *wCanr* – ширина пластинки органа Канестрини левого и правого плавников; *lCanl*, *lCanr* – длина наружной стороны органа Канестрини для левого и правого плавников; *phTl*, *phTr* – число глоточных зубов на левой и правой костях. Ост. обозначения см. в табл. 2.

C. taenia, а не географически более близкий вид *C. tanaitica*. Виды выделенного нами комплекса *C. satunini*—*C. satunini sensu stricto* и колхидско-абхазские щиповки составляют одну линию, более того, им свойственны одни и те же гаплотипы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые сравнительно-морфологический и кариологический анализы свидетельствуют в пользу того, что щиповки Колхидской низменности представляют самостоятельный вид, внешне очень похожий на *C. satunini*, но существенно отличающийся от этого и других видов Закавказья по соотношению в кариотипе одноплечих и двуплечих хромосом и, соответственно, по числу хромосомных плеч; по ряду пропорций нейрокrania и костей черепа, а также по совокупности внешних морфологических характеристик и особенностей окраски. Отсутствие различий по мтДНК-маркеру между щиповками Колхидской низменности и *C. satunini* не опровергает этот вывод, а предполагает необходимость дальнейших исследований популяций восточного побережья Чёрного моря с использованием широкого набора генетических маркеров, прежде всего ядерных геномов.

Среди других примеров низкого уровня различий по митохондриальным геномам между разными видами, соответствующих внутривидовому уровню изменчивости у других видов, следует отметить осетров, сахалинского *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и зелёного *A. medirostris* Ayres, 1854 (Шедько, 2017). На основе полученных результатов автор отмечает (Шедько, 2017. С. 146): "... известно, что однозначных правил по установлению таксономического ранга для близкородственных, но не идентичных и географически изолированных популяций не суще-

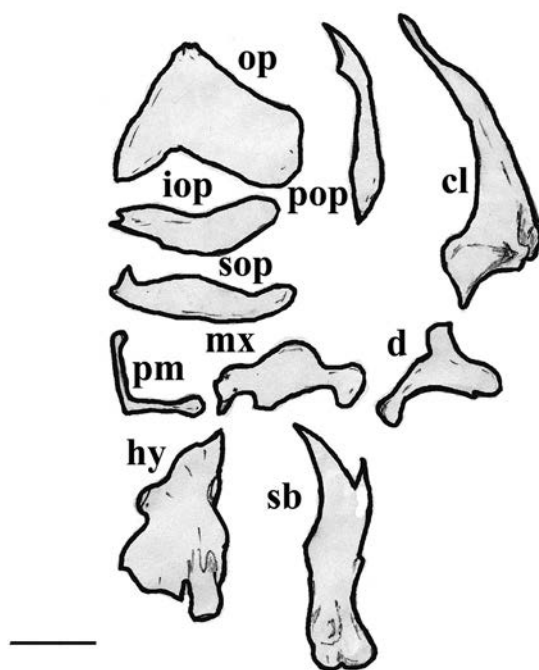


Рис. 7. Кости черепа щиповки рода *Cobitis* из р. Ногела: op — operculum, pop — praeperculum, iop — interoperculum, sop — suboperculum, cl — cleithrum, pm — praemaxillare, mx — maxillare, d — dentale, hy — hyomandibulare, sb — суборбитальный шип. Масштаб: 1 мм.

ствует. Часто это решается путём консенсуса по совокупности имеющихся данных". В случае сахалинского и зелёного осетров, хотя гипотетический возраст их расхождения и сократился с 9.60 до 0.16 млн лет (Шедько, 2017), следует отметить, что за указанный период они достигли глубокой дивергенции по структуре кариотипов (у первого вида $2n = 262 \pm 4$, $NF = 342 \pm 4$, среди первых 20 пар крупных двуплечих хромосом не менее 9 пар sm; а у второго $2n = 249 \pm 8$, $NF = 345 \pm 8$ и не более 4 пар sm), внешней морфологии (у первого вида не более девяти брюшных жучек

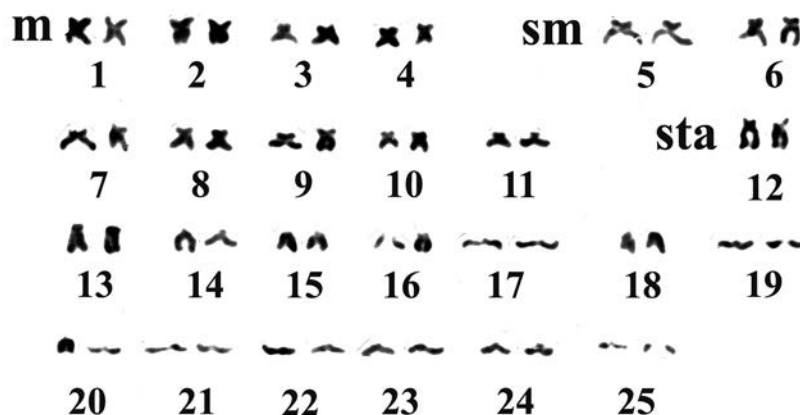


Рис. 8. Кариотип щиповок рода *Cobitis* из р. Ногела: m — мета, sm — субмета, sta — субтело и акроцентрические хромосомы.

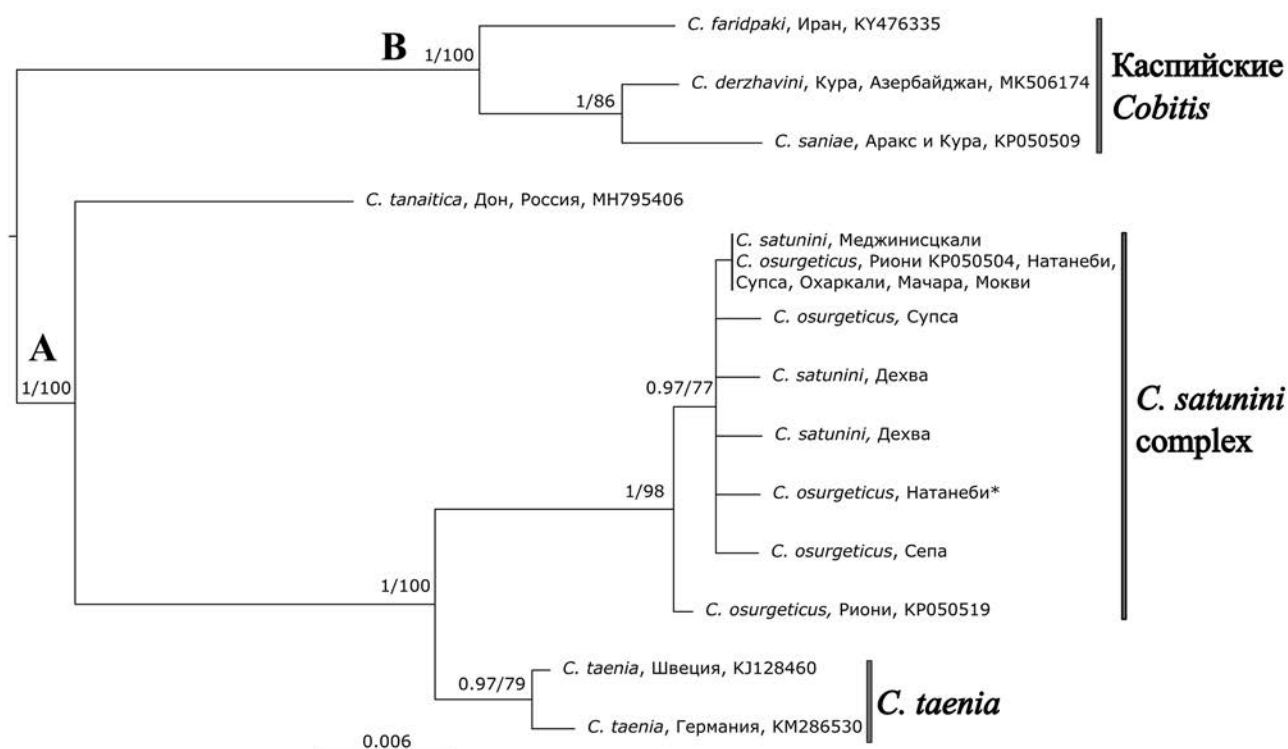


Рис. 9. Консенсусное филогенетическое дерево, построенное методом байесовской вероятности (BI) на основе набора данных *COI* для щиповок *Cobitis* Закавказья и видов, обитающих в Иране и Восточной Европе. В узлах дерева до черты указаны значения апостериорной вероятности для метода BI, после черты — значения бутстрепа для метода максимального правдоподобия (ML). Клады: А — европейско-черноморская (с подкладой *Cobitis satunini* complex), В — каспийская; *неотип *C. osurgeticus*. Для отдельных видов указаны имеющиеся в международной базе данных Генбанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) номера последовательностей гена *COI*. Масштаб длины ветвей указан в ожидаемых заменах на сайт.

и обычно менее 20 жаберных тычинок, а у второго обычно более девяти брюшных жучек и 20 жаберных тычинок; наблюдаются также различия по положению усиков), содержанию ДНК и аллельному составу микросателлитного локуса *Afu-34* (Vasil'eva et al., 2009). Поскольку эти виды осетров являются современными тетраплоидами аллоплоидного происхождения (Vasil'ev, 2009), они могут иметь одинаковый (или очень близкий) митохондриальный геном, унаследованный от общего материнского вида. Для щиповок рода *Cobitis* также были выявлены диплоидно-полиплоидные отношения (Васильев и др., 1999), вследствие чего большое сходство митохондриальных геномов для некоторых видов вполне вероятно.

В пользу обособленности щиповок Колхидской низменности от щиповок Аджарии свидетельствует оригинальная схема центров видового разнообразия (Давидьян, 2008 — цит. по: Абдурахманов, 2017), разработанная для долгоносиков рода *Plinthus*. Выделено пять центров: 1) Западно-Кавказский, охватывает территорию Абхазии и сопредельные горные массивы

в Краснодарском крае и Мингрелии; 2) Центральнo-Кавказский, западная часть которого целиком лежит в Закавказье (Мингрелия и Сванетия), а восточная, расположенная между Мамисонским и Крестовым перевалами, включает территорию по обе стороны Водораздельного хребта; 3) Восточно-Кавказский, включает горы Дагестана и Азербайджана; 4) Малоазиатский (Понтийско-Кавказский), расположен на стыке Понтийского хребта в Северо-Восточной Турции и гор на юго-западе Малого Кавказа; 5) Европейский, находится в области Юлийских Альп и соседних с ними гор севернее Адриатического моря. Эти центры различаются видовым разнообразием, составом видов и предполагаемым происхождением фаун (Абдурахманов, 2017). Верховья рек, населённые популяциями щиповок Колхиды, принадлежат к Центральнo-Кавказскому центру, а популяциями Аджарии — к Малому Кавказу. Среди млекопитающих можно отметить кавказского эндемика — прометееву полёвку *Prometheomys schaposchnikowi* Satunin, 1901, которая ограничена в своём распространении западной половиной Главного Кавказского

хребта и северным склоном Гурийско-Аджарского хребта (Бобринский, 1951), т.е. имеет распространение, сходное с колхидскими щиповками.

Кавказская саламандра из Аджарии в окрестностях Батуми была описана в статусе особого подвида *Mertensiella caucasica djanaschvili* Tartarashvili et Bakradze, 1989, валидность которого оспаривали. Однако, согласно анализу изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК, саламандра на Кавказе представлена двумя филетическими линиями, соответствующими разным видам, которые независимо эволюционировали, возможно, с нижнего плиоцена. Один из этих видов населяет Центральную Грузию в районе г. Боржоми, а второй — Юго-Западную Грузию (= Аджария) и Северо-Восточную Турцию (Tarkhishvili et al., 2000). Среди рыб аргументами в пользу обособленности пресноводных фаун Колхиды и Аджарии являются недавние описания двух новых видов. Из притоков нижнего течения р. Чорохи (= Çoruh) в Турции описан новый вид пескаря *Gobio artvinicus* Turan, Japoshvili, Aksu et Bektaş, 2016, дифференцируемый авторами от пескарей р. Риони, идентифицируемых ими как *G. caucasicus* Kamensky, 1901, по совокупности морфологических характеристик (Turan et al., 2016). К настоящему времени между этими двумя видами пескарей выявлены и существенные генетические различия на основе анализа изменчивости участка митохондриального гена цитохромоксидазы (*COI*) (Epitashvili et al., 2020). Новый вид гольца *Oxyneomacheilus phasicus* Freyhof, Kaşa, Epitashvili et Geiger, 2021 обнаружен лишь в бассейнах рек Риони и Ингури (Freyhof et al., 2021). Он принадлежит к обособленной филетической митохондриальной линии (*COI*) и диагностируется от другого вида восточного побережья Чёрного моря, описанного из р. Чорохи в Турции (*O. cemali* Turan, Kaşa, Kalaycı, Bayçelebi et Aksu, 2019), по совокупности морфологических характеристик.

Пригодным названием для самостоятельного валидного вида щиповок Колхидской низменности является *C. osurgeticus*, впервые опубликованное с авторством Каменского в 1899 г. (Радде, 1899) без описания, но с явственным указанием (Международный Кодекс ..., 2000. Ст. 12.2) на то, что оно принадлежит представителю вида рода *Cobitis*, обнаруженному в районе Озургети, хранящемуся в коллекции Кавказского музея и отличному от других видов рода в коллекции, также представленных в водоёмах Закавказья: 1) *C. taenia*, к которому в коллекции отнесены экземпляры из Поти, Батуми и р. Волга; 2) *C. aurata* (= *Sabanejewia aurata* (De Filippi,

1863)), включающий особей из р. Кура и ряда водоёмов Каспийского бассейна (Радде, 1899). Позднее *C. osurgeticus* Kamensky был включён Каврайским (1906) в список видов, обитающих в пределах Кавказа и Закавказья, а затем отнесён Барачем (1941) к синонимам *C. taenia*. О других публикациях, где бы упоминалось это название, нам не известно. Ниже приводим основную синонимию и диагноз *C. osurgeticus*.

***Cobitis osurgeticus* Kamensky, 1899 — озургетская щиповка**

Cobitis osurgeticus Kamensky: Радде, 1899. С. 321 (Озургети).

Cobitis osurgeticus: Каврайский, 1906. С. 73 (Озургеты).

Cobitis taenia non Linnaeus, 1758: Берг, 1949. С. 890 (partim: Нотанеби).

Cobitis taenia satunini non Gladkov, 1935: Эланидзе, 1983. С. 212 (partim: реки Риони, Супса, Натанеби, Хоби, Ингури, Кодори, Бзыби, оз. Инкит, болото у Сухуми).

Cobitis satunini non Gladkov, 1935: Freyhof et al., 2018. Р. 29 (partim); Kuljanishvili et al., 2020. Р. 4 (partim).

Диагноз. Вид рода *Cobitis*, одно чёрное продолговатое пятно в верхней части основания хвостового плавника, в нижней части у многих рыб некрупные, тёмно-коричневые пятнышки образуют более или менее заметную неровную полосу; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (диаметр от 13 до 50% наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра; орган Канестрини у самцов широкий, топоробразной формы, пластинка у взрослых особей обычно доходит до конца четвёртого членика причленённого луча и далее (вплоть до конца восьмого членика); спинной плавник обычно начинается заметно впереди основания брюшных плавников (соотношение антедорсального и антевентрального расстояний, как правило, менее 100%); кожистые гребни на хвостовом стебле обычно хорошо выражены, невысокие; ширина третьей зоны Гамбетты уменьшается в каудальном направлении, эта зона обычно выражена не далее начала анального плавника; пятна вдоль середины бока крупные, больше горизонтального диаметра глаза, число пятен 11–19, чаще 12–14; длина хвостового стебля 13.2–17.6 (в среднем 13.8–15.4)% *SL*, 64.8–84.4% длины головы; голова постепенно понижается к переднему концу рыла; $2n = 50 = 8m + 14sm + 28sta$, $NF = 72$.

Как уже отмечено выше, по внешним морфологическим характеристикам и общей окраске тела вид *C. osurgeticus* очень похож на *C. satunini*. Из-за перекрывания значений диагностических признаков индивидуальная дифференциация особей этих двух близкородственных видов-двойников затруднительна. Поэтому мы считаем, что для объективного определения восстановленного нами вида *C. osurgeticus* необходимо обозначить его неотип на основе полностью соответствующего диагностическим признакам и послужившего ваучером таксона для молекулярно-генетических исследований экземпляра из типового местонахождения, а также дать подробное его описание, включающее отличительные характеристики таксона (Международный Кодекс ..., 2000. Ст. 75).

Неотип: ЗММУ Р-24571, *TL* 80.2 мм, *SL* 69.0 мм, р. Натанеби у г. Озургети, Грузия, 20.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симон; ДНК-ваучер ML803.

Описание неотипа. *D* II 7½, *A* II 5½, *P* I 7½, *V* I 5½, *C* I 14 I. Тело удлинённое, сжатое с боков, невысокое; наибольшая высота тела перед спинным плавником меньше длины хвостового стебля; толщина тела над основанием брюшных плавников заметно меньше наименьшей высоты тела. Спинной плавник начинается впереди основания брюшных плавников (основания брюшных плавников на уровне второго неветвистого луча спинного плавника); хвостовой стебель удлинённый, его длина составляет 14.9% *SL* и более 80% длины головы; стебель сильно сжат с боков, высокий, его высота заметно более половины его длины; кожистые гребни по краям хвостового стебля невысокие, лучше выражены у основания хвостового плавника (рис. 1е). Голова относительно короткая (менее 18% *SL*), сжата с боков; глаза небольшие, расположены в верхней части головы; межглазничное пространство узкое, выпуклое. Рыло удлинённое, его длина превышает 40% длины головы; передняя часть рыла постепенно опускается книзу, не срезана. Суборбитальный шип двухветвистый, слабо изогнутый, его передняя ветвь заметно короче задней, заходящей за середину глаза. Рот маленький, нижний, нижняя губа двуплостная, с короткими складчатыми ментальными долями (рис. 2б); мандибулярные усики далеко не доходят до переднего края глаза, заканчиваясь примерно посередине между ноздрей и глазом. Хвостовой плавник усечённый, с закруглёнными верхним и нижним краями. Тело покрыто мелкой чешуёй; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые

с небольшой фокальной зоной, несколько смещённой от центра, и большим числом поперечных борозд. Морфометрические признаки неотипа представлены в табл. 2.

У фиксированного в 96%-ном этаноле и переведённого сначала в воду, а затем в 75%-ный этанол неотипа общий фон тела светло-бежевый с тёмными коричневыми пятнами, образующими характерные полосы пигментации — зоны Гамбетты. Очень мелкие крапинки первой зоны разбросаны между пятнами середины спины, опускаясь ниже пятен спины, объединяются в более крупные пятнышки, формирующие чёткую линию, продолжающуюся до середины спинного плавника. Вторая зона представлена более крупными пятнами, преимущественно горизонтально вытянутыми и часто сливающимися между собой в передней части тела, и пятнами неправильной формы в задней части, заканчивающимися на уровне середины анального плавника. Более мелкие неправильные пятнышки третьей зоны по размерам соответствуют пятнышкам линии первой зоны; ширина третьей зоны в передней части превышает ширину второй зоны и примерно от уровня начала брюшных плавников уменьшается в каудальном направлении; заканчивается третья зона на уровне начала анального плавника, за которым пятнышки неправильной формы разной величины образуют единый леопардовый рисунок между пятнами середины спины и середины бока (четвёртая зона Гамбетты), продолжающийся до основания хвостового плавника. Пятна четвёртой зоны вдоль линии бока самые крупные, большинство из них заметно крупнее глаза, форма этих 15 пятен варьирует от треугольной до вытянутой прямоугольной. Вдоль средней линии спины 19 крупных пятен. У основания хвостового плавника в верхней части на коже продолговатое, каплевидное чёрное пятно, в нижней части основания хвостового плавника сгущающиеся мелкие пятнышки образуют вертикальную изогнутую полосу. Мелкие пятнышки разбросаны вдоль лучей спинного и хвостового плавников, образуя четыре поперечных полосы на спинном плавнике и семь неправильных полосок на хвостовом (рис. 1а).

Результаты, полученные по щиповкам Абхазии, можно рассматривать только как предварительные из-за малого количества изученного материала. Как уже отмечено выше, в целом по внешним морфологическим характеристикам и окраске исследованные экземпляры из водоёмов Абхазии сходны с *C. osurgeticus*. Однако у них в среднем относительная длина хвостового сте-

бля больше, а головы — меньше, хотя диапазоны изменчивости этих характеристик значительно перекрываются (табл. 2, 3). Кроме этого, у колхидских щиповок третья зона Гамбетты в передней части часто широкая, превышает по ширине вторую зону, а у всех изученных особей из Абхазии она узкая на всем протяжении. По перечисленным признакам щиповки Абхазии похожи на *C. tanaitica*, однако этот вид обнаруживает высокий уровень дивергенции по мтДНК от всех щиповок из водоёмов восточного побережья Чёрного моря (рис. 9).

С одной стороны, обнаруженное внешнее сходство абхазских щиповок с *C. tanaitica* может быть обусловлено широким диапазоном изменчивости *C. osurgeticus* и межпопуляционными различиями популяций Колхиды и конспецифичных краевых популяций Абхазии. С другой — выявленная близость абхазских щиповок и *C. osurgeticus* по митохондриальному геному может быть связана с интрогрессией митохондриальных геномов этого вида и *C. tanaitica*. К настоящему времени случаи интрогрессии геномов в результате межвидовой гибридизации при вторичных контактах известны для ряда видов выюновых рыб, включая щиповок (Saitoh et al., 2004; Choleva et al., 2014; Perdices et al., 2016; Janko et al., 2018; Kwan et al., 2019). В пользу древней гибридизации, в частности, свидетельствует несогласующийся уровень различий по маркерам мтДНК и консервативному маркеру ядерной ДНК (RAG1) между эндемиком Восточного Закавказья *C. derzhavini* и сестринским видом *C. saniae* (Vasil'eva et al., 2020). Анализ структуры кариотипов однополых триплоидных форм щиповок из верхнего Днепра и Западной Двины показал, что вид *C. tanaitica* участвовал в их образовании путём гибридизации с видами группы *C. taenia* и предположительно с каким-то видом щиповок Кавказа (Vasil'ev, Vasil'eva, 2022).

Межвидовая гибридизация с интрогрессией мтДНК на Кавказе отмечена и среди других групп костистых рыб, например усачей рода *Barbus* (Levin et al., 2019). При этом на побережье Абхазии недавно обнаружено наложение ареалов двух видов усачей — эндемичного для Западного Закавказья *B. rionicus* Kamensky, 1899 и более широко распространённого в водоёмах бассейна Чёрного моря *B. tauricus* Kessler, 1877 (Levin et al., 2019). Биогеография щиповок восточного побережья Чёрного моря изучена хуже, но нельзя исключать подобный феномен и для этой группы.

Несомненно, что для прояснения статуса абхазских щиповок необходимы дальнейшие морфогенетические исследования, включа-

ющие не только анализ митохондриального и ядерного геномов особей из разных популяций, но и изучение структуры их кариотипов, поскольку, например, для *C. tanaitica* характерен специфический кариотип с фиксированной Y-аутосомной транслокацией, который, кроме этого, существенно отличается от кариотипа *C. osurgeticus* большим числом двуплечих хромосом ($8m + 28 sm$ у самок и $9m + 28 sm$ у самцов) и числом хромосомных плеч ($NF = 86$) (Васильев, 1995; Васильева, Васильев, 1998). Поэтому по структуре кариотипа легко идентифицировать не только особей двух видов, но и их гибридов. Гибридизацией между *C. osurgeticus* и *C. tanaitica* может быть объяснено и внешнее сходство с последним видом щиповок Абхазии, которых на данный момент исследования мы склонны рассматривать в составе вида *C. osurgeticus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны за помощь в сборе материала О.Н. Артаеву, А.А. Болотовскому (ИБВВ РАН), Л. Мумладзе (Университет Ильи, Тбилиси) и Е.П. Симонову (ИПЭЭ РАН), а А.А. Гандлину и М.А. Лёвиной (ИБВВ РАН) — за помощь в молекулярно-генетической работе. Авторы глубоко благодарны анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия на основе музейных коллекций проводятся Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания Московского государственного университета № 121032300105—0. Генетические исследования поддержаны государственным заданием Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН № 121051100104—6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г. М. 2017. Биогеография Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК, 720 с.
- Барач Г. П. 1941. Фауна Грузии. Т. 1. Рыбы пресных вод. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 281 с.
- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469—926.
- Бобринский Н. А. 1951. География животных. Курс зоогеографии. М.: Учпедгиз, 384 с.
- Васильев В. П. 1978. Хромосомный полиморфизм усма-риды — *Spicara smarisc* (Pisces, Centranchthidae) // Зоол. журн. Т. 57. № 8. С. 1276—1278.
- Васильев В. П. 1995. Кариологическое разнообразие и таксономическая неоднородность *Cobitis "taenia"* (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН СССР. Т. 342. № 6. С. 839—842.

- Васильев В. П., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Васильева Е. Д. 1999. Содержание ДНК в клетках форм однополо-двуполого комплекса щиповок рода *Cobitis* и щиповки Лютера *C. lutheri* (Cobitidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 355–361.
- Васильева Е. Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Там же. Т. 24. Вып. 1. С. 43–53.
- Васильева Е. Д. 1988. Переописание, морфо-экологическая характеристика и распространение *Cobitis granoei* (Teleostei, Cobitidae) // Зоол. журн. Т. 67. № 7. С. 1025–1036.
- Васильева Е. Д., Васильев В. П. 1998. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 604–614.
- Васильева Е. Д., Васильев В. П. 2012. *Cobitis amphilekta* sp. nova – новый вид щиповки (Cobitidae, Cypriniformes) из бассейна Каспийского моря // Там же. Т. 52. № 2. С. 177–183.
- Васильева Е. Д., Васильев В. П. 2020. Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. I. Морфологическая изменчивость и диагностические признаки *C. saniae* (Cobitidae) // Там же. Т. 60. № 6. С. 665–681.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220060090>
- Васильева Е. Д., Васильев В. П. 2023. Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. II. Морфокариологическая изменчивость, таксономический статус и диагностические признаки щиповок Аджарии // Там же. Т. 63. № 6. С. 634–650.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223060255>
- Давыдова М. И., Каменский А. И., Неклюкова Н. П., Тушинский Г. К. 1966. Физическая география СССР. М.: Просвещение, 847 с.
- Каврайский Ф. Ф. 1906 (1907). Список всех видов рыб, встречающихся в пределах Кавказа и Закавказья и в прилегающих к ним морях // Осетровые (Acipenseridae) Кавказа и Закавказья. Тифлис: Тип. канцелярии наместника Императ. Величества на Кавказе. С. 58–77.
- Кузнецов С. С. 1937. Геология окрестностей Батуми // Экскурсия по Кавказу. Черноморское побережье. Л.; М.: ОНТИ НКТП СССР. С. 5–9.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 221 с.
- Паффенгольц К. Н. 1959. Геологический очерк Кавказа. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 506 с.
- Радде Г. И. 1899. Pisces // Коллекции Кавказского музея, обработанные совместно с учеными специалистами и изданные Др. Г. И. Радде. Т. 1. Зоология. Тифлис: Тип. канцелярии главнонач. гражданской частью на Кавказе. С. 305–324.
- Шедько С. В. 2017. Низкий уровень различий митогеномов сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и зелёного осетра *A. medirostris* Ayeres, 1854 (Acipenseridae) свидетельствует об их недавней дивергенции // Биология моря. Т. 43. № 2. С. 144–147.
- Эланидзе Р. Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 320 с.
- Aljanabi S. M., Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Res. V. 25. № 22. P. 4692–4693.
<https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Choleva L., Musilova Z., Kohoutova-Sediva A. et al. 2014. Distinguishing between incomplete lineage sorting and genomic introgressions: complete fixation of allospecific mitochondrial DNA in a sexually reproducing fish (*Cobitis*; Teleostei), despite clonal reproduction of hybrids // PLoS One. V. 9. № 6. Article e80641.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080641>
- Epitashvili G., Geiger M., Astrin J. J. et al. 2020. Towards retrieving the Promethean treasure: a first molecular assessment of the freshwater fish diversity of Georgia // Biodivers. Data J. V. 8. Article e57862.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e57862>
- Freyhof J., Bayçelebi E., Geiger M. 2018. Review of the genus *Cobitis* in the Middle East, with the description of eight new species (Teleostei: Cobitidae) // Zootaxa. V. 4535. № 1. 75 p.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4535.1.1>
- Freyhof J., Kaya C., Epitashvili G., Geiger M. F. 2021. *Oxynoemacheilus phasicus*, a new nemacheilid loach from the eastern Black Sea basin with some remarks on other Caucasian *Oxynoemacheilus* (Teleostei: Nemacheilidae) // Ibid. V. 4952. № 1. P. 135–151.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4952.1.8>
- Gambetta L. 1934. Sulla variabilità del cobite fluviatile (*Cobitis taenia*) e sul rapporto numerico dei sessi // Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino. V. 44. P. 297–324.
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. V. 17. № 8. P. 754–755.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
- Ivanova N. V., Zemlak T. S., Hanner R. H., Hebert P. D. N. 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Mol. Ecol. Notes. V. 7. № 4. P. 544–548.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x>
- Janko K., Pačák J., Wilkinson-Herbots H. et al. 2018. Hybrid asexuality as a primary postzygotic barrier between nascent species: on the interconnection between asexuality, hybridization and speciation // Mol. Ecol. V. 27. № 1. P. 248–263.
<https://doi.org/10.1111/mec.14377>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kuljanishvili T., Epitashvili G., Freyhof J. et al. 2020. Checklist of the freshwater fishes of Armenia, Azerbaijan and Georgia // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 4. P. 501–514.
<https://doi.org/10.1111/jai.14038>
- Kwan Y.-S., Ko M.-H., Jeon Y.-S. et al. 2019. Bidirectional mitochondrial introgression between Korean cobitid fish

- mediated by hybridogenetic hybrids // *Ecol. Evol.* V. 9. № 3. P. 1244–1254.
<https://doi.org/10.1002/ece3.4830>
- Lanfear R., Calcott B., Ho S. Y., Guindon S. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses // *Mol. Biol. Evol.* V. 29. № 6. P. 1695–1701.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Levan A., Fredga A., Sandberg A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas.* V. 52 № 2. P. 201–220.
<https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1964.tb01953.x>
- Levin B. A., Simonov E., Matveyev M. P. et al. 2018. DNA barcoding of the fishes of the genus *Alburnoides* (Actinopterygii, Cyprinidae) from Caucasus // *Mitochondrial DNA. Pt. A.* V. 29. № 1. P. 49–55.
<https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1238900>
- Levin B. A., Gandlin A. A., Simonov E. S. et al. 2019. Phylogeny, phylogeography and hybridization of Caucasian barbels of the genus *Barbus* (Actinopterygii, Cyprinidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 135. P. 31–44.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.025>
- Minh B. Q., Nguyen M. A. T., von Haeseler A. 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // *Mol. Biol. Evol.* V. 30. № 5. P. 1188–1195.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>
- Mousavi-Sabet H., Vasil'eva E. D., Vatandoust S., Vasil'ev V. P. 2011. *Cobitis faridpaki* sp. nova – a new spined loach species (Cobitidae) from the southern Caspian Sea basin (Iran) // *J. Ichthyol.* V. 51. № 10. P. 925–931.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100055>
- Naseka A. M. 2010. Zoogeographical freshwater divisions of the Caucasus as a part of the West Asian Transitional Region // *Proc. Zool. Inst. RAS.* V. 314. № 4. P. 469–492.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2010.314.4.469>
- Nguyen L.-T., Schmidt H. A., von Haeseler A., Minh B. Q. 2015. Q-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* V. 32. № 1. P. 268–274.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Ninua N. Sh., Japoshvili B. O. 2008. Check list of fishes of Georgia // *Proc. Inst. Zool. Tbilisi.* V. 23. P. 163–176.
- Perdices A., Bohlen J., Šlechtová V., Doadrio I. 2016. Molecular evidence for multiple origins of the European spined loaches (Teleostei, Cobitidae) // *PLoS One.* V. 11. № 1. Article e0144628.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144628>
- Perdices A., Ozeren C. S., Erkakan F., Freyhof J. 2018. Diversity of spined loaches from Asia Minor in a phylogenetic context (Teleostei: Cobitidae) // *Ibid.* V. 13. № 10. Article e0205678.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205678>
- Rambaut A., Drummond A. 2008. FigTree: Tree figure drawing tool, version 1.4.3. Edinburgh: Inst. Evol. Biol. Univ. Edinburgh (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. Version 01/2022).
- River basis analysis in the Chorokhi–Adjaristskali pilot basin, Georgia. 2013. Tbilisi: IEC (<https://www.yumpu.com/s/651lfk0xcsUQ13El>. Version 04/2023).
- Rothgänger J., Weniger M., Weniger T. et al. 2006. Ridom TraceEdit: a DNA trace editor and viewer // *Bioinformatics.* V. 22. № 4. P. 493–494.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btk002>
- Saitoh K., Kim I.-S., Lee E.-H. 2004. Mitochondrial gene introgression between spined loaches via hybridogenesis // *Zool. Sci.* V. 21. № 7. P. 795–798.
<https://doi.org/10.2108/zsj.21.795>
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. 2007. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. // *Mol. Biol. Evol.* V. 24. № 8. P. 1596–1599.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msm092>
- Tarkhnishvili D. N., Thorpe R. S., Arntzen J. W. 2000. Pre-Pleistocene refugia and differentiation between populations of the Caucasian salamander (*Mertensiella caucasica*) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 14. № 3. P. 414–422.
<https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0718>
- Turan D., Japoshvili B., Aksu İ., Bektaş Y. 2016. Description of two new species of the genus *Gobio* (Teleostei: Cyprinidae) from the Black Sea coast of Turkey // *Zool. Middle East.* V. 62. № 2. P. 112–124.
<https://doi.org/10.1080/09397140.2016.1182779>
- Vasil'ev V. P. 2009. Mechanisms of polyploid evolution in fish: polyploidy in sturgeons // *Biology, Conservation and Sustainable Development of Sturgeons. Fish and Fisheries Series.* V. 29. Dordrecht: Springer. P. 97–117.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8437-9_6
- Vasil'ev V. P., Vasil'eva E. D. 1994. The karyological diversity in spined loaches from genera *Cobitis* and *Sabanejewia* // VIII Congr. Europ. Ichthyol. “Fishes and their environment”. Oviedo, Spain. P. 67.
- Vasil'ev V., Vasil'eva E. 2022. Triploid forms' karyotypes of spined loaches from the genus *Cobitis* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cobitidae) of the upper Dnieper and Western Dvina rivers; analysis of the triploids' origin // *Acta Ichthyol. Piscat.* V. 52. № 1. P. 67–75.
<https://doi.org/10.3897/aipe.52.81191>
- Vasil'eva E. D., Vasil'ev V. P. 2020. Craniological divergence of two genetically closely related Caucasian spined loaches: *Cobitis saniae* and *C. derzhavini* (Cobitidae) // *J. Ichthyol.* V. 60. № 4. P. 555–561.
<https://doi.org/10.1134/S0032945220040207>
- Vasil'eva E. D., Vasil'ev V. P., Shedko S. V., Novomodny G. V. 2009. The validation of specific status of the Sakhalin sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae) in the light of recent genetic and morphological data // *Ibid.* V. 49. № 10. P. 868–873.
<https://doi.org/10.1134/S003294520910004X>
- Vasil'eva E. D., Solovyeva E. N., Levin B. A., Vasil'ev V. P. 2020. *Cobitis derzhavini* sp. nova – a new spined loach species (Teleostei: Cobitidae) discovered in the Transcaucasia // *Ibid.* V. 60. № 2. P. 135–153.
<https://doi.org/10.1134/S0032945220020198>
- Ward R. D., Zemlak T. S., Innes B. H. et al. 2005. DNA barcoding Australia's fish species // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 360. № 1462. P. 1847–1857.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>

УДК 597.5.591.471.43

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЖАБЕРНОЙ КРЫШКИ И БРАНХИОСТЕГАЛЬНЫХ ЛУЧЕЙ У TELEOSTEI

© 2024 г. Е. С. Громова^{1,*}, В. В. Махотин¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zhenya_s@inbox.ru

Поступила в редакцию 07.05.2023 г.

После доработки 17.07.2023 г.

Принята к публикации 24.07.2023 г.

Приведён сравнительный анализ разнообразия конструкции жаберной крышки и бранхиостегальных лучей у Teleostei. Систематизированы варианты строения этих костных структур в зависимости от особенностей их функционирования при питании и дыхании. Описана морфология основных мышц жаберной крышки. Обсуждаются особенности работы *m. levator operculi*. Описаны функциональные причины, которые лежат в основе тенденции к уменьшению operculum и формированию мускульной жаберной крышки. Обозначены возможные факторы, влияющие на изменение формы и расположения костей жаберной крышки и бранхиостегальных лучей.

Ключевые слова: Teleostei, функциональная морфология, operculum, жаберная крышка, бранхиостегальные лучи, ротовой аппарат.

DOI: 10.31857/S0042875224020028, **EDN:** GYLQHL

Жаберная крышка и бранхиостегальные лучи (*radii branchiostegii*) являются основными составляющими наружной стенки жаберной полости Teleostei. Функционирование этих костных структур связано с работой гиоида и/или нижней челюсти (Lauder, 1979, 1983; Wainwright et al., 1995; Wainwright, Turingan, 1997; Adriaens, 2003; Westneat, 2006; Schaefer, Provenzano, 2008). Появление обширной жаберной полости, выполняющей во время дыхания и питания роль насоса, было отмечено у Neopterygii (Кэрролл, 1992). Жаберная крышка образована несколькими костями — operculum, interoperculum и suboperculum, которые снизу и сзади окаймлены *radii branchiostegii* (рис. 1) (Барсуков, 1959; Branch, 1966; Howes, 1976; Elshoud-Oldenhav, 1979; Шаховской, 2004, 2007; Sasaki et al., 2006; Grande, Poyato-Ariza, 2010; Воскобойникова, Кудрявцева, 2014). Праеоперкулум большинство исследователей рассматривает в составе суспензориума (Osse, 1969; Anker, 1974; Turingan, Wainwright, 1993). Operculum и *radii branchiostegii* обслуживаются несколькими мышцами. Строение последних варьирует. В сравнительно генерализованном варианте устройства черепа Teleostei жаберная крышка смещена в каудальном направлении относительно нейрокраниума, тогда как *radii branchiostegii* занимают заднеventральное положение. Interoperculum

и suboperculum часто малоподвижны относительно operculum и перемещаются вместе с ним как единая скелетная конструкция (Osse, 1969; Elshoud-Oldenhav, 1979; Lauder, Liem, 1980; Sanford, 2000). *Radii branchiostegii*, как правило, прикрепляются к епихыале и цератохыале (Прокофьев, 2007; Шелягин, 2010; Воскобойникова, 2015). У большинства Teleostei связки между костями жаберной крышки отсутствуют. На характер движений жаберной крышки влияет строение и положение подвесочной кости, с которой operculum образует сустав. В целом конструкция жаберной крышки Teleostei демонстрирует широкую вариабельность размеров, форм и деталей строения.

Данные об устройстве жаберной крышки и/или *radii branchiostegii* в основном приведены в работах, включающих описание скелета отдельных видов или таксонов более высокого ранга рыб, обычно не выше отряда. Большинство таких исследований содержат лишь описание морфологии указанных структур без интерпретации функции обнаруженных деталей их строения (Sulak, 1977; Fink, Fink, 1981; Fink, Weitzman, 1982; Fink, 1985; Zanata, Vari, 2005; Mirande, 2010; Datovo, Castro, 2012; Birindelli, 2014). У ряда авторов вызывало интерес функционирование жаберной полости рыб во время дыхания (Hughes, Shelton, 1958; Brown, Muir, 1970; Davis, Randall,

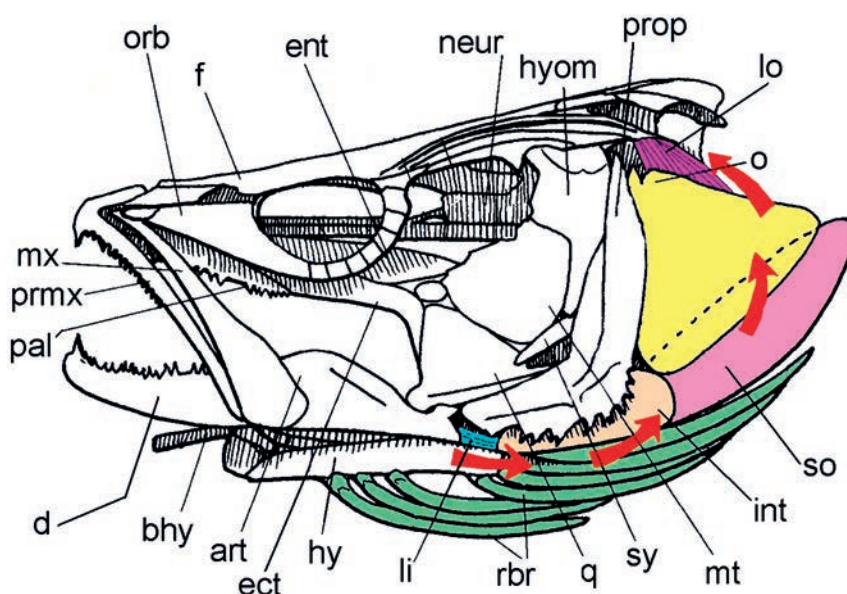


Рис. 1. Генерализованный вариант строения и расположения оперкулярных костей и бранхиостегальных лучей на примере обыкновенного судака *Sander lucioperca* (по: Дзержинский и др., 2013). Рисунок использован с разрешения ООО “Образовательно-издательский центр “Академия”). Здесь и на рис. 2–4 кости жаберной крышки: o – operculum, so – suboperculum, int – interoperculum; art – anguloarticulare, bhy – basihyale, d – dentale, ect – ectopterygoideum, ent – entopterygoideum, f – frontale, hy – hyoideum, hyom – hyomandibulare, li – lig. interoperculo-mandibulare, lo – m. levator operculi, mt – metapterygoideum, mx – maxillare, neur – neurocranium, orb – orbitale, pal – palatinum, prmx – praemaxillare, prop – praeoperculum, q – quadratum, rbr – radii branchiostegii, sy – symplecticum; (→) – смещение оперкулярных костей в ходе сокращения m. levator operculi.

1973; Hooton, Jones, 1975) или питания рыб (Lauder, 1980a, 1980b; Bels, Davenport, 1996), но не конструкция формирующих её костей и мышц. Отдельные исследователи использовали строение radii branchiostegii (McAllister, 1968) или operculum (Kimmel et al., 2017) в качестве систематических признаков при определении филогенетических отношений таксонов Teleostei. Они предполагали, что схожее устройство этих морфологических структур отражает систематическое родство обладающих ими рыб. Однако оказалось, что у представителей родственных таксонов указанные остеологические элементы могут иметь различное строение, так как основной причиной морфологического сходства или различия этих костей является способ питания животного. Так, в работе Киммела с соавт. (Kimmel et al., 2017) сходную форму operculum демонстрировали неродственные представители Teleostei. Поэтому предположения этих авторов не получили широкого распространения.

Цель нашей работы – обобщить имеющуюся информацию по строению костей жаберной крышки и radii branchiostegii и их мускулов для качественной оценки функционального значения выявленных особенностей у представителей ряда таксонов Teleostei (таблица). Использовали индуктивно-синтетический метод интерпрета-

ции функции структур, исходя из морфологических данных (Kummer, 1959; Дзержинский, 1972). Сравнение морфологии описываемых структур проводили относительно генерализованного варианта их устройства, свойственного, например, Salmonidae (Winterbottom, 1973), а также другим представителям Teleostei (Norden, 1961; Muller, 1989; Leysen et al., 2010; Siomava, Diogo, 2018). Устройство и работа костей наружной стенки жаберной полости оказывают значительное влияние на деятельность всего splanchnocranium рыб, в особенности во время питания. Поэтому анализ морфологии жаберной крышки и radii branchiostegii позволит внести вклад в оценку работы всего механизма головы животного. В тексте работы использованы сокращения: lig. – связка (ligamentum), m. – мускул (musculus).

Мускулы жаберной крышки и radii branchiostegii

Основными мускулами, обслуживающими жаберную крышку, являются 1) m. levator operculi (LO), 2) m. dilatator operculi (DO), 3) m. adductor operculi (AO).

1) LO оканчивается на верхней области operculum (Elshoud-Oldenhove, 1979; Harold, 1998), выполняя его смещение вверх и отчасти латерально (Ballintijn, 1969; Osse, 1969; Громова, Махотин, 2020) (рис. 1). Зона прикрепления на черепной

Список таксонов Teleostei, использованных в работе

Таксон	Источник информации
Elopomorpha	
Elopiformes	
Elopidae	
<i>Elops</i>	Arratia, Schultze, 1990
Anguilliformes	
Synaphobranchidae	
<i>Simenchelys parasitica</i>	Eagderi et al., 2016
Heterenchelyidae	
<i>Pythonichthys macrurus</i>	Eagderi, 2010
Muraenidae	Gregory, 1933
<i>Gymnothorax prasinus</i>	Eagderi, 2010
<i>Anarchias allardicei</i>	То же
Ophichthidae	Gosline, 1951
Nettastomatidae	
<i>Hoplunnis punctata</i>	Eagderi, 2010
Congridae	
<i>Ariosoma gilberti</i>	То же
Moringuidae	
<i>Moringua edwardsi</i>	“_”
Anguillidae	
<i>Anguilla anguilla</i>	Eagderi, 2010; De Meyer et al., 2018
Saccopharyngiformes	
Eurypharyngidae	
<i>Eurypharynx pelicanoides</i>	Tchernavin, 1947
Saccopharyngidae	
<i>Saccopharynx ampullaceus</i>	То же
Osteoglossomorpha	
Osteoglossiformes	
Osteoglossidae	
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	Громова и др., 2017
Otocephala	
Clupeiformes	
Engraulidae	
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Ridewood, 1904
<i>Coilia nasus</i>	То же
Gonorynchiformes	
Kneriidae	
<i>Kneria</i>	Grande, Poyato-Ariza, 2010
Cypriniformes	
Cyprinidae	Gosline, 1973
Characiformes	
Cynodontidae	
<i>Hydrolycus scomberoides</i>	Nelson, 1949; Howes, 1976
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	То же
Characidae	Gosline, 1973; Sidlauskas, Vari, 2008
Siluriformes	Gosline, 1973; Devaere et al., 2001; Birindelli, 2014
Trichomycteridae	
<i>Trichomycterus dali</i>	Rizzato et al., 2011
<i>Vandellia</i>	Adriaens, 2003
Loricariidae	Schaefer, Lauder, 1986; Geerinckx, Adriaens, 2006; Geerinckx et al., 2007; Schaefer, Provenzano, 2008
<i>Ancistrus triradiatus</i>	Alexander, 1965; Howes, 1983
<i>Pseudohemiodon</i>	Howes, 1983; Geerinckx, Adriaens, 2006

Продолжение таблицы

Таксон	Источник информации
<i>Hemiodontichthys</i>	То же
Siluridae	Arratia, Schultze, 1990
Clariidae	Adriaens et al., 2001; Devaere et al., 2001
<i>Channallabes apus</i>	Devaere et al., 2001
Gymnotiformes	Albert et al., 2005
Gymnotidae	Gosline, 1973
Apteronotidae	
<i>Sternarchorhynchus</i>	Marrero, Winemillar, 1993
<i>Apteronotus bonapartii</i>	Hilton, Fernandes, 2017
<i>Platyurosternarchus</i>	De Santana, Vari, 2009
<i>Compsaraia</i>	Evans et al., 2018
Euteleostei	
Stomiiformes	
Gonostomatidae	
<i>Cyclothone</i>	Gunther, Deckert, 1953
<i>Diplophos</i>	Fink, Weitzman, 1982
Stomiidae	
<i>Tactostoma macropus</i>	Fink, 1985
<i>Grammatostomias dentatus</i>	То же
<i>Stomias lampropeltis</i>	“_”
<i>Malacosteus</i>	“_”
<i>Leptostomias gladiator</i>	“_”
<i>Bathophilus pawneeii</i>	“_”
Ateleopodiformes	
Ateleopodidae	
<i>Ateleopus japonicus</i>	Sasaki et al., 2006
Aulopiformes	Baldwin, Johnson, 1996
Ipnopidae	
<i>Bathytyphlops marionae</i>	Sulak, 1977
<i>Bathymicrops regis</i>	То же
Giganturidae	Konstantinidis, Johnson, 2016
Bathysauridae	
<i>Bathysaurus ferox</i>	То же
Anotopteridae	
<i>Anotopterus vorax</i>	Воскобойникова, Назаркин, 2017
Acanthomorpha	Kimmel et al., 2017
Paracanthopterygii	Rosen, Patterson, 1969
Polymixiiformes	
Polymixiidae	
<i>Polymixia</i>	Starks, 1904; Gosline, 1984
Stylephoriformes	
Stylephoridae	
<i>Stylephorus chordatus</i>	Regan, 1924; Pietsch, 1978b
Gadiformes	
Macrouridae	McLellan, 1976
Acanthopterygii	Rosen, Patterson, 1969
Percomorpha	Farina et al., 2015
Ophidiiformes	
Carapidae	
<i>Encheliophis boraborensis</i>	Parmentier et al., 1998
<i>E. gracilis</i>	То же
<i>E. homei</i>	“_”

Продолжение таблицы

Таксон	Источник информации
<i>Onuxodon fowleri</i>	Parmentier et al., 2000
Ophidiidae	
<i>Acanthonus armatus</i>	Howes, 1992
<i>Monomitopus metriostoma</i>	То же
Bythitidae	
<i>Barathronus bicolor</i>	“_”
Batrachoidiformes	
Batrachoididae	
<i>Porichthys notatus</i>	Gosline, 1989; Greenfield et al., 2008
Gobiiformes	
Gobiidae	
<i>Gobius paganellus</i>	Parmentier et al., 2013
Blenniiformes	
Chaenopsidae	
<i>Chaenopsis alepidota</i>	Baerends, Baerends-Van Roon, 1950
Synbranchiformes	
Synbranchidae	Britz, 1996
Mastacembelidae	
<i>Mastacembelus mastacembelus</i>	Travers, 1984; Britz, 1996
Anabantiformes	
Anabantidae	
<i>Anabas testudineus</i>	Liem, 1987; Davenport, Matin, 1990
Osphronemidae	
<i>Luciocephalus pulcher</i>	Liem, 1967
<i>Betta splendens</i>	Baerends, Baerends-Van Roon, 1950
Nandidae	Liem, 1970
Syngnathiformes	
Pegasidae	
<i>Pegasus</i>	Pietsch, 1978a
Mullidae	Gosline, 1984
Syngnathidae	
<i>Syngnathus acus</i>	Branch, 1966
Scombriformes	
Trichiuridae	
<i>Aphanopus carbo</i>	De Schepper et al., 2008
Perciformes	
Percophidae	Odani, Imamura, 2011
Trichodontidae	
<i>Trichodon trichodon</i>	MacDonald, 2015
Ammodytidae	
<i>Ammodytes personatus</i>	Odani, Imamura, 2011
Uranoscopidae	
<i>Uranoscopus archionema</i>	Vilasri, 2013; MacDonald, 2015
Scorpaenidae	Ishida, 1994
Leptoscopidae	Odani, Imamura, 2011
Acanthuriformes	
Chaetodontidae	
<i>Forcipiger</i>	Ferry-Graham et al., 2001
Lophiiformes	Pietsch, 1972
Lophiidae	
<i>Lophius americanus</i>	Farina, Bemis, 2016

Окончание таблицы

Таксон	Источник информации
Antennariidae	Fish, 1987
<i>Abantennarius sanguineus</i>	Pietsch, 1981
Tetrabrachiidae	То же
<i>Tetrabrachium ocellatum</i>	“_”
Ogcocephalidae	
<i>Dibranchius atlanticus</i>	“_”
Thaumaticthyidae	
<i>Thaumaticthys</i>	Bertelsen, Struhsaker, 1977
Centrophrynidae	
<i>Centrophryne spinulosa</i>	Pietsch, 1972
Gigantactinidae	Bertelsen et al., 1981; Pietsch, Orr, 2007
Tetraodontiformes	
Triacanthodidae	Winterbottom, 1974
Balistidae	
<i>Balistes vetula</i>	Winterbottom, 1974; Tyler, 1980; Turingan, Wainwright, 1993; Turingan, 1994
Monacanthidae	
<i>Pervagor melanocephalus</i>	Winterbottom, 1973
<i>Anacanthus barbatus</i>	Winterbottom, 1974
Molidae	
<i>Mola mola</i>	Gregory, Raven, 1934; Van Roon, ter Pelkwijk, 1939; Tyler, 1980
Tetraodontidae	
<i>Canthigaster rostrata</i>	Winterbottom, 1974; Tyler, 1980
<i>Lagocephalus lunaris</i>	Winterbottom, 1973, 1974
Diodontidae	Winterbottom, 1974; Tyler, 1980
<i>Chilomycterus schoepfi</i>	Wainwright et al., 1995

Примечание. За основу взята приведённая в монографии Нельсона с соавт. (Nelson et al., 2016) классификация Teleostei с некоторыми изменениями (в том числе и названий таксонов), соответствующими современным взглядам (Fricke et al., 2023) на систему рыб.

коробке может включать pteroticum (Ishida, 1994; Diogo, 2008), sphenoticum (Ghasemzadeh, 2016) или подвесочную кость (Vilasri, 2013) в их различных сочетаниях. При разрастании LO область его начала увеличивается. Помимо нейрокраниума она может распространяться на плечевой пояс, например на supracleithrum, как у *Balistes vetula* (Winterbottom, 1974), или на posttemporale, как у некоторых *Uranoscoridae* (Vilasri, 2013). В этом случае зона окончания волокон на operculum расширяется и включает не только латеральную, но и медиальную стороны кости, как это имеет место у *Diodontidae* (Winterbottom, 1974). Гипертрофия LO присутствует у *Anguilla anguilla* (De Meyer et al., 2018), *Sternarchorhynchus* (Marrero, Winemillar, 1993), *Gymnothorax prasinus* и *Anarchias allardicei* (Eagderi, 2010). У некоторых видов Teleostei имеется два мускула-леватора, в частности у *Encheliophis boraborensis* и *E. gracilis* (Parmentier et al., 1998), некоторых

Triacanthodidae (Winterbottom, 1974), а также у *Ariosoma gilberti* (Eagderi, 2010). Тремя подразделениями этого мускула обладает *Uranoscopus archionema* (Vilasri, 2013). Отсутствие LO у некоторых *Loricariidae* обусловлено снижением роли operculum в процессе дыхания и питания рыб (Geerinckx, Adriaens, 2006).

2) DO соединяет переднедорсальную область operculum с латеральной поверхностью нейрокраниума (Branch, 1966; Markle, 1980; Howes, 1985), осуществляя процесс абдукции жаберной крышки (Alexander, 1969; Osse, 1969; Кузнецов, 2007). Область начала волокон включает sphenoticum, pteroticum, frontale, подвесочную кость (Datovo, Castro, 2012). Разрастание DO присутствует у некоторых *Balistidae*, *Tetraodontidae* и *Diodontidae* (Winterbottom, 1974). Значительная гипертрофия DO *Ancistrus triradiatus* связана с участием operculum в защитном механизме, который включает поднятие пучка увеличен-

ных щёчных одонтоидов в сторону противника (Alexander, 1965; Howes, 1983). Этот мускул берёт начало в специальной полости черепа, сформированной значительной вогнутостью его латеральной поверхности: с pteroticum, sphenoticum, frontale, parieto-supraoccipitale, подвесочной кости и дорсального отростка шестого позвонка. Размеры разросшегося DO самцов *A. triradiatus* превышают величину m. adductor mandibulae (AM) рыбы, в связи с чем описываемый мускул жаберной крышки является наикрупнейшим из всех черепных мышц splanchnocranium этих сомов (Geerinckx, Adriaens, 2006). У некоторых видов Teleostei имеется не один, а два DO, как у *Carapus acus*, *E. boraborensis* и *E. homei* (Parmentier et al., 1998), а также у *Onuxodon fowleri* (Parmentier et al., 2000). Дополнительное подразделение DO у *Mastacembelus mastacembelus*, ориентированное в переднезаднем направлении, описывает Траверс (Travers, 1984) (m. intraoperculi). Также оно присутствует у *Aphanopus carbo* (De Schepper et al., 2008). DO очень маленького размера имеется у *Pseudohemiodon* и *Hemiodontichthys* (Geerinckx, Adriaens, 2006).

3) АО осуществляет приведение в движение operculum (Liem, Osse, 1975, Liem, 1984), тем самым уменьшая объём жаберной полости. Волокна могут начинаться с prooticum (Liem, 1967), pteroticum (Anker, 1974), epioticum (Parmentier et al., 2013), exoccipitale (Bishai, 1967), intercalare (Datovo, Rizzato, 2018), opisthoticum (Winterbottom, 1974), подвесочной кости (Howes, 1983). У некоторых видов область окончания АО изменяется: так, у *Pseudacanthicus* и *Panaque* этот мускул прикрепляется к praeoperculum (Geerinckx, Adriaens, 2006). У большинства Teleostei АО однопорционный. Однако у отдельных представителей этот мускул составлен из двух пучков, как у *Gobius paganellus* (Parmentier et al., 2013). Гипертрофия двухпорционного АО свойственна *Pythonichthys macrurus*, одинарного АО — *G. prasinus* (Eagderi, 2010). АО слабо развит у *Loricaria*, *Sturisoma* и *Farlowella*. Мускул отсутствует у *Pseudohemiodon* и *Hemiodontichthys* (Howes, 1983).

Сокращение использования operculum может привести к редукции обслуживающих её мускулов — LO, DO и АО, как это происходит у *Cyclothone* (Gunther, Deckert, 1953).

Перемещения radii branchiostegii осуществляются сокращением mm. hyohyoidei (HYO). В большинстве случаев это mm. adductores hyohyoidei (ADD HYO) и mm. abductores hyohyoidei (ABD HYO). Эти мышцы напрямую или при помощи

соединительной ткани прикрепляются к костям жаберной крышки и могут оказывать влияние на их мобильность (Winterbottom, 1973).

Устройство и функционирование механизма m. levator operculi

У многих Teleostei развит механизм открывания нижней челюсти посредством смещения костей жаберной крышки вверх при помощи сокращения LO — механизм LO (рис. 1). В рамках этой механической системы передний конец interoperculum соединён lig. interoperculo-mandibulare с задним краем нижней челюсти (Van Roon, ter Pelkwijk, 1939; Liem, 1970; Anker, 1974; Pietsch, Orr, 2007). В некоторых случаях функционирование механизма LO дополняется работой DO (Gosline, 1973; Turingan, 1994; Devaere et al., 2001; Eagderi, 2010). Описываемая передаточная система черепа используется не только в процессе питания и дыхания, но также может быть задействована во время проявления других активностей: например, в ходе вибрации нижней челюстью при внутривидовых конфликтах у самцов *Compsaraia samueli* (Evans et al., 2018). У отдельных представителей suboperculum исключено из цепочки этого механизма, в частности у Nandidae (Liem, 1970).

У некоторых видов развиваются различные морфологические приспособления для повышения эффективности работы описываемого механизма. У отдельных форм длина тонкого lig. interoperculo-mandibulare (в сравнении с его протяжённостью у генерализованных представителей Teleostei) возрастает, как у *Mola mola* (Van Roon, ter Pelkwijk, 1939), что способствует увеличению амплитуды смещения нижней челюсти. Протяжённость lig. interoperculo-mandibulare *Barathronus bicolor* практически равна длине стержневидного очень тонкого interoperculum, к которому оно прикрепляется. Ширина кости и связки почти одинакова и очень мала. Довольно длинное lig. interoperculo-mandibulare присутствует у *Acanthonus armatus* и *Monomitopus metriostoma* (Howes, 1992). У Uranoscopidae увеличение толщины lig. interoperculo-mandibulare (Vilasri, 2013) связано с силовым отведением нижней челюсти. У ряда Teleostei степень опускания нижней челюсти прямо пропорциональна степени смещения interoperculum. В связи с этим у некоторых видов interoperculum переориентируется из обычного для окунеподобных (Percoidea) горизонтального положения в вертикальное, чтобы эффективнее передавать вверх тягу, исходящую со стороны LO (Liem, 1970). Это имеет место у длиннорылых форм рода *Forcipiger* (Ferry-Graham et al., 2001) и Scorpaenoidei (Ishida, 1994).

Развитие дополнительных связок позволяет осуществлять направленную передачу силы от LO и/или DO к строго определённой области жаберной крышки. Рост доли соединительнотканного компонента в сочетании с уменьшением костных элементов в описываемом механизме увеличивает степень его управляемости и обеспечивает более тонкую регулировку влияния на нижнюю челюсть сокращения LO и/или DO (манёвренность). Особенно значительного развития эта тенденция достигает у многих иглобрюхообразных (Tetraodontiformes). Так, у *B. vetula* interoperculum редуцировано до тонкого костного стебелька, а протяжённость толстой связки, соединяющей interoperculum с крошечной operculum превышает длину обеих этих костей (Winterbottom, 1973; Tyler, 1980; Turingan, 1994). Подобное строение interoperculum имеется у *Canthigaster rostrata* (Tyler, 1980), *M. mola* (Gregory, Raven, 1934), некоторых представителей Bythitidae (Howes, 1992). Редуцированное interoperculum *B. vetula* фактически освобождается от участия в процессе всасывания насоса жаберной полости и становится анатомическим продолжением lig. interoperculo-operculare (Turingan, Wainwright, 1993). Также хорошо дифференцированная связка между interoperculum и operculum возникает у *Simenchelys parasitica* (Eagderi et al., 2016), *Hoplunnis punctata* (Eagderi, 2010) и *Ateleopus japonicus* (Sasaki et al., 2006). У *Pervagor melanocephalus* на основе ADD NYO развивается m. retractor interoperculi. Его сокращение выполняет подтягивание interoperculum вверх и назад к праеоперкулуму и тем самым способствует увеличению эффективности работы механизма LO (Winterbottom, 1973).

Отсутствие lig. interoperculo-mandibulare свойственно некоторым Lophiiformes, например Gigantactinidae (Bertelsen et al., 1981; Pietsch, Orr, 2007), а также Loricariidae (Schaefer, Lauder, 1986; Geerinckx et al., 2007). У последней группы рыб утрата механизма LO вероятно обусловлена ограничением амплитуды отведения dentale ввиду присасывания животного к субстрату. Таким образом, специализация к всасыванию не всегда сопровождается наличием обособленного механизма LO. Так, потеря самостоятельности этой передаточной системы имеет место у *Syngnathus acus*, адаптированного к всасыванию планктона (Branch, 1966).

Вариация строения и функционирования жаберной крышки

Розен и Паттерсон (Rosen, Patterson, 1969) отмечают, что у многих Acanthopterygii самой

крупной костью жаберной крышки является operculum. У Paracanthopterygii в связи с пространственным в этой группе дорсовентральным уплощением головы и снижением объёма жаберной полости размер остроугольного operculum уменьшен. Взамен этой кости основную долю жаберной крышки у Paracanthopterygii может формировать крупное suboperculum, которое часто отличается тонкой мембранной структурой, придающей ей гибкость и эластичность (Parmentier et al., 1998). Так, величина suboperculum превышает размер operculum у *Porichthys notatus* (Gosline, 1989), некоторых Macrouridae (McLellan, 1976), Batrachoididae (Greenfield et al., 2008) и *Dibranchius atlanticus* (Pietsch, 1981). Acanthomorpha характеризуются более изменчивой формой operculum в сравнении с остальными представителями Teleostei (Kimmel et al., 2017). У некоторых видов Teleostei наблюдается разрастание или, наоборот, редукция отдельных костей жаберной крышки. Величина жаберной крышки относительно размера нейрокраниума среди представителей Teleostei может варьировать от крупной (1) до маленькой (2), в основном в зависимости от экологии питания вида. Между этими двумя экстремумами располагается непрерывная череда видов рыб с жаберной крышкой умеренного размера. Такое устройство жаберной крышки Teleostei обычно свидетельствует о возможности сочетания нескольких способов питания, например укуса и всасывания.

1. Крупной и широкой жаберной крышкой часто обладают виды, захватывающие добычу путём быстрого и объёмного всасывания: они осуществляют это действие посредством скоростной работы жаберной полости (рис. 2а). Их LO, DO и АО хорошо дифференцированы (Winterbottom, 1973). Жаберные отверстия от умеренно широких (Grande, Poyato-Ariza, 2010; Ghasemzadehm, 2016) до уменьшенных (Kindred, 1921; Branch, 1966; Pietsch, 1989; Bergert, Wainwright, 1997). Описываемое строение жаберной крышки характерно, в частности, для представителей Leptoscopidae, некоторых Percophidae, *Ammodytes personatus* (Odani, Imamura, 2011), *S. acus* (Branch, 1966), Uranoscopidae (Vilasri, 2013) и некоторых Gymnotiformes (Albert et al., 2005). Так, широкими operculum и suboperculum обладает *Orthosternarchus tamandua*. Последний radius branchiostegi этого вида обладает чрезвычайно обширной площадью поверхности, фактически играя роль дополнительной кости в жаберной крышке (Hilton et al., 2007). Подобное устройство некоторых radii характерно для

Apteronotus bonapartii (Hilton, Fernandes, 2017) и *Platyurosternarchus* (De Santana, Vari, 2009). У некоторых Gymnotiformes широкая жаберная крышка дополняется срастанием жаберных мембран в области isthmus в единую структуру, что способствует формированию суженных дыхательных отверстий. Описываемые морфологические признаки помогают избежать засорения жаберной полости при питании бентосом (Lundberg et al., 1996). Стоит отметить, что обладание небольшими жаберными отверстиями (с их просветом менее чем 38.5% длины головы) редко свойственно Teleostei, обитающим в пелагиали, в частности представителям клады Percomorpha. Высокие уровни активности и газообмена, характерные для скоростных пловцов, не могут быть поддержаны низкой пропускной способностью малых дыхательных отверстий. Имеются сведения о том, что среди Teleostei различные варианты сокращения протяжённости жаберных щелей являются весьма распространёнными и возникают независимо у нескольких неродственных примитивных и продвинутых таксонов (Farina et al., 2015).

2. Основной причиной уменьшения размера и/или степени развития жаберной крышки следует считать адаптацию аппарата питания к использованию укуса и/или броска челюстями/телом в качестве ведущего способа кормодобывания (рис. 2б). При этом широкая дыхательная щель

(Regan, 1911) снижает герметичность жаберной полости и тем самым уменьшает производительность работы её насоса. Обладание таким вариантом устройства жаберной крышки делает использование ею всасывания при захвате добычи малоэффективным или невозможным. Описываемая конструкция жаберной крышки имеется, в частности, у *Cyclothone* (Günther, Deckert, 1953), *Engraulis encrasicolus*, *Coilias nasus* (Ridewood, 1904), *Tactostoma macropus*, *Grammatostomias dentatus*, *Stomias lampropeltis* (Fink, 1985), *Bathysaurus ferox* (Konstantinidis, Johnson, 2016) и *Anotopterus vorax* (Воскобойникова, Назаркин, 2017). Одной из причин слабого развития и низкой степени окостенения костей жаберной крышки у Giganturidae (Konstantinidis, Johnson, 2016), помимо вышеперечисленных, вероятно, является снижение скорости метаболизма и соответственно интенсивности дыхания в связи с малоподвижным образом жизни в условиях глубоководной окружающей среды.

У видов с малой жаберной крышкой, использующих варианты укуса в качестве основного способа захвата добычи, функции LO и/или DO часто угнетены из-за ограничения пространства для их сокращения вследствие гипертрофии АМ, накладывающегося на них сверху (Parmentier et al., 1998). Такой вариант конструкции жаберной крышки имеется, в частности, у видов семейства Carapidae. Строение их нижней челюсти

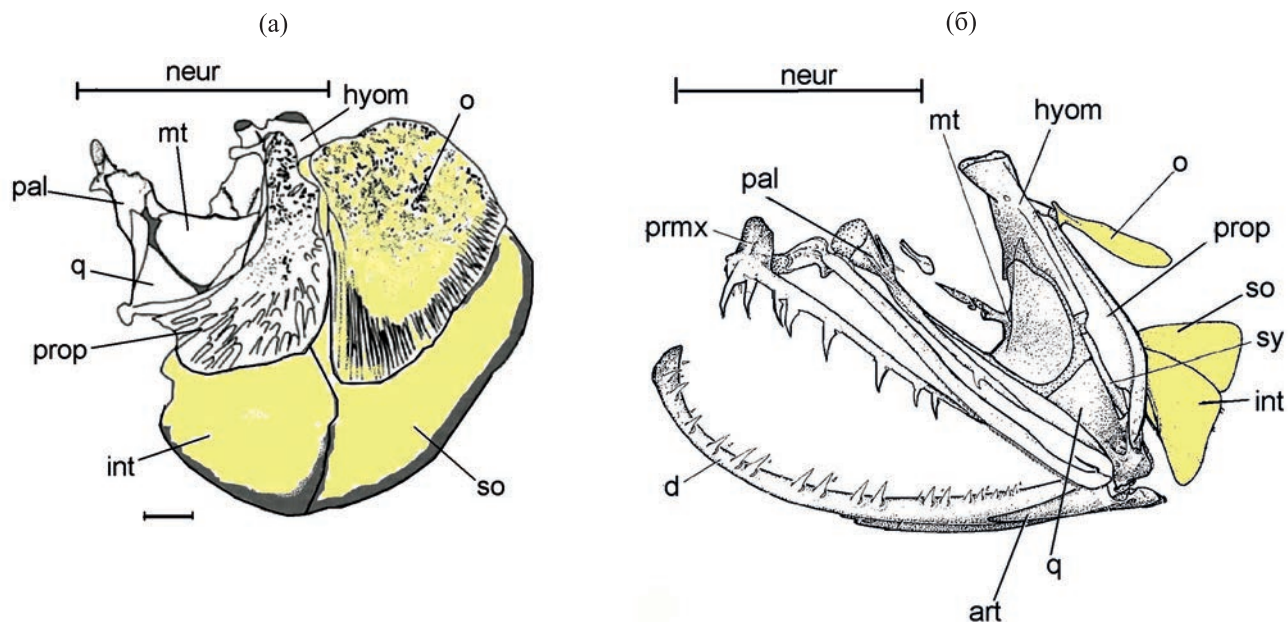


Рис. 2. Вариация размера костей, составляющих жаберную крышку у Teleostei (в сравнении с длиной нейрокраниума): а – крупная и широкая жаберная крышка звездочёта *Ichthyoscopus lebeck* (по: Vilasri, 2013. Рисунок опубликован с разрешения School of Fisheries Sciences, Hokkaido University); б – чрезвычайно малая жаберная крышка стомии *Stomias lampropeltis* (по: Fink, 1985. Рисунок использован с разрешения Museum of Zoology University of Michigan). Масштаб: а – 1 см.

свидетельствует об использовании ими традиционного, среднего по силе, укуса (Westneat, 2004). Характерные для них низкая степень окостенения (мягкость) костей жаберной крышки и слабое соединение между ними обусловлены приспособленностью *Sarapidae* к проникновению внутрь тела хозяина (Parmentier et al., 1998). Так, у *O. fowleri* operculum и suboperculum настолько малы, что их размер сопоставим с размером крупных клыков на передних челюстях этой рыбы. Фактическое отсутствие жаберной крышки (Parmentier et al., 2000) связано с миниатюрностью этого представителя, а также с использованием им для дыхания потока воды, создаваемого внутри организма хозяина, в котором живёт этот комменсал. У многих видов *Tetraodontiformes*, использующих разгрызающий укус (Turingan, 1994; Westneat, 2004), жаберная крышка овальной формы чрезвычайно редуцирована (Winterbottom, 1974).

У некоторых форм *Teleostei* сокращение размера жаберной крышки связано с доминированием использования при всасывании добычи полости вторичных передних челюстей (бросок челюстей) и/или ротовой полости. Роль жаберной полости снижена. Так, выдвижение вторичной верхней челюсти обуславливает уменьшение operculum и suboperculum у некоторых *Scorpaenoidei* (Ishida, 1994), *Acanthonus* (Howes, 1992), отдельных *Macrouridae* (McLellan, 1976), *Pegasus* (Pietsch, 1978a) и *Luciocephalus pulcher* (Liem, 1967). Значительная роль выдвигающегося максиллярного аппарата и гиоида в питании всасыванием *A. japonicus* способствует уменьшению площади костей её жаберной полости (Sasaki et al., 2006). Доминирование роли ротовой полости в осуществлении заглатывания обуславливает полное отсутствие жаберной крышки и radii branchiostegii у *Saccopharynx ampullaceus* и *Eurypharynx pelicanoides* (Tchernavin, 1947). Преобладание значения ротовой полости в питании объясняет малый размер жаберной крышки *Stylephorus chordatus* (Regan, 1924; Pietsch, 1978b). Использование опускания аппарата гиоида при всасывании способствует небольшой величине operculum у ряда *Siluriformes* (Devaere et al., 2001; Birindelli, 2014) и некоторых *Lophiiformes* (Pietsch, 1972). Малый размер жаберной крышки отмечен у *Thaumatichthys*, для которого характерен уникальный механизм броска вторичных верхних челюстей — выдвижение праемахилляре в поперечной плоскости. После захвата верхней челюстью добычи она подвергается укусу со стороны нижней (Bertelsen, Struhsaker, 1977).

У части видов *Teleostei*, обладающих некрупной жаберной крышкой, форма operculum ме-

няется на вилкообразную с глубокой вырезкой (рис. 3а) (Field, 1966; Pietsch, 1981; Farina, Bemis, 2016). Часть пластинки этой кости может дробиться на мягкие выросты (рис. 3б) (Bertelsen, Struhsaker, 1977). Эти преобразования развиваются для увеличения свободной поверхности при размещении соединительнотканного и мускульного компонентов. У отдельных представителей часть или всё operculum и/или другие кости жаберной крышки демонстрируют слабое окостенение или не окостеневают. Благодаря обширному обслуживанию НЮО эти кости жаберной крышки формируют “подвижный клапан” (Travers, 1984), способствующий увеличению герметичности жаберной полости, например у *Mastacembelidae* и *Synbranchidae* (Britz, 1996). Описываемая мягкая конструкция наружной стенки жаберной полости главным образом обусловлена использованием особью медленного всасывания воды посредством функционирования данного пространства. В отличие от этого особи с крупной хорошо окостеневающей жаберной крышкой применяют быстрое и объёмное классическое всасывание оперкулярной полостью (Turingan, Wainwright, 1993; Farina, Bemis, 2016).

Виды с узкой, вертикально вытянутой жаберной крышкой умеренного размера, как у *Hydrolycus scomberoides*, *Rhaphiodon vulpinus* (Nelson, 1949; Howes, 1976), *Diplophos* (Fink, Weitzman, 1982), *Osteoglossum bicirrhosum* (Громова и др., 2017), *Malacosteus*, *Leptostomias gladiator* и *Bathophilus pawneeii* (Fink, 1985), часто используют быстрый несиловой укус (Westneat, 2004) или бросок телом (Konow, Bellwood, 2005) при ловле добычи. Вытянутое, узкое operculum, тянущееся параллельно подвесочной кости, имеется у *Bathytrophops marionae* и *Bathymicrops regis* (Sulak, 1977). Эти представители не используют всасывание во время ловли жертвы, так как не имеют сильно развитой жаберной полости. Описываемая форма жаберной крышки позволяет перечисленным видам осуществлять быстрые, несиловые смещения operculum посредством сокращения LO.

Переориентация элементов жаберной крышки и бранхиостегальных лучей

У некоторых таксонов *Teleostei* имеет место переориентация жаберной крышки по отношению к её расположению относительно нейрокраниума у генерализованных представителей (рис. 1). Так, удивительную модификацию размещения костей жаберной крышки демонстрирует *Anacanthus barbatus*. Его operculum,

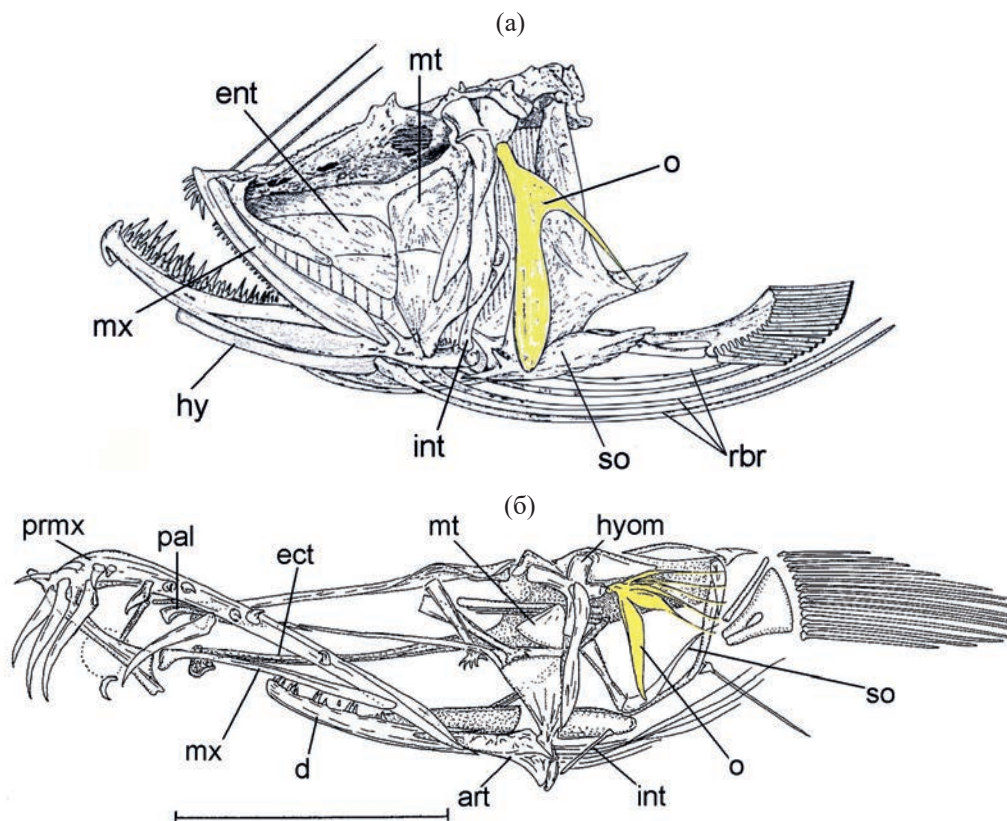


Рис. 3. Разнообразие формы operculum у представителей Teleostei: а – вилкообразное с вентральной вырезкой operculum удильщика *Lophius americanus* (по: Farina, Bemis, 2016); б – часть пластинки operculum тауматихтуса *Thaumichthys binghami* дробится на мягкие, слабо окостеневающие выросты (по: Bertelsen, Struhsaker, 1977. Рисунок использован с разрешения Natural History Museum of Denmark). Масштаб: б – 1 см.

suboperculum, interoperculum и radii branchiostegii значительно сдвинуты вперёд и вниз под глаз рыбы (Winterbottom, 1974). Столь драматичные изменения строения жаберной крышки, по-видимому, являются следствием значительного удлинения рыла животного с целью точечного захвата кормовых объектов. У *B. marionae* и *B. regis* operculum имеет необычную ориентацию: оно расположено над подвесочной костью, а не позади неё, и смещено каудально относительно нейрокраниума (рис. 4) (Sulak, 1977). Такое специфическое положение operculum, вероятно, связано с необходимостью увеличения протяжённости ротовой щели для быстрого укуса крупной добычи.

У некоторых представителей Teleostei наблюдается тенденция смещения костных элементов небольшой по размеру жаберной крышки и/или radii branchiostegii в *вентральном направлении* относительно нейрокраниума (в отличие от генерализованного варианта размещения) (Winterbottom, 1973; Gosline, 1989; Turingan, Wainwright, 1993; Eagderi et al., 2016). При этом

накачивание воды в жаберную полость осуществляется преимущественно путём расширения нижнего отдела головы рыбы (Turingan, 1994). Часто это происходит при опускания вниз аппарата гиоида (Gregory, Raven, 1934; Wainwright et al., 1995). В рамках описываемой тенденции виды Tetraodontidae, Diodontidae и Molidae демонстрируют значительное увеличение первого radius branchiostegi, который у них представляет собой широкую костную пластинку (Tyler, 1980). Её работа способствует расширению нижнего отдела жаберной полости, по сути дела принимая на себя функцию редуцированных костей жаберной крышки (Gabriel, 1940; Wainwright et al., 1995). Расширенный radius branchiostegi формирует шарнирный сустав с ceratohyale, его отведение осуществляет гипертрофированный ABD NYO (Wainwright et al., 1995). Крайне вентральное положение operculum относительно подвесочной кости характерно для многих Loricariidae (рис. 4) (Schaefer, Provenzano, 2008).

Одной из причин смещения костей жаберной крышки и radii branchiostegii в вентральном на-

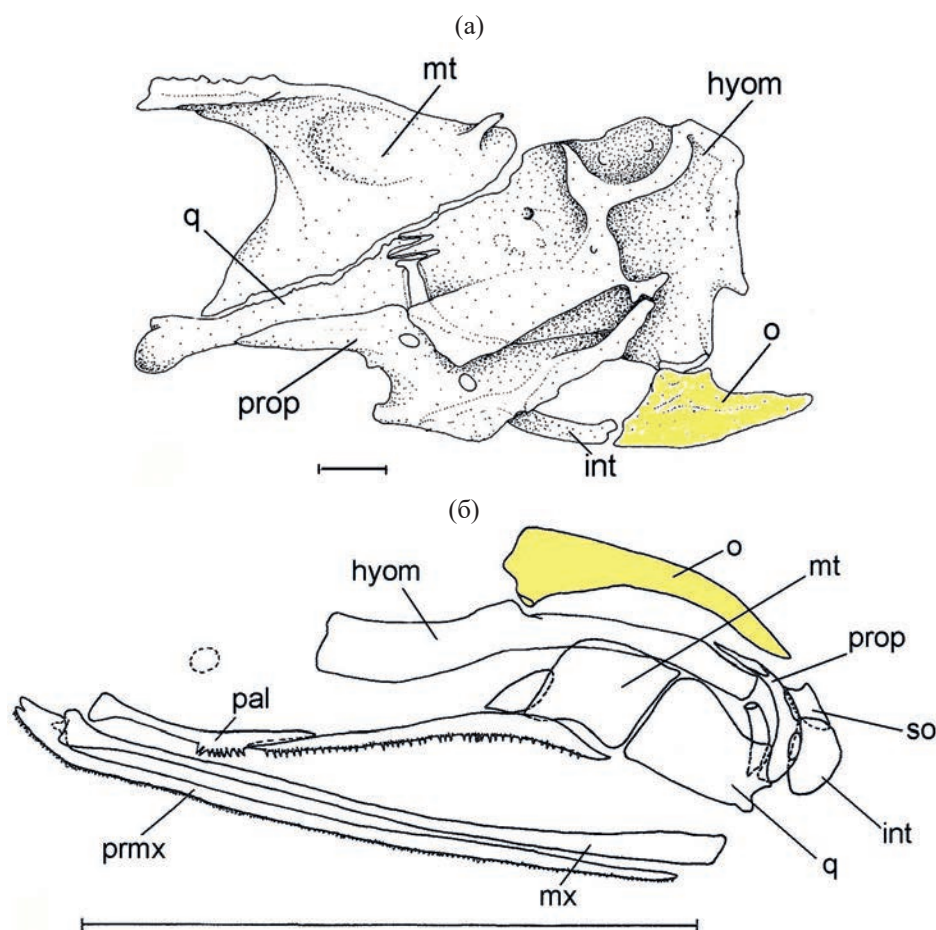


Рис. 4. Переориентация operculum относительно его расположения по отношению к нейрокраниуму у генерализованных представителей: а – вентрально ориентированное operculum литогенуса *Lithogenes wahari* (по: Schaefer, Provenzano, 2008), б – смещённое дорсокаудально operculum батимикропса *Bathymicrops regis* (по: Sulak, 1977. Рисунок использован с разрешения Natural History Museum of Denmark). Масштаб: 1 см.

правлении является преимущественное использование донного образа жизни и/или зарывания в грунт. Это имеет место у Anguilliformes (Eagderi, 2010), *Sternarchorhynchus* (Marrero, Winemillar, 1993), многих Clariidae (Devaere et al., 2001; Adriaens et al., 2001), Mastacembeloidei (Travers, 1984). В основе этой тенденции лежит принцип функционирования жаберной полости, описанный для *Trichodon trichodon* и Uranoscopidae (MacDonald, 2015). У указанных представителей силовое выталкивание жидкости посредством жаберных крышек в направлении вниз, под голову рыбы, способствует облегчению закапывания в грунт. Сдвиг назад и вниз дыхательных щелей на голове у *S. parasitica*, *A. allardicei* и *G. prasinus* может быть полезен для избежания засорения органов дыхания при нахождении рыбы внутри тела жертвы. Эта морфологическая адаптация конвергентно напоминает решение, используемое миксинами Myxinidae (Strahan, 1962).

Вариация строения и функционирования бранхиостегальных лучей. Формирование мускульной жаберной крышки

Radii branchiostegii у Teleostei (рис. 1) значительно варьируют по длине, форме и площади поперечного сечения. Большое число длинных radii увеличивает эффективность всасывания корма жаберной полостью, вследствие удлинения передневентральной части свободного клапана жаберной крышки (Baglioni, 1907; Hughes, 1960; Liem, 1970; Britz, Kottelat, 2003). За счёт сокращения *m. sternohyoideus* при всасывании область *isthmus* рыбы смещается назад, открывая нижнюю область жаберной полости и создавая угрозу её герметичности. Более широкий по площади клапан лучше перекрывает это открытое пространство. Radii branchiostegii при этом действуют на манер раскрывающегося веера (Gosline, 1973; Devaere et al., 2001; Sasaki et al., 2006). Также росту эффективности всасы-

вания способствует увеличение площади поверхности radii в направлении спереди назад у ряда видов Teleostei (Nelson, 1970; Matsuoka, 1997). У примитивных таксонов короткие radii branchiostegii могут иметься в большом количестве как, например, у некоторых видов Aulopiformes (Baldwin, Johnson, 1996) и Stomiidae (Fink, 1985). У представителей этих систематических подразделений рыб они прикрепляются не только к ериhyale и ceratohyale, но и к hypohyale ventrale. У сёмги *Salmo salar* многочисленные широкие radii branchiostegii имеют малую длину и расположены плотным рядом, напоминая таковые у ранних Palaeonisciformes (McAllister, 1968). Они не могут создавать большой перепад давления, необходимый для засасывания добычи, свойственный Neoteleostei. Эти короткие элементы не обеспечивают хорошую герметичность жаберной полости. Стоит отметить, что среди различных групп низших Teleostei часто происходит конвергентное уменьшение числа radii branchiostegii. Так, у Characidae (Sidlauskas, Vari, 2008), Gymnotidae и Cyprinidae, как правило, три–пять radii (Gosline, 1973). Виды Siluriformes, у которых череп в большей степени характеризуется дорсовентральным уплощением в сравнении с более генерализованными представителями этого отряда, имеют сокращённое число radii (Gosline, 1973). Radii branchiostegii часто редуцируются у глубоководных форм Teleostei (McAllister, 1968; Farina et al., 2015) в рамках тенденции к облегчению скелета животного для увеличения плавучести. Стоит отметить, что общее число radii branchiostegii, как и места их причленения к гиоиду, могут варьировать между отдельными особями одного вида Teleostei, как это происходит у разноразмерных индивидов *Elops*. Число radii также может изменяться в процессе роста особи и различаться между контралатеральными сторонами головы одной рыбы, в частности у Siluroidea (Arratia, Schultze, 1990).

У некоторых неродственных таксонов Teleostei наблюдается увеличение размера, рост числа и интенсификация функционирования radii branchiostegii. Во многих случаях это сопровождается уменьшением или даже значительной редукцией размера жаберных костей (Gregory, 1933; Gosline, 1951, 1989; Field, 1966; Winterbottom, 1973; Tyler, 1980; Turingan, Wainwright, 1993; Sasaki et al., 2006). Так, число тонких radii на одной стороне (левой или правой) гиоидной дуги у Ophichthidae достигает 32 (Gosline, 1951). Удлинение radii branchiostegii у Teleostei способствует увеличению пространства жаберной полости (Farina, Bemis, 2016). При этом размер жаберных

щелей часто уменьшен (Wainwright et al., 1995). Кроме того, они могут смещаться значительно каудальнее задней границы жаберной крышки, во многих случаях располагаясь у основания грудных плавников (Tyler, 1980). Таким образом, у форм описываемой категории имеет место формирование разросшейся наружной *мышцельной стенки* жаберной полости (Elshoud, 1986) (см. ниже). Ведущее значение в изменении объёма этого пространства принадлежит гипертрофированным, сложно устроенным ADD NYO, ABD NYO и другим дифференцирующимся на их основе мышцам (в частности, m. hyohyoideus inferioris и m. hyohyoideus superior). Эти мышцы натянута на эластичный, гибкий каркас radii branchiostegii (Gregory, 1933; Gosline, 1989; Ishida, 1994; Britz, 1996). В такой системе за расширение жаберной полости ответственны ABD NYO. ADD NYO функционируют в качестве её констрикторов (Winterbottom, 1973). Они осуществляют принудительное изменение её объёма и, по сути, воспроизводят устройство жаберных мешков катрана *Squalus acanthias* (Держинский, 2005). Таким образом, у Teleostei вышеописанных форм имеет место значительное разрастание бранхиостеральных мембран (клапанов) (Gregory, 1933; Ishida, 1994; Eagderi et al., 2016). Разросшиеся NYO не только осуществляют контакт radii друг с другом, но также выполняют их крепление к гиоиду, cleithrum, аппарату глоточных челюстей и другим частям черепа рыбы, а также к соседним мускулам (помимо прикрепления к костям жаберной крышки) (Winterbottom, 1973). Так, у представителей Tetraodontiformes NYO могут соединяться при помощи фасции с m. sternohyoideus и m. sternobranchialis, например у Balistidae; с m. pharyngoclavicularis internus — у Diodontidae; или прикрепляться к m. obliquus inferioris, как у *Lagocephalus lunaris*. У последнего вида ADD NYO сливаются с m. levator branchialis 4 (Winterbottom, 1973, 1974). У Diodontidae ADD NYO мускульной стенки жаберной полости сильно гипертрофированы: их волокна приобретают прикрепление на нейрокраниуме (с pteroticum) и подвесочной кости (Winterbottom, 1973). У *M. mola* NYO прирастают к переднему краю cleithrum, поэтому вместо широкой жаберной щели у животного формируются лишь маленькие дыхательные отверстия. Интересно, что открыванию дыхательных отверстий способствует приведение нижней челюсти путём сокращения АМ. Сокращение этого мускула подтягивает interoperculum вперёд, заставляя operculum смещаться передневентрально, воспроизводя работу механизма LO “наоборот” (Gregory, Raven, 1934).

У *Lophius americanus* ADD НУО контрлатеральных сторон головы распространяются на корпус рыбы и встречаются друг с другом дорсально на срединной линии спины животного. Здесь они соединяются между собой сухожильным промежуток (Farina, Bemis, 2016). Разросшиеся ADD НУО *M. mastacembelus* имеют обширную область прикрепления не только на всех костях жаберной крышки, но и на *m. epaxialis*, *posttemporale*, *supracleithrum* и *cleithrum* (Travers, 1984).

Яркая тенденция к формированию *мышечной жаберной крышки* проявляется у многих Anguilliformes (рис. 5) (Eagderi, 2010). Так, снижение роли уменьшенных костей жаберной крышки в сочетании со значительным удлинением *radii branchiostegii* наблюдается у *S. parasitica*. Протяжённость *radii* этого вида намного превосходит размер *operculum*: их верхние концы достигают уровня позвоночного столба (Eagderi et al., 2016). Подобной конструкцией жаберной крышки обладает *P. macrurus* и *Moringua edwardsi* (Eagderi, 2010). У многих Anguilliformes жаберные мембраны обеих сторон головы могут срастаться между собой вентрально в единую структуру. При этом формируется герметичный “мешок”, который покрывает всю жаберную полость животного. Дыхание рыбы представляет собой процесс принудительной вентиляции этого “мешка” путём сокращения его мышечной стенки (перистальтика). Мускулатура “мешка” в основном составлена гипертрофированными НУО *superior* и *inferior*. Разрастание НУО может

обуславливать их крепление к горизонтальной септе между *m. epaxialis* и *m. hypaxialis* (Eagderi, 2010). В связи с рассмотрением особенностей строения висцерального аппарата Anguilliformes (Eagderi, 2010) мы не можем согласиться с мнением Хьюгеса (Hughes, 1960) о том, что дыхание особей этого таксона осуществляется при помощи доминирования работы “силового насоса” негерметичной ротовой полости. Вышеуказанное устройство мускульной жаберной крышки также характерно и для Clariidae, например для *Channallabes apus*. У этого вида одной из причин значительного уменьшения *operculum*, вероятно, является дыхание атмосферным воздухом (Devaere et al., 2001). О наличии мускульного оперкулярного насоса у Muraenidae сообщает Грегори (Gregory, 1933). У Batrachoididae (Greenfield et al., 2008), а также у некоторых Lophiiformes, например *Tetrabrachium ocellatum*, *Abantennarius sanguineus* (Pietsch, 1981) или *Centrophryne spinulosa* (Pietsch, 1972), согласно конструкции их черепа имеет место подобное устройство наружной стенки жаберной полости. Аппарат *radii branchiostegii* играет ведущую роль в работе жаберной полости при раздувании во время опасности у *Chilomycterus schoepfi* (Wainwright et al., 1995).

В рамках механизма *мышечной жаберной крышки* гипертрофия и увеличение плеч мио-векторов LO, DO и AO (Gosline, 1983; Wainwright et al., 1995; Devaere et al., 2001; Eagderi, 2010) позволяют осуществлять более силовые смещения

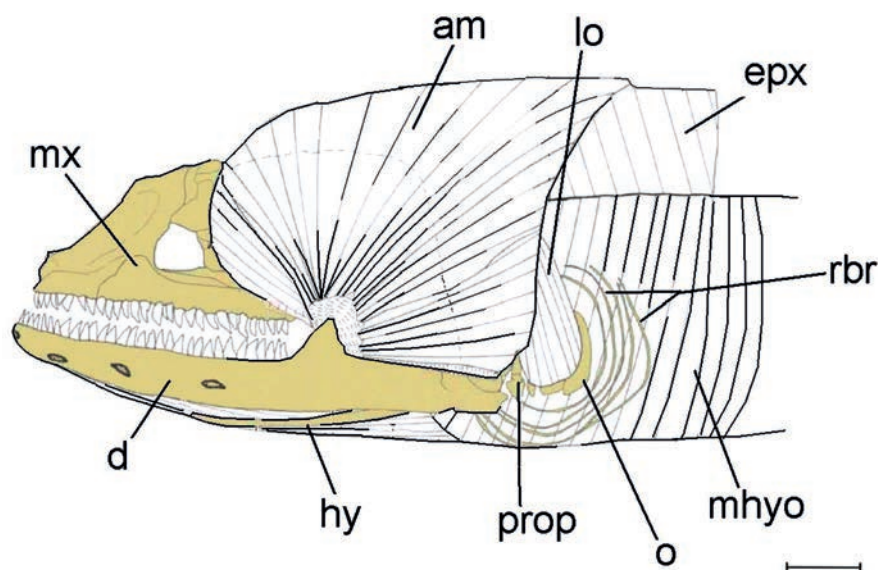


Рис. 5. Мышечная жаберная крышка мурены *Anarchias allardicei* (по: Eagderi, 2010), сформированная разросшимися мышечным “мешком” *mm. hyohyoidei*, которые обслуживают *branchiostegialные* лучи: *am* – *m. adductor mandibulae*, *epx* – *m. epaxialis*, *mhyo* – *mm. hyohyoidei*; ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: 1 мм.

operculum в сочетании с их большей манёвренностью. В сравнении с этим вариантом движения operculum генерализованных форм Teleostei характеризуются большей универсальностью и однотипностью. По крайней мере, у части видов из описываемой категории – с укрупнёнными мышцами жаберной крышки – присутствует крупный ретроартикулярный отросток нижней челюсти (Eagderi, 2010). Его наличие свидетельствует о силовом открывании dentale посредством механизма LO. Преимуществом мускульной стенки жаберной полости является её самостоятельная способность эффективно освобождаться от нежелательных фрагментов корма и/или донного субстрата, вблизи которого часто обитают виды с подобным устройством головы. Мускульная стенка жаберной полости в фазе своего сокращения может прилегать к жаберным дугам значительно плотнее, чем негнущаяся костная жаберная крышка. Потому рыбы, обладающие мускульной жаберной крышкой, могут гораздо эффективнее использовать объём пространства жаберной полости как во время дыхания, так и при питании особи, делая процесс всасывания более производительным. Последнее особенно важно для представителей, живущих у дна, внутри грунта или на большой глубине со сниженным содержанием кислорода в воде. Потребление бентоса и/или закапывание в субстрат во многих случаях способствует попаданию в жаберную полость нежелательных частиц, которые могут быть эффективно удалены из этого пространства путём энергичной перистальтики мускулатуры её наружной стенки (Gosline, 1971; Smith, 1989). Уменьшению количества осадка и/или детрита (содержащегося в воде или вблизи грунта), попадающего в жаберную полость, также способствует наличие сокращённых жаберных отверстий (De Schepper et al., 2005; Eagderi, 2010).

Разнообразие использования аппарата жаберной полости

У многих представителей Teleostei жаберная крышка и/или *radii branchiostegii* принимают участие не только в процессах дыхания и питания.

У отдельных форм Teleostei жаберная крышка вносит вклад в *передвижение* и/или *фиксацию* животного относительно опоры. Значительная модификация operculum и interoperculum характерна для некоторых видов Trichomycteridae, например для *Trichomycterus dali* (Rizzato et al., 2011). *Vandellia* использует для локомоции и прикрепления внутри тела рыбы-хозяина видоизменённую поднимающуюся operculum и шип

interoperculum (Adriaens, 2003). У самцов *Kneria* на наружной поверхности operculum образуется оперкулярная чашечка круглой формы. Operculum и оперкулярная чашечка составлены преимущественно из соединительной ткани с поверхностными кератиновыми папиллами и гребнями. Существует предположение о том, что подобная специфическая жаберная крышка у самцов *Kneria* функционирует как присоска, которая помогает им прикрепляться к камням в быстро текущих водоёмах или к самке во время размножения (Grande, Poyato-Ariza, 2010). Отдельные виды Teleostei используют свои ограниченные дыхательные отверстия для реактивного плавания, например Antennariidae. Эти животные применяют работу мускульного респираторного мешка и сифоноподобного маленького дыхательного отверстия для создания силового потока выдыхаемой жидкости для медленного перемещения в толще водяного столба (Fish, 1987). Некоторые Diodontidae совмещают высокоскоростное выбрасывание воды из дыхательных отверстий с быстрыми движениями плавников и тела в ходе быстрого ускользания от хищника (escape mechanism) (Breder, 1924). Использование жаберной крышки для наземной локомоции присутствует у *Anabas testudineus* (Liem, 1987). В отличие от других Teleostei, у *A. testudineus* operculum и suboperculum прочно не соединены друг с другом в единую костную пластину. Они сочленены между собой шарнирно-качательно и могут двигаться отдельно друг от друга. Эти две кости снабжены острыми шипами для закоривания в субстрате во время движения по суше. При этом operculum рыбы отводится латерально гораздо дальше, чем у неспециализированных Teleostei. Максимальная скорость перемещения, наблюдаемая у данного вида на земле, составляет 1.8 длины его тела в секунду (Davenport, Matin, 1990).

Исключительно *защитную роль* выполняет маленькое operculum у *P. notatus*. Сокращение крупных в сравнении с вышеуказанной костью DO, LO и AO осуществляет ориентацию большого шипа operculum в сторону потенциального врага (Gosline, 1989). Перемещения модифицированного operculum Loricariidae обеспечивают работу защитного механизма, который включает поднятие пучка увеличенных щёчных одонтоидов в направлении противника. Сустав operculum с подвесочной костью сильно видоизменён, будучи удлинённым и ориентированным в продольной оси (горизонтально) (Geerinckx, Adriaens, 2006; Schaefer, Provenzano, 2008).

Самцы некоторых видов Teleostei используют свою ярко окрашенную бранхиостегальную мембрану для привлечения самок (Semler, 1971; Ragland, Fischer, 1987). Кроме того, они могут сигнализировать ею в процессе агрессивной демонстрации самцам своего вида, вторгающимся на их территорию. Такое поведение свойственно *Betta splendens* или *Chaenopsis alepidota* (Baerends, Baerends-Van Roon, 1950).

В литературе описан способ воспроизводства звуковых сигналов у Gobiidae, согласно которому звуки генерируются при помощи силового выбрасывания воды через маленькие дыхательные отверстия из-под жаберных крышек (гидродинамический механизм) (Parmentier et al., 2013).

Первые radii branchiostegii Mullidae приобретают повышенную подвижность и поддерживают гиоидные усики, которые рыба использует для осязания добычи, а также для копания дна при поиске корма (Gosline, 1984). Стоит отметить, что у личинок барабулевых все radii branchiostegii имеют расположение, характерное для генерализованных Teleostei. Однако в ходе онтогенеза первый radius, формирующий скелетную поддержку подбородочного усика, смещается вперёд вдоль гиоида и заметно отделяется от остальных radii (Gosline, 1984). Описываемые модифицированные radii branchiostegii формируют шаровидные суставы с передним концом ceratohyale. Каждый из двух гиоидных усиков несёт многочисленные сенсорные органы, снабжён своей собственной мускулатурой и может функционировать независимо от усика контралатеральной стороны головы. Относительно гиоида усик может двигаться за счёт мускулов протрактора и ретрактора, сформированных из модифицированных НУО (Winterbottom, 1973). Кроме того, усик может перемещаться совместно с гиоидом, опускаясь при помощи сокращения m. sternohyoideus и поднимаясь посредством активности m. geniohyoideus (Gosline, 1984). Гиоидные усики *Polymixia* развиваются независимо от таковых у Mullidae. Каждый из двух усиков *Polymixia* поддерживают три модифицированных radii branchiostegii (Starks, 1904). Область прикрепления этих трёх radii так же, как и у барабулевых, значительно смещена вдоль гиоида роstralно: усик подвижно сочленяется с нижней поверхностью hyohyale ventrale и способен к поворотам в этом суставе (Gosline, 1984).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У Teleostei можно выделить два противоположных устройства латеральной стенки жабер-

ной полости: 1) обладание широкой негнушейся жаберной крышкой, составленной жёсткими костными структурами, или же 2) присутствие мягкой, упругой, преимущественно мускульной наружной стенки жаберной полости, скелетную конструкцию которой формируют гибкие radii branchiostegii. В последнем случае radii берут на себя роль сокращённых жаберных костей, создавая функционально иную разновидность латеральной стенки жаберной полости. Форма operculum может меняться с целью размещения в наружной стенке жаберной полости соединительнотканного и мускульного компонентов. Развитие первого или второго из вышеописанных вариантов строения стенки жаберной полости может происходить конвергентно в рамках различных таксонов Teleostei как примитивных, так и продвинутых, и напрямую не связано с их систематическим положением. У донных или глубоководных особей Teleostei обладание мускульной стенкой жаберной полости даёт возможность более эффективно использовать объём жаберного пространства. На ряде примеров было показано, что строение жаберной крышки и radii branchiostegii тесно взаимосвязано с особенностями их работы в механизме черепа рыб. Основное влияние на конструкцию жаберной крышки и radii branchiostegii оказывают способы пищедобывания вида. Представители Teleostei, использующие разновидности укуса во время захвата добычи, демонстрируют большее разнообразие конструкции жаберной крышки, нежели полагающиеся на всасывание, главным образом путём работы жаберной полости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсуков В. В. 1959. Семейство зубаток (Anarhichadidae) // Фауна СССР. Рыбы. Т. 5. Вып. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 173 с.
- Воскобойникова О. С. 2015. Сравнительная остеология *Bathylutichthys balushkini* и родственные отношения семейства Bathylutichthyidae (Cottoidei) // Вopr. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 251–259.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215030194>
- Воскобойникова О. С., Кудрявцева О. Ю. 2014. Развитие костного скелета в онтогенезе пинагора *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae, Scorpaeniformes) // Там же. Т. 54. № 3. С. 251–260.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214030163>
- Воскобойникова О. С., Назаркин М. В. 2017. Остеология южноокеанского кинжалозуба *Anotopterus vorax* и положение рода *Anotopterus* в отряде Aulopiformes // Там же. Т. 57. № 1. С. 4–14.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217010167>

- Громова Е. С., Махотин В. В. 2020. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* (Scaridae) // Там же. Т. 60. № 2. Р. 137–164.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220010075>
- Громова Е. С., Держинский Ф. Я., Махотин В. В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Там же. Т. 57. № 4. С. 379–392.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217040038>
- Держинский Ф. Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ, 155 с.
- Держинский Ф. Я. 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект Пресс, 304 с.
- Держинский Ф. Я., Васильев Б. Д., Малахов В. В. 2013. Зоология позвоночных. М.: Академия, 460 с.
- Кузнецов Ю. К. 2007. Описание мышечной системы верхохвоста *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 621–641.
- Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1. М.: Мир, 279 с.
- Прокофьев А. М. 2007. Остеология *Bathysphyraenops simplex* и диагноз семейства Howellidae (Perciformes: Percoidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 601–614.
- Шаховской И. Б. 2004. Строение черепа летучей рыбы *Cheilopogon papilio* (Echocetidae) // Там же. Т. 44. № 3. С. 332–339.
- Шаховской И. Б. 2007. Строение черепа летучей рыбы *Cheilopogon pinnatibarbatus* (Beloniformes, Echocetidae) // Там же. Т. 47. № 3. С. 284–291.
- Шелягин Д. И. 2010. Остеология галозавровых рыб (Halosauridae, Notacanthiformes) // Там же. Т. 50. № 4. С. 454–470.
- Adriaens D. 2003. Feeding mechanisms in catfishes // Catfishes. V. 1. Enfield: Sci. Publ. P. 221–248.
- Adriaens D., Aerts P., Verraes W. 2001. Ontogenetic shift in mouth opening mechanisms in a catfish (Clariidae, Siluriformes): a response to increasing functional demands // J. Morphol. V. 247. № 3. P. 197–216.
[https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200103\)247:3<197::AID-JMOR1012>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200103)247:3<197::AID-JMOR1012>3.0.CO;2-S)
- Albert J. S., Crampton W. G. R., Thorsen D. H., Lovejoy N. R. 2005. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical electric fish *Gymnotus* (Teleostei: Gymnotidae) // Syst. Biodivers. V. 2. № 4. P. 375–417.
<https://doi.org/10.1017/S1477200004001574>
- Alexander R. Mc N. 1965. Structure and function in catfish // J. Zool. V. 148. № 1. P. 88–152.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02943.x>
- Alexander R. Mc N. 1969. Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish // Ibid. V. 159. № 1. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1969.tb03067.x>
- Anker G. C. H. 1974. Morphology and kinetics of the head of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Trans. Zool. Soc. Lond. V. 32. № 5. P. 311–416.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1974.tb00030.x>
- Arratia G., Schultze H.-P. 1990. The urohyal: development and homology within osteichthyans // J. Morphol. V. 203. № 3. P. 247–282.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052030302>
- Baerends G. P., Baerends-Van Roon J. M. 1950. An introduction to the study of the ethology of the cichlid fishes // Behaviour. Suppl. 1. P. 1–243.
- Baglioni S. 1907. Der Atmungsmechanismus der Fische. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Atemrhythmus // Z. Allg. Physiol. V. 7. P. 177–282.
- Baldwin C. C., Johnson G. D. 1996. Interrelationships of *Aulopiformes* // Interrelationships of fishes. San Diego: Acad. Press. P. 355–404.
- Ballintijn C. M. 1969. Functional anatomy and movement co-ordination of the respiratory pump of the carp (*Cyprinus carpio* L.) // J. Exp. Biol. V. 50. № 3. P. 547–567.
<https://doi.org/10.1242/jeb.50.3.547>
- Bels V. L., Davenport J. 1996. A comparison of food capture and ingestion in juvenile two flatfish species, *Pleuronectes platessa* and *Limanda limanda* (Teleostei: Pleuronectiformes) // J. Fish Biol. V. 49. № 3. P. 390–401.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00036.x>
- Bergert B. A., Wainwright P. C. 1997. Morphology and kinematics of prey capture in the syngnathid fishes *Hippocampus erectus* and *Syngnathus floridae* // Mar. Biol. V. 127. № 4. P. 563–570.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s002270050046>
- Bertelsen E., Struhsaker P. J. 1977. The ceratioid fishes of the genus *Thaumatichthys*: osteology, relationships, distribution and biology // Galathea Rep. V. 14. P. 7–40.
- Bertelsen E., Pietsch W. T., Lavenberg R. J. 1981. Ceratioid anglerfishes of the family Gigantactinidae: morphology, systematics and distribution // Contrib. Sci. V. 332. P. 1–74.
<https://doi.org/https://doi.org/10.5962/p.241266>
- Birindelli J. L. O. 2014. Phylogenetic relationships of the South American *Doradoidea* (Ostariophysi: Siluriformes) // Neotrop. Ichthyol. V. 12. № 3. P. 451–564.
<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20120027>
- Bishai R. M. 1967. Cranial muscles of *Mormyrus caschive* (L.) // Anat. Anz. V. 121. № 1. P. 12–25.
- Branch G. M. 1966. Contributions to the Functional Morphology of Fishes. Pt. III. The feeding mechanism of *Syngnathus acus* Linnaeus // Zool. Afr. V. 2. № 1. P. 69–89.
<https://doi.org/10.1080/00445096.1966.11447334>
- Breder C. M., Jr. 1924. Respiration as a factor in locomotion of fishes // Am. Nat. V. 58. № 655. P. 145–155.
<https://doi.org/10.1086/279966>
- Britz R. 1996. Ontogeny of the ethmoidal region and hyopalatine arch in *Macragnathus pancalus* (Percomorpha, Mastacembeloidei), with critical remarks on Mastacembeloid inter- and intrarelationships // Am. Mus. Novit. № 3181. 18 p.
- Britz R., Kottelat M. 2003. Descriptive osteology of the family *Chaudhuriidae* (Teleostei, Synbranchiformes,

- Mastacembeloidei), with a discussion of its relationships // Ibid. № 3418. 62 p.
[https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2003\)418<0001:DOOTFC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2003)418<0001:DOOTFC>2.0.CO;2)
- Brown C. E., Muir B. S. 1970. Analysis of ram ventilation of fish gills with application to skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 27. № 9. P. 1637–1652.
<https://doi.org/10.1139/f70-184>
- Datovo A., Castro R. M. C. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi) // Zoology. V. 115. № 2. P. 84–116.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.09.008>
- Datovo A., Rizzato P. P. 2018. Evolution of the facial musculature in basal ray-finned fishes // Front. Zool. V. 15. Article 40.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1186/s12983-018-0285-6>
- Davenport J., Matin A. K. M. A. 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidea, Pisces) // J. Fish Biol. V. 37. № 1. P. 175–184.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05938.x>
- Davis J. C., Randall D. J. 1973. Gill irrigation and pressure relationships in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Fish. Res. Board Can. V. 30. № 1. P. 99–104.
<https://doi.org/10.1139/f73-013>
- De Meyer J., Goethals T., Van Wassenberg S. et al. 2018. Dimorphism throughout the European eel's life cycle: are ontogenetic changes in head shape related to dietary differences? // J. Anat. V. 233. № 3. P. 289–301.
<https://doi.org/10.1111/joa.12836>
- De Santana C. D., Vari R. P. 2009. The South American electric fish genus *Platyrosteronarchus* (Gymnotiformes: Apterodontidae) // Copeia. V. 2009. № 2. P. 233–244.
<https://doi.org/10.1643/CI-08-082>
- De Schepper N., Adriaens D., De Kegel B. 2005. *Moringua edwardsi* (Moringuidae: Anguilliformes): cranial specialization for head-first burrowing? // J. Morphol. V. 266. № 3. P. 356–368.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10383>
- De Schepper N., van Wassenbergh S. V., Adriaens D. 2008. Morphology of the jaw system in trichiurids: trade-offs between mouth closing and biting performance // Zool. J. Linn. Soc. V. 152. № 4. P. 717–736.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00348.x>
- Devaere S., Adriaens D., Verraes W., Teugels G. G. 2001. Cranial morphology of the anguilliform clariid *Channallabes apus* (Günther, 1873) (Teleostei: Siluriformes): are adaptations related to a powerful biting? // J. Zool. V. 255. № 2. P. 235–250.
<https://doi.org/10.1017/S0952836901001303>
- Diogo R. 2008. On the cephalic and pectoral girdle muscles of the deep sea fish *Alepocephalus rostratus*, with comments on the functional morphology and phylogenetic relationships of the Alepocephaloidei (Teleostei) // Anim. Biol. V. 58. № 1. P. 23–39.
<https://doi.org/10.1163/157075608X303636>
- Eagderi S. 2010. Structural diversity in the cranial musculoskeletal system in *Anguilliformes*: an evolutionary-morphological study: PhD Thesis. Ghent: Ghent Univ., 157 p.
- Eagderi S., Christiaens J., Boone M. et al. 2016. Functional morphology of the feeding apparatus in *Simenchelys parasitica* (Simenchelyinae: Synphobranchidae), an alleged parasitic eel // Copeia. V. 104. № 2. P. 421–439.
<https://doi.org/10.1643/CI-15-329>
- Elshoud G. C. A. 1986. Fish and chips. Computer models and functional morphology of fishes: PhD Thesis. Leiden: Rijksuniv., 124 p.
- Elshoud-Oldenhove M. 1979. Prey-capture in the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Percidae): a structural and functional analysis // Zoomorphologie. V. 93. № 1. P. 1–32.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF02568672>
- Evans K. M., Bernt M. J., Kolmann M. A. et al. 2018. Why the long face? Static allometry in the sexually dimorphic phenotypes of Neotropical electric fishes // Zool. J. Linn. Soc. V. 186. № 3. P. 633–649.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly076>
- Farina S. C., Bemis W. E. 2016. Functional morphology of gill ventilation of the goosefish, *Lophius americanus* (Lophiiformes: Lophiidae) // Zoology. V. 119. № 3. P. 207–215.
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2016.01.006>
- Farina S. C., Near T. J., Bemis W. E. 2015. Evolution of the branchiostegal membrane and restricted gill openings in actinopterygian fishes // J. Morphol. V. 276. № 6. P. 681–694.
<https://doi.org/10.1002/jmor.20371>
- Ferry-Graham L. A., Wainwright, P. C., Hulsey C. D., Bellwood D. R. 2001. Evolution and mechanics of long jaws in butterflyfishes (Family Chaetodontidae) // Ibid. V. 248. № 2. P. 120–143.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1024>
- Field J. G. 1966. Contributions to the functional morphology of fishes. Pt. II. The feeding mechanism of the angler-fish, *Lophius piscatorius* Linnaeus // Zool. Afr. V. 2. № 1. P. 45–67.
<https://doi.org/10.1080/00445096.1966.11447333>
- Fink W. L. 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes) // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. № 171. P. 1–127.
- Fink S. V., Fink W. L. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // Zool. J. Linn. Soc. V. 72. № 4. P. 297–353.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1981.tb01575.x>
- Fink W. L., Weitzman S. H. 1982. Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with a description of *Diplophos* // Bull. Mus. Comp. Zool. V. 150. № 2. P. 31–93.
- Fish F. E. 1987. Kinematics and power output of jet propulsion by the frogfish genus *Antennarius* (Lophiiformes: Antennariidae) // Copeia. V. 1987. № 4. P. 1046–1048.
<https://doi.org/10.2307/1445573>

- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (Eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 05/2023).
- Gabriel M. L. 1940. The inflation mechanism of *Sphoeroides maculatus* // Biol. Bull. V. 79. Program and abstracts of scientific papers: presented at the marine biological laboratory, summer of 1940. P. 372. <https://doi.org/10.1086/BBLv79n2p340>
- Geerinckx T., Adriaens D. 2006. The erectile cheek-spine apparatus in the bristlenose catfish *Ancistrus* (Loricariidae, Siluriformes), and its relation to the formation of a secondary skull roof // Zoology. V. 109. № 4. P. 287–299. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2006.04.001>
- Geerinckx T., Brunain M., Herrel A. et al. 2007. A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus* cf. *triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes) // Belg. J. Zool. V. 137. № 1. P. 47–66.
- Ghasemzadeh J. 2016. Musculoskeletal anatomy of the flathead grey mullet *Mugil cephalus* // Biology, ecology and culture of grey mullet (Mugilidae). Boca Raton: CRC Press; Taylor and Francis Group. P. 128–164. <https://doi.org/10.1201/b19927-11>
- Gosline W.A. 1951. The osteology and classification of the ophichthid eels of the Hawaiian Islands // Pac. Sci. V. 5. № 4. P. 298–320.
- Gosline W.A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. Honolulu: Univ. Press Hawaii, 208 p.
- Gosline W.A. 1973. Considerations regarding the phylogeny of cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding // Copeia. V. 1973. № 4. P. 761–776. <https://doi.org/10.2307/1443076>
- Gosline W.A. 1983. The relationships of the Mastacembelid and Synbranchid fishes // Jpn. J. Ichthyol. V. 29. № 4. P. 323–328. <https://doi.org/10.11369/jji1950.29.323>
- Gosline W.A. 1984. Structure, function, and ecology in the goatfishes (Family Mullidae) // Pac. Sci. V. 38. № 4. P. 312–323.
- Gosline W.A. 1989. Movable head armature in higher teleostean fishes // Environ. Biol. Fish. V. 24. № 1. P. 75–79. <https://doi.org/10.1007/BF00001612>
- Grande T., Poyato-Ariza F.J. 2010. Reassessment and comparative morphology of the gonorynchiform head skeleton // Gonorynchiformes and Ostariophysan relationships. A comprehensive review. Enfield: Sci. Publ. P. 1–39. <https://doi.org/10.1201/b10194-1>
- Greenfield D. W., Winterbottom R., Collette B. B. 2008. Review of the toadfish genera (Teleostei: Batrachoididae) // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. V. 59. № 15. P. 665–710.
- Gregory W.K. 1933. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms // Trans. Am. Phil. Soc. V. 23. № 2. P. i–vii + 75–481. <https://doi.org/10.2307/3231917>
- Gregory W.K., Raven H. C. 1934. Notes on the anatomy and relationships of the ocean sunfish (*Mola mola*) // Copeia. V. 1934. № 4. P. 145–151. <https://doi.org/10.2307/1435841>
- Günther K., Deckert K. 1953. Morphologisch-anatomische und vergleichend ökologische Untersuchungen über die Leistungen des Viszeralapparates bei Tiefseefischen der Gattung *Cyclothone* (Teleostei, Isospondyli) // Zool. Morph. U. Ökol. Tiere. V. 42. № 1. P. 1–66. <https://doi.org/10.1007/BF00408123>
- Harold A.S. 1998. Phylogenetic relationships of the Gonostomatidae (Teleostei: Stomiiformes) // Bull. Mar. Sci. V. 62. № 3. P. 715–741.
- Hilton E.J., Fernandes C. C., Sullivan J.P. et al. 2007. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Boulenger, 1898) (Gymnotiformes, Apterontidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. V. 156. № 1. P. 1–25. [https://doi.org/10.1635/0097-3157\(2007\)156\[1:ROOTBG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1635/0097-3157(2007)156[1:ROOTBG]2.0.CO;2)
- Hilton E.J., Fernandes C. C. 2017. Identity of “*Apterontus*” *bonapartii* (Castelnau, 1855), a sexually dimorphic South American knifefish from the Amazon, with notes on its cranial osteology and on the taxonomic status of “*Apterontus*” *apurensis* Fernandez-Yepe, 1968 (Gymnotiformes, Apterontidae) // Ibid. V. 165. № 1. P. 91–103. <https://doi.org/10.1635/053.165.0109>
- Holeton G. F., Jones D. R. 1975. Water flow dynamics in the respiratory tract of the carp (*Cyprinus carpio* L.) // J. Exp. Biol. V. 63. № 3. P. 537–549. <https://doi.org/10.1242/jeb.63.3.537>
- Howes G.J. 1976. The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 29. № 4. P. 203–245. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.6923>
- Howes G.J. 1983. The cranial muscles of the loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei) // Ibid. V. 45. № 6. P. 309–345. <https://doi.org/10.5962/BHL.PART.28003>
- Howes G.J. 1985. Cranial muscles of gonorynchiform fishes, with comments on generic relationships // Ibid. V. 49. № 2. P. 273–303.
- Howes G.J. 1992. Notes on the anatomy and classification of ophidiiform fishes with particular reference to the abyssal genus *Acanthonus* Gunther, 1878 // Ibid. V. 58. № 2. P. 95–131.
- Hughes G. M. 1960. A comparative study of gill ventilation in marine teleosts // J. Exp. Biol. V. 37. № 1. P. 28–45. <https://doi.org/10.1242/jeb.37.1.28>
- Hughes G. M., Shelton G. 1958. The mechanism of gill ventilation in three freshwater teleosts // Ibid. V. 35. № 4. P. 807–823. <https://doi.org/10.1242/jeb.35.4.807>

- Ishida M.* 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaenoidei (Pisces: Scorpaeniformes) // *Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst.* № 27. P. 1–112.
- Kimmel C. B., Small C. M., Knope M. L.* 2017. A rich diversity of opercle bone shape among teleost fishes // *PLoS One*. V. 12. № 12. Article e0188888. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188888>
- Kindred J. E.* 1921. The chondrocranium of *Syngnathus fuscus* // *J. Morphol.* V. 35. № 2. P. 424–456. <https://doi.org/10.1002/jmor.1050350205>
- Konow N., Bellwood D. R.* 2005. Prey-capture in *Pomacanthus semicirculatus* (Teleostei, Pomacanthidae): functional implications of intramandibular joints in marine angelfishes // *J. Exp. Biol.* V. 208. № 8. P. 1421–1433. <https://doi.org/10.1242/jeb.015552>
- Konstantinidis P., Johnson G. D.* 2016. Osteology of the teleost fishes of the genus *Gigantura* (Brauer, 1901), Teleostei: Aulopiformes // *Zool. J. Linn. Soc. T.* 179. № 2. C. 338–353. <https://doi.org/10.1111/zoj.12469>
- Kummer B.* 1959. Bauprinzipien des Saugerskeletes. Stuttgart: Georg Thieme, 235 p.
- Lauder G. V. Jr.* 1979. Feeding mechanics in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva* // *J. Zool.* V. 187. № 4. P. 543–578. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03386.x>
- Lauder G. V.* 1980a. Hydrodynamics of prey capture by teleost fishes // *Biofluid Mechanics*. V. 2. Boston: Springer. P. 161–181. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4610-5_9
- Lauder G. V.* 1980b. The suction feeding mechanism in sunfishes (*Lepomis*): an experimental analysis // *J. Exp. Biol.* V. 88. № 1. P. 49–72. <https://doi.org/10.1242/jeb.88.1.49>
- Lauder G. V.* 1983. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in euteleostean fishes // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 77. № 1. P. 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1983.tb01719.x>
- Lauder G. V., Liem K. F.* 1980. The feeding mechanism and cephalic myology of *Salvelinus fontinalis*: form, function, and evolutionary significance // *Charrs: salmonids of the genus Salvelinus*. Leiden: Junk Publ. P. 365–390.
- Leysen H., Jouk P., Brunain M. et al.* 2010. Cranial architecture of tube-snouted Gasterosteiformes (*Syngnathus rostellatus* and *Hippocampus capensis*) // *J. Morphol.* V. 271. № 3. P. 255–270. <https://doi.org/10.1002/jmor.10795>
- Liem K. F.* 1967. A morphological study of *Luciocephalus pulcher*, with notes on gular elements in other recent teleosts // *Ibid.* V. 121. № 2. P. 103–134. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051210203>
- Liem K. F.* 1970. Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei) // *Fieldiana Zool.* V. 56. 166 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3081>
- Liem K. F.* 1984. The muscular basis of aquatic and aerial ventilation in the air-breathing teleost fish *Channa* // *J. Exp. Biol.* V. 113. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1242/jeb.113.1.1>
- Liem K. F.* 1987. Functional design of the air ventilation apparatus and overland excursions by teleosts // *Fieldiana Zool.* V. 37. 29 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.2823>
- Liem K. F., Osse J. W. M.* 1975. Biological versatility, evolution and food resource exploitation in African cichlid fishes // *Am. Zool.* V. 15. № 2. P. 427–454. <https://doi.org/10.1093/icb/15.2.427>
- Lundberg J. G., Fernandes C. C., Albert J. S., Garcia M.* 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon River basin, South America // *Copeia*. V. 1996. № 3. P. 657–670. <https://doi.org/10.2307/1447530>
- MacDonald I.* 2015. Burial mechanics of the pacific sandfish: the role of the ventilatory pump and physical constraints on the behavior: M. Sci. Thesis. Flagstaff: North. Arizona Univ., 49 p.
- Markle D. F.* 1980. A new species and a review of the deep-sea fish genus *Asquamiceps* (Salmoniformes: Alepocephalidae) // *Bull. Mar. Sci.* V. 30. № 1. P. 45–53.
- Marrero C., Winemiller K. O.* 1993. Tube-snouted gymnotiform and mormyriiform fishes: convergence of a specialized foraging mode in teleosts // *Environ. Biol. Fish.* V. 38. № 4. P. 299–309. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00007523>
- Matsuoka M.* 1997. Osteological development in the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus* // *Ichthyol. Res.* V. 44. № 2–3. P. 275–295. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF02678707>
- McAllister D. E.* 1968. The evolution of branchiostegals and associated opercular, gular and hyoid bones and the classification of teleostome fishes, living and fossil // *Bull. Natl. Mus. Can.* V. 221. 239 p.
- McLellan T.* 1976. Functional anatomy of the Macrouridae (Teleostei, Gadiformes): PhD Thesis. Cambridge: MIT, 305 p.
- Mirande J. M.* 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy // *Neotrop. Ichthyol.* V. 8. № 3. P. 385–568. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000300001>
- Muller M.* 1989. A quantitative theory of expected volume changes of the mouth during feeding in teleost fishes // *J. Zool.* V. 217. № 4. P. 639–661. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02515.x>
- Nelson E. M.* 1949. The swim bladder and Weberian apparatus of *Rhaphiodon vulpinus* Agassiz, with notes on some additional morphological features // *J. Morphol.* V. 84. № 3. P. 495–523. <https://doi.org/10.1002/jmor.1050840306>
- Nelson G. J.* 1970. The hyobranchial apparatus of teleostean fishes of the families Engraulidae and Chirocentridae // *Am. Mus. Novit.* № 2410. P. 1–30.

- Nelson J. S., Grande T. C., Wilson M. V. H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- Norden C. R. 1961. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Board Can. V. 18. № 5. P. 679–791. <https://doi.org/10.1139/f61-052>
- Odani K., Imamura H. 2011. New phylogenetic proposal for the family Leptoscopidae (Perciformes: Trachinoidei) // Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ. V. 62. № 2/3. P. 49–63.
- Osse J. W. M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Neth. J. Zool. V. 19. № 3. P. 289–392. <https://doi.org/10.1163/002829669X00134>
- Parmentier E., Chardon M., Poulicek M. et al. 1998. Morphology of the buccal apparatus and related structures in four species of Carapidae // Aust. J. Zool. V. 46. № 4. P. 391–404. <https://doi.org/10.1071/ZO97035>
- Parmentier E., Castro-Aguirre J. L., Vandewalle P. 2000. Morphological comparison of the buccal apparatus in two bivalve commensal Teleostei, *Encheliophis dubius* and *Onuxodon fowleri* (Ophidiiformes, Carapidae) // Zoomorphologie. V. 120. № 1. P. 29–37. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s004359900020>
- Parmentier E., Kéver L., Boyle K., Corbisier Y.-E. et al. 2013. Sound production mechanism in *Gobius paganellus* (Gobiidae) // J. Exp. Biol. V. 216. № 17. P. 3189–3199. <https://doi.org/10.1242/jeb.087205>
- Pietsch T. W. 1972. A review of the monotypic deep-sea anglerfish family Centrophrynidae: taxonomy, distribution and osteology // Copeia. V. 1972. № 1. P. 17–47. <https://doi.org/10.2307/1442779>
- Pietsch T. W. 1978a. Evolutionary relationships of the sea moths (Teleostei: Pegasidae) with a classification of gasterosteiform families // Ibid. V. 1978. № 3. P. 517–529. <https://doi.org/10.2307/1443620>
- Pietsch T. W. 1978b. The feeding mechanism of *Stylophorus chordatus* (Teleostei: Lampridiformes): functional and ecological implications // Ibid. V. 1978. № 2. P. 255–262. <https://doi.org/10.2307/1443560>
- Pietsch T. W. 1981. The osteology and relationships of the anglerfish genus *Tetrabrachium* with comments on lophiiform classification // Fish. Bull. V. 79. № 3. P. 387–419.
- Pietsch T. W. 1989. Phylogenetic relationships of trachinoid fishes of the family Uranoscopidae // Copeia. V. 1989. № 2. P. 253–303. <https://doi.org/10.2307/1445425>
- Pietsch T. W., Orr J. W. 2007. Phylogenetic relationships of deep-sea anglerfishes of the suborder Ceratioidei (Teleostei: Lophiiformes) based on morphology // Ibid. V. 2007. № 1. P. 1–34. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)7\[1: PRODAO\] 2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2007)7[1: PRODAO] 2.0.CO;2)
- Ragland H. C., Fischer E. A. 1987. Internal fertilization and male parental care in the scalyhead sculpins, *Artedius harringtoni* // Ibid. V. 1987. № 4. P. 1059–1062. <https://doi.org/10.2307/1445578>
- Regan C. T. 1911. The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomi // Ann. Mag. Nat. Hist. V. 7. № 37. P. 120–133. <https://doi.org/10.1080/00222931108692913>
- Regan C. T. 1924. The morphology of a rare oceanic fish, *Stylophorus chordatus*, Shaw; based on specimens collected in the Atlantic by the «Dana» expeditions 1920–1922 // Proc. R. Soc. London. B. V. 96. № 674. P. 193–207. <https://doi.org/10.1098/rspb.1924.0021>
- Ridewood W. G. 1904. On the cranial osteology of the fishes of the families Mormyridae, Notopteridae and Hyodontidae // Zool. J. Linn. Soc. V. 29. № 190. P. 188–217. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1904.tb00435.x>
- Rizzato P. P., Costa-Junior E. P. D., Trajano E., Bichuette M. E. 2011. *Trichomycterus dali*: a new highly troglomorphic catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, Central Brazil // Neotrop. Ichthyol. V. 9. № 3. P. 477–491. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011000300003>
- Rosen D. E., Patterson C. 1969. The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V. 141. Article 3. P. 357–474.
- Sanford C. P. J. 2000. Salmonid fish osteology and phylogeny (Teleostei: Salmonoidei) // Thes. Zool. V. 33. 264 p.
- Sasaki K., Tanaka Y., Takata Y. 2006. Cranial morphology of *Ateleopus japonicus* (Ateleopodidae: Ateleopodiformes), with a discussion on metamorphic mouth migration and lampridiform affinities // Ichthyol. Res. V. 53. № 3. P. 254–263. <https://doi.org/10.1007/s10228-006-0343-5>
- Schaefer S. A., Lauder G. V. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes // Syst. Biol. V. 35. № 4. P. 489–508. <https://doi.org/10.2307/2413111>
- Schaefer S. A., Provenzano F. 2008. The Lithogeninae (Siluriformes, Loricariidae): anatomy, interrelationships, and description of a new species // Am. Mus. Novit. № 3637. 49 p. <https://doi.org/10.1206/625.1>
- Semler D. E. 1971. Some aspects of adaptation in a polymorphism for breeding colours in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // J. Zool. V. 165. № 3. P. 291–302. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb02188.x>
- Sidlauskas B. L., Vari R. P. 2008. Phylogenetic relationships within the South American fish family Anostomidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes) // Zool. J. Linn. Soc. V. 154. № 1. P. 70–210. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00407.x>

- Siomava N., Diogo R.* 2018. Comparative anatomy of zebrafish paired and median fin muscles: basis for functional, developmental, and macroevolutionary studies // *J. Anat.* V. 232. № 2. P. 186–199. <https://doi.org/10.1111/joa.12728>
- Smith D. G.* 1989. Family Muraenesocidae // *Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes*. Pt. 9. V. 1. New Haven: Yale Univ. Press. P. 432–440. <https://doi.org/10.2307/j.ctvbc0dm.16>
- Starks E. C.* 1904. The osteology of some berycoid fishes // *Proc. US Natl. Mus.* V. 27. № 1366. P. 601–619. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.27-1366.601>
- Strahan R.* 1962. Variation on *Eptatretus burgeri* (family Myxinidae), with a further description of the species // *Copeia*. V. 1962. № 4. P. 801–807. <https://doi.org/10.2307/1440682>
- Sulak K. J.* 1977. The systematics and biology of *Bathypterois* (Pisces, Chlorophthalmidae) with a revised classification of benthic myctophiform fishes // *Galathea Rep.* V. 14. P. 49–108.
- Tchernavin V. V.* 1947. Six specimens of *Lyomeri* in the British Museum (with notes on the skeleton of *Lyomeri*) // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 41. № 279. P. 287–350. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1940.tb02078.x>
- Travers R. A.* 1984. A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Pt. 1. Anatomical descriptions // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* V. 46. № 1. P. 1–133.
- Turingan R. G.* 1994. Ecomorphological relationships among Caribbean tetraodontiform fishes // *J. Zool.* V. 233. № 3. P. 493–521. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05279.x>
- Turingan R. G., Wainwright P. C.* 1993. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces, Tetraodontiformes) // *J. Morphol.* V. 215. № 2. P. 101–118. <https://doi.org/10.1002/jmor.1052150202>
- Tyler J. C.* 1980. Osteology, phylogeny, and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes) // *NOAA Techn. Rep. NMFS Circ.* 434. 422 p.
- Van Roon J. M., ter Pelkwijk J. J.* 1939. Mechanism of the jaw and body muscles of *Orthragoriscus mola* L. // *Zool. Meded.* V. 22. № 2. P. 65–75.
- Vilasri V.* 2013. Comparative anatomy and phylogenetic systematics of the family Uranoscopidae (Actinopterygii: Perciformes) // *Mem. Fac. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* V. 55. № 1–2. P. 1–106.
- Wainwright P. C., Turingan R. G.* 1997. Evolution of pufferfish inflation behavior // *Evolution*. V. 51. № 2. P. 506–518. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02438.x>
- Wainwright P. C., Turingan R. G., Brainerd E. L.* 1995. Functional morphology of pufferfish inflation: mechanism of the buccal pump // *Copeia*. V. 1995. № 3. P. 614–625. <https://doi.org/10.2307/1446758>
- Westneat M. W.* 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes // *Integr. Comp. Biol.* V. 44. № 5. P. 378–389. <https://doi.org/10.1093/icb/44.5.378>
- Westneat M. W.* 2006. Skull biomechanics and suction feeding in fishes // *Fish. Physiol.* V. 23. P. 29–75. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)23002-9](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)23002-9)
- Winterbottom R.* 1973. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* V. 125. P. 225–317.
- Winterbottom R.* 1974. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology // *Smiths. Contrib. Zool.* V. 155. 201 p. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.155>
- Zanata A. M., Vari R. P.* 2005. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 145. № 1. P. 1–144. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00183.x>

УДК 591.9.597.555.5.597.58.597.556.35

ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ СЕЗОННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕМЕРСАЛЬНЫХ РЫБ НА ТИХООКЕАНСКОМ ШЕЛЬФЕ СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2024 г. Ким Сен Ток^{1, *}

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: n.kim@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 26.04.2023 г.

После доработки 15.05.2023 г.

Принята к публикации 15.05.2023 г.

Рассмотрен характер сезонных циклов изменений внутригодового распределения рыб в тихоокеанских водах у северных Курильских островов и оценены вероятные причины, их вызывающие. Субарктическая структура водных масс вдоль тихоокеанского побережья Северо-Курильских островов в значительной мере определяет консервативность вертикальной (батиметрической) структурированности сезонных скоплений рыб. Динамичность потоков течений в приостровной области с большим количеством проливов приводит к существенной изменчивости местоположения скоплений рыб во вдольбереговом направлении в межгодовом и сезонном аспектах. В осенне-зимний период года с похолоданием ядро общей ихтиомассы перемещается в направлении верхнего склона Юго-Восточной Камчатки и южного выступа склона у острова Парамушир. В весенне-летний период с потеплением происходит динамичное смещение рыб вдоль склона на юг, с выходом на меньшие глубины в зону шельфа. В это время рыбы распределяются вдоль всего тихоокеанского побережья Северо-Курильских островов, образуя отдельные скопления на шельфе и верхних участках склона у островов Парамушир и Онекотан, а также на склонах Четвёртого Курильского пролива и подводных гайотов у вышеуказанных островов. Батиметрический диапазон обитания рыб в целом изменяется со 100–450 м в холодный период года до 50–250 м в тёплый нагульный период.

Ключевые слова: демерсальные рыбы, минтай, треска, навага, двухлинейная камбала, рогатковые бычки, сезонное распределение, батиметрия, температурный режим, северные Курильские острова.

DOI: 10.31857/S0042875224020039, **EDN:** GYDZLT

Тихоокеанские воды у северных Курильских островов исследуют уже длительное время, они являются важной промысловой зоной, выделяющейся в дальневосточном регионе широким разнообразием видовой структуры объектов рыболовства и высоким среди них уровнем запасов массовых и ценных видов (Биологические ресурсы ..., 1986; Антонов, 1991; Орлов, 1998, 2004, 2010). Начиная с конца 1980-х гг. в указанном районе проводили периодические, с охватом всей доступной акватории, учётные траловые съёмки, результаты которых дали возможность оценить общие черты сезонного распределения рыб, определяемые их годовым жизненным циклом и чётко выраженной сезонностью термического режима вод в условиях бореальной зоны Северной Пацифики. Эта информация существенно важна при изучении особенностей динамики запасов в течение года, периодических изменений пространственной структуры ресур-

сов и внутригодового характера их промыслового освоения.

Общая гидрологическая ситуация в районе северных Курильских о-вов определяется Восточно-Камчатским (Камчатским) течением, а субарктическая структура водных масс, характеризующаяся наличием холодного и тёплого промежуточного слоёв воды, определяет общее распределение морских гидробионтов (Гидрометеорология ..., 1998; Тепнин, 2022). Взаимодействие Восточно-Камчатского течения с неоднородностями рельефа дна и береговой черты является причиной формирования его характерной вихревой структуры (Храпченков, 1989; Вакульская и др., 2019). Наряду с существующим мнением о том, что Северо-Курильские проливы являются основной зоной притока тихоокеанских вод в Охотское море, есть убедительная информация о двухсторонних схемах циркуляции

вод в проливах (Супранович, 1969; Гидрометеорология ..., 1998; Богданов, Мороз, 2000). Так, в Четвёртом Курильском проливе у побережья о-ва Парамушир происходит заток тихоокеанских вод, а у о-ва Онекотан — сток охотоморских вод, при этом наблюдается своеобразная антициклоническая циркуляция вод вокруг отдельных островов, которая отмечена и в южных проливах Курильской гряды (Власова, Деменок, 2013).

Рельеф морского дна в тихоокеанской зоне Северо-Курильского района имеет ряд характерных особенностей, оказывающих определяющее влияние на пространственное распределение рыб. К их числу относятся: 1) расширенная до изобаты 200 м зона шельфа у самого крупного острова (Парамушир) северной части Курильской гряды, являющаяся продолжением материкового шельфа Юго-Восточной Камчатки; 2) выдающееся в открытую часть океана к югу от о-ва Парамушир подводное плато с глубинами 100–200 м, окружённое резким свалом глубин; 3) подобное же, но более крупное плато юго-восточнее о-ва Онекотан, которое обычно слабо охватывается траловыми учётными съёмками ввиду неподходящего рельефа дна и типа грунтов; 4) разделение зоны шельфа у о-вов Онекотан и Парамушир глубоководным Четвёртым Курильским проливом. Зона свала глубин у отмеченных подводных возвышенностей известна крупными скоплениями северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius*, разных видов морских окуней рода *Sebastes*, шипощёков рода *Sebastolobus*, минтая *Gadus chalcogrammus* и других рыб, эксплуатируемых специализированными промысловыми судами (Дудник и др., 1995; Дудник, 2000; Тарасюк и др., 2000; Ким, 2019). Зона островного шельфа служит местом интенсивного промысла минтая, трески *G. macrocephalus*, северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* и других относимых к прилову видов (Золотов и др., 2012, 2015, 2020; Золотов, Дубинина, 2013; Промысел биоресурсов ..., 2013).

Судя по многолетней динамике термического режима, зимний период в водах у Северо-Курильских о-вов длится примерно до марта и характеризуется отрицательными температурами воды в верхнем квазигомогенном слое океана (Ким, 2022). Тёплый период длится с апреля по сентябрь с пиком среднемесячной температуры в указанном слое в сентябре. Общий термический режим воды в придонном горизонте океана исследуемого района периодически был прослежен по результатам измерения температуры в ходе траловых учётных съёмок и представлен ниже при характеристике сезонного распределения рыб.

Цель настоящей работы — выявить характер сезонных циклов в изменениях внутригодового распределения рыб в пространственно-временном масштабе, позволяющем оценить вероятные причины, вызывающие их периодичность в водах у северных Курильских островов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом послужили результаты 10 траловых учётных съёмок, выполненных в районе тихоокеанского побережья северных Курильских островов с 1987 по 2021 гг. (табл. 1). Выбор конкретных съёмок был обусловлен полнотой охвата ими района исследования, максимальным диапазоном обследованных глубин, а также выполнением их в разные сезоны года. В ходе многолетних исследований съёмками было охвачено большинство месяцев года, но характерной особенностью общей базы данных оказалось отсутствие наблюдений, выполненных в летний период (июль–сентябрь). Дополнительной базой данных, подтверждающей характер сезонного распределения скоплений трески в отдельные годы, была информация по смене пространственного местоположения промысловых судов-ярусоловов, представленная в отраслевой системе мониторинга Росрыболовства. Соответствующая информация по траловому разноглубинному промыслу в районе исследований использована для характеристики пространственных перемещений судов в ходе промысла минтая.

Обобщённая схема района исследований с суммарным числом выполненных траловых станций 819 представлена на рис. 1. Общий диапазон обследованных глубин охватывал 35–600 м. Температуру придонного слоя воды регистрировали с использованием логгера ATD-HR #0663 (JFE Advantech Co., Ltd., Япония).

Карты пространственного распределения рыб построены в программе Surfer (<https://www.goldensoftware.com/products/surfer>). Для интерполяции унифицированных данных уловов (т/милю²) использовали метод кригинг (Кошель, Мусин, 2001), сетчатый файл строили с шагом 0.01° (Тарасюк и др., 2000). Число ближайших точек в секторе для интерполяции выбирали равным максимальному, минимальное — одна, максимальный и минимальный радиус поиска — 0.5 и 0.3 широтного градуса соответственно; эллипс поиска точек располагался вдоль изобат под углом 35°.

При полевой идентификации рыб до нижнего таксона использовали определители рыб

Таблица 1. Список траловых учётных съёмок, выполненных у тихоокеанского побережья северных Курильских островов в 1987–2021 гг.

№	Период съёмки (месяцы, год)	Судно	Число станций	Глубины, м	Тип трала
1	Январь–февраль, 1987	СРТМ “Шурша”	93	42–500	ДТ 28.0 м
2	Февраль–март, 2002	НИС “Дмитрий Песков”	68	60–600	ДТ 34/26 м
3	Март, 2011	НИС “Профессор Пробатов”	83	47–491	ДТ 30/25 м
4	Март–апрель, 2013	То же	53	42–415	То же
5	Март–апрель, 2015	НИС “Дмитрий Песков”	61	65–420	»
6	Май, 2021	То же	63	50–480	ДТ 27.1 м
7	Май–июнь, 2006	НИС “Профессор Пробатов”	105	45–498	ДТ 34/25 м
8	Май–июнь, 2007	То же	114	60–348	ДТ 64.8 м
9	Октябрь, 1987	БМРТ “Тихоокеанский”	87	35–350	ДТ 43.0 м
10	Октябрь, 2009	НИС “Профессор Пробатов”	92	41–425	ДТ 39.0 м

Примечание. СРТМ – средний рыболовный траулер морозильный, НИС – научно-исследовательское судно, БМРТ – большой морозильный рыболовный траулер.

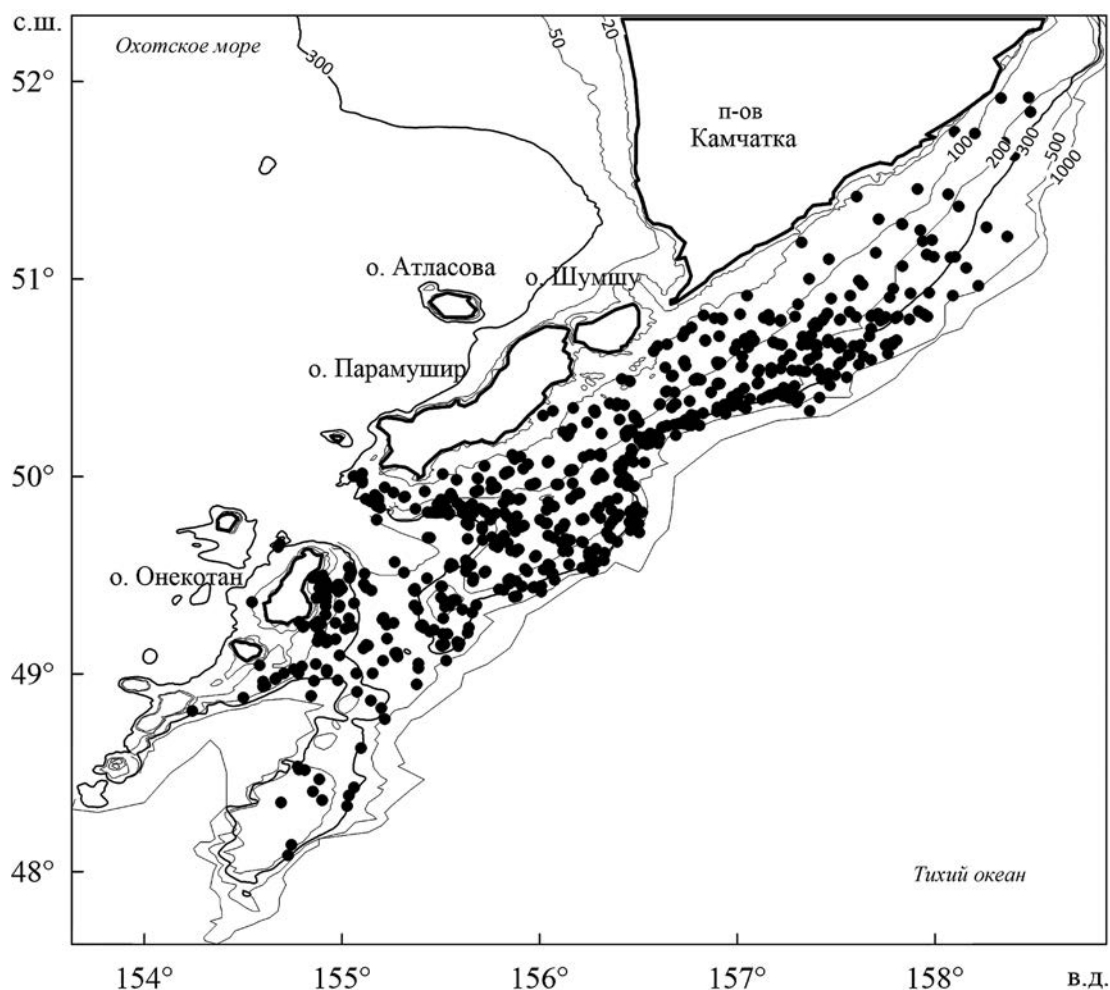


Рис. 1. Карта-схема района исследований в 1987–2021 гг.: (•) – станции учётных траловых съёмок. Здесь и на рис. 2–15: (—) – изобаты.

дальневосточных морей и иллюстрированный атлас рыб (Таранец, 1937; Линдберг, Красюкова, 1975, 1987; Линдберг, Федоров, 1993; Amaoka et al., 1995). Латинские и русские названия видов и семейств приведены в соответствии с каталогами и аннотированными списками рыб дальневосточных морей (Орлов, 1998; Борец, 2000; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В зимний период, в январе—марте, на тихоокеанском склоне у северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки выделяется единая обширная зона зимовки рыб. Её местоположение в указанном районе впервые было отчётливо продемонстрировано исследованиями 1987 г. на научно-промысловом судне средний рыболовный траулер морозильный “Шурша” (рис. 2а). Следует отметить, что именно в этом году была оценена важность роли склоновых вод Юго-Восточной Камчатки в формировании единого ареала обитания шельфовых видов рыб Северо-Курильского региона. В последующие годы зимние исследования осуществляли, как правило, южнее широты м. Лопатка, являющегося крайней точкой п-ова Камчатка, и показывали значительно меньшие биомассы рыб (рис. 2б, 2в). Шельфовые участки зимой характеризовались существенно более холодными водами по сравнению с континентальным склоном (рис. 2г). Прибрежная зона глубиной до 100 м охлаждалась до отрицательных значений температуры воды вплоть до -0.6°C (в среднем 0°C), тогда как температура склоновых вод составляла $0.2\text{--}1.8^{\circ}\text{C}$ на глубинах 100–200 м, $1.4\text{--}2.9^{\circ}\text{C}$ — на 200–500 м, а в диапазоне глубин 500–600 м достигала $3.0\text{--}3.5^{\circ}\text{C}$.

Основные зимние скопления рыб располагались на локальном участке примерно от траверза Первого Курильского пролива вплоть до северной границы исследованного района на широте $51^{\circ}30'$ с.ш. В этот период года в большинстве своём рыбы находились на склоне с глубинами, превышающими 100 м. Максимальные концентрации общей ихтиомассы в январе—феврале 1987 г. отмечены на изобатах 300–450 м. Вместе с тем без многочисленного минтая, который концентрировался в пределах этих изобат, пик общей ихтиомассы смещался на глубины 100–250 м. Относительно высокочисленные мезобатиальные рыбы (представители семейств Arhynchobatidae, Liparidae, чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) формировали свои скопления в зоне 300–450 м и глубже.

Хотя каждый вид демонстрировал свои предпочтения в батиметрическом и, видимо, температурном отношении, в большинстве случаев рыбы формировали основное скопление на севере обследованного участка (рис. 3). Минтай концентрировался у Юго-Восточной Камчатки преимущественно на глубинах 300–450 м, характерных больше для мезобатиальных рыб (рис. 3а). Треска распределялась рядом с минтаем в общем диапазоне глубин 50–350 м с максимальной концентрацией на изобатах порядка 150–200 м, но единичные высокие уловы вида наблюдали и на глубинах 300–350 м (рис. 3б). Ещё одно сравнительно мелководное скопление трески отмечено напротив Второго Курильского пролива на глубинах 95–150 м.

Двухлинейная камбала формировала два пространственно разобщённых скопления, одно из которых локализовалось на севере, в месте общего зимовального скопления рыб, на глубинах 100–200 м, а второе находилось напротив южной оконечности о-ва Парамушир на таких же глубинах (рис. 3в). Ещё один массовый шельфовый вид — белобрюхий полчешуйник *Hemilepidotus jordani* — распределялся сходным образом, причём это сходство проявлялось вплоть до предпочитаемого диапазона глубин, но второе дополнительное скопление вида располагалось напротив центральной части о-ва Парамушир (рис. 3г). Узколобый шлемоносец *Gymnocanthus galeatus* и керчак-яок *Myoxocephalus jaok* концентрировались рядом с белобрюхим полчешуйником на северном участке (рис. 3д, 3е). Керчак-яок, кроме того, образовывал второе скопление у центральной части о-ва Парамушир совместно с полчешуйником. Зимний диапазон глубин обитания указанных видов рогатковых (Cottidae) был одинаков и охватывал 100–200 м. Характер зимнего распределения рассмотренных шельфовых видов демонстрировал в целом важность для основной зимовки прибрежных рыб участка континентального склона, расположенного к северо-востоку от Северо-Курильских о-вов, непосредственно у Юго-Восточной Камчатки (рис. 2).

В 2002 г., в конце февраля—марте, характер общего распределения всех рыб был несколько иным, нежели в 1987 г. (рис. 2б). В 2002 г. съёмка была ограничена широтой примерно $50^{\circ}50'$ с.ш., т.е. ранее выявленный северный участок склона у Юго-Восточной Камчатки с наибольшими зимними концентрациями рыб исследованиями охвачен не был. В этих условиях основное скопление рыб сформировалось на смежном участке напротив Первого Курильского пролива, на

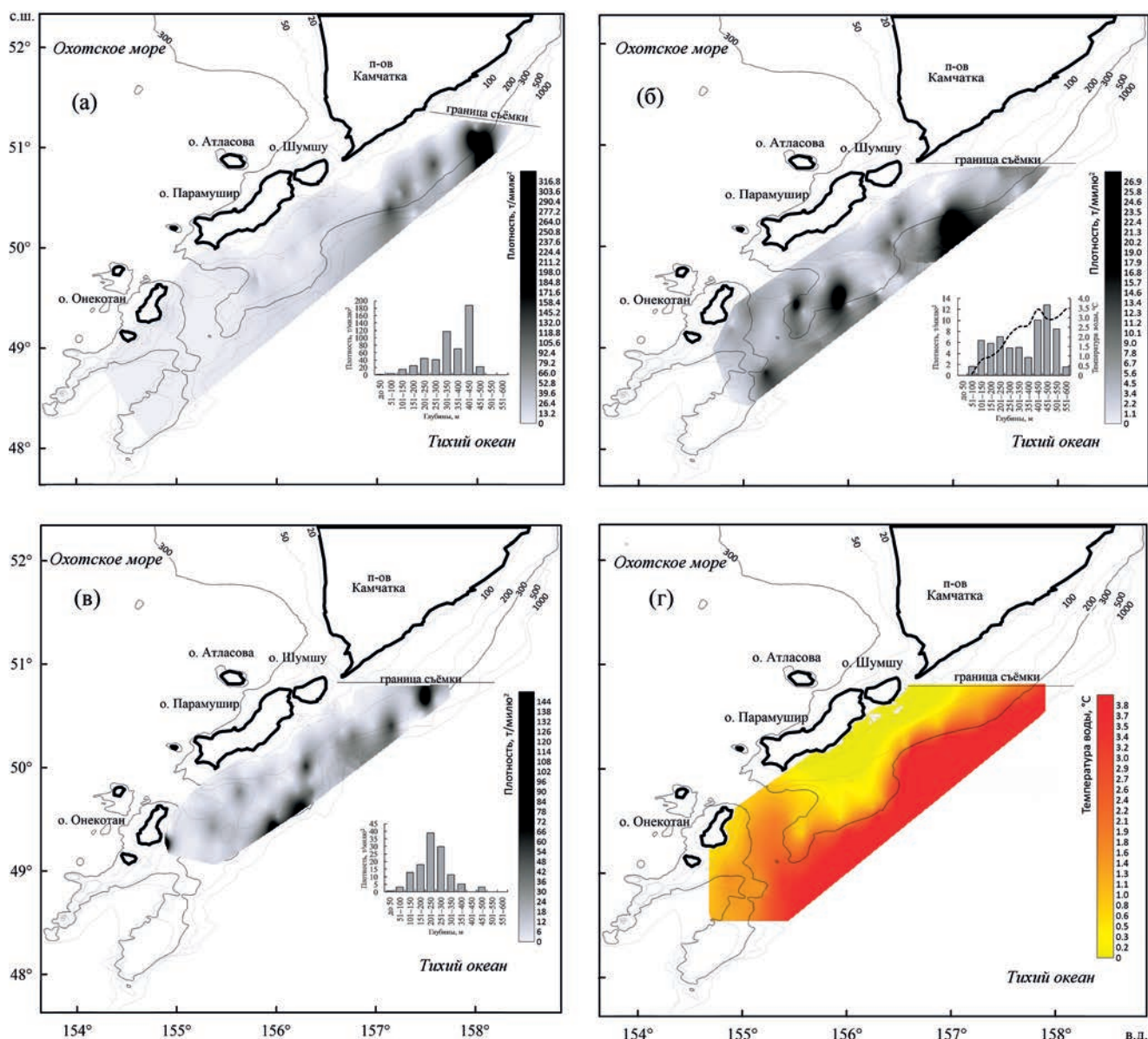


Рис. 2. Зимнее пространственное и батиметрическое распределение общей икhtiомассы в январе–феврале 1987 г. (а), феврале–марте 2002 г. (б) и марте 2011 г. (в); распределение температуры придонного слоя воды в феврале–марте 2002 г. (г) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов. Здесь и на рис. 4, 6–8, 11: (– –) – динамика изменения температуры воды в зависимости от глубины.

склоне глубже 100 м. Локальные скопления рыб были отмечены также южнее о-ва Парамушир, в зоне прилегающего плато и свала глубин. Склонные по своей биологии виды включали в числе массовых в первую очередь пятнистого ската *Bathyrhaja maculata*, а также малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* и белополосого ликода *Lycodes albolineatus*, формирующих основные скопления глубже 450 м при температурах $> 3^{\circ}\text{C}$. За пределами шельфа температура придонного слоя воды в среднем превышала 1°C , достигая 3.5°C глубже 400 м. В прибрежной зоне до глу-

бины 80 м наблюдались отрицательные температуры. В качестве наиболее распространённого грунта в районе зимовки рыб широко доминировали илистый песок и галька.

Минтай был распределён преимущественно у о-ва Онекотан на глубинах 200–350 м (рис. 4а). Тихоокеанская треска концентрировалась на южном плато – выдающемся в океан участке пологого склона южнее о-ва Парамушир на глубинах 200–300 м (рис. 4б). Кроме того, незначительная концентрация рыб отмечена, как и зимой 1987 г., на глубине 100–150 м напротив

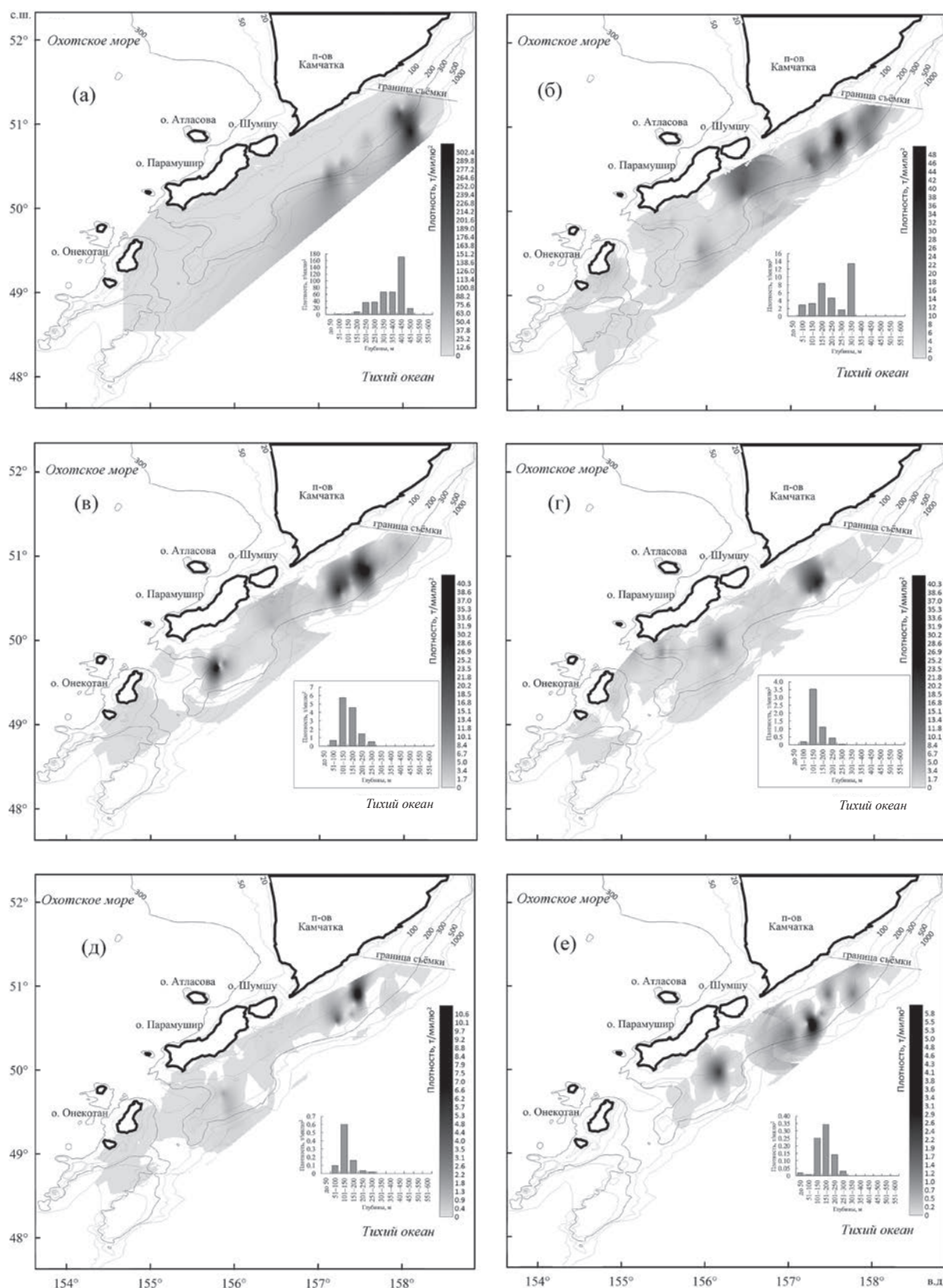


Рис. 3. Зимнее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* (в), белобрюхого полчущейника *Hemilepidotus jordani* (г), узлокобного шлемоносца *Gymnocanthus galeatus* (д), керчака-яка *Muchocephalus jaok* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в январе–феврале 1987 г.

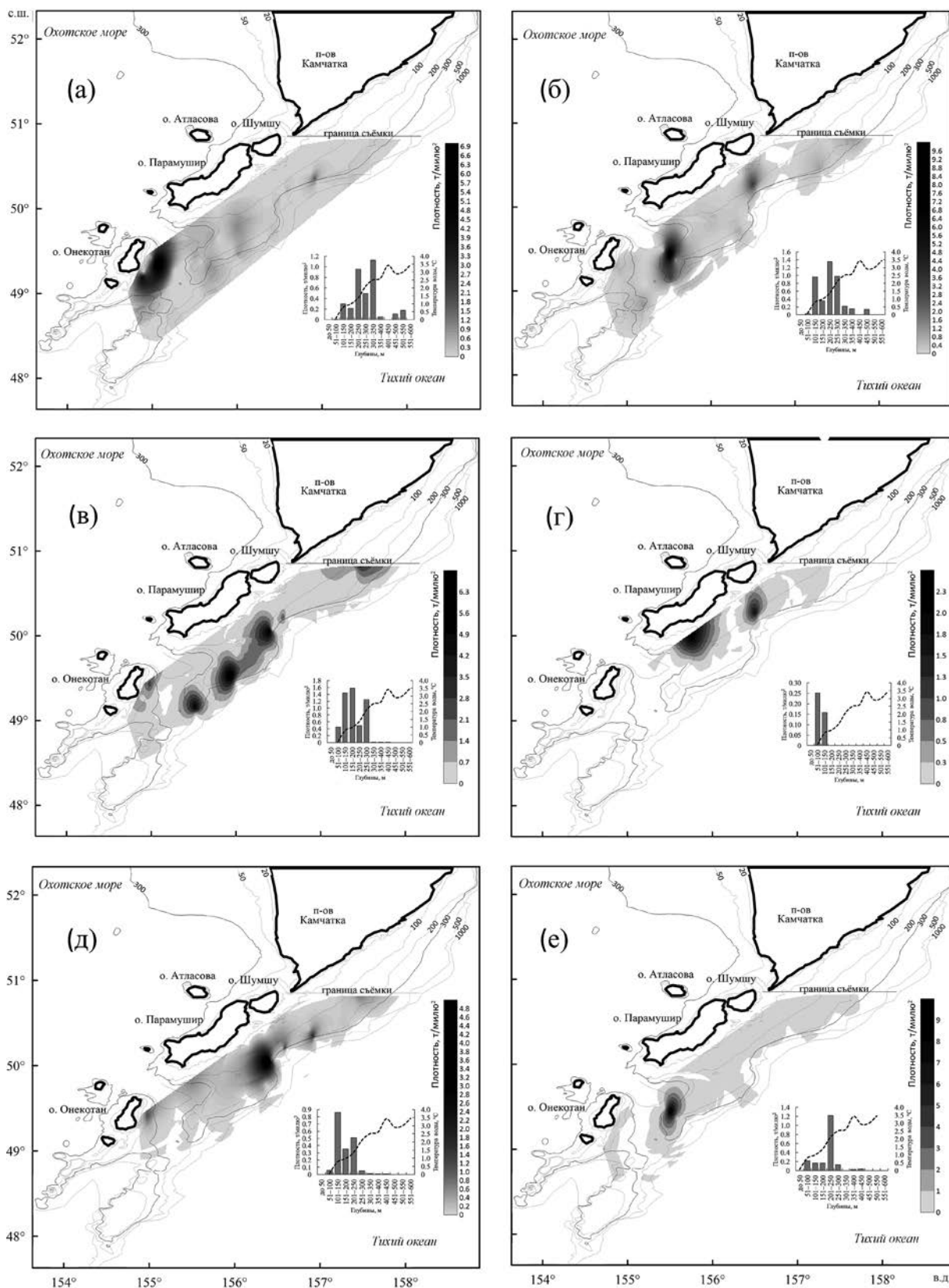


Рис. 4. Зимнее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (в), двурогого бычка *Enophrys diceraus* (г), белобрюхого получешуйника *Hemilepidotus jordani* (д), узколобого шлемоносца *Gymnocanthus galeatus* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в феврале–марте 2002 г.

Второго Курильского пролива. Температурный фон в местах обитания трески менялся от 0.5°C на меньших глубинах до 1–2°C на больших глубинах.

Двухлинейная камбала образовывала несколько пятен скоплений, преимущественно расположенных за изобатой 100 м на южном плато о-ва Парамушир (рис. 4в). Значительная часть рыб формировала скопления на глубинах 100–300 м при температуре воды 0.1–1.7°C. На северной границе района исследований было отмечено повышение концентрации камбалы, что указывало на присутствие ещё одной группировки, зимующей у Юго-Восточной Камчатки. Из рогатковых наиболее широко был представлен двурогий бычок *Enophrys diceraus* (рис. 4г). Зимой он концентрировался на внешнем шельфе о-ва Парамушир на глубине 50–100 м, в холодной зоне, где температурный фон не превышал 0.5°C. Этот вид формировал в районе исследований два отдельных пятна скоплений. Белобрюхий получешуйник отмечался напротив центральной части о-ва Парамушир, как и зимой 1987 г. (рис. 4д). Следует указать, что в 1987 г. доминирующее, значительно более плотное скопление вида наблюдали у Юго-Восточной Камчатки. Диапазон глубин обитания получешуйника составлял 100–250 м. Ещё один сравнительно массовый вид семейства, узколобый шлемоносец, формировал одно скопление совместно с треской на свале глубин 200–250 м (рис. 4е).

Многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, следующий по распространённости в районе исследований крупный представитель рогатковых, образовывал своё зимнее скопление за северной границей съёмки, что вызвало оконтуривание лишь его края. Батиметрический диапазон вида охватывал шельфовую зону и верхние участки склона до 250 м с температурами до 2°C.

Интересно, что навага *Eleginus gracilis*, наиболее холодолюбивый вид, в феврале, по-видимому, после нереста, держалась на удалении от берега, концентрируясь в центре южного выступа склона у о-ва Парамушир в пределах узкого диапазона глубин 100–150 м. Здесь средняя температура воды была 0.8°C, что превышало фоновые показатели на остальной части шельфа.

В марте 2011 г. пространственное распределение общей ихтиомассы было весьма сходным с таковым в феврале–марте 2002 г. Значимая часть биомассы рыб была распределена на континентальном склоне в диапазоне глубин 100–350 м, а шельфовая зона характеризова-

лась существенно меньшими концентрациями (рис. 2в). Среди склоновых рыб доминировали фиолетовый скат *B. violacea* и окунь-клювач *S. alutus*, обитающие преимущественно за пределами изобаты 250 м. Скат формировал одно скопление на северной границе района обследования, окунь-клювач отмечался отдельными скоплениями по всему району, на юг вплоть до Четвёртого Курильского пролива.

Минтай был распределён на склоне в диапазоне глубин 200–350 м (рис. 5а). Скопления вида с повышенной плотностью формировались на двух участках – на траверзе юго-восточной оконечности Камчатки, представляя край северного скопления, и на склоне выступающего плато южнее о-ва Парамушир. Треска образовывала основное скопление вдоль склона у о-вов Шумшу и Парамушир на глубинах 100–300 м (рис. 5б). Многочисленная двухлинейная камбала концентрировалась на южном плато непосредственно напротив о-ва Парамушир на глубине 100–250 м (рис. 5в). Оконтуренная часть скопления камбал на северной границе съёмки указывала на присутствие ещё одного скопления севернее 51° с.ш. у Юго-Восточной Камчатки. Белобрюхий получешуйник формировал несколько отдельных скоплений, распределённых вдоль всего о-ва Парамушир, ещё одно скопление вида было краем оконтурено на северной границе съёмки (рис. 5г). Глубины обитания рыб ограничивались значениями 50–250 м. Многочисленный узколобый шлемоносец формировал отдельное скопление на южном плато на глубинах 150–250 м (рис. 5д). Ещё один вид – широколобый шлемоносец *G. detrisus* – концентрировался схожим образом, формируя ряд скоплений к северу, вплоть до границы съёмки на глубинах 50–200 (максимум 250) м (рис. 5е).

С марта–апреля по май–июнь, судя по распределению температуры придонного слоя воды, происходили существенные изменения в термическом режиме района исследований. Это оказывало влияние и на характер пространственного распределения рыб. Динамика данного процесса в тёплый период года была прослежена в районе с весны (март–апрель) по начало лета (май–июнь) на протяжении пяти лет (рис. 6, 7).

В марте–апреле 2013 г. наибольшая общая концентрация рыб была отмечена напротив Первого Курильского пролива на глубинах 100–300 м при температуре воды 0.5–2.0°C (рис. 6а). Температурный режим на шельфе и верхних участках склона весной этого года характеризовался

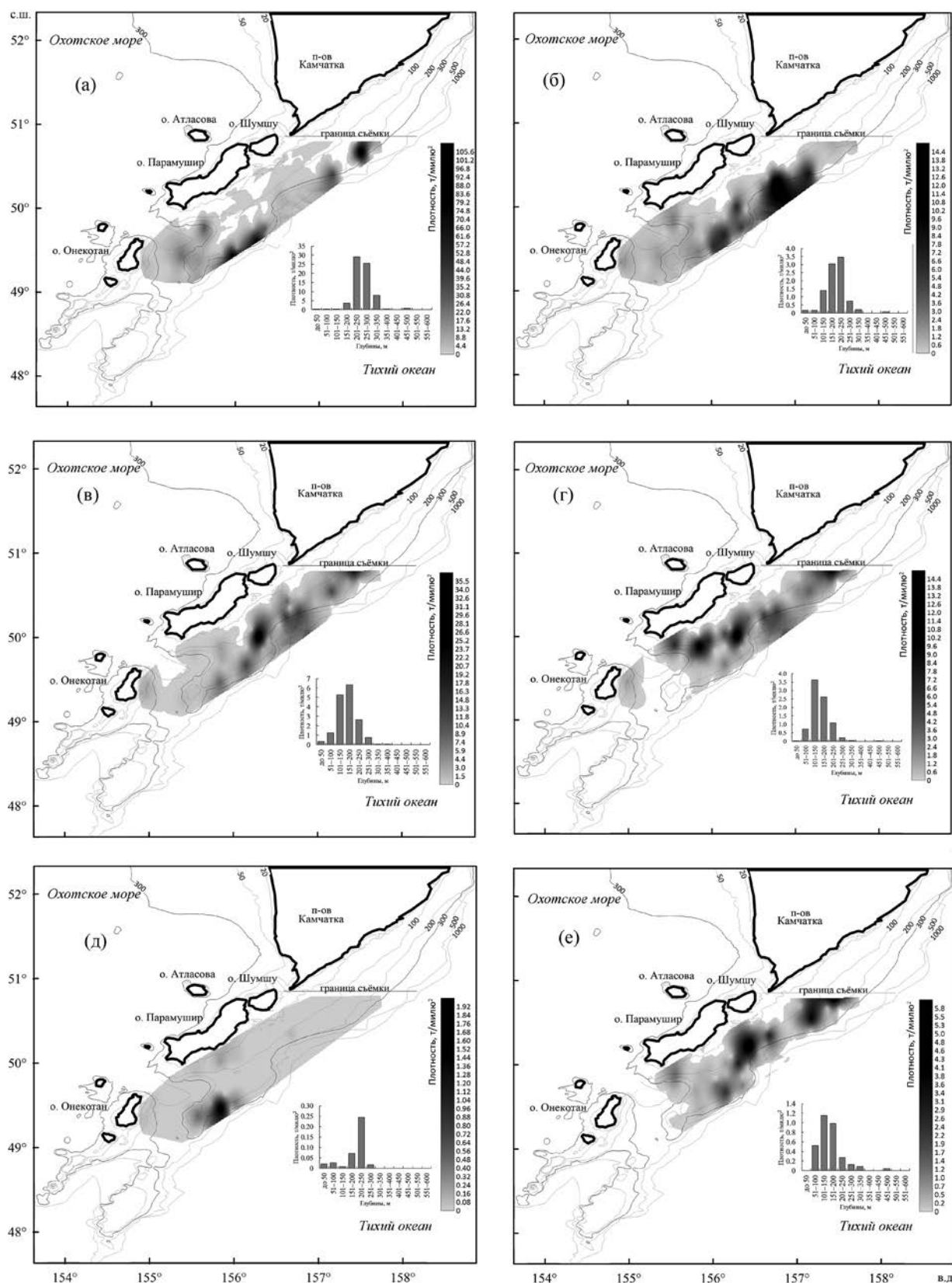


Рис. 5. Зимнее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* (в), белобрюхого полчешуйника *Hemilepidotus jordani* (г), узколобого *Gymnocanthus galeatus* (д) и широколобого *G. detrisus* (е) шлемоносцев в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в марте 2011 г.

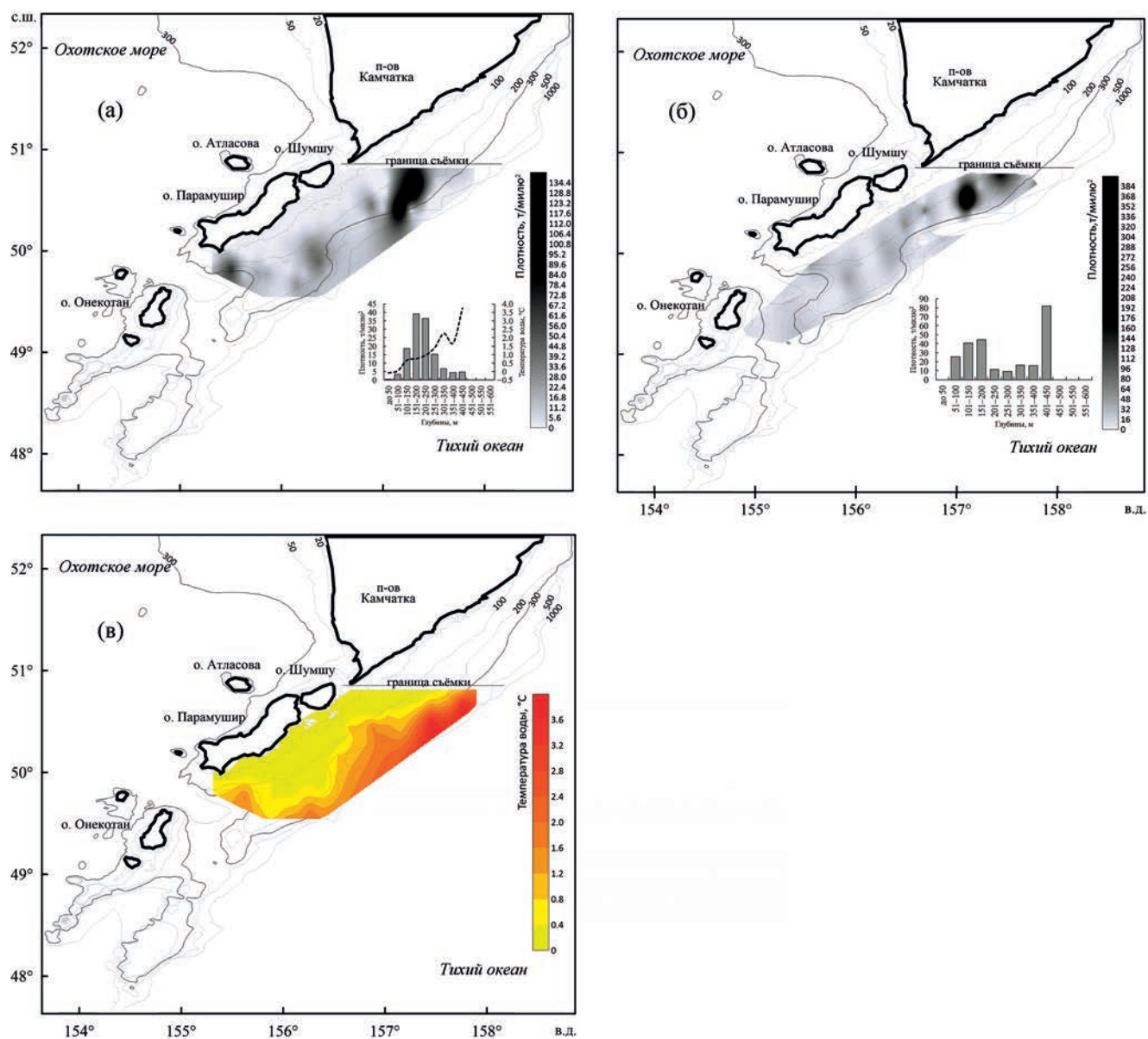


Рис. 6. Весеннее пространственное и батиметрическое распределение общей ихтиомассы в марте–апреле 2013 г. (а) и марте–апреле 2015 г. (б), а также распределение температуры придонного слоя воды в марте–начале апреля 2013 г. (в) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов.

более низкими значениями температуры воды, нежели зимой 2002 г. (рис. 2в, 6в). Среди склоновых рыб наибольшей распространённостью характеризовались отдельные представители семейств *Zoarcidae*, *Arhynchobatidae*, *Liparidae*. Среди первых доминировал белополосый ликод, образовавший одно скопление на южном склоне у о-ва Парамушир на глубинах 200–250 м. Фиолетовый скат и широколобый карепрокт *Careproctus furcellus* формировали максимальные свои скопления на крайнем участке северного склона с глубинами 250–450 м.

Минтай концентрировался в вышеуказанной общей зоне, формируя основное скопление плотностью более чем 132 т/миль² (рис. 8а). Повышенная концентрация вида была отмечена на склоне у о-ва Парамушир в Четвёртом Курильском проливе. Минтай находился на глубинах в диапазоне 100–300 м при температуре воды 1.5–2.5°C, но в целом был широко распределён по всему району исследований. Треска распределялась в пространственном отношении шире, формируя последовательный ряд небольших скоплений вдоль всего склона в том же диа-

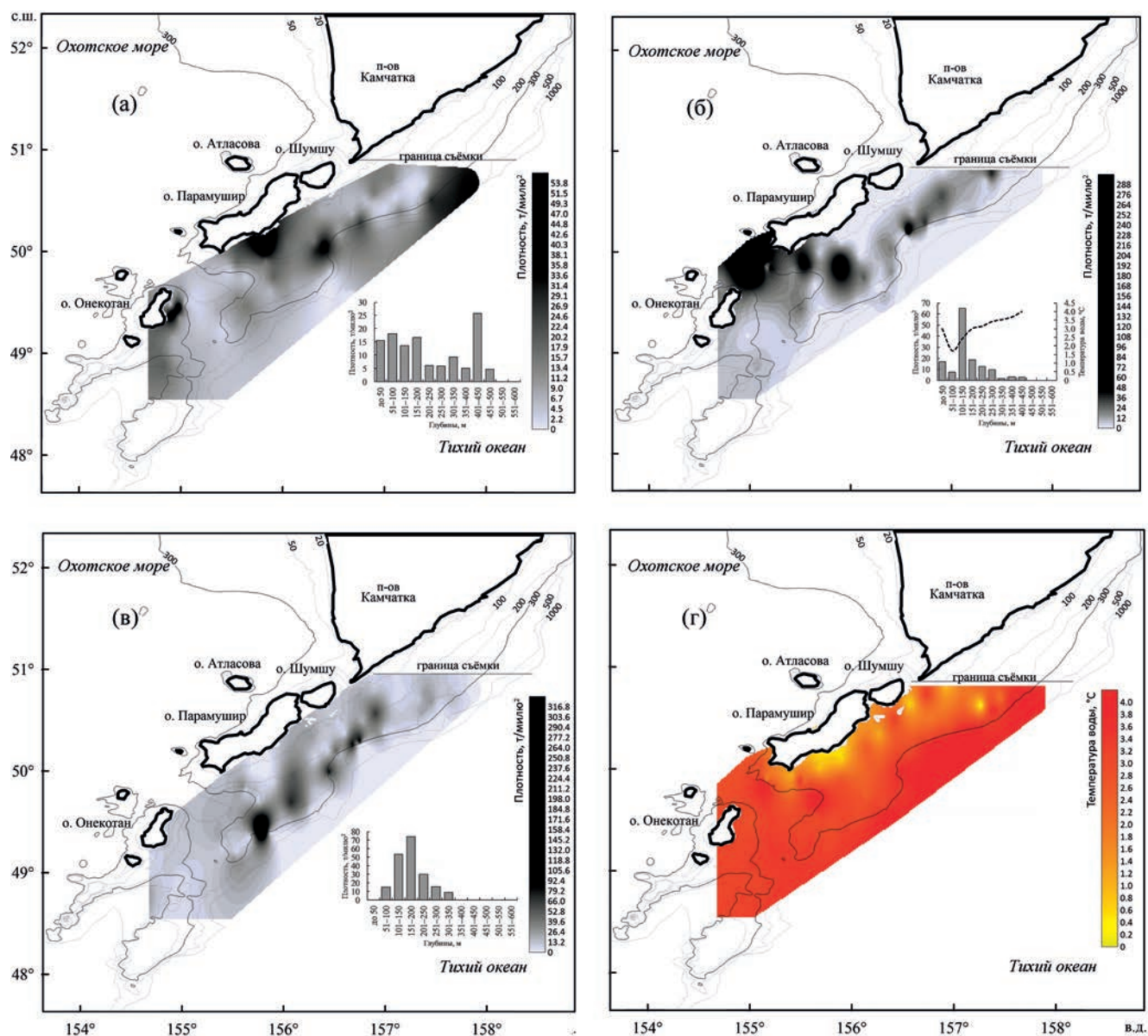


Рис. 7. Весеннее пространственное и батиметрическое распределение общей ихтиомассы в мае 2021 г. (а), мае–июне 2006 г. (б) и в мае–июне 2007 г. (в); распределение температуры придонного слоя воды в мае–июне 2006 г. (г) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов.

пазоне глубин (рис. 8б). Основное скопление этого вида располагалось на южном, выступающем в океан от о-ва Парамушир участке склона. Двухлинейная камбала распределялась в значительной мере схожим образом, но её скопления были существенно более плотными и с юга на север представляли три отчётливых пятна вдоль склона на глубинах 100–300 м, аналогичных таковым зимой 2002 г. (рис. 8в). Белобрюхий получешуйник формировал всего одно скопление в северной части исследуемого района напротив Первого Курильского пролива на глубинах 150–200 м (рис. 8г). Относящиеся к числу доминант-

ных в районе видов семейства рогатковых многоиглый керчак и широколобый шлемоносец, аналогично двухлинейной камбале и треске, создавали последовательный ряд своих трёх–четырёх скоплений вдоль всего побережья о-ва Парамушир на глубинах 100–250 м (рис. 8д, 8е).

Весной 2015 г., в марте–апреле, пространственное распределение общей ихтиомассы было во многом сходно с таковым весной 2013 г. (рис. 6б). Основные скопления рыб были всё ещё сосредоточены в северной части района исследований. Склоновые рыбы концентрировались

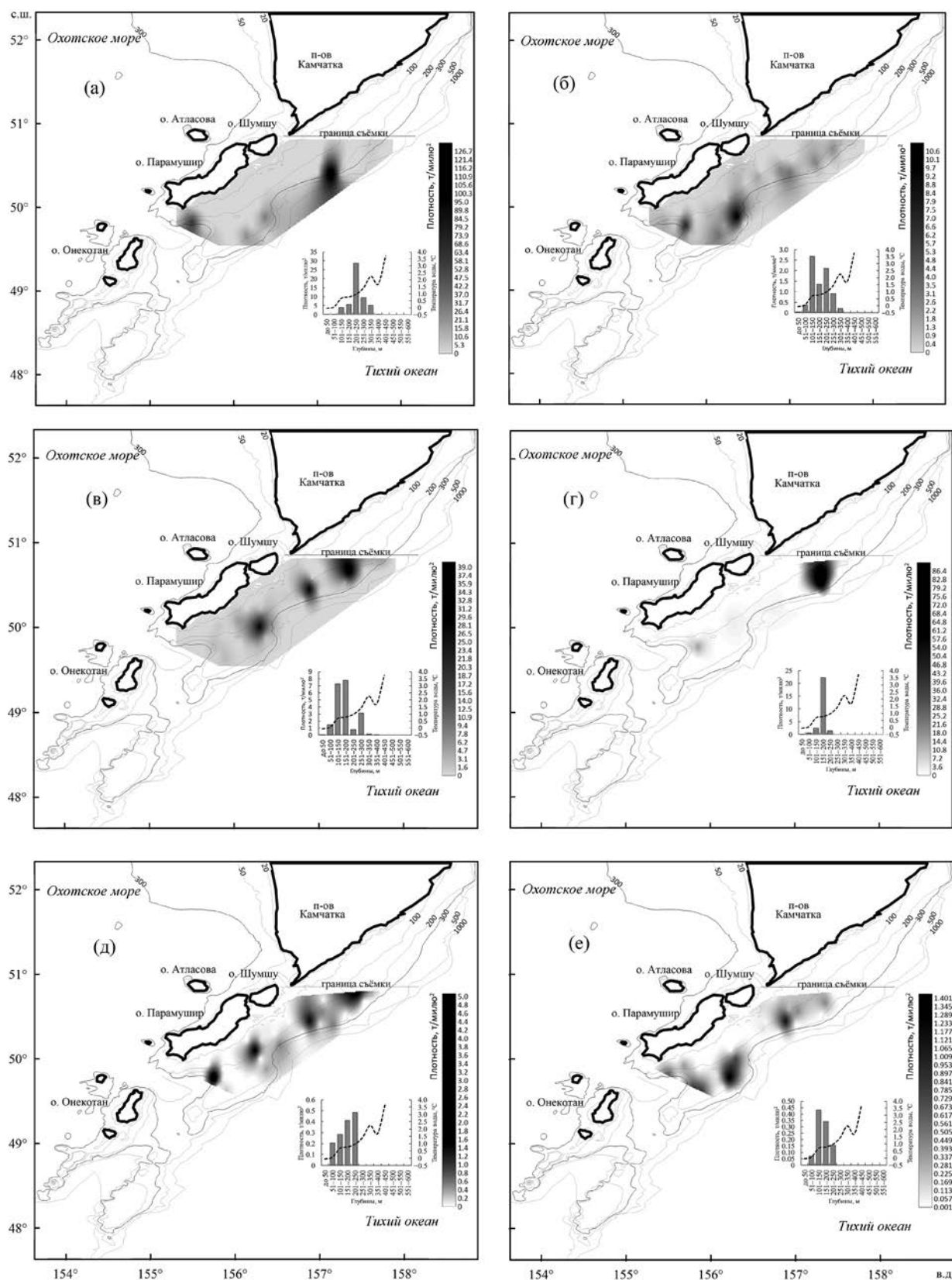


Рис. 8. Весеннее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (в), белобрюхого получешуйника *Hemilepidotus jordani* (г), многоиглого керчака *Muchocephalus polyacanthocephalus* (д), широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detritus* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в марте–апреле 2013 г.

на глубинах > 400 м, а шельфовые рыбы уже сместились на участки с глубинами 50–200 м.

Минтай был преимущественно сконцентрирован, видимо, севернее района исследований, в связи с чем был лишь краем околурен на границе области исследований (рис. 9а). Общий батиметрический диапазон обитания вида составлял в этот сезон года 50–450 м, вместе с тем концентрация рыб резко увеличивалась на изобатах 150–200 м. Треска распределялась широко вдоль всего побережья о-ва Парамушир, преобладая на южном выступе континентального склона (рис. 9б). Отдельные скопления рыб были сформированы на глубинах 50–350 м.

Двухлинейная камбала уже приближалась к побережью, формируя скопления в северной части исследуемого района и напротив Второго Курильского пролива на глубинах 50–250 м (рис. 9в). Несмотря на существенную вариативность распределения рыб в один и тот же сезон года, отчётливо заметно формирование в целом трёх пятен скоплений — северного, центрального и южного. Они были отмечены в зимние месяцы и весной 2013 г., что указывает на наличие трёх локальных участков зимне-весеннего концентрирования рыб.

Белобрюхий получешуйник сформировал одно скопление в северной части обследованного района на глубинах 50–200 м, преимущественно 100–150 м (рис. 9г). Такое же местоположение весеннего скопления было отмечено зимой 1987 г. (рис. 3г) и весной 2013 г. (рис. 8г), но в последнем случае оно было отмечено мористее, на изобатах 150–200 м. Многоиглый керчак характеризовался преимущественной концентрацией вблизи Первого Курильского пролива, в зоне прибрежного шельфа на глубинах 50–100 м, что контрастирует с холодной весной 2013 г., когда рыбы в массе ещё находились на склоне в диапазоне глубин 100–250 м (рис. 9д). Другой массовый представитель рогатковых — широколобый шлемоносец — формировал два скопления в северной части района: у Юго-Восточной Камчатки и у Второго Курильского пролива в пределах 50–200 м (рис. 9е). Если судить по батиметрическому распределению рыб, они осуществляли миграцию в прибрежную зону шельфа.

В конце весны 2021 г., уже в мае, общая ихтиомасса распределялась по всему району исследований в виде отдельных скоплений на северном склоне и на южном выступе континентального склона у п-ова Камчатка, а также в прибрежной зоне центральной части о-вов Парамушир и Онекотан (рис. 7а). Батиметрическое распре-

деление имело весеннюю картину, когда основные скопления шельфовых рыб наблюдались во всей шельфовой зоне, распространяясь до глубины 200 м, а на северном участке склона концентрировались лишь склоновые рыбы.

Минтай существенным образом определил распределение общей ихтиомассы, повторив очертания всех скоплений в прибрежной зоне и на южном выступе континентального склона у о-ва Парамушир (рис. 10). При своём широком распространении взрослый минтай концентрировался на глубинах 50–200 м (рис. 10а). Его молодь образовала значительное скопление у Первого Курильского пролива, а также небольшое скопление рядом со взрослыми рыбами у центральной части о-ва Парамушир на глубинах 50–100 м. Если ориентироваться на средние майские значения температуры воды разных лет, то вышеуказанный диапазон глубин соответствовал минимальным значениям. Треска формировала единое с минтаем скопление у о-ва Онекотан в диапазоне глубин 50–250 м, а также вдоль о-ва Парамушир, вплоть до Первого Курильского пролива, где её концентрации отмечались всё ещё на значительных глубинах 250–300 м (рис. 10б). В целом в исследуемом году минтай подошёл к побережью явно раньше, чем треска.

Двухлинейная камбала образовывала скопления с высокой концентрацией в океанских водах у о-ва Онекотан в прибрежной зоне до 50 м, объединяясь с минтаем, треской и белобрюхим получешуйником (рис. 10в). У юго-восточной части о-ва Парамушир незначительные концентрации камбал отмечены на глубинах 100–150 м. Белобрюхий получешуйник находился вблизи берега, формируя прибрежные скопления как у о-ва Онекотан (вместе с остальными видами), так и у центральной части о-ва Парамушир на глубинах до 150 м, преимущественно в пределах 50–150 м (рис. 10г). Следует особо отметить прибрежное местообитание камбал и получешуйников весной, а также уже состоявшийся подход в эту зону минтая. На прибрежном шельфе концентрировались и другие массовые виды рогатковых — многоиглый керчак и широколобый шлемоносец (рис. 10д, 10е). Их скопления были приурочены непосредственно к побережью о-ва Парамушир, занимая преимущественно глубины 50–150 м. Керчаки, перемещаясь на шельф, всё ещё частично находились на склоне с глубинами 200–250 м.

В конце весны — начале лета 2006 г., в мае — июне, общая ихтиомасса распределялась между изобатами 100–150 м, преимущественно

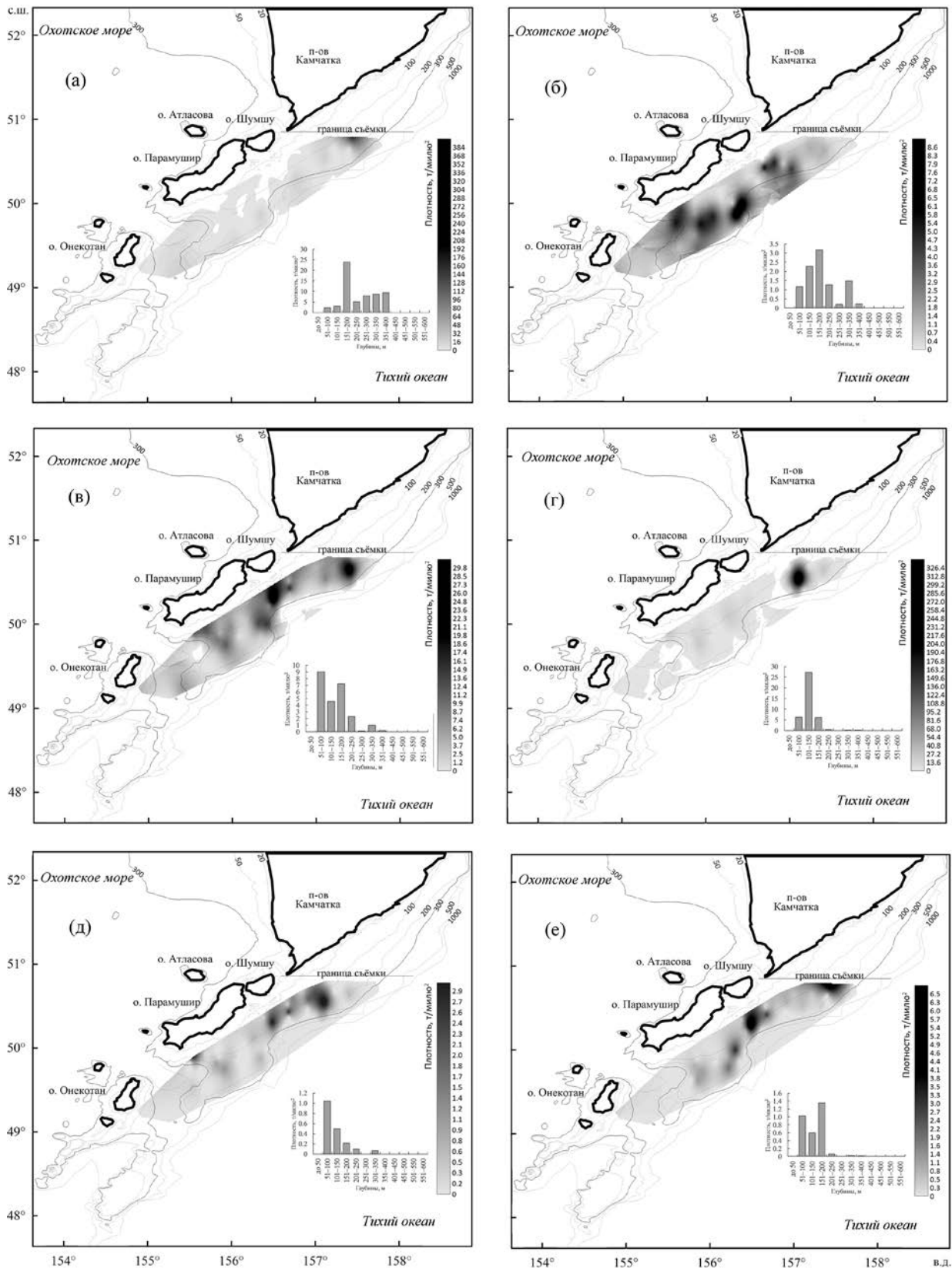


Рис. 9. Весеннее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (в), белобрюхого получешуйника *Hemilepidotus jordani* (г), многоиглового керчака *Muchocephalus polyacanthocephalus* (д), широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detritus* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в марте–апреле 2015 г.

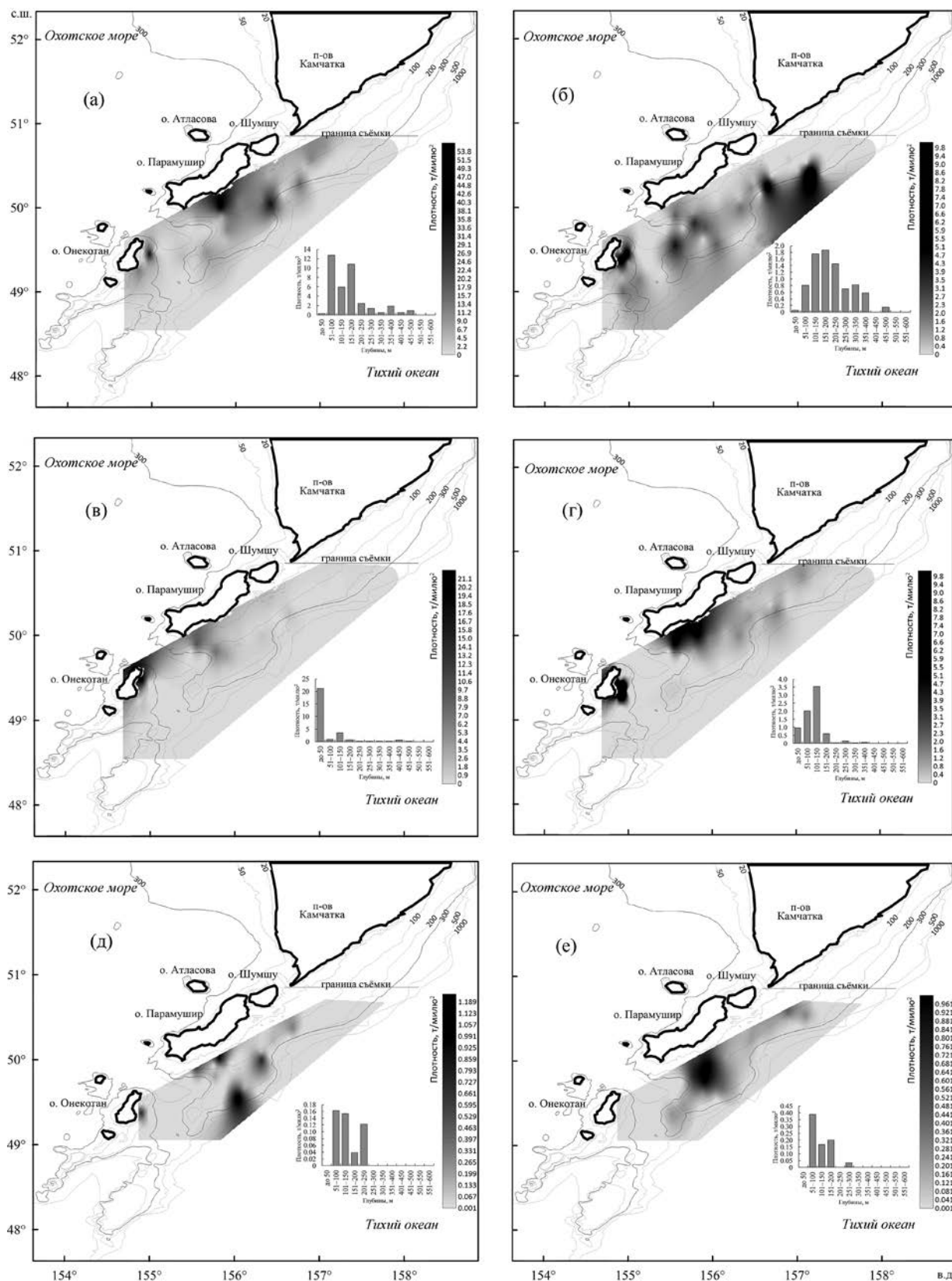


Рис. 10. Весеннее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (в), белобрюхого получешуйника *Hemilepidotus jordani* (г), многоиглого керчака *Muchocephalus polyacanthocephalus* (д), широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в мае 2021 г.

в южной части района исследований с увеличением концентраций в направлении Четвёртого Курильского пролива (рис. 7б). Температурный режим указывал на общее потепление воды в эти месяцы при наличии отчётливых пятен холода в прибрежной зоне шельфа до изобаты 100 м (200 м на севере), со средней температурой 1.73°C (рис. 7г). Отчётливо наблюдался холодный промежуточный слой, накрывающий нижнюю зону шельфа с глубинами 50–100 м. Напротив, наиболее близкая к берегу прибрежная полоса у о-ва Парамушир местами прогревалась до 3.0°C. Рыбы концентрировались в приграничной зоне свала глубин на участках с температурами в диапазоне 2.0–2.5°C.

Минтай в пределах вышеуказанных скоплений образовывал основное своё скопление непосредственно в Четвёртом Курильском проливе, тяготея к большим глубинам, преимущественно 350–400 м, при температуре воды 3.5–4.0°C (рис. 11а). Вдоль побережья о-ва Парамушир минтай не смещался ближе изобаты 100 м, видимо, избегая низких температур. Треска имела сходное распределение вплоть до совпадения местоположения основного скопления вида с участком концентрирования минтая в проливе, при этом основная масса трески всё ещё придерживалась диапазона глубин 100–300 м (рис. 11б).

Двухлинейная камбала концентрировалась на глубине 100–150 м, хотя в меньших количествах она была широко распределена от 50 до 350 м (рис. 11в). Некоторое повышение плотности её скоплений наблюдалось на изобатах 250–300 м, причём всего одно основное скопление вида сформировалось в центральной части выступа склона у о-ва Парамушир. На этом же участке между изобатами 50–150 м отмечена крупная концентрация наиболее массового представителя рогатковых рыб – белобрюхого лучешуйника (рис. 11г). Местоположение скоплений камбалы и лучешуйника совпало с зоной наиболее низких температур, наблюдавшихся в этот период года. Многоиглый керчак в этом году концентрировался уже в прибрежной полосе на глубинах 50–100 м, возможно, и мелководнее, где исследования не проводили (рис. 11д). В холодной зоне прибрежной полосы предпочитала находиться и навага, которая придерживалась в начале лета удалённых от берега глубин 50–150 м (рис. 11е). Она формировала ряд отдельных скоплений, находящихся вдоль южной границы выступа склона у о-ва Парамушир.

Пространственное распределение рыб в мае–июне следующего 2007 г. подтвердило общую

картину предыдущего года (рис. 7в). Общая ихтиомасса была распределена в целом сходным образом, образуя отдельные скопления вдоль всего склона между изобатами 100–300 м. При этом из-за отсутствия исследований в Четвёртом Курильском проливе основная концентрация рыб отмечена на южном выступе континентального склона у о-ва Парамушир, где частично находились общие зимовальные скопления рыб.

Минтай традиционно повторил картину общего распределения, вид был равномерно распределён по всему району исследований, формируя отдельные скопления вдоль всего побережья о-ва Парамушир в диапазоне глубин 200–250 м (рис. 12а). Распределение трески характеризовалось тем, что, как и в 2006 г., основное скопление вида обнаружилось вблизи Четвёртого Курильского пролива (рис. 12б). Кроме этого, треска сохраняла свои склоновые скопления, распределённые между глубинами 200 и 300 м у о-ва Парамушир. Двухлинейная камбала образовывала одно скопление на северном участке района исследований, небольшие концентрации рыб отмечены у Четвёртого Курильского пролива (рис. 12в). Несмотря на широкое распространение по всем глубинам, высокую концентрацию камбал всё ещё отмечали в пределах изобат 200–250 м. Белобрюхий лучешуйник оказался наиболее близок к берегу, образуя скопление с существенной концентрацией вблизи Первого Курильского пролива, а также меньшее скопление на центральном участке выступа южного склона, которое наблюдалось и весной 2006 г. Максимальную концентрацию вида отмечали в диапазоне глубин 50–100 м. Вновь следует отметить, что лучешуйник оказался среди первых рыб, в массе подошедших к побережью в мае–июне. Это согласуется с его наиболее поздним отходом от побережья в осенний период года, о чём будет сказано ниже. Видимо, следует отметить его большую, по сравнению с другими видами, эвритерность.

Многоиглый керчак был распределён широко вдоль всего побережья, массово находился ещё на склоне с глубинами 200–350 м, но при этом уже осуществлял продвижение в сторону нижнего шельфа на глубины 50–100 м (рис. 12д). Широколобый шлемоносец продемонстрировал своё основное скопление в центральной части южного выступа склона у о-ва Парамушир, аналогичное отмеченному весной 2021 г. (рис. 12е).

В осенний период распределение общей ихтиомассы, судя по имеющимся данным, имело в разные годы существенные различия (рис. 13). В октябре 1987 г. основная часть рыб

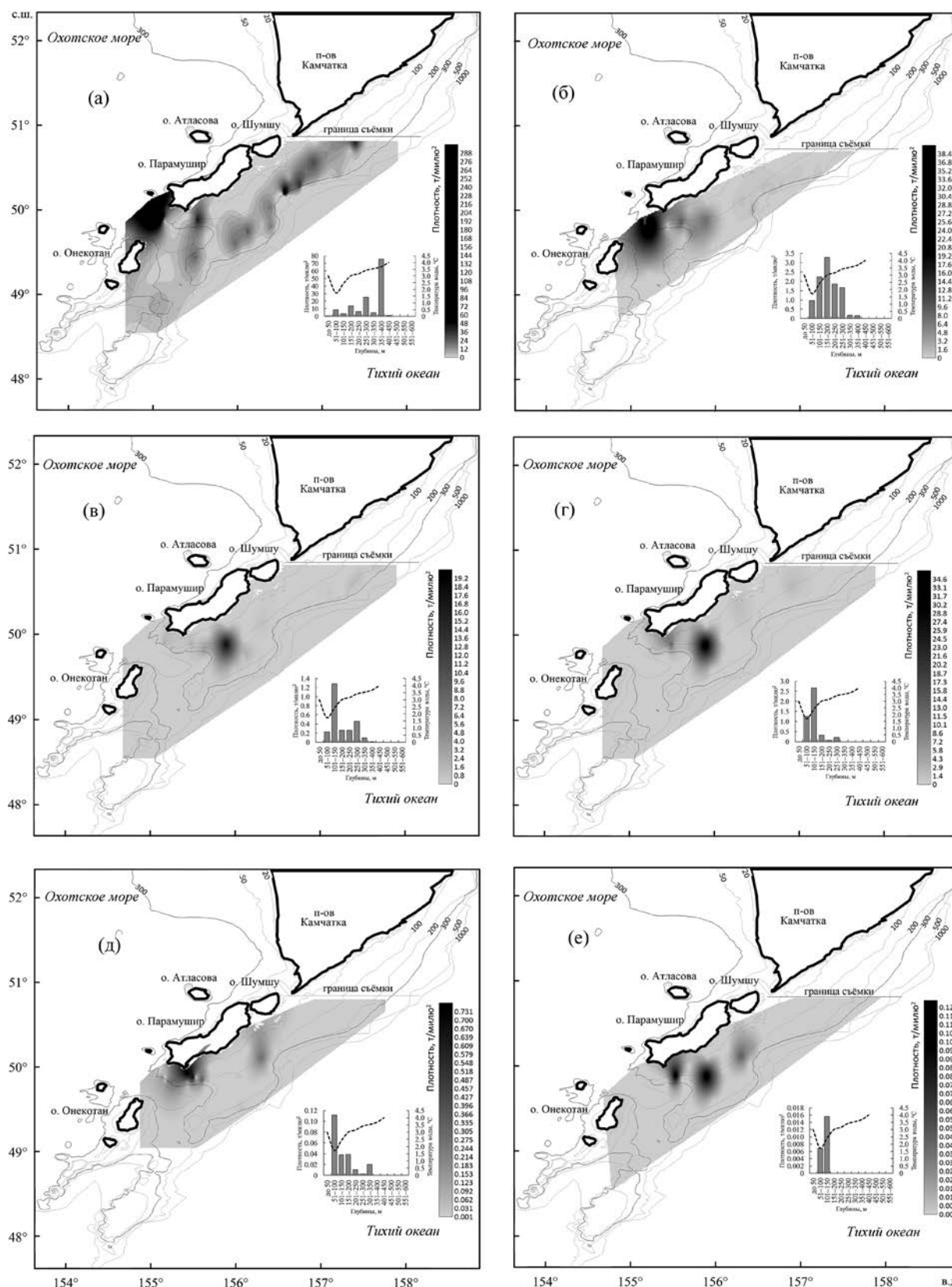


Рис. 11. Весеннее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* (в), белобрюхого получешуйника *Hemilepidotus jordani* (г), многостиглого керчака *Muchocephalus polyacanthocephalus* (д), наваги *Eleginus gracilis* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в мае—июне 2006 г.

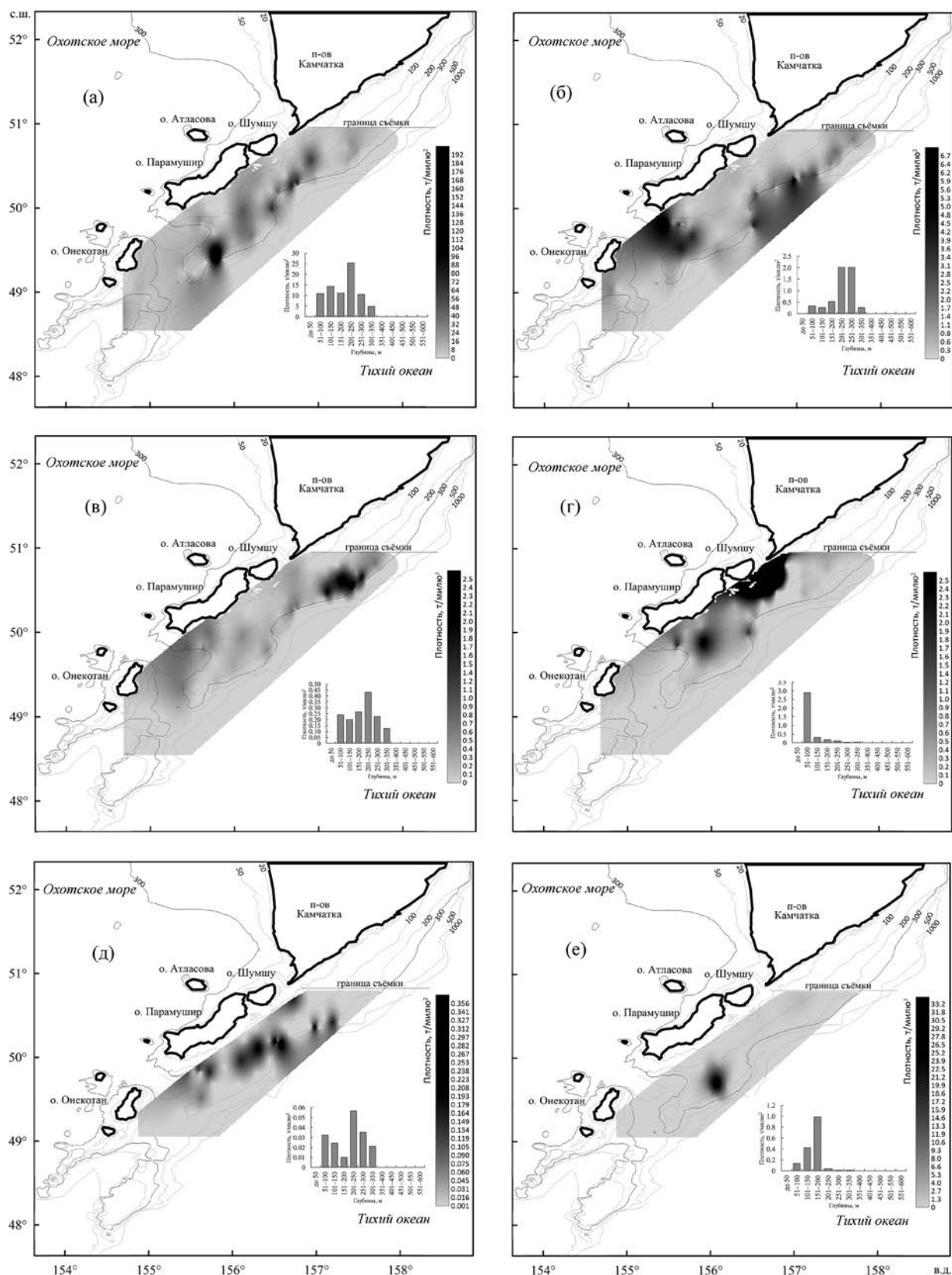


Рис. 12. Весеннее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (в), белобрюхого получешуйника *Hemilepidotus jordani* (г), многоиглого керчака *Muchocephalus polyacanthocephalus* (д), широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detritus* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в мае–июне 2007 г.

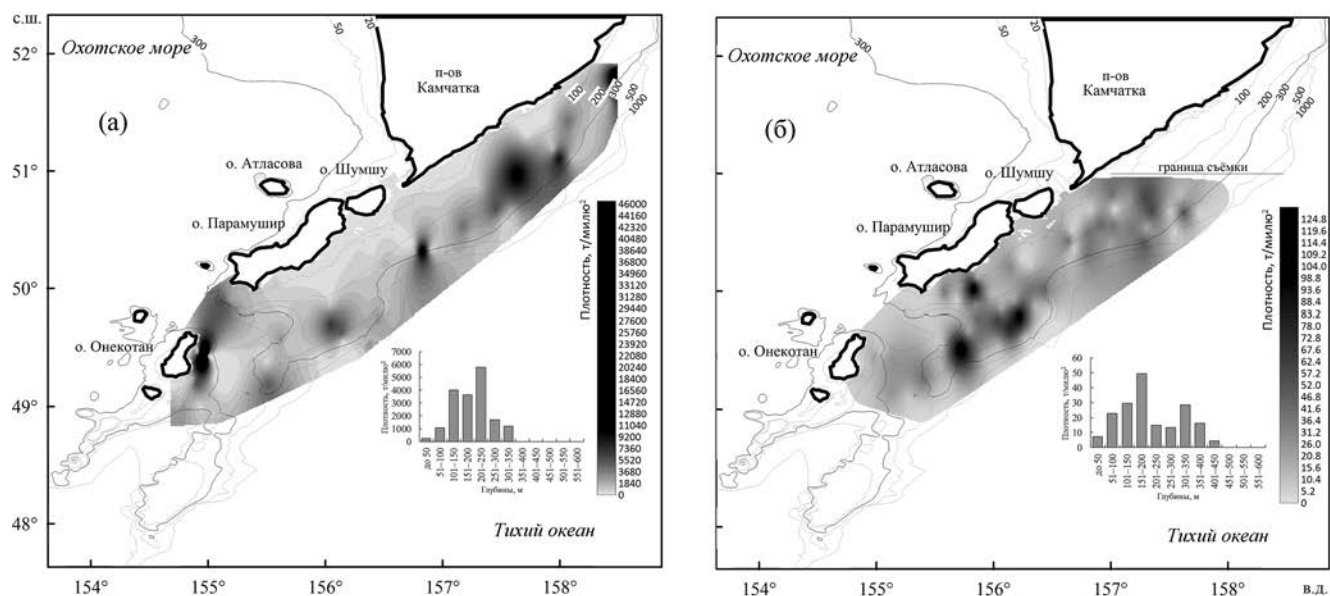


Рис. 13. Осеннее пространственное и батиметрическое распределение общей ихтиомассы в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в октябре 1987 г. (а) и 2009 г. (б)

концентрировалась в северной зоне, но отдельные их скопления отмечались на краю склона вдоль всего о-ва Парамушир. Осенью в океанских водах у о-ва Онекотан продолжало сохраняться многовидовое скопление рыб, образование которого было отмечено в летний период. В октябре 2009 г. рыбы концентрировались преимущественно на южном выступе склона у о-ва Парамушир и в значительно меньших количествах были представлены на северном участке района. В оба года батиметрический диапазон обитания шельфовых видов составлял преимущественно 100–300 м, глубже увеличивались концентрации склоновых рыб.

Осенью 1987 г. общая картина распределения рыб была обусловлена преимущественным доминированием минтая, как наиболее массового вида (рис. 14а). Отдельные скопления минтая формировались вдоль всего склона на глубинах 100–300 м. Постоянное скопление вида у о-ва Онекотан сохранялось и в этот период. Без доминантного вида биомасса дemersальных рыб концентрировалась преимущественно в северной части района исследований вблизи Юго-Восточной Камчатки, напоминая картину зимы 1987 г. Треска осенью формировала характерное скопление совместно с минтаем у о-ва Онекотан, в остальной части района существенные концентрации этого вида не отмечены (рис. 14б). Предпочитаемые треской глубины обитания составляли 100–250 м.

Ещё один представитель тресковых (Gadidae) — навага — концентрировалась у вхо-

да во Второй Курильский пролив на глубинах от мелководья до 100 (максимум 150) м (рис. 14в). Эта картина вполне соответствует биологии вида, нерестящегося зимой в самой прибрежной полосе моря во Втором Курильском проливе.

Двухлинейная камбала была широко распределена от самого побережья до глубины преимущественно 300 м (рис. 14г). Судя по батиметрическому распределению, вид осуществлял миграцию на зимовальные участки, главный из которых находился у Юго-Восточной Камчатки. Интересно прибрежное местоположение части рыб у Первого Курильского пролива, в прибрежной зоне о-ва Шумшу.

Белобрюхий полчешуйник концентрировался вблизи Первого и Второго Курильских проливов, причём всё ещё на шельфе и приграничной склоновой зоне в пределах глубин до 150 м (рис. 14д). Отдельные скопления сохранялись в океанских водах у о-ва Онекотан, что, возможно, связано с более поздними по времени зимовальными миграциями вида. В основном рыбы находились в диапазоне глубин 50–200 м, хотя часть из них продвинулась уже до 300 м. Примерно такое же распределение было характерно осенью для многоиглого керчака (рис. 14е). Находясь на траверзе Первого Курильского пролива, керчак был распределён более широко, концентрируясь на глубинах 50–350 м.

В октябре 2009 г. был отмечен осенний отход рыб на зимовку в район южного выступа склона

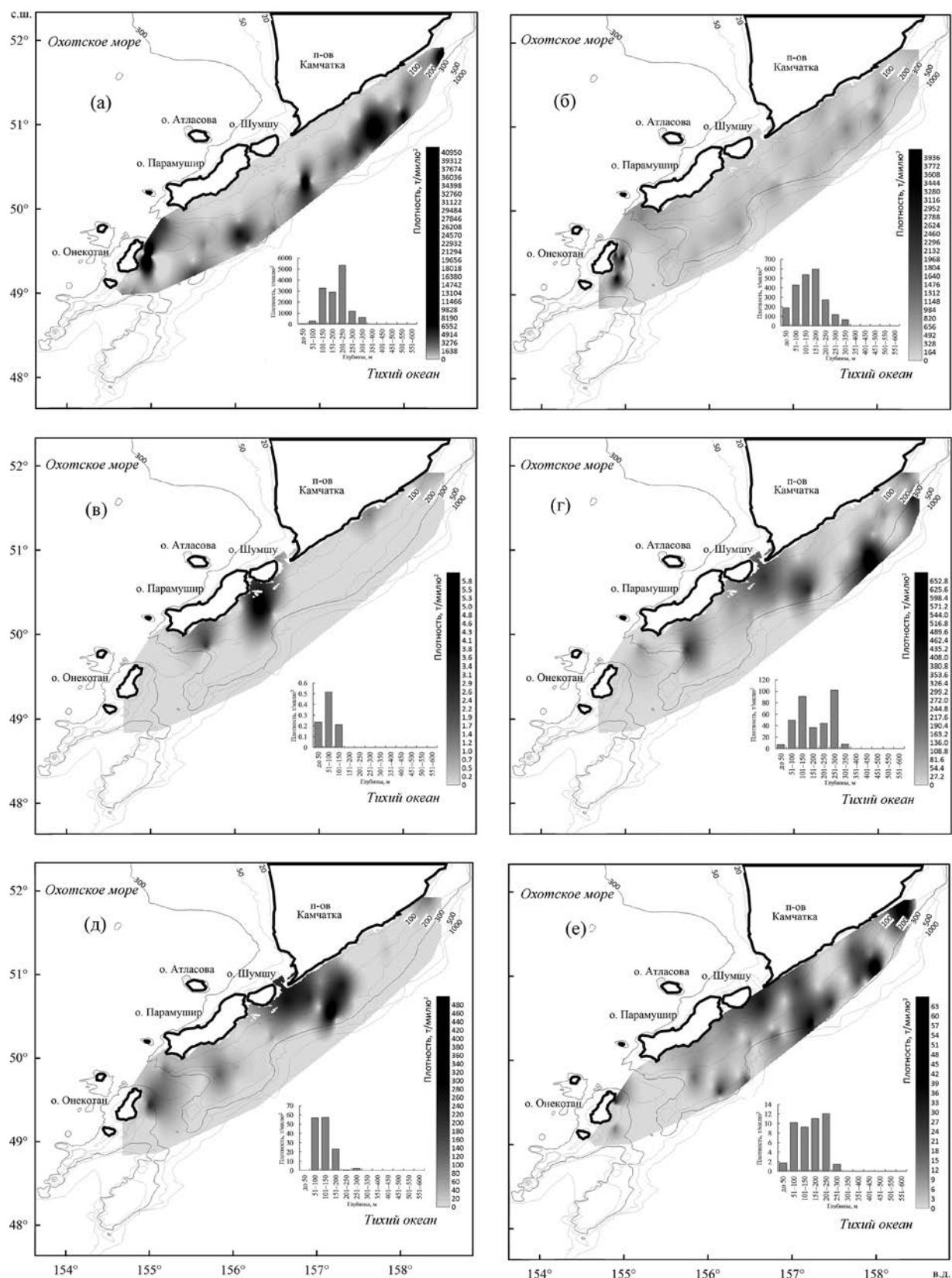


Рис. 14. Осеннее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), наваги *Eleginus gracilis* (в), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* (г), белобрюхого лучешейника *Hemilepidotus jordani* (д), многоиглоного керчака *Muchocephalus polycanthocephalus* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в октябре 1987 г.

у о-ва Парамушир (рис. 13б). Для данного года и сезона была характерна двухпиковость батиметрического распределения общей ихтиомассы, выражающаяся в повышении концентраций в двух диапазонах глубин: 150–200 и 300–350 м. Минтай полностью повторил картину распределения общей ихтиомассы, сконцентрировавшись на юге района в широком диапазоне глубин (рис. 15а). Треска формировала основное своё локальное скопление в зоне 50–100 м, но повышенные концентрации вида были отмечены и на изобатах 150–200 м (рис. 15б). Прослеживалось осеннее перемещение двухлинейной камбалы, скопления которой растянулись широким фронтом вдоль всей полосы склона, находясь преимущественно в диапазоне глубин от 50 до 350 м, но местами достигая 450 м (рис. 15в). Белобрюхий получешуйник был единственным видом, скопление которого было отмечено в прибрежной полосе у южного побережья о-ва Парамушир (рис. 15г). Вид распределялся в основном на шельфе, от мелководья до глубины 150 м, оказавшись ближе к берегу, по сравнению с весенней картиной своего распределения. Многоиглый керчак начал смещаться на склон напротив Первого Курильского пролива, охватывая диапазон глубин 50–250 м (рис. 15д). Широколобый шлемоносец, напротив, преимущественно сместился на южный выступ склона у о-ва Парамушир, распределяясь на глубинах 100–300 м (рис. 15е). Предпочтение южного склона было характерной особенностью этого вида в районе исследований по данным разных сезонов и годов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ зимнего распределения общей ихтиомассы в районе северных Курильских островов показывает, что общую картину на протяжении января–марта можно представить последовательно, связав её с постепенной трансформацией гидрологической ситуации в течение сезона. Если в январе рыбы явно концентрировались на северном участке, преимущественно к северу от 51° с.ш., то в феврале зимовальная зона смещается к югу, оставаясь в пределах склона, а в марте общая ихтиомасса распределяется широко вдоль всего тихоокеанского склона Северо-Курильской гряды. В первом квартале года неизменным остаётся обитание рыб на склоне, обычно на глубинах > 150 м, где придонная температура воды, судя по данным зимы 2002 г., держится на уровне > 1°C.

Зимний характер распределения минтая в разные месяцы варьировал от высокой кон-

центрации рыб на склоне Юго-Восточной Камчатки (январь–февраль 1987 г.) до отдельного скопления у о-ва Онекотан (февраль–март 2002 г.) или более равномерного распределения по глубинам склона вдоль всего изучаемого района (в марте 2011 г.). Предпочитаемый видом батиметрический диапазон составлял от 200 до 500 м, средняя температура придонного слоя воды на участках обитания рыб варьировала от 0.7 до 3.0°C.

Местоположение зимних скоплений трески тоже не отличалось ежегодным постоянством. Её скопления формировались как на северном, так и на южном, а иногда и на центральном по отношению к о-ву Парамушир участках, при этом рыбы всё же предпочитали находиться в пределах глубин 100–300 м. В целом треска в зимний период отмечалась в широком диапазоне глубин от самого побережья до 500 м. Средняя температура воды на предпочитаемых видом глубинах составляла 0.5–1.7°C.

Двухлинейная камбала в своём зимнем распределении показала существенные различия по годам. Несмотря на в целом биполярное расположение скоплений: одно скопление обнаруживалось непосредственно у Юго-Восточной Камчатки, второе – на выступающем участке склона у о-ва Парамушир, они не были стабильными и с окончанием зимовального периода распались на меньшие скопления внутри вышеобозначенных участков. При этом оптимальные глубины зимнего обитания камбалы стабильно составляли 100–200 (максимум 300) м, а общий диапазон встречаемости оказывался существенно шире и занимал 50–450 м. Предпочитаемая температура воды на этих участках укладывалась в пределы, характерные для трески.

Среди рогатковых в течение трёх лет рассмотрено многолетнее зимнее распределение доминирующего белобрюхого получешуйника. Картина формирования скоплений вида повторяла общую ситуацию: в начале года образовывались плотные скопления на одном участке, в последующем наблюдался ряд следующих вдоль побережья пятен скоплений. Батиметрический диапазон был стабилен и охватывал преимущественно глубины 100–200 (максимум 250) м при общей встречаемости от нижнего шельфа до глубины 500 м.

Непостоянство местоположения скоплений рыб на протяжении первого квартала года является, очевидно, характерным для их зимнего распределения в Северо-Курильском районе. Это можно увидеть в том числе и на примере

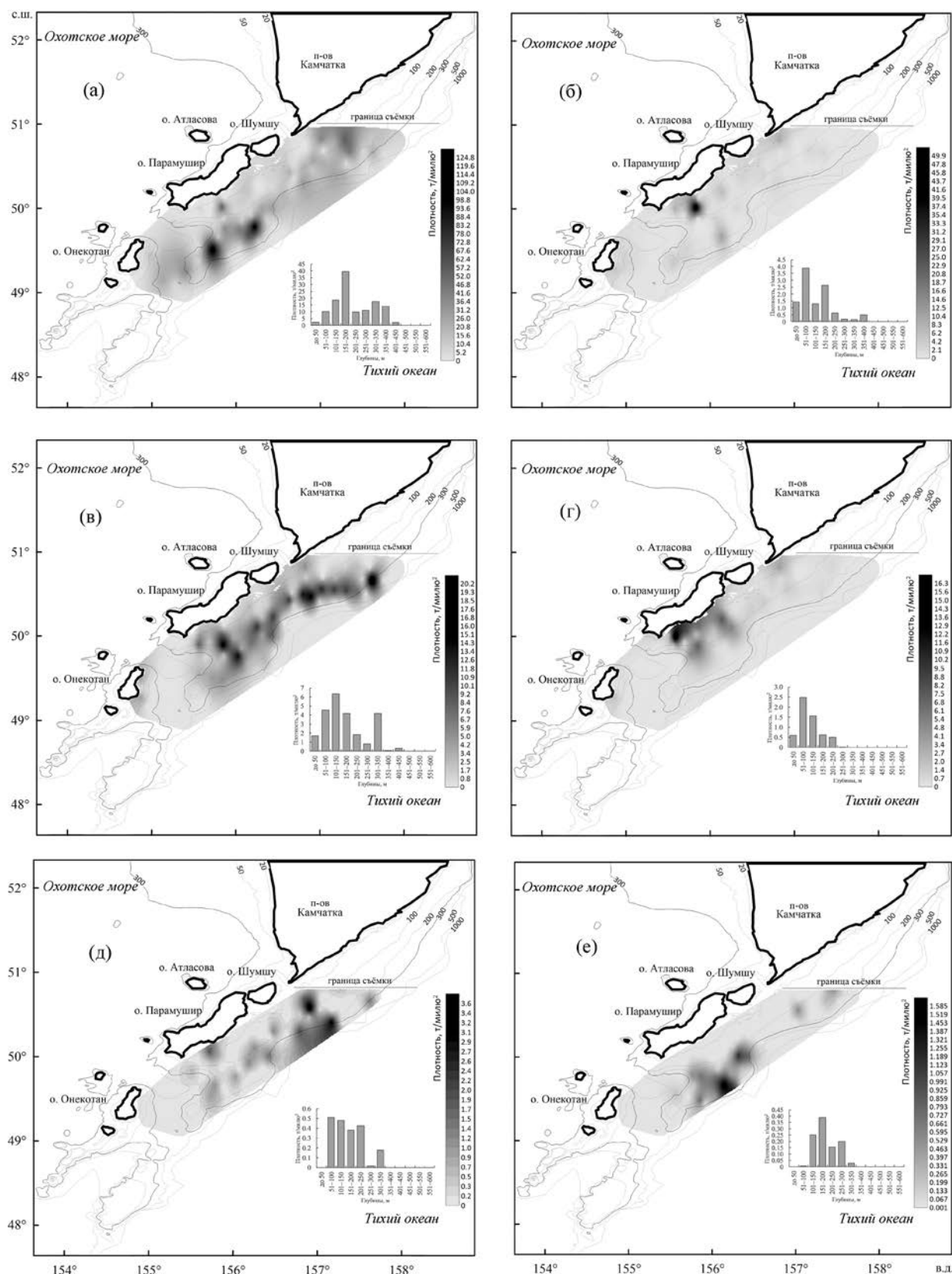


Рис. 15. Осеннее пространственное и батиметрическое распределение минтая *Gadus chalcogrammus* (а), трески *G. macrocephalus* (б), двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* (в), белобрюхого получешуйника *Hemilepidotus jordani* (г), многоиглового керчака *Muchocephalus polyacanthocephalus* (д), широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* (е) в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в октябре 2009 г.

чёрного палтуса – вида, проводящего большую часть своей жизни на склоне. При существенных изменениях мест концентрирования рыб вдоль склона сохранялось неизменным лишь общее батиметрическое предпочтение палтуса, который распределялся преимущественно от глубины 300 до 500 м и более. Температура воды на этих глубинах достигала примерного диапазона 2.0–3.5°C. Как было показано ранее, массовые виды рыб склона, такие как пятнистый скат, малоглазый макрурус, белополосый ликод, формируют свои основные скопления также глубже 450 м при температуре воды выше 3°C, что подтверждается данными других авторов (Токранов, Орлов, 2002; Орлов и др., 2007; Orlov, Tokranov, 2008).

С весенним потеплением рыбы перемещаются несколько ближе к зоне шельфа, чему препятствуют, по всей видимости, воды холодного промежуточного слоя океана. Следует отметить, что для минтая, трески и северной двухлинейной камбалы март и апрель являются временем размножения, поэтому весеннее распределение взрослых рыб представляется характерным именно для их нерестовых скоплений (Перцева-Остроумова, 1961; Швецов, 1975; Антонов, 1991; Полтев, 1996).

Весенне-раннелетний период характеризовался присутствием скоплений всех основных массовых видов в зоне верхних участков склона с постепенным продвижением в зону шельфа до глубины 50 м и, вероятно, меньше. Несмотря на наличие холодного промежуточного слоя воды в диапазоне глубин 50–100 м, весеннее формирование скоплений многих видов распространялось и на эту зону крайне низких температур. В то же время распределение рыб в общем диапазоне глубин 50–300 м явно типично для весны – начала лета – периода, представляющего собой время нереста и начального этапа нагула многих из видов. Характерным является формирование многовидовых скоплений минтая, трески, двухлинейной камбалы и некоторых рогатковых видов в океанских водах вблизи о-ва Онекотан, а также на склонах в Четвёртом Курильском проливе.

Осенний период характеризовался уже близостью зимовки, с усиливающимся концентрированием всех скоплений рыб в зоне континентального склона. Исходя из общей картины сезонного распределения, можно предположить следующую очерёдность осенних перемещений массовых промысловых видов – минтай, треска, двухлинейная камбала, белобрюхий получешуй-

ник. В целом в осенний период общий диапазон глубин обитания шельфовых видов расположен в пределах 100–300 м.

Таким образом, сезонный характер пространственного распределения рыб в океанских водах Северо-Курильского района в значительной мере определяется на протяжении всего года субарктической структурой водных масс и специфическим рельефом морского дна на тихоокеанском шельфе и склоне островов. Имеющиеся данные указывают на формирование многовидовых плотных зимовальных скоплений рыб в холодный период года на склоне Юго-Восточной Камчатки. Дальнейшее их продвижение севернее 52° с.ш., видимо, не происходит по причине значительного сужения зоны свала глубин. Вместе с тем следует отметить, что непосредственно вдоль всего склона у о-ва Парамушир, в особенности на южном выступе склона, также могут наблюдаться зимние локальные скопления рыб. В тёплый период года, с постепенным перемещением рыб на юг в приостровные воды, образуются крупные скопления трески, минтая, камбал и рогатковых бычков вблизи о-ва Онекотан и на склонах в Четвёртом Курильском проливе. При этом вдоль о-ва Парамушир происходит смещение скоплений рыб в сторону нижних участков шельфа. Исходя из особенностей распределения рыб в переходные сезоны года (весной и осенью), в наиболее тёплый летний период года, во время активного нагула, по всей видимости, происходит освоение и зоны собственно побережья, относимого к внутреннему шельфу.

Осуществление батиметрических перемещений рыб в ходе их сезонных миграций, преимущественно в зоне нижнего шельфа и континентального склона, подтверждается сведениями о позиционировании судов на ярусном промысле трески в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов.

Анализ расположения судов с различным промысловым оборудованием (для разных промысловых объектов) показал, что в дальневосточных морях ярусный лов относится к наиболее специализированным видам промысла, который традиционно применяют к одному массовому шельфовому объекту – тихоокеанской треске, а также к макрурусам, палтусам и скатам (Золотов, 2021). В ходе ярусного лова трески её среднемесячная доля в уловах составляла 86.3–100%, в среднем – 94.4% (табл. 2). Анализ результатов тех лет, в которые проводили научные траловые учётные съёмки, показал, что в эти годы наблюдалась характерная сезонная картина локализации промысловых судов ярусного лова.

Таблица 2. Статистика промысла (ярусного лова) трески в январе–декабре 2011 г., т

Месяц	Треска <i>Gadus macrocephalus</i>	Палтус белокожий <i>Hippoglossus stenolepis</i>	Минтай <i>Gadus chalcogrammus</i>	Камбалы (Pleuronectidae)	Керчаки (Cottidae)	Скаты (Arhynchobatidae)	Терпуги (Hexagrammidae)	Окуни морские рода <i>Sebastes</i>	Всего	Доля трески, %
Январь	125.103	0.350	4.953	0.345	5.466	8.091	0.540		144.848	86.3
Февраль	232.598	0.835	3.093	0.300	6.731	5.637	0.038	0.005	249.237	93.3
Март	175.870	0.693							176.563	99.6
Апрель	290.491	2.420							292.911	99.2
Май	46.033								46.033	100
Июнь	122.735					3.200			125.935	97.5
Июль	199.425					27.498			226.923	87.9
Август	22.233								22.233	100
Сентябрь	16.272								16.272	100
Октябрь	0.999								0.999	100
Ноябрь	85.349								85.349	100
Декабрь	366.538	3.017	7.864		3.194	15.241	0.034		395.888	92.6
Итого	1683.646	7.315	15.910	0.645	15.391	59.667	0.612	0.005	1783.191	94.4
Доля, %	94.4	0.4	0.9	<0.1	0.9	3.3	<0.1	<0.1	100	

В 2006–2007 гг. средняя глубина ярусного промысла трески мало различалась своей сезонной вариабельностью (рис. 16). В 2006 г. максимальная средняя глубина промысла приходилась на март (237.6 м), а в 2007 г. в декабре суда уходили на участки с глубинами 257 м. Минимальная средняя глубина лова была отмечена в июне – до 45 м. В 2009 г. промысел трески осуществляли только в холодный период года на глубинах со средними значениями от 159.4 до 295.7 м.

В 2011 г. на промысле ярусом наблюдались перемещения судов от сезона к сезону по участкам с диапазоном средних глубин 100–250 м. Следует отметить существенное сходство батиметрического распределения трески и мест её основных скоплений, определённых по учётной траловой съёмке в марте 2011 г., с пространственным расположением судов, которые занимались ярусным промыслом объекта в районе в это же время. Следует отметить максимальное приближение работающих судов к побережью в июне–августе. Исходя из общегодовой картины динамики расположения судов, можно сказать, что сезонные перемещения трески в районе исследований осуществляла преимущественно в диапазоне глубин, верхняя граница которых отделяла зону пологого склона от зоны резкого свала.

В 2013 г. суда-ярусоловы осуществляли те же перемещения, что и в 2011 г., между участками с диапазоном средних глубин 92–230 м. В марте–апреле, когда основные скопления трески, по данным учётной траловой съёмки, находились в зоне глубин 150–250 м, суда предпочитали осуществлять лов на глубине в среднем 229 м. Можно полагать, что местоположение промысловых судов с ярусным оборудованием вполне соответствовало пространственному распределению основных скоплений вида.

В 2015 г. диапазон глубин промысла трески находился в пределах 114–217 м. Максимальная глубина наблюдалась в марте, а минимальная приходилась на август. В марте–апреле, когда скопления трески в ходе учётной съёмки наблюдались на глубинах 150–200 м, суда концентрировались на средней изобате промысла 191 м.

В 2021 г. весь летний период ярусный промысел не проводили. Вместе с тем общий диапазон глубин, на которых осуществляли промысел, находился в пределах 110–247 м.

В целом прослеживаются закономерные изменения глубин промысла трески судами ярусного флота от холодного к тёплому периоду года, которые обусловлены периодическими миграционными перемещениями рыб в связи с осо-

бенностями их пространственного распределения на этапах зимовки, размножения и нагула.

Основным видом промысла минтая в районе исследований является разноглубинный траловый лов, которым изымается до 99% всего годового улова вида. Изменение по месяцам местоположения судов, оснащённых разноглубинным тралом, показывает, что в холодный период года средняя глубина обитания рыб составляет 357 м, а к лету эта величина снижается до 197 м (рис. 16з). Представленные величины несколько занижены, учитывая значительное число случаев подачи неверных координат лова с указанием точек вблизи мест сдачи выловленной продукции.

Основным видом лова камбал, преимущественно северной двухлинейной, является снюрреводный промысел, в ходе которого добывается в среднем 95.3% годового вылова объекта. Однако большинство прибрежных судов снюрреводного лова, по всей видимости, подают информацию, указывая как координаты промысла координаты точек вблизи мест сдачи выловленной продукции у г. Северо-Курильск, что не позволяет проследить изменения мест нахождения промысловых скоплений рыб.

В итоге сезонная схема перемещений рыб в районе исследований показывает периодические движения рыб по направлению от шельфа к склону и обратно. Перемещения с северо-востока на юго-запад (и обратно) вдоль склона Северо-Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки, как следует предполагать, осуществляются в переходные сезоны года. Есть отдельные зимовальные участки на юге и севере района исследований, от которых рыбы совершают весенние миграции в прибрежную зону островов через первоначальное распространение вдоль свала глубин. Осенью движение осуществляется в обратную сторону. Верхние участки континентального склона сохраняют свою значимость на протяжении всех сезонов года, что, видимо, объясняется оптимальными по своему термическому режиму условиями среды в этой промежуточной зоне, находящейся между тёплыми типично склоновыми водами и холодными водами шельфа.

Насколько полученные данные соответствуют уже опубликованной информации по биологии рыб в исследуемом районе? Последовательный анализ по массовым промысловым видам рыб, которых исследовали наиболее интенсивно, показывает следующую картину.

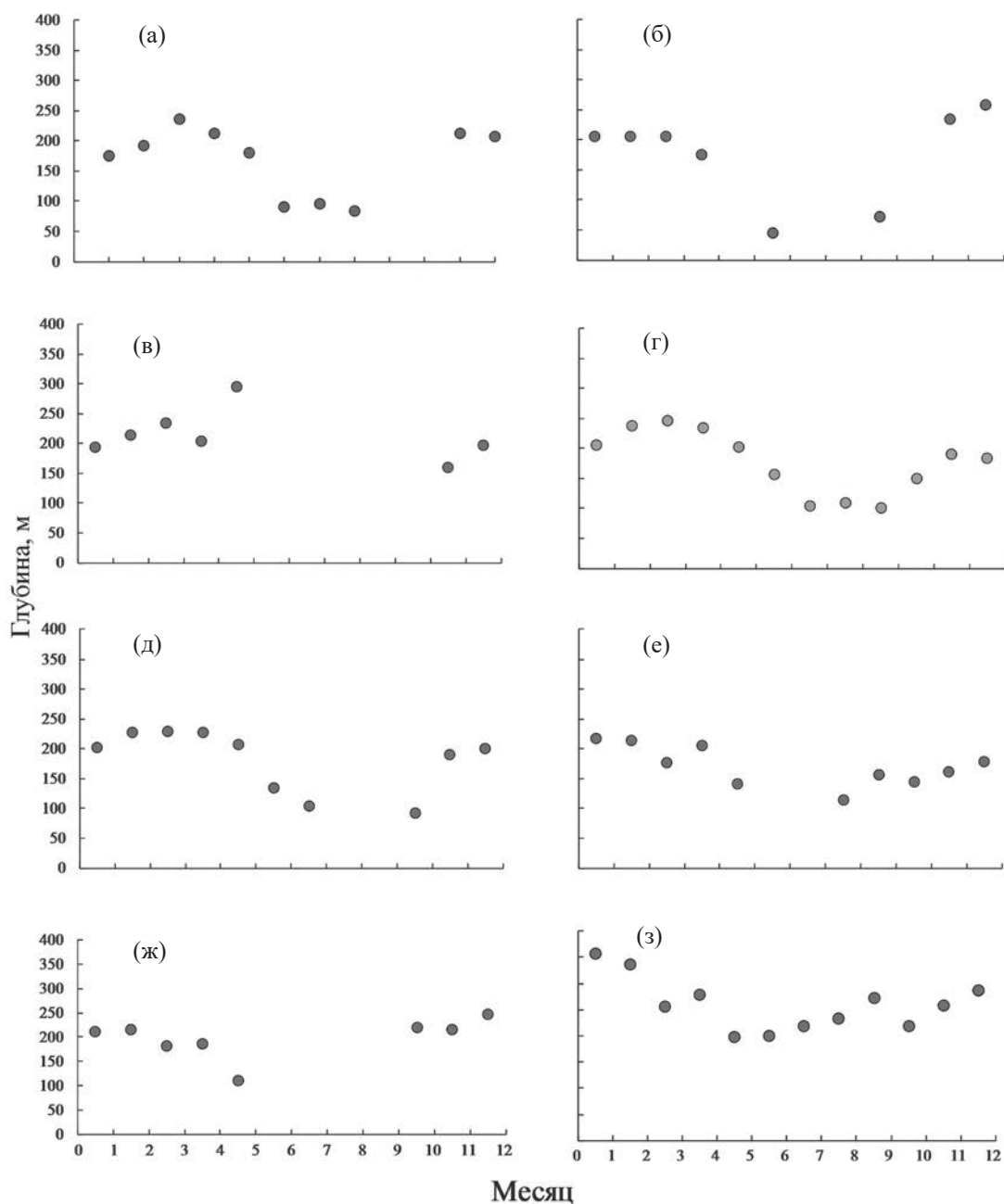


Рис. 16. Средняя глубина (●) ярусного промысла трески *Gadus macrocephalus* в разные месяцы в тихоокеанской подзоне Северо-Курильской зоны в 2006 (а), 2007 (б), 2009 (в), 2011 (г), 2013 (д), 2015 (е), 2021 (ж) гг. и тралового разноглубинного промысла минтая *G. chalcogrammus* в 2011 г. (з).

Минтай Северо-Курильского района относится к восточнокамчатской популяции вида, ареал которой первоначально распространялся на воды у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов (Золотов, Антонов, 1986; Антонов, 1991). Вместе с тем локальные нерестилища минтая отмечались не только в вышеуказанном районе, но формировались также севернее данного популяционного ареала — в Авачинском, Кроноцком и Камчатском

заливах п-ова Камчатка. Морфометрический анализ показывал, что в ходе нагульных миграций вида рыбы восточнокамчатской популяции в существенных количествах присутствовали в Кроноцком заливе и в водах у Юго-Западной Камчатки. Популяционный статус минтая вышеуказанных заливов остаётся неясным, но в настоящее время отдельные исследователи стали относить его к восточнокамчатской популяции, смещая центр популяционного воспро-

изводства в глубоководные каньоны Авачинского и Кроноцкого заливов, а также считая воды у Северо-Курильских о-вов и зону Камчатского залива периферией группировки (Буслов, 2008; Варкентин, Саушкина, 2022).

Ранние ихтиопланктонные съёмки показывали, что, сформировавшись в конце марта в водах у Юго-Восточной Камчатки, центр размножения минтая постепенно смещался в приостровные воды Курильской гряды (Антонов, 1991). Пик нереста приходился на третью декаду апреля, рыбы нерестились преимущественно на глубинах 50–170 м при температуре воды ниже 0.5°C, вплоть до отрицательных значений.

Данные настоящего исследования по весеннему распределению взрослого минтая несколько расширяют известные диапазоны глубин и температур обитания и размножения вида, особенно в начальный период нереста – в марте–апреле. Массовые скопления минтая в это время находились на глубинах 100–300 м, смещаясь на участки с изобатами 50–200 м лишь ближе к концу размножения, в мае. Температура воды в зоне обитания минтая была явно выше 0.5°C ввиду преимущественного присутствия рыб на островном склоне в зоне изотерм 1.5–2.5°C. С выходом рыб на шельф, наблюдающимся в мае, температура обитания вида заметно понижалась и, действительно, могла достигать отрицательных значений.

Общая схема внутригодового перемещения минтая в пределах вод Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов ранее была рассмотрена по результатам работы на японских промысловых судах тралового лова в 1990-х гг. (Буслов, 2001; Орлов, 2010; Промысел биоресурсов..., 2013). Было показано, что в период массового нереста в апреле–мае рыбы формировали скопления на шельфе и в верхней части континентального склона как у Юго-Восточной Камчатки, так и у о-вов Парамушир и Шумшу. В июне–октябре, во время активного нагула, рыбы смещались в южном направлении и равномерно рассредоточились по всей акватории с глубинами 200–400 м. Отмечено, что осенью минтай формирует скопления с повышенными концентрациями у юго-восточного побережья Камчатки, у центральной части о-ва Парамушир и у Четвёртого Курильского пролива (Орлов, 2010). В ноябре–декабре минтай концентрируется на свале в вышеуказанном диапазоне глубин. Эта схема в целом соответствует представлениям о сезонном распределении вида, составленном по итогам настоящего исследования, и также

указывает на большую значимость зоны внешнего шельфа и верхней части континентального склона в жизненном цикле минтая данной популяции.

Исследования распределения и миграций тихоокеанской трески в океанских водах Северных Курил ранее были выполнены также в рамках сбора информации на японских промысловых судах в 1990-х гг. (Полтев, 1997; Орлов, 2010; Тихоокеанская треска ..., 2013). Отмечено, что в разные сезоны года в указанном районе формируются два довольно стабильных по своему местоположению скопления трески – у Южной Камчатки и на юге от о-ва Парамушир – преимущественно на глубинах 100–250 м при температуре –0.5 ... 4.5°C. В период массового нереста, в марте, рыбы держались на сходной глубине (140–270 м) при температуре –0.8 ... 0.6°C. В летний период рыбы расширяли нагульный ареал в юго-западном направлении вплоть до зоны крупного гайота к югу от группы о-вов Онекотан – Шиашкотан. Исходя из постоянства основных мест обнаружения промысловых скоплений, считали, что треска не совершает значимых миграций за пределы района, что позволяет принимать её за местную популяционную группировку (Полтев, 1997; Орлов, 2010). В целом наши данные не противоречат результатам ранее проведённых исследований. Характер сезонного распределения вида формировался в условиях ежегодно меняющихся условий среды, но предпочитаемые диапазоны глубин и температур оказались достаточно близки, что указывает на их достоверность.

Что касается наваги, то имеющаяся информация по её сезонному распределению несколько не соответствует полученным данным. Ранее исследователи указывали, что после нереста в марте–апреле рыбы остаются возле берега на глубинах < 40 м (Сафронов, 1986). По данным настоящего исследования, уже в феврале скопление наваги было обнаружено на глубинах 100–150 м, т.е. в постнерестовый период локализация рыб на склоне наблюдается явно раньше. Осенью общее распределение наваги в целом охватывало всё побережье от м. Лопатка до юга о-ва Парамушир (Орлов, 2010; Орлов и др., 2011). Однако, несомненно, образуются и локальные скопления, которые были обнаружены, в том числе осенью, напротив о-ва Парамушир.

Северная двухлинейная камбала, обитающая в районе тихоокеанского побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки, была объединена в единую популяционную

группировку также согласно местоположению локальных скоплений, пространственно связанных между собой (Бирюков, 2008; Промысел биоресурсов..., 2013). В тёплый период года скопления камбал были отмечены на глубинах 50–150 м при преимущественной температуре 0–1.6°C, а с похолоданием рыбы перемещались на глубины 150–260 м, где пределы варьирования температуры воды уменьшались до 0–0.7°C. По другой информации, зимой камбалы придерживались зоны свала глубин 225–350 м, летом – 100–175 м (Золотов и др., 2012). Нерест в основном отмечали в феврале–апреле на участках зимовальных скоплений либо в непосредственной близости от них. В целом в районе исследований были выделены, так же как у трески, северное (Юго-Восточная Камчатка) и южное (о. Парамушир) скопления, но между ними могло присутствовать и так называемое срединное скопление, что создавало картину непрерывного распределения рыб в районе (Бирюков, 2008; Орлов, 2010; Золотов и др., 2012). Характерным для данной популяции камбал считали отсутствие значимых сезонных перемещений рыб во вдольбереговом направлении. Наши исследования продемонстрировали сильную вариативность в сезонном распределении камбал, но присутствие двух–трёх отдельных её зимовальных скоплений также было выявлено. В нагульный период года характерным явлением оказывалась высокая концентрация рыб в прибрежье о-ва Онекотан, о чём в предыдущих публикациях не упоминалось.

Характерное сезонное распределение рыб семейства рогатковых в районе северных Курильских островов уже было рассмотрено для некоторых видов ранее (Токранов, Орлов, 2012, 2013). Несмотря на мнение, что многоиглый керчак совершает сезонные перемещения у островов, средние глубины поимки вида с февраля по декабрь принимаются практически одинаковыми – 172–254 м (Токранов, Орлов, 2013). Явной тенденции в изменении батиметрического диапазона встречаемости многоиглого керчака обнаружено не было. Это противоречит полученным в ходе настоящего исследования данным, которые указывают на чёткое смещение скоплений вида на участки верхнего шельфа к тёплому периоду года с последующей миграцией на склон с приходом похолодания. Подобные же особенности сезонного распределения характерны для двух массовых видов шлемоносцев – узколобого и широколобого, а также белобрюхого лучешейника. По сведениям литературы, оба вида шлемоносцев на протяжении всего года

обитают на глубинах 80–200 м, лишь зимой смещаясь на 200–250 м (Токранов, Орлов, 2012). Для белобрюхого лучешейника были описаны довольно значительные сезонные вертикальные миграции, в том числе связанные с прибрежным нерестом (Токранов, 1986). В значительной мере сходная картина была отмечена по результатам рассмотренных траловых учётных съёмок. Однако данные настоящей работы демонстрируют, что общая картина распределения массовых видов рыб в районе исследований не столь однозначна, приведённые сведения по траловым учётным съёмкам оказались более разнообразными, свидетельствуя о динамичности формирования скоплений видов у островов в разные годы и сезоны при периодическом изменении батиметрического диапазона обитания рыб, преимущественно в пределах нижней зоны шельфа и верхних участков континентального склона. Вместе с тем основные черты распределения минтая, трески и двухлинейной камбалы, отмеченные в районе исследований ранее, подтверждаются новой информацией и свидетельствуют в пользу явного популяционного статуса группировок, которые населяют воды у северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки и формируют сезонные скопления в пределах локального географического ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Субарктическая структура водных масс вдоль тихоокеанского побережья Северо-Курильских о-вов в значительной мере определяет консервативность вертикальной (батиметрической) структурированности сезонных скоплений рыб. При этом динамичность потоков течений в приостровной области с большим количеством проливов, видимо, приводит к существенной изменчивости местоположения скоплений рыб во вдольбереговом направлении в межгодовом и сезонном аспектах.

Общий цикл сезонных пространственных перемещений рыб в районе можно охарактеризовать следующим образом. В осенне-зимний период года, с похолоданием, ядро общей ихтиомассы перемещается в направлении верхнего склона Юго-Восточной Камчатки и южного выступа склона у о-ва Парамушир. В весенне-летний период, с потеплением, происходит динамичное смещение рыб вдоль склона на юг с выходом на меньшие глубины в зону шельфа. В это время рыбы распределяются вдоль всего побережья Северо-Курильских о-вов, образуя отдельные скопления не только на шельфе

и верхних участках склона у о-вов Парамушир и Онекотан, но и на склонах Четвёртого Курильского пролива, и на склоне подводных гайотов у вышеуказанных островов. Батиметрический диапазон обитания рыб в целом изменяется от глубин 100–450 м в холодный период года до зоны 50–250 м в тёплый нагульный период. Места сезонных скоплений разных видов варьируют по годам, что, вероятно, обусловлено сильной изменчивостью условий среды обитания, определяемой сложным рельефом дна и высокой динамичностью вод вблизи островов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов Н. П. 1991. Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 23 с.
- Биологические ресурсы Тихого океана. 1986. М.: Наука, 568 с.
- Бирюков И. А. 2008. Сезонное распределение, промысел и состояние запасов северной двухлинейной камбалы (*Lepidopsetta polyxystra*) тихоокеанского побережья северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки // Тр. СахНИРО. Т. 10. С. 77–98.
- Богданов К. Т., Мороз В. В. 2000. Структура, динамика и гидролого-акустические характеристики вод проливов Курильской гряды. Владивосток: Дальнаука, 152 с.
- Борец Л. А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Буслов А. В. 2001. Новые данные о распределении и миграциях минтая в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 128. С. 1–13.
- Буслов А. В. 2008. Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации // Там же. Т. 152. С. 3–17.
- Вакульская Н. М., Дубина В. А., Плотников В. В. 2019. Вихревая структура Восточно-Камчатского течения по спутниковым наблюдениям // Физика геосфер. Вып. 1. Владивосток: Изд-во ТОИ ДВО РАН. С. 73–81. <https://doi.org/10.35976/POI.2019.47.98.007>
- Варкентин А. И., Саушкина Д. Я. 2022. О некоторых вопросах воспроизводства минтая в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам в 2013–2022 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 189. С. 105–119. <https://doi.org/10.36038/2307–3497–2022–189–105–119>
- Власова Г. А., Деменок М. Н. 2013. Сезонная изменчивость циркуляции вод в верхнем квазиоднородном слое на акватории Южных Курил под влиянием синоптических процессов // Вестн. ДВО РАН. № 6. С. 90–100.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. 1998. Т. IX. Охотское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеиздат, 342 с.
- Дудник Ю. И. 2000. Некоторые итоги специализированного лова и промысловый потенциал донных и придонных рыб на материковом склоне Охотского, Берингова морей и прилежащих районов Тихого океана в 1992–1997 гг. // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 41–45.
- Дудник Ю. И., Орлов А. М., Ким Сен Ток, Тарасюк С. Н. 1995. Сырьевые ресурсы рыб материкового склона северных Курильских островов // Рыб. хоз-во. № 1. С. 24–28.
- Золотов А. О. 2021. Современный специализированный промысел морских рыб в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 201. № 1. С. 76–101. <https://doi.org/10.26428/1606–9919–2021–201–76–101>
- Золотов О. Г., Антонов Н. П. 1986. О популяционной структуре восточнокамчатского минтая // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 43–50.
- Золотов А. О., Дубинина А. Ю. 2013. Современное состояние запасов камбал тихоокеанского шельфа Камчатки и Северных Курил и проблемы регулирования их промысла // Тр. СахНИРО. Т. 14. С. 17–35.
- Золотов А. О., Дубинина А. Ю., Мельник Д. Я. 2012. Распределение и сезонные миграции северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) на тихоокеанском шельфе Камчатки и Северных Курил // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 26. С. 53–68.
- Золотов А. О., Золотов О. Г., Спиринов И. Ю. 2015. Многолетняя динамика биомассы и современный промысел северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 181. С. 3–22. <https://doi.org/10.26428/1606–9919–2015–181–3–22>
- Золотов А. О., Антонов Н. П., Мазникова О. А. 2020. Ресурсы трески Курильских островов: запасы и современный промысел // Рыб. хоз-во. № 4. С. 44–51. <https://doi.org/10.37663/0131–6184–2020–4–44–51>
- Ким Сен Ток. 2019. Многолетняя динамика запасов рыб в тихоокеанских водах северных Курильских островов по данным 1987–2015 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 55. С. 174–187. <https://doi.org/10.15853/2072–8212.2019.55.174–187>
- Ким Сен Ток. 2022. Термический режим вод Японского, Охотского морей и Тихого океана, прилегающих к о. Сахалин и Курильским островам // Океанология. Т. 62. № 5. С. 690–704. <https://doi.org/10.31857/S0030157422050173>
- Линдберг Г. У., Красюкова З. В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Линдберг Г. У., Красюкова З. В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Линдберг Г. У., Федоров В. В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 272 с.

- Кошель С. М., Мусин О. Р. 2001. Методы цифрового моделирования: кригинг и радиальная интерполяция // Информ. бюл. ГИС-Ассоциации. № 2 (29)—3 (30). С. 23–24.
- Орлов А. М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А. М. 2004. Ихтиоцены нижнего шельфа и верхней батиали тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточного побережья Камчатки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 49 с.
- Орлов А. М. 2010. Количественное распределение демерсального nekтона тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.
- Орлов А. М., Абрамов А. А., Токранов А. М. 2007. Некоторые черты биологии малоглазого *Albatrossia pectoralis* и пепельного *Coryphaenoides cinereus* макрурусов в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Докл. VII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 120–148.
- Орлов А. М., Сабиров Р. М., Токранов А. М. 2011. Некоторые особенности распределения и биологии наваги *Eleginus gracilis* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 153. Кн. 2. С. 274–291.
- Парин Н. В., Евсеенко С. А., Васильева Е. Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Перцева-Остроумова Т. А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 485 с.
- Полтев Ю. Н. 1996. Некоторые особенности распределения тихоокеанской трески в районе океанских вод Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил // Матер. науч. конф. “Рыбохозяйственные исследования океана”. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз. С. 195–196.
- Полтев Ю. Н. 1997. Особенности пространственного распределения тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в водах восточного побережья северных Курильских островов и южной оконечности Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 6. С. 769–782.
- Промысел биоресурсов в водах Курильской гряды: современная структура, динамика и основные элементы. 2013. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 264 с.
- Сафронов С. Н. 1986. Тихоокеанская навага // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 201–212.
- Супранович Т. И. 1969. Гидрология проливов Курильской островной дуги. Л.: Гидрометеиздат, 240 с.
- Таранец А. Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Тарасюк С. Н., Бирюков И. А., Володин А. В. и др. 2000. Анализ результатов экспериментального тралового промысла рыб материкового склона северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 64–71.
- Тепнин О. Б. 2022. Изменчивость гидрологических условий в местах нереста восточнокамчатского минтая (*Gadus chalcogrammus*) в 2012–2022 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 66. С. 79–93.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.66.79-93>
- Тихоокеанская треска дальневосточных вод России. 2013. М.: Изд-во ВНИРО, 320 с.
- Токранов А. М. 1986. Керчаки и полчешуйные бычки // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 319–328.
- Токранов А. М., Орлов А. М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликоидов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Токранов А. М., Орлов А. М. 2012. Особенности распределения и экологии двух видов рогатковых рыб рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Там же. Т. 52. № 6. С. 658–671.
- Токранов А. М., Орлов А. М. 2013. Особенности распределения, экология и динамика уловов многоиглового керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Биол. журн. Армении. Т. 65. Вып. 4. С. 44–52.
- Федоров В. В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Федоров В. В., Черешнев И. А., Назаркин М. В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Храпченко Ф. Ф. 1989. Гидрологическая структура и распределение энергии вихрей Камчатского течения // Метеорология и гидрология. № 1. С. 65–71.
- Швецов Ф. Г. 1975. Основные черты биологии и состояние запасов двухлинейной камбалы охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 22 с.
- Шейко Б. А., Федоров В. В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of northern Japan. Sapporo: North Jpn. Pac. Ocean Center. 390 p.
- Orlov A. M., Tokranov A. M. 2008. Some ecological and biological features of giant and popeye grenadiers in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Grenadiers of the world oceans: biology, stock assessment, and fisheries. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 225–260.

УДК 597.58

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗМЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НИТЧАТОГО ШЛЕМОНОСЦА *GYMNOCANTHUS PISTILLIGER* (COTTIDAE) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ) И У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

© 2024 г. В. В. Панченко¹*, А. А. Матвеев²

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

²Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

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

Поступила в редакцию 10.04.2023 г.

После доработки 10.05.2023 г.

Принята к публикации 11.05.2023 г.

Показано, что в заливе Петра Великого – южной части ареала нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* – его максимальные размеры больше, чем в расположенных севернее водах у Западной Камчатки. В уловах трала достоверный учёт вида начинается по достижении особями абсолютной длины тела 20 см. Так как самцы достигают меньших размеров, чем самки, полнота их учёта, особенно на севере, хуже. Темпы роста рыб в заливе Петра Великого выше, в связи с чем одновозрастные рыбы здесь крупнее, чем в прикамчатских водах. Масса одноразмерных особей в заливе также больше. Лучший рост в расположенном южнее районе определяется более благоприятными условиями водной среды. Несмотря на различия в росте, достигаемый максимальный возраст рыб в популяциях близок. Близко и соотношение полов с преобладанием самок.

Ключевые слова: нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger*, распределение, размеры, самцы, самки, залив Петра Великого, Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875224020041, EDN: GXPRUN

Нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger* – арктическо-бореальный вид, в Арктике отмечаемый в водах Чукотского моря. Южная граница его ареала располагается в Японском море у южной оконечности п-ова Корея (Линдберг, Красюкова, 1987; Kim, Yoon, 1992; Amaoka et al., 1995; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Kim et al., 2005; Парин и др., 2014). Ранее рассматривали различные аспекты его биологии, в том числе и размерные показатели, в южной части ареала – в Японском море, в основном в зал. Петра Великого (Вдовин и др., 1994; Шелехов, Панченко, 2007; Панченко, Зуенко, 2009; Панченко, 2012, 2013; Панченко и др., 2020). По северу ареала известны некоторые данные о виде из восточной части Берингова моря (Hoff, 2000). Ряд публикаций имеется и по прикамчатским водам (Токранов, 1981, 1987; Матвеев, Терентьев, 2016; Матвеев и др., 2021; Матвеев, 2021) – области, прилегающей к северной части ареала.

Детального сравнения размеров нитчатого шлемоносца в различных местах обитания до настоящего времени не проводили.

Цель работы – провести сравнение размерных показателей и особенностей батиметрического распределения нитчатого шлемоносца, выявить различия его роста в зал. Петра Великого и у западного побережья Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы сведения, полученные при выполнении донных тралений. По зал. Петра Великого (рис. 1) проанализированы данные уловов нитчатого шлемоносца в летних донных траловых съёмках Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) 1985–2014 гг. на судах различного типа. Для вод у Западной Камчатки сравнительный мате-

риал по размерному составу получен из результатов промеров, выполненных в летние месяцы в траловых съёмках 2016–2019 гг. на научно-исследовательских судах “ТИНРО” и “Профессор Кагановский”. В качестве сравнительного материала по распределению нитчатого шлемоносца использовали только данные съёмки 2017 г., так как она вся была выполнена в летний сезон (с конца июня по начало августа), а в 2016, 2018 и 2019 гг. начало съёмки у Западной Камчатки было сдвинуто на май.

В водах у Камчатки траления осуществляли донным тралом типа ДТ/ТВ с длиной верхней подборки 27.1 м, имевшим в кутце дельячеей 30×30 мм, покрытую мелкаячейной вставкой

(10×10 мм). Всего в 2017 г. выполнено 258 тралений (из них 248 с измерением температуры воды) на глубинах от 14 до 409 м. В зал. Петра Великого проведено 2530 (881) тралений на глубинах 5–652 м. Здесь траления проводили тралями такого же типа, что и у берегов Камчатки, и тоже с делью (30×30 мм) в кутце. Длина их верхней подборки составляла 23.2 или 27.1 м. Начиная с 2009 г. все траления здесь выполняли с использованием мелкаячейной вставки (10×10 мм), при более ранних работах такое дополнительное оснащение применяли не всегда. Однако при сравнении уловов было выявлено, что размерный состав нитчатого шлемоносца при тралениях, выполненных в летний период

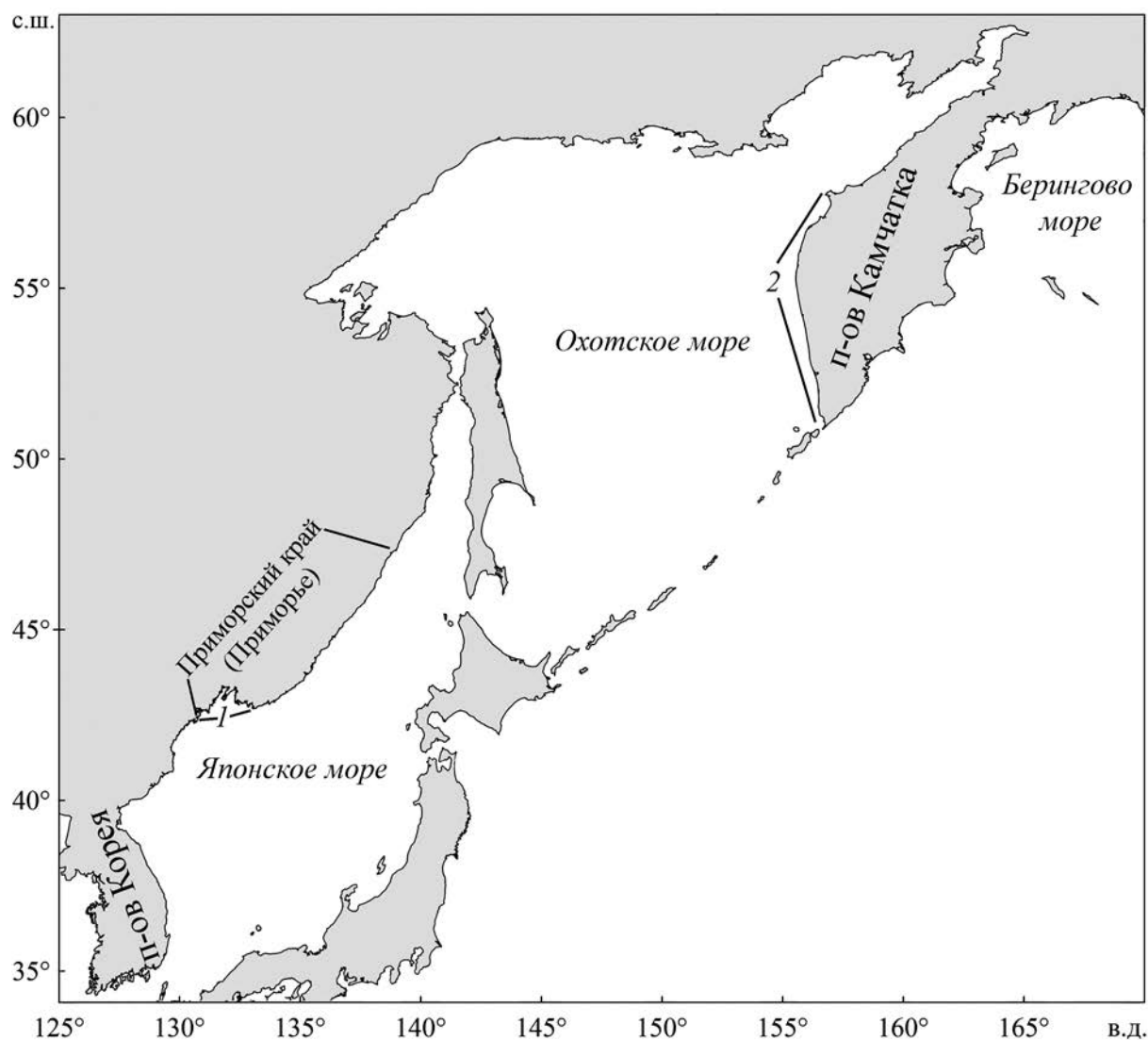


Рис. 1. Карта района работ и прилегающих акваторий: 1 – зал. Петра Великого, 2 – обследованная область западнокамчатского шельфа.

как с использованием, так и без использования мелкаячейной вставки, существенно не различается (Панченко, 2013).

Измерение абсолютной длины рыб (TL) осуществляли с точностью до 1 см: при превышении целого значения на 0.1 см и более особь относили к следующему сантиметровому классу; так, например, особей TL 19.1–20.0 см включали в размерный класс 20 см (Методическое пособие ..., 2017). Индивидуальное взвешивание осуществляли при выполнении биологических анализов, в этом случае точность измерений длины составляла 0.1 см. В зал. Петра Великого измерено 30 386 особей нитчатого шлемоносца, у 12 457 из них был определён пол, проведено индивидуальное взвешивание 957 экз. В водах у Западной Камчатки промерено 5619 особей (4787 с определением пола), измерена масса 254 экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По нашим измерениям, размеры нитчатого шлемоносца в зал. Петра Великого варьировали в пределах от 4 до 29 см (рис. 2а). В промерах, выполненных в этом районе без нашего участия, имеются выбивающиеся из общего ряда сведения о встрече по одному экземпляру рыб TL 31, 32 и 33 см, которые включать в анализ мы не стали. Тем не менее и при принятии, что максимальный размер нитчатого шлемоносца в зал. Петра Великого не превышает 29 см, у Западной Камчатки длина его оказалась ниже. Здесь размер вида в уловах варьировал от 5 до 26 см (рис. 2б).

Несмотря на меньший в прикамчатских водах, по сравнению с водами зал. Петра Великого, максимальный размер нитчатого шлемоносца, динамика изменения размерного состава

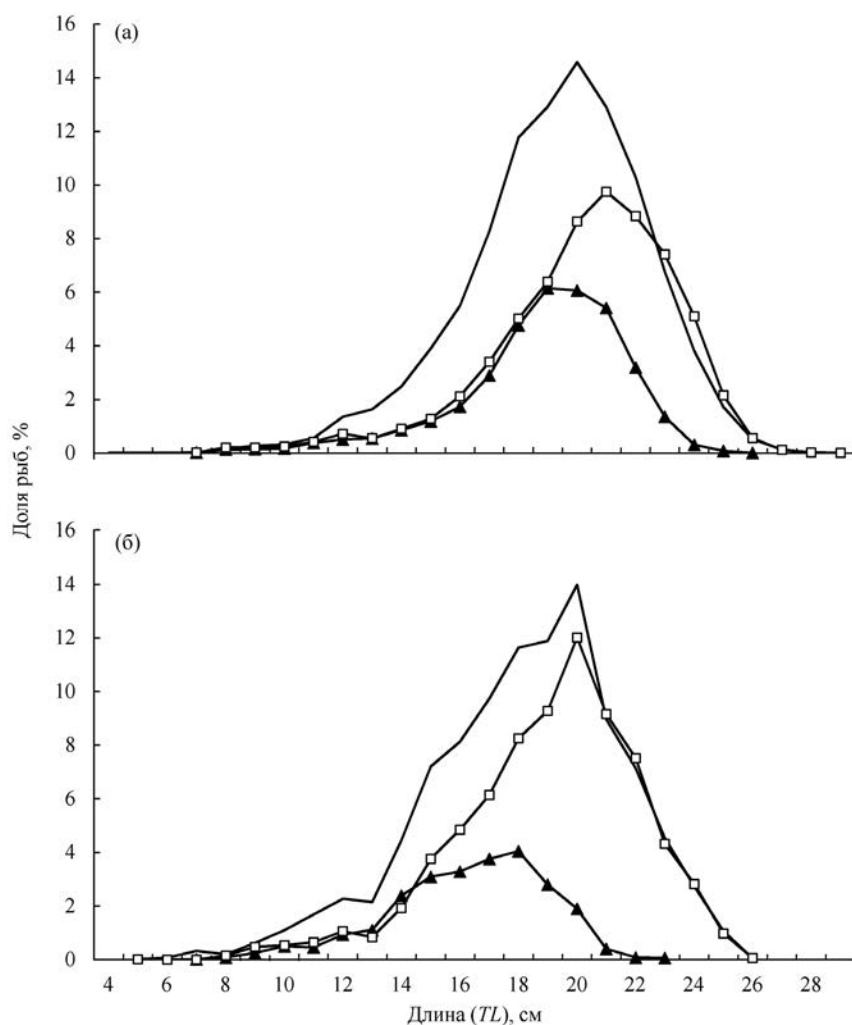


Рис. 2. Размерный состав (абсолютная длина) нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в уловах в летний период в зал. Петра Великого (а) и у Западной Камчатки (б): (—□—) — самки, (—▲—) — самцы, (—) — оба пола.

в траловых уловах двух районов была близка. Среди рыб $TL < 20$ см (без разделения по полу) с увеличением размеров постепенно возрастала их доля в уловах, наибольшее количество пришлось на особей 20-сантиметрового класса (рыбы TL 19.1–20.0 см). С дальнейшим повышением размеров нитчатого шлемоносца в обоих районах следовало снижение их количества в уловах. При этом доля рыб $TL > 20$ см в каждом из сантиметровых классов в зал. Петра Великого была несколько большей, чем в водах у Камчатки (рис. 2).

Среди промеренных рыб как залива, так и прикамчатских вод наибольшая длина была характерна для самок – 29 и 26 см соответственно. Максимальное же количество пойманных в зал. Петра Великого самок пришлось на размерный класс 21 см (рис. 2а), а в водах Камчатки – 20 см (рис. 2б). Таким образом, этот показатель различался не так значительно, как отмеченная межрайонная разница максимальных размеров. Самцы же в зал. Петра Великого достигали размера 26 см (рис. 2а), у западного побережья Камчатки – 23 см (рис. 2б). Пойманные в заливе самцы в большинстве имели длину 19 см, но лишь немногим меньшее число приходилось и на размерный класс 20 см (рис. 2а). В прикамчатских водах размеры доминирующих в уло-

вах самцов были значительно меньше – лишь 17 и 18 см (рис. 2б). Среди рыб, промеренных с определением пола, в зал. Петра Великого доля самцов составила 36%, самок – 64%. У Западной Камчатки доля самцов в уловах оказалась ниже: 27 против 73%.

Как показал анализ результатов индивидуального взвешивания нитчатого шлемоносца TL 7.0–26.0 см, зависимость массы рыб (W , г) от их длины в летний период для зал. Петра Великого описывается степенной зависимостью и имеет вид: $W = 0.0113TL^{3.0268}$ ($R^2 = 0.949$). Подобная функция для рыб TL 4.6–26.0 см из вод у Западной Камчатки для летнего периода имеет вид: $W = 0.0064TL^{3.18}$ ($R^2 = 0.987$).

В период исследований у западного побережья Камчатки нитчатый шлемоносец встречался от минимальных глубин исследований (14 м) до 64 м. В объёме данных по зал. Петра Великого, где исследовали и меньшие глубины, минимальная глубина обнаружения его располагалась в диапазоне 5–10 м, максимальная составила 104 м. У Камчатки основные скопления вида формировались на глубинах до 30 м и в меньшей степени – на 31–40 м. В заливе он концентрировался в диапазонах 51–70 и 41–50 м. На указанных глубинах двух районов вода была прогрета до сходных значений температуры (рис. 3).

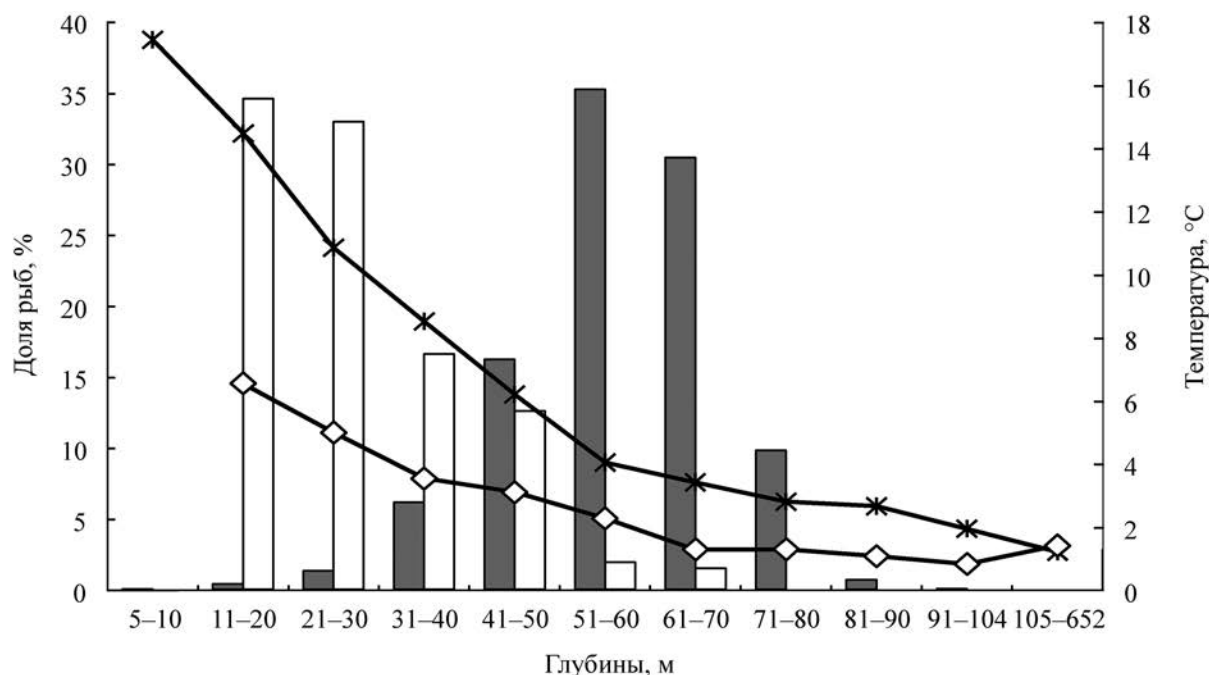


Рис. 3. Доля (% общей численности уловов) нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в разных диапазонах глубин (■, □) и средняя температура (—*—, —◇—) в них в зал. Петра Великого (■, —*—) и у Западной Камчатки (□, —◇—).

Соответственно и температуры, при которых концентрировался нитчатый шлемоносец, оказались сходными. Основная масса рыб в двух районах предпочитала температурный диапазон 2.1–6.5°C. В целом же температура придонного слоя воды у Западной Камчатки варьировала в пределах от –0.2 до 12.1°C, в зал. Петра Великого – от 0.4 до 22.6°C. В первом районе нитчатый шлемоносец встречался при температуре от 0.5 до 12.1°C, во втором – от 1.0 до 18.5°C.

ОБСУЖДЕНИЕ

В наших измерениях, выполненных у западного побережья Камчатки (рис. 1), размеры нитчатого шлемоносца варьировали от 5 до 26 см (рис. 2б). Так как проводили биоанализ особи наибольшего размера, известна и точная её длина – 26.0 см. Таким образом, в выборку попали особи с размерами, близкими к предельным: в водах у Камчатки максимальный размер нитчатого шлемоносца составляет 26.3 см (Токранов, 1987). С продвижением на север ареала, в восточную часть Берингова моря, его размер уменьшается, составляя немногим > 20 см (Hoff, 2000).

Ранее считалось, что в водах Приморья, то есть в срединной части материкового побережья Японского моря – самого южного из дальневосточных морей (рис. 1), предельный размер рассматриваемого вида немногим больше, чем в прикамчатских водах, и составляет 28 см (Новиков и др., 2002). Южной оконечностью Приморья является зал. Петра Великого, где в наших исследованиях размеры нитчатого шлемоносца варьировали в пределах 4–29 см (рис. 2а). Так как данные об особи TL 29 см получены при массовом промере, выполнявшемся с точностью до 1 см, размер её имел одно из значений в диапазоне 28.1–29.0 см.

С продвижением далее к южной границе ареала, у п-ова Корея, обнаружены самые крупные особи нитчатого шлемоносца, достигающие TL 30 см (Kim et al., 2005). По представленным сведениям, прослеживается явная тенденция увеличения предельных размеров нитчатого шлемоносца в направлении с севера на юг.

Несмотря на разницу максимальных размеров нитчатого шлемоносца в зал. Петра Великого и у Западной Камчатки, повсеместно в промерах без деления по полу наибольшее количество пришлось на рыб $TL \sim 20$ см (рис. 2).

Отмечаемое при больших размерах поступательное уменьшение количества рыб вполне естественно в связи со смертностью, повышающейся с приближением к крайним размерно-возрастным классам (Панченко, 2013). Так как у Западной Камчатки нитчатый шлемоносец достигает меньших размеров, вполне логично и то, что доля рыб $TL > 20$ см здесь ниже, чем в зал. Петра Великого. Но наблюдаемое в левой части размерных рядов повышение численности рыб с увеличением размеров противоестественно, так как на самом деле в природе доля мелко-размерных особей, напротив, наиболее высока. Очевидно, что возрастание до определённого размера доли рыб в уловах связано с селективностью применяемых орудий лова. Можно заключить, что наиболее достоверным учёт нитчатого шлемоносца в траловых уловах становится при достижении им $TL \sim 20$ см.

Вследствие полового диморфизма больший размер у нитчатого шлемоносца характерен для самок (Токранов, 1987; Hoff, 2000; Шелехов, Панченко, 2007; Панченко, 2012; Матвеев и др., 2021). Соответственно и в наших выборках как в зал. Петра Великого, так и у Западной Камчатки больший размер был присущ самкам: 29 и 26 см. В меньшей степени, чем максимально достигаемые размеры, различалась длина самок, составлявших основу уловов: в зал. Петра Великого наиболее часто вылавливали особей этого пола TL 21 см (рис. 2а), а в водах Камчатки – 20 см (рис. 2б).

Так как большей длины повсеместно достигают самки, именно на них приходится основная масса хорошо учитываемых рыб в обоих районах. В зал. Петра Великого и самцы при траловых съёмках учитываются, видимо, лишь немногим хуже самок. При достижении здесь самцами максимальной TL 26 см в уловах рыб этого пола доминировали особи TL 19–20 см (рис. 2а). Такие рыбы, как было отмечено выше, приближались к относительно хорошо учитываемым размерным классам или соответствовали им. В водах же у Камчатки, где в связи с меньшими предельными размерами (23 см) максимальное количество пойманных самцов пришлось на меньшие размерные классы (17 и 18 см), учитываемость самцов явно хуже, чем в зал. Петра Великого. Этим можно объяснить меньшую у Западной Камчатки долю в уловах самцов: в зал. Петра Великого она составила 36%, самок – 64%, а у Западной Камчатки эти показатели оказались соответственно 27 против 73%. Видимо,

реальное соотношение полов нитчатого шлемоносца в исследованных районах сходно и ближе к данным залива. Между тем очевидно, что повсеместно жизненная стратегия вида направлена на преобладание самок.

Приведённые нами выше зависимости массы тела от длины рыб свидетельствуют, что в зал. Петра Великого весовой рост нитчатого шлемоносца опережает таковой у Западной Камчатки. Так, исходя из приведённых формул, у хорошо учитываемых рыб TL 20 см их масса в водах Камчатки должна составлять 88 г, а в зал. Петра Великого — 98 г. Таким образом, помимо достижения в расположенном севернее районе меньшей максимальной длины тела одноразмерные особи здесь имеют меньшую массу, чем в более южном районе.

В водах Камчатки, по последним данным (Матвеев, 2021), самки нитчатого шлемоносца достигают возраста не менее 11 полных лет, самцы — не менее 10. Максимальные значения возраста были получены при наличии в выборке самок TL до 26.0 см и самцов TL до 22.5 см, т.е. приближающихся к предельным для района отмеченным значениям длины. Близкие показатели достигаемого в прикамчатских водах максимального возраста этим видом (особенно самками) приведены и Токрановым (1987). По его мнению, самки в этом районе доживают до 12 лет при длине 26.3 см. Самцы максимальных для района размеров в его выборке отсутствовали, а для имеющегося наиболее крупного самца TL 19.0 см возраст был определён в 10 лет. В заливе же Петра Великого при выборке самцов TL до 21.2 см и самок TL до 25.4 см максимальный возраст составил соответственно лишь 6+ и 9+ лет (Панченко, 2012). Таким образом, при сходных размерах в зал. Петра Великого возраст нитчатого шлемоносца обоих полов оказался меньшим, чем в водах у Камчатки. Следовательно, темп его роста в первом районе, т.е. в южной части ареала, выше, чем во втором, в северной части.

Несмотря на достижение нитчатым шлемоносцем в зал. Петра Великого более крупных размеров, чем в водах у Камчатки, достигаемый видом в двух районах максимальный возраст, видимо, близок. Ведь в отличие от прикамчатских вод в зал. Петра Великого в возрастной выборке как самцов, так и самок не было особей, представляющих терминальные размерные классы, возраст которых явно выше, чем у среднеразмерных рыб.

Предположение о том, что в различных районах обитания нитчатый шлемоносец достигает сходного возраста, подтверждают и данные по росту самцов севернее, в восточной части Берингова моря. Наибольший из отмеченных здесь возраст самцов оказался аналогичным таковому у Камчатки — 10 лет, несмотря на меньшие достигаемые видом в этом районе размеры: 16.1 см у самцов и 20.1 см у самок (Hoff, 2000). Возраст же самок из Берингова моря оказался меньшим, чем самцов — 9 лет, что, видимо, обусловлено недостаточным количеством их в выборке. Ведь для нитчатого шлемоносца, как и для других видов рода *Gymnocanthus*, характерно достижение самками не только больших, чем самцами, размеров, но и большего возраста (Токранов, 1987; Панченко, 2012).

Наиболее интенсивно рост рыб обычно идёт в течение летнего нагула. Не составляет исключения и нитчатый шлемоносец, у которого структура отолита свидетельствует о приуроченности периода активного роста к тёплому времени года (Шелехов, Панченко, 2007). В это время у западного побережья Камчатки нитчатый шлемоносец придерживается гораздо меньших глубин, чем в зал. Петра Великого, за счёт чего в двух районах достигается обитание в водах с близкой температурой (рис. 3).

Так как в южной части ареала нитчатый шлемоносец не концентрируется при более высоких значениях температуры, чем севернее, то в этом аспекте температурный фактор не оказывает определяющего влияния на различия в росте. Несмотря на это, характерный в целом для года более высокий темп роста рыб юга ареала обусловлен, по нашему мнению, более благоприятным гидрологическим режимом. В расположенном в южной части ареала зал. Петра Великого прогрев вод идёт интенсивнее, чем на севере. В результате гидрологическая продолжительность наиболее благоприятного для роста летнего нагульного периода составляет здесь не три, а четыре месяца: кроме июня—августа включает ещё и сентябрь (Зуенко, 1994, 2008). Вероятно, заметный рост нитчатого шлемоносца проходит в заливе и в смежные переходный от весеннего к летнему сезону май и от летнего к осеннему октябрь, так как вид в это время здесь также большей частью сосредоточен в местах нагула (Панченко и др., 2020). У Камчатки продолжительность благоприятного для роста тёплого нагульного периода меньшая. Это вполне закономерно, так как лёд в центральной части

зал. Петра Великого наблюдается в среднем с середины января по середину февраля, а в средней части шельфа Западной Камчатки гораздо дольше – с начала января до начала апреля (Якунин, 1987). В связи с этим на шельфе Западной Камчатки аномалии, сформированные зимними условиями, сохраняются продолжительное время, во многом определяя температурные особенности и циркуляцию вод шельфа и склона Охотского моря на протяжении тёплого периода (Фигуркин, 2002).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность членам научных групп в рейсах, принимавших участие в сборе ихтиологического материала, и экипажам судов за техническое обеспечение работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вдовин А. Н., Швыдкий Г. В., Афанасьева Н. И. и др. 1994. Пространственно-временная изменчивость распределения нитчатого шлемоносца в заливе Петра Великого // Экология. № 4. С. 53–59.
- Зуенко Ю. И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 20–39.
- Зуенко Ю. И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.
- Линдберг Г. У., Красюкова З. В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Матвеев А. А. 2021. Многолетняя динамика биомассы, распределение, промысел и некоторые аспекты биологии массовых видов рогатковых у Западной Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 22 с.
- Матвеев А. А., Терентьев Д. А. 2016. Промысел, многолетняя динамика биомассы, распределение и размерный состав массовых видов рогатковых Cottidae у западного побережья Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 41. С. 17–42.
<https://doi.org/10.15853/2072–8212.2016.41.17–42>
- Матвеев А. А., Баланов А. А., Панченко В. В. 2021. Распределение, размерно-половой состав *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) у западного побережья Камчатки в летний период и современное состояние его запасов // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 167–176.
<https://doi.org/10.31857/S004287522102017X>
- Методическое пособие по сбору промысловой и биологической информации. 2017. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 102 с.
- Новиков Н. П., Соколовский А. С., Соколовская Т. Г., Яковлев Ю. М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Панченко В. В. 2012. Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 234–247.
- Панченко В. В. 2013. Размерно-возрастной состав и динамика численности нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2 (54). С. 208–218.
- Панченко В. В., Зуенко Ю. И. 2009. Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Там же. Т. 10. № 4 (40). С. 750–763.
- Панченко В. В., Матвеев А. А., Панченко Л. Л. 2020. Сезонное распределение нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 174–182.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220020174>
- Парин Н. В., Евсеенко С. А., Васильева Е. Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Токранов А. М. 1981. Некоторые вопросы биологии нитчатого бычка *Gymnocanthus pistilliger* (Pallas) прикамчатских вод // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 155–156.
- Токранов А. М. 1987. О размножении рогатковых рыб рода *Gymnacanthus* (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 6. С. 1026–1030.
- Фигуркин Л. А. 2002. Развитие океанологических условий западной Камчатки по данным мониторинговых наблюдений 1997 и 2000 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 1. С. 103–116.
- Шелехов В. А., Панченко В. В. 2007. Возраст и рост нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в водах южного Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 228–237.
- Якунин Л. П. 1987. Атлас ледовитости дальневосточных морей СССР. Владивосток: ПУГКС, 79 с.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.
- Hoff G. R. 2000. Biology and ecology of threaded sculpin, *Gymnocanthus pistilliger*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. V. 98. № 4. P. 711–722.
- Kim I. S., Yoon C. H. 1992. Synopsis of the family Cottidae (Pisces: Scorpaeniformes) from Korea // Kor. J. Ichthyol. V. 4. № 1. P. 54–79.
- Kim I. S., Choi Y., Lee C. L. et al. 2005. Illustrated book of Korean fishes. Seoul: Kyo-Hak Publ., 615 p.
- Mecklenburg C. W., Mecklenburg T. A., Thorsteinson L. K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.

УДК 597.555.5.591.9

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МАЛОГЛАЗОГО МАКРУРУСА *CORYPHAENOIDES PECTORALIS* (MACROURIDAE) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

© 2024 г. А. И. Алфёров¹*, Д. С. Курносов¹

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: Brka2007@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 07.08.2023 г.

Принята к публикации 08.08.2023 г.

Приведены результаты глубоководных исследований распределения малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* на разных стадиях развития в северо-западной части Берингова моря в 1963–2020 гг. Обработаны данные более 37 тыс. уловов донным и разноглубинным тралами на глубинах 0–1200 м. Выявлено, что нерест вида протекает в течение всего года с двумя периодами увеличения интенсивности: во второй половине весны и в конце лета – первой половине осени. Готовые к нересту самки опускаются на глубины более 600 м, где находятся готовые к размножению самцы, и после нереста вновь возвращаются для нагула в область меньших глубин. Молодь малоглазого макруруса длиной тела до 30 см встречается в мезопелагиали и верхней батипелагиали единично, не образуя плотных скоплений. Особи длиной 30–40 см и более в основной массе покидают толщу воды и занимают придонные слои на материковом склоне. Такое разделение молоди и половозрелых особей позволяет виду избегать каннибализма и эффективно использовать пищевые ресурсы ареала.

Ключевые слова: малоглазый макрурус *Coryphaenoides pectoralis*, молодь, половозрелые особи, свал глубин, мезопелагиаль, батипелагиаль, северо-западная часть Берингова моря.

DOI: 10.31857/S0042875224020053, EDN: GXIVAB

За последние 50 лет рыболовство переместилось с континентальных шельфов в глубоководные районы, в результате биота этих экосистем, включая рыбные сообщества, оказалась в угрожаемом состоянии (Винниченко и др., 2005). Глубоководный промысел является наименее устойчивым видом рыболовства. Есть много примеров того, как он приводил к истощению запасов популяций (Clark, Koslow, 2007; Pitcher et al., 2010). Базовые требования к данным для промысла глубоководных видов ничем не отличаются от требований при эксплуатации любого другого запаса – необходимо знать особенности жизненного цикла объекта, а также иметь возможность осуществлять мониторинг динамики его численности (Francis, Clark, 2005). Немало глубоководных видов рыб из-за отсутствия данных о жизненном цикле были подвержены перелову, а их численность во многих районах Мирового океана резко сократилась (Watling et al., 2011). Это относится и к макрурусам (Devine et al., 2012).

Макрурусы отмечаются практически на всех траловых и ярусных промыслах, проводимых на континентальных склонах по всему миру, и являются одним из наиболее частых компонентов прилова при глубоководном рыболовстве (Тупоногов, 1991, 2018; Tuponogov et al., 2008; Orlov, Tokranov, 2008, 2019). Малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* (Gilbert, 1892) (Gadiformes: Macrouridae) добывают в северной части Тихого океана как при промысле чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides*, так и в качестве основного объекта. Он населяет придонные слои в широком диапазоне глубин – 140–3500 м (Тупоногов, Новиков, 2016). Оптимальными глубинами обитания вида по исследованиям до середины 1970-х гг. считали 700–1100 м (Новиков, 1970, 1974), позднее их расширили до 600–1700 м (Тупоногов, 1991, 2018; Tuponogov et al., 2008). Несмотря на увеличивающийся интерес рыбопромышленников к этому объекту и развитие технических средств лова, многие особенности распределения и биологии малоглазого

макруруса остаются слабо изученными. Основными причинами, усложняющими его изучение, являются большая глубина обитания и сложный грунт, который не позволяет облавливать скопления донными травами на большей части ареала (Тупоногов, 1991; Орлов, 2007; Orlov, Tokranov, 2008; Тупоногов, Новиков, 2016). В настоящее время наибольший вылов малоглазого макруруса в Северной Пацифике приходится на Берингово море (Clausen, Rodgveller, 2010; Тупоногов, Новиков, 2016; Rodgveller, 2020).

Первые имеющиеся литературные сведения по биологии и экологии малоглазого макруруса в Беринговом море появились после Берингово-морской экспедиции 1962 г. (Кагановский, 1965; Новиков, 1970, 1974), позднее ряд авторов дополнили результаты исследования по биологии макруруса этого моря (Тупоногов, Куренной, 1986; Тупоногов 1991, 2001; Орлов, 2003; Tupoogov et al., 2008; Орлов и др., 2007, 2012; Orlov, Tokranov, 2008, 2019; Тупоногов, Новиков, 2016). Учитывая, что макрурус относится к долгоживущим видам (Новиков, 1970, 1974; Тупоногов, 1991; Burton, 1999; Hutchinson, Anderl, 2012), использование в настоящей работе данных 1963–2020 гг. позволяет более полно понять некоторые аспекты его жизненного цикла и распределения.

Цель работы – обобщить многолетние и проанализировать новые данные по пространственному распределению и особенностям жизненного цикла малоглазого макруруса в северо-западной части Берингова моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на материалах, собранных во время научных и промысловых экспедиций ТИНРО в Беринговом море в 1963–2020 гг. Обработаны данные более 37 тыс. уловов донным и разноглубинным травами на глубинах 0–1200 м (рис. 1, 2). Представленные в статье сведения по размерному составу, соотношению полов и жизненному циклу вида относятся в основном к северо-западной части моря, в которой добыта большая часть уловов.

Данные по размерному составу, соотношению полов и половому созреванию малоглазого макруруса основаны на результатах измерений и вскрытий > 55 тыс. особей. У рыб измеряли общую длину (TL) – от кончика рыла до окончания лучей хвостового плавника.

Определение стадий зрелости гонад осуществляли макроскопическим способом согласно шкале, которая опирается на ряд различных невооружённым взглядом признаков, таких как: размер, форма, цвет, упругость, степень развития кровеносных сосудов, видимость и форма икринок (Алексеев, Алексеева, 1996). Для корректного представления данных по срокам наступления половой зрелости все самки $TL > 85$ см с гонадами II стадии зрелости и все особи с гонадами на стадии созревания VI–IIIa объединены с самками, имеющими гонады стадии IIIa.

Полученные данные об уловах переведены в стандартные для сравнения величины плотности распределения в экз/км² по методике Волвенко (1998):

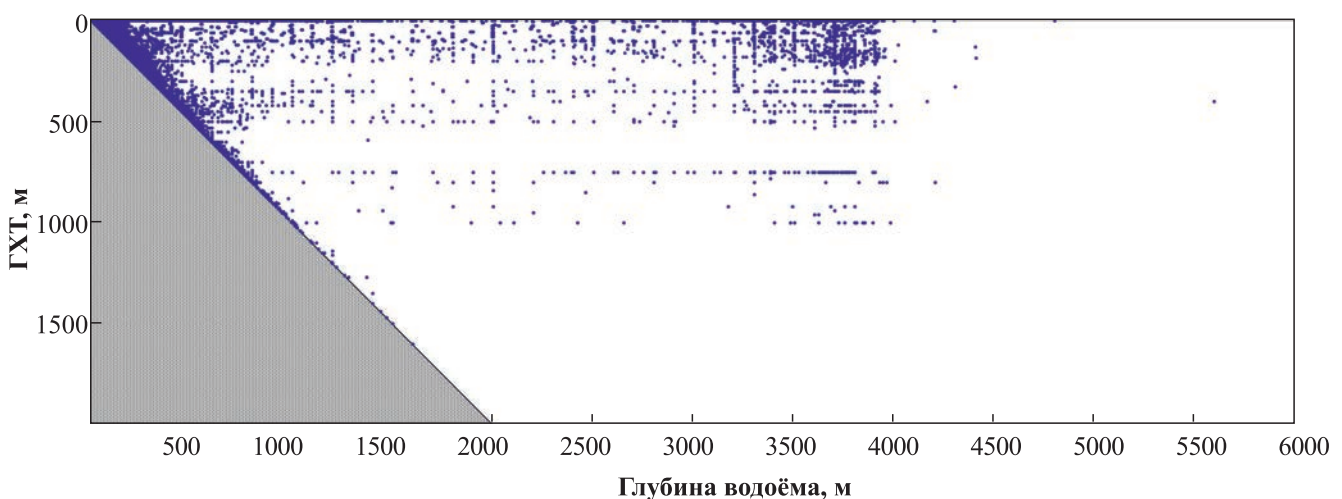


Рис. 1. Распределение траловых станций научных и промысловых экспедиций ТИНРО в Беринговом море в 1963–2020 гг. по глубинам водоёма в зависимости от горизонта хода трава (ГХТ): (•) – траления. Здесь и на рис. 3, 4: (штриховка) – схематичное изображение материкового склона.

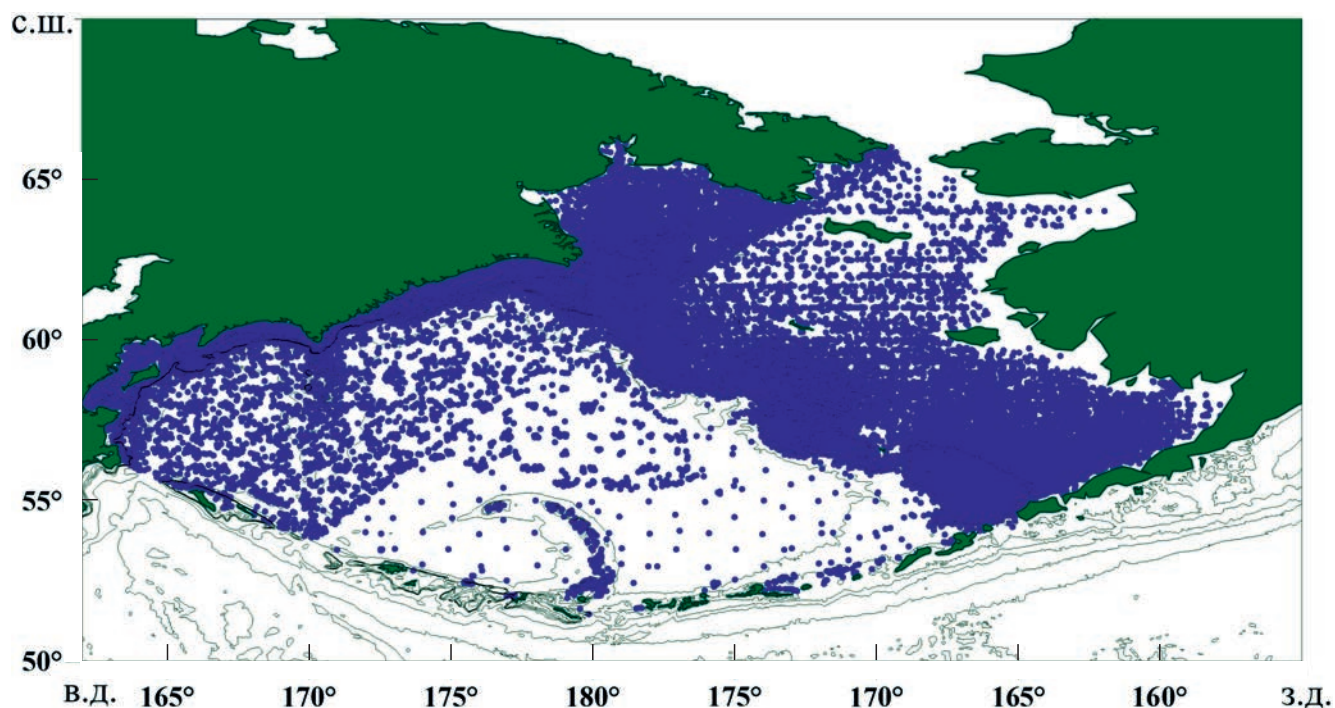


Рис. 2. Горизонтальное распределение станций научных и промысловых экспедиций ТИНРО в Беринговом море в 1963–2020 гг.: (•) – траления с горизонтом хода трала 0–1200 м.

$$\frac{N}{A} \times \frac{p}{k} = \frac{N \times p}{1.825 \times v \times t \times 0.001 \times a \times k},$$

где N – число рыб в улове, экз; A – обловленная площадь, км², t – продолжительность траления, ч; v – скорость траления, миль/ч; 1.825 – коэффициент для перевода миль в километры; a – горизонтальное раскрытие устья трала, м; p – отношение высоты обловленного скопления гидробионтов к вертикальному раскрытию трала (ввиду отсутствия акустических данных по исследуемому виду и сведений о вертикальном раскрытии трала по некоторому количеству тралений значение p приняли равным 1), k – коэффициент уловистости (для малоглазого макруруса $k = 0.5$ (Шунтов и др., 2006)).

Для построения карт распределения и встречаемости вида использовали пакет программ Surfer v. 13.0.383 (Golden Software, США). Для построения графиков динамики сезонного распределения самцов и самок по глубине определяли величину средневзвешенной глубины как сумму произведений плотности особей (экз/км²) на глубину тралений, отнесённую к числу всех особей, отобранных для исследования в течение рассматриваемого месяца. Значение средневзвешенной глубины даёт представление о том, на каких глубинах были получены максималь-

ные уловы за определённый месяц в указанном диапазоне глубин. Соотношение особей с гонадами разных стадий зрелости в течение каждого месяца вычисляли по всему диапазону глубин, охваченному за весь период исследований. Графики построены с применением языка программирования Python 3.0 (Python Software Foundation, США) и с использованием библиотеки matplotlib.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение разновозрастных групп малоглазого макруруса. Малоглазый макрурус распространён в Беринговом море от Командорских и Алеутских о-вов на юге до м. Наварин на севере. Максимальные скопления этого вида обнаружены на свалах глубин Командорской и Алеутской котловин, а также на разделяющем их хребте Ширшова (рис. 3а). Макрурус встречается на глубинах от 99 м до максимальной из исследованных нами (1200 м), а наиболее плотные скопления, медианные значения которых варьируют от 1800 до 2200 экз/км², образует на материковом склоне на глубинах 500–1200 м. В меньших количествах, не образуя скоплений, макрурус встречается в мезобатипелагиали в горизонте от 140 до 1000 м вышеуказанных котловин над глубинами 500–4000 м (рис. 3б).

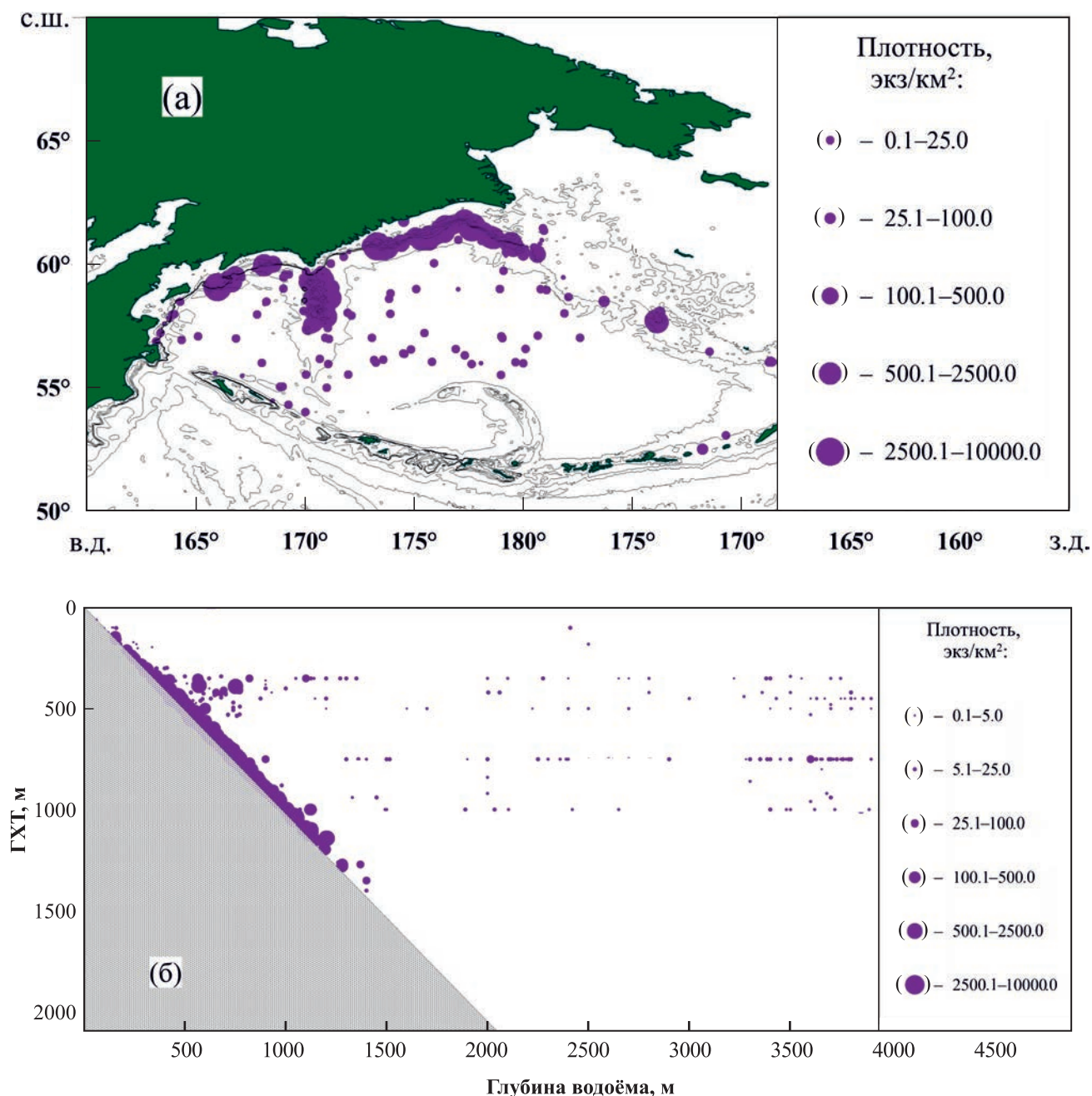


Рис. 3. Плотность распределения малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* в Беринговом море: а – горизонтальное распределение, б – вертикальное распределение значений плотности по глубинам водоёма в зависимости от горизонта хода трала (ГХТ).

Личинки $TL \leq 10.0$ см единично отмечены в центральной и северо-западной частях Берингова моря (рис. 4) – в батипелагиали на глубинах 160–300 м (рис. 4г). Низкая частота их встречаемости обусловлена низким коэффициентом уловистости таких объектов и, вероятно, тотальным разрушением мягких тканей молоди в тралах.

Молодь крупнее (TL 10.1–20.0 см) встречается в уловах также единично, но чаще и в боль-

шем диапазоне глубин (250–800 м), некоторые особи уже встречаются на свале, но, возможно, они оказались в трале при постановке или выборке (рис. 4г). Эти особи широко распространены по акватории моря (рис. 4а).

Особь TL 20.1–30.0 см присутствуют в уловах разноглубинных тралов в том же диапазоне глубин, что и группа 10.1–20.0 см, но намного чаще и в большем количестве (рис. 4г). Они держатся

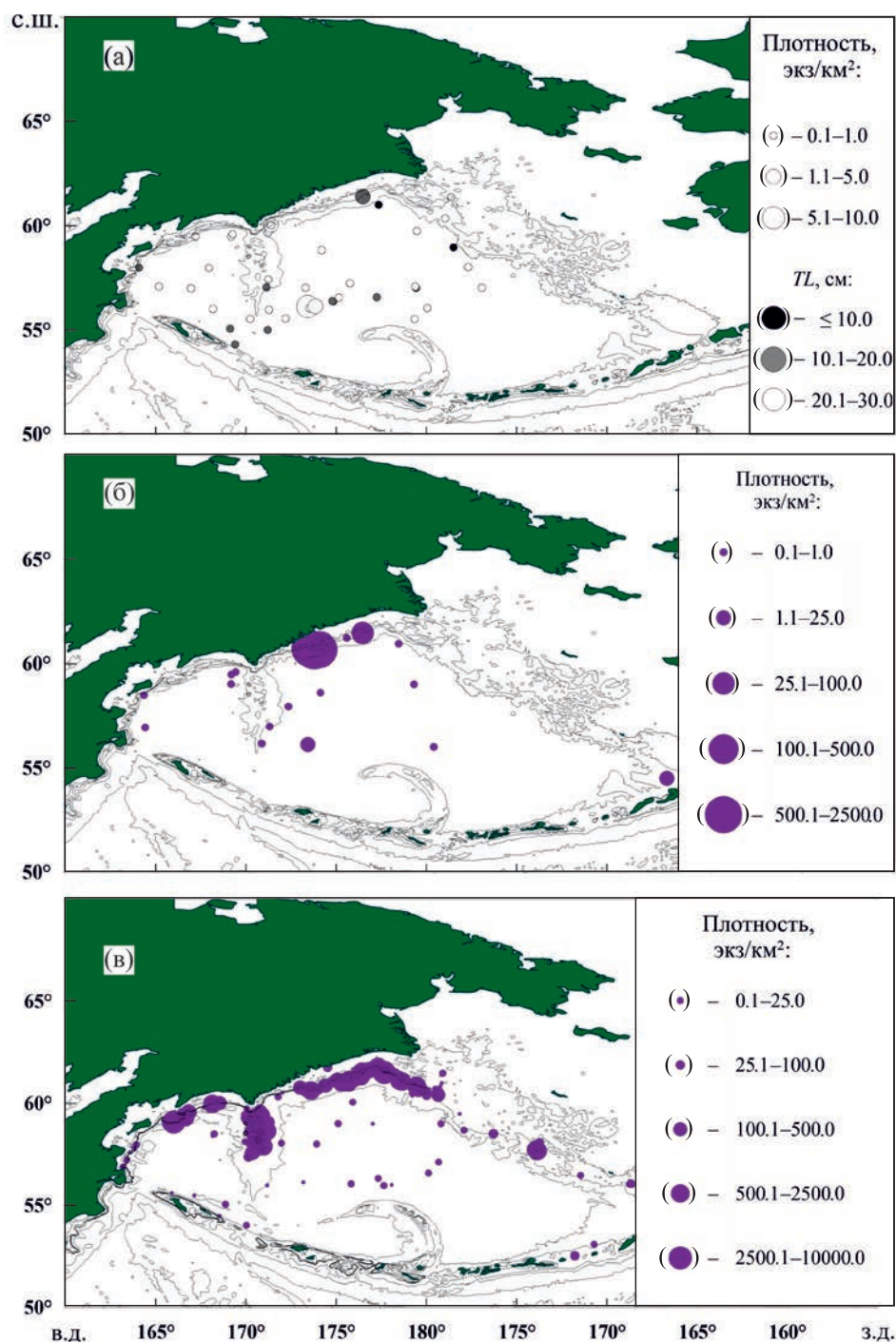


Рис. 4. Плотность распределения разноразмерных особей малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* в Беринговом море: а–в – горизонтальное распределение; г–е – вертикальное распределение значений плотности по глубинам водоёма в зависимости от горизонта хода трала (ГХТ). Общая длина рыб (TL), см: а, б – < 30; в, г – 30–40; д, е – > 40.

преимущественно в районах Командорской и Алеутской котловин, не образуя плотных скоплений (рис. 4а). В массе молодь отмечена на глубинах 300–500 м, но следует отметить образовавшееся при исследовании белое пятно (отсутствие данных) для глубин 500–800 м (рис. 1), плотность молоди в котором нам неизвестна. Особи TL 30.1–

40.0 см в основной массе покидают толщу воды и опускаются в придонные слои непосредственно на материковом склоне в узком диапазоне глубин (500–800 м) и только в небольших количествах встречаются в мезопелагиали (рис. 4б, 4д).

Макрурус TL > 40 см распространён преимущественно у дна на свале глубин Командорской

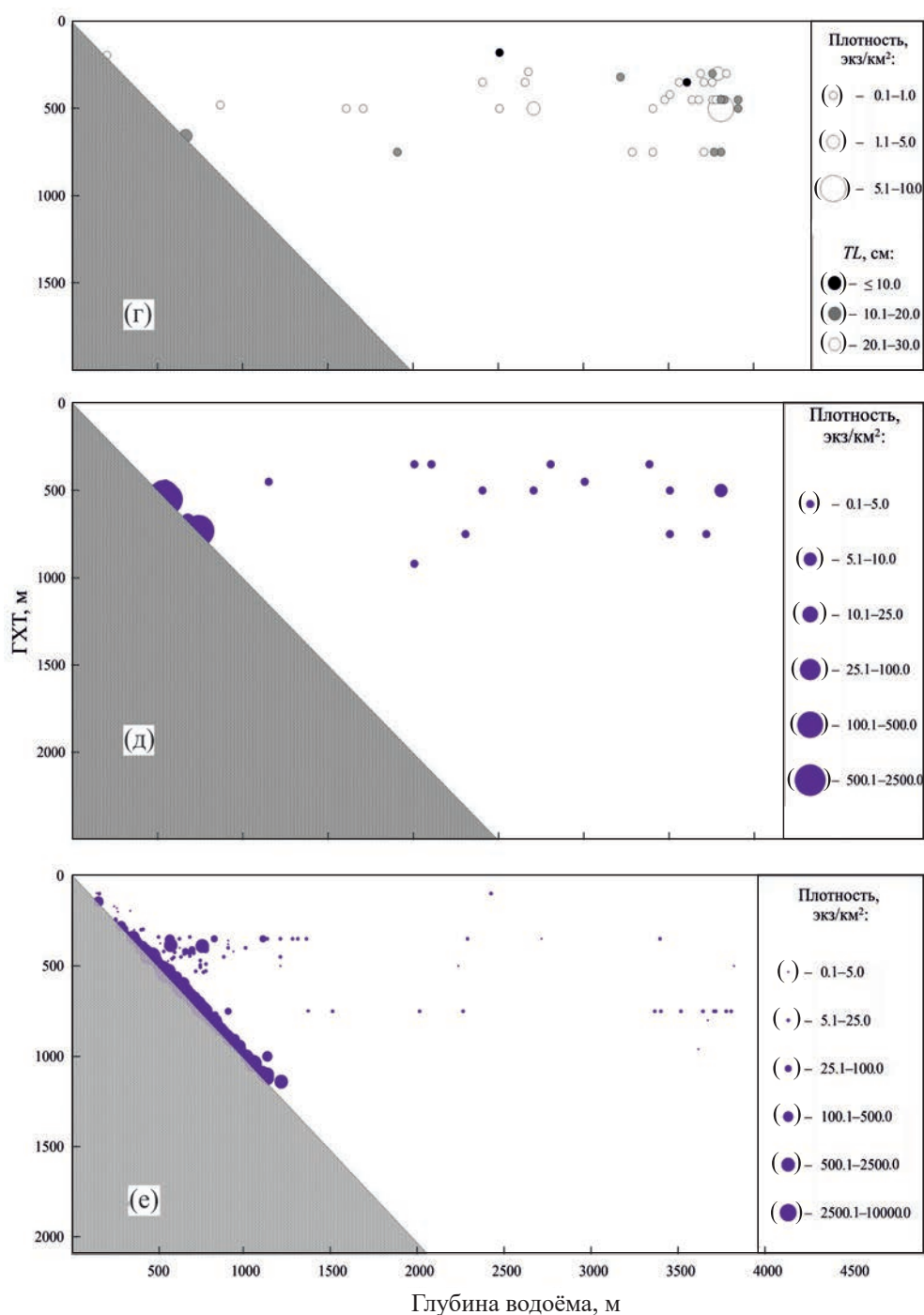


Рис. 4. Окончание

и Алеутской котловин и на хребте Ширшова в диапазоне от 300 м до максимальных исследованных глубин. Особи этой размерной группы формируют скопления в основном на материковом склоне. Плотность таких скоплений может варьировать от 1 до 2500 экз/км², в то время как в батипелагиали над глубинами > 1500 м плот-

ность особей этой размерной группы не превышает 25 экз/км² (рис. 4в, 4е).

Динамика изменения зрелости гонад в половозрелой части популяции. Как показано выше, особи $TL > 40$ см переходят к придонному образу жизни на материковом склоне и по мере роста становятся половозрелыми. Самцы достигают

половой зрелости при TL 65–70 см, самки – 70–80 см (рис. 5). Размерный состав половозрелой части популяции отображён на рис. 6а.

На облавливаемых донными тралами участках материкового склона в уловах преобладают самки в процентном соотношении 91:9 (рис. 6б), при этом пропорция самцов и самок с гонадами V стадии зрелости составляет соответственно 35:65 (рис. 6в).

Для более детального понимания того, где и когда протекают нагул и нерест половозрелой части популяции малоглазого макруруса, мы ежемесячно проанализировали совокупность данных за весь период наблюдений (таблица, рис. 7).

Зимние месяцы характеризуются малым количеством особей макруруса с гонадами V стадии зрелости. Среди самок преобладают особи с гонадами стадий зрелости II, IIIа, с небольшим количеством особей с гонадами IIIб и IV стадий зрелости. У самцов гонады были в основном III и IV стадий зрелости. Соотношение полов на исследованных глубинах смещено в пользу самок (таблица, рис. 7).

Весной при средней глубине до 700 м в уловах по-прежнему доминируют самки (рис. 7). Однако если в марте среди самок преобладали особи с гонадами зрелости стадий II и IIIа, то в апреле и мае наблюдается увеличение числа особей с гонадами IV, V и VI стадий. Вероятно, увеличение числа самок с гонадами V стадии в мае свя-

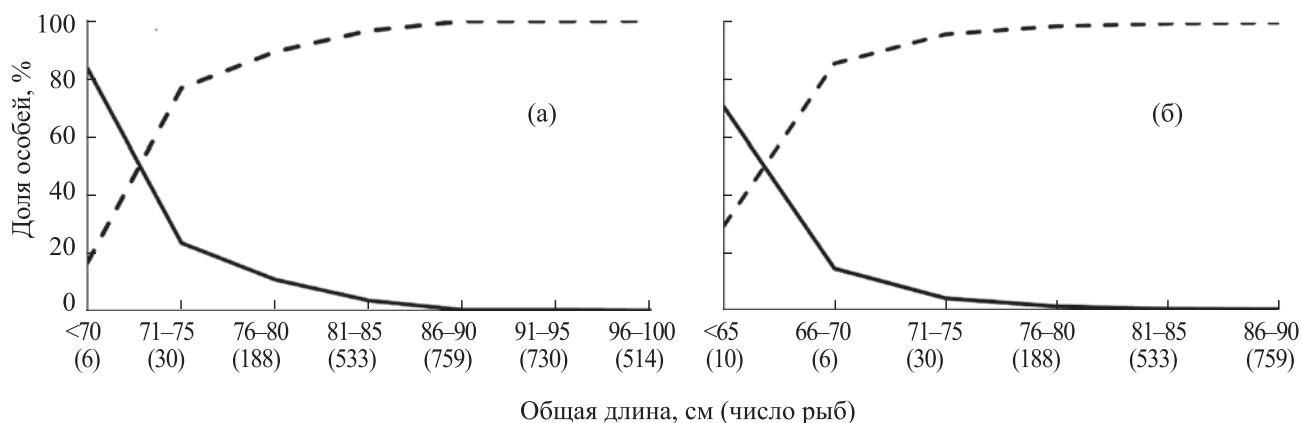


Рис. 5. Динамика полового созревания самок (а) и самцов (б) малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* Берингова моря: (—) — неполовозрелые особи, (---) — половозрелые.

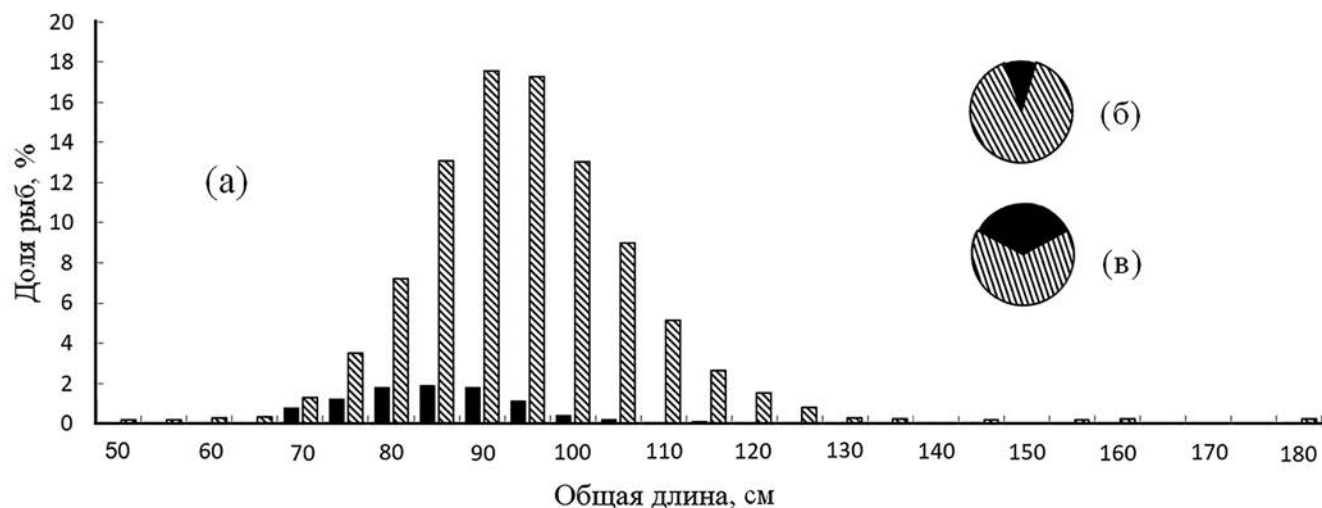


Рис. 6. Размерный состав (а), а также соотношение полов у всех рыб (б) и у особей с гонадами V стадии зрелости (в) малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* в уловах донного трала в Беринговом море: (■) — самцы (средняя общая длина 55.3 см), (▨) — самки (88.1 см).

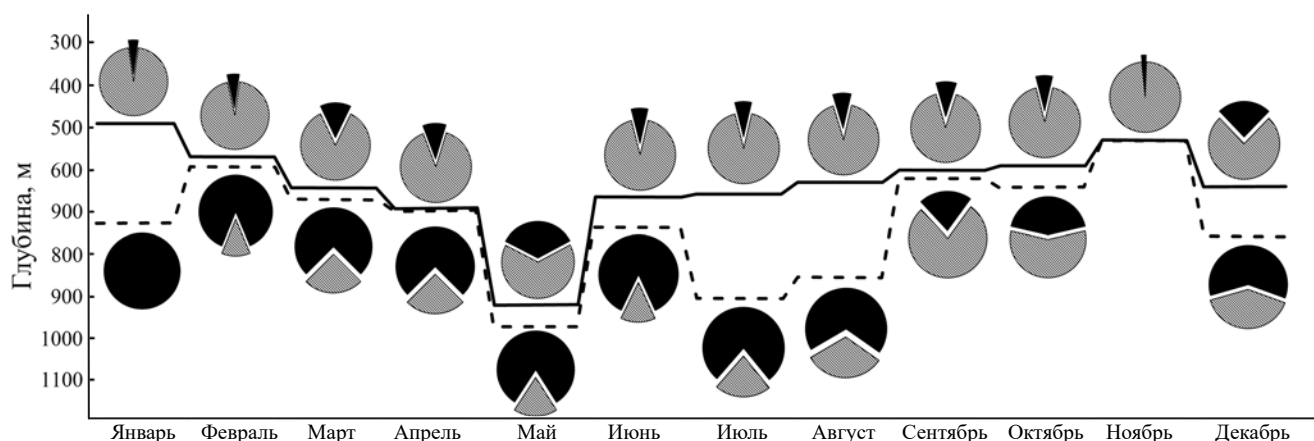


Рис. 7. Сезонная динамика соотношения полов малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* и средневзвешенной глубины их встречаемости ((—) — все рыбы, (---) — только с гонадами V стадии зрелости) в северо-западной части Берингова моря в 1963–2020 гг.; сверху — все рыбы, внизу — только с гонадами V стадии зрелости. Ост. обозначения см. на рис. 6.

занно с увеличением глубины отлова (таблица). Количество самцов с гонадами V стадии также увеличивается с марта до мая и по мере увеличения глубины вылова. Но, скорее всего, это следствие того, что в апреле–мае происходит первое увеличение интенсивности нереста. Соотношение самцов и самок смещается в сторону самцов с ростом глубины промысловых операций, а соотношение полов особей с гонадами V стадии зрелости сохраняется на одном уровне.

В летние месяцы значительных изменений в соотношении особей с разными стадиями зрелости гонад не наблюдается, за исключением большой доли самцов с гонадами VI стадии в июне (таблица), которая в дальнейшем на протяжении летних месяцев уменьшается и лишь немного увеличивается в августе.

В начале осени (сентябрь) доля готовых к нересту самок макруруса с гонадами V стадии зрелости достигает 10–14%, при этом снижается доля самок с гонадами IV стадии и резко увеличивается доля особей с гонадами VI стадии (таблица). Среди самцов также наблюдается увеличение доли готовых к нересту особей с гонадами V стадии зрелости до 30–45%, несмотря на снижение в уловах общего числа самцов, связанного с уменьшением глубины исследования. Общее соотношение самцов и самок макруруса остаётся прежним, но в этот период изменяется соотношение особей с гонадами V стадии: в сентябре–октябре доля самок с гонадами этой стадии превосходит долю самцов (рис. 7).

Нерест. Особи макруруса с гонадами V стадии зрелости в уловах отмечались на протяжении всего года, за исключением января и ноября, но

в эти месяцы исследования проводили не глубже 700–750 м, что в совокупности с незначительным числом тралений не позволяет адекватно судить о точном времени и глубинах прохождения нереста. Самцы и самки с гонадами V стадии встречались на глубинах 600–1140 м. Доля самок с гонадами V стадии зрелости в течение года составляет ~ 1%, увеличиваясь весной (май) до 9 и осенью (сентябрь) до 14%. Самцы с гонадами V стадии зрелости встречаются также круглогодично, доля таких самцов максимальна с апреля по октябрь — 24–77 (в среднем 42)%, а в зимний период их доля минимальна (таблица). Соотношение самцов и самок с гонадами V стадии в период с февраля по август смещено в пользу самцов, их доля в среднем составляет 76%. Но в период осенней интенсификации нереста в сентябре и октябре доля нерестующих самок превышает долю нерестующих самцов — 78 и 58 против 22 и 42% соответственно (рис. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение. На разных стадиях онтогенеза малоглазый макрурус занимает различные экологические ниши в пределах всей акватории Берингова моря — от Командорских и Алеутских о-вов на юге до м. Наварин на севере. Оплодотворённая икра малоглазого макруруса встречается в толще воды над глубинами > 400 м, что было показано в результате глубоководной съёмки с тихоокеанской стороны от п-ова Камчатка до Японских о-вов в 1976 г. и съёмок минтая на самых глубоководных участках Берингова и Охотского морей (Тупоногов, 1991, 1997), а в последнее время — и на примере Авачинского залива (Буслов и др., 2006). Икра, вероятно, разносится течениями.

Сезонная динамика численности половозрелых особей малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* с гонадами разных стадий зрелости в уловах донного и разнотрубного тралов в северо-западной части Берингова моря в 1963–2020 гг.

Месяц	Глубины, м		Стадия зрелости												Всего, экз.	
	отлова	среднезвешенная	II		IIIa		IIIб		IV		V		VI			
			n	D	n	D	n	D	n	D	n	D	n	D		
Самки																
Январь	100–730	497	18	2.5	483	67.2	157	21.9	58	8.1	0	0	2	0.3	718	
Февраль	450–980	579	4	1.9	130	61.2	32	15.1	40	18.9	1	0.5	5	2.4	212	
Март	580–760	670	52	17.3	168	56.0	28	9.3	41	13.7	2	0.7	9	3.0	300	
Апрель	340–700	677	12	23.5	10	19.6	5	9.8	14	27.5	1	2.0	9	17.6	51	
Май	100–1000	898	12	18.2	12	18.2	2	3.0	11	16.7	6	9.1	23	34.8	66	
Июнь	270–1040	634	364	15.3	1144	48.1	316	13.3	404	17.0	9	0.4	140	5.9	2377	
Июль	250–1200	626	803	8.9	5092	56.2	1105	12.2	1344	14.9	52	0.6	650	7.2	9046	
Август	150–1100	610	234	5.3	2361	53.9	803	18.4	483	11.0	58	1.3	443	10.1	4382	
Сентябрь	200–1050	589	426	4.1	3355	32.3	941	9.0	1008	9.7	1427	13.7	3241	31.2	10398	
Октябрь	360–760	574	252	8.6	1027	35.1	375	12.8	375	12.8	143	4.9	755	25.8	2927	
Ноябрь	350–700	505	26	11.4	106	46.3	49	21.4	17	7.4	0	0	31	13.5	229	
Декабрь	485–1100	645	68	8.5	305	38.3	212	26.6	84	10.5	8	1.0	120	15.1	797	
Самцы																
Январь	100–730	621	3	8.6	3	8.6	13	37.1	14	40.0	2	5.7	0	0	35	
Февраль	450–980	750	0	0	0	0	1	7.7	5	38.5	7	53.8	0	0	13	
Март	580–760	668	12	24.0	3	6.0	9	18.0	18	36.0	6	12.0	2	4.0	50	
Апрель	700	700	2	33.3	0	0	0	0	0	0	3	50.0	1	16.7	6	
Май	865–1000	981	2	5.7	1	2.9	0	0	4	11.4	27	77.1	1	2.9	35	
Июнь	270–1040	762	18	9.2	6	3.1	4	2.1	77	39.5	55	28.2	35	17.9	195	
Июль	250–1200	871	80	10.4	118	15.3	112	14.5	267	34.8	182	23.6	11	1.4	770	
Август	150–1100	819	42	10.5	56	14.0	76	19.0	77	19.2	124	31.0	25	6.3	400	
Сентябрь	200–1050	757	122	11.2	80	7.4	150	13.8	268	24.7	400	36.7	67	6.2	1087	
Октябрь	360–760	650	17	7.7	11	5.0	13	5.9	73	32.9	107	48.0	1	0.5	222	
Ноябрь	350–700	538	0	0	0	0	2	40.0	3	60.0	0	0	0	0	5	
Декабрь	485–1100	891	36	14.0	31	12.1	41	16.0	112	43.5	12	4.7	25	9.7	257	

Примечание. n – число особей, экз.; D – доля особей, %.

Ещё Мусиенко (1963, 1970) и Кашкина (1965) отмечали, что икру, личинок TL 14–18 мм и мальков макрурусов отлавливали штучно в южной части Берингова моря, у Командорских и Алеутских о-вов над глубинами 1000–3000 м. После выклева личинки и молодь макруруса $TL < 40$ см ведут мезобатипелагический образ жизни, распространяясь над глубоководными участками моря в диапазоне от 180 до 800 м, в наибольшем количестве между 300 и 500 м, не образуя плотных скоплений. Ранее икру и молодь малоглазого макруруса встречали над глубоководными участками Авачинского залива, также над глубинами > 400 м (Буслов и др., 2006; Саушкина, 2022). Молодь этого вида регистрировали на глубинах до 500 м в Беринговом море (Новиков 1970, 1974; Алфёров, 2022; Alferov, 2022). В других районах личинки этого вида были пойманы в глубоководной части Охотского моря (Тупоногов, 1991, 1997) и у восточного побережья о-ва Хоккайдо в толще воды на глубине 530 м (Endo et al., 2010). Молодь макруруса может выноситься течениями на мелководные участки (Busby, 2005; Буслов и др., 2006). Такая картина распространения молоди в толще воды характерна и для некоторых других видов семейства Macrouridae (Fukui, Tsuchiya, 2005).

При достижении $TL > 40$ см макрурус начинает смещаться в придонные слои. Ранее считали, что оседание на грунт происходит при TL 50–56 см (Новиков 1970, 1974). В дальнейшем, по нашим данным, половозрелые особи большей длины ведут придонный образ жизни преимущественно на свале глубин Командорской и Алеутской котловин и на хребте Ширшова в диапазоне глубин от 300 м до максимально изученной в настоящей работе (1200 м). Эти данные укладываются в диапазон 150–3500 м, указанный другими исследованиями (Тупоногов, 1991, 2001, Orlov et al., 2012; Тупоногов, Кодолов, 2014; Тупоногов, Новиков, 2016). В придонном слое на глубинах 500–1200 м этот вид образует наиболее плотные скопления, медианные значения которых варьируют от 1800 до 2200 экз/км². В толще воды, над глубинами 500–4000 м, макрурус встречается в диапазоне 140–1000 м в меньших количествах и не образует плотных скоплений. Плотность скоплений в толще воды над материковым склоном может варьировать от 1 до 2500 экз/км², в то время как в батипелагиали над глубинами > 1500 м плотность особей $TL > 40$ см не превышает 25 экз/км²; схожие результаты были получены ранее (Шунтов и др., 2006). Подобные вертикальные миграции на разных этапах жизненного цикла характерны и для некоторых других видов макрурусов (Bergstad, 1990; D’Onghia et al., 2000).

Соотношение полов. При сравнении средневзвешенной глубины встречаемости самок и самцов макруруса очевидно, что самки отмечаются в уловах донных тралений на меньших глубинах, чем самцы (таблица). При средневзвешенной глубине до 700 м количество самок всегда превышает таковое самцов, их процентное соотношение составляет $\sim 90:10$; опираясь на меньшее количество данных, подобные результаты получали и ранее (Новиков, 1974; Тупоногов, 1991, 2001; Tuponogov et al., 2008; Orlov, Tokranov, 2008; Датский, 2017). Наблюдаемое преобладание самок в уловах может быть обусловлено тем, что в глубоководной среде обитания самцы и самки в массе своей занимают разные экологические ниши (батиметрические диапазоны), которые только частично перекрываются. Тогда для самцов малоглазого макруруса в Беринговом море основными могут быть глубины обитания свыше 800 м, которые находятся в малодоступной для донных тралений зоне, что наглядно показано на примере мая, когда при средневзвешенной глубине > 900 м их доля увеличилась и составляла 34% (рис. 7). Тенденцию увеличения доли самцов на глубине > 700 –800 м описывали и другие исследователи (Новиков, 1970, 1974; Тупоногов, 1991). Возможно, что увеличение доли самцов с ростом глубины сохраняется и в определённом диапазоне глубин на нерестилищах, а их численное превосходство над нерестовыми самками приводит к возникновению половой конкуренции. Подобная картина длительного нахождения самцов на нерестилищах характерна для минтая *Gadus chalcogrammus* (Шунтов и др., 1993; Фадеев, Овсянников, 2001) и мойвы *Mallotus villosus* (Великанов, 2018).

Модели популяций с таким дисбалансом в соотношении полов, но с более многочисленными самцами характерны, например, как для северного *Macrourus berglax* (Savvatimsky, 1994), так и для других видов макрурусов (Bergstad, 1990; D’Onghia et al., 2000).

Размерный состав. Внешне самцы и самки малоглазого макруруса слабо отличаются друг от друга, но тем не менее у этого вида половозрелые особи одного возраста различаются размерами. В уловах донных тралов длина самцов TL варьирует от 55 до 120 см, модальная группа представлена особями TL 75–90 см. Самки крупнее — TL 50–180 см, в модальную группу входят особи TL 80–105 см. Полученные значения укладываются в диапазоны и максимальную длину, ранее указанные Новиковым (1970) — до 122 см — и Тупоноговым (1991, 2001) — до 210 см. Самцы

достигают половой зрелости при TL 65–70 см, самки – 70–80 см; Тупоногов (1991) указывал длину самок ~ 75 см, при которой 50% особей становятся половозрелыми.

Созревание. Созревающие самки и самцы малоглазого макруруса различаются областями обитания. Так, самки макруруса с гонадами ранних стадий зрелости (II и IIIa) встречаются в уловах круглогодично при средневзвешенной глубине встречаемости до 650 м. Их доля в общем числе самок составляет 32–73%, но по мере увеличения глубины она снижается – вероятно, область материкового склона с глубинами 300–700 м является нагульной для значительной части самок. Доля самок с гонадами стадии IIIb достигает максимальных значений в уловах с ноября по август (14–27%) и минимальна в период интенсификации нереста – в сентябре (до 9%). Самки с гонадами IV стадии зрелости встречаются круглогодично, их доля в среднем составляет 14%.

Доля самцов с гонадами стадий зрелости II и III подвержена значительным вариациям в разные месяцы, что, вероятнее всего, обусловлено изменениями глубины исследования, а также статистическими ошибками по причине малого объёма выборки. На протяжении года доля самцов с нерестовыми (стадия V, в среднем ~ 32%) и преднерестовыми (IV стадия, в среднем также ~ 32%) гонадами сохраняется на стабильно высоком уровне. Нужно отметить, что определять стадии зрелости гонад самцов довольно сложно, так как морфологические изменения семенников, связанные с созреванием, менее выражены, чем у яичников.

Нерест. Мнения разных исследователей о сроках нереста малоглазого макруруса не совпадают. К примеру, Новиков (1970, 1974) указывал, что нерест протекает в течение всего года и интенсифицируется в осенне-зимний период. Позднее Тупоногов (1991) указывал, что нерест протекает также в течение всего года, но его интенсивность увеличивается в весенне-летние месяцы. Прочие исследователи по данному вопросу ссылаются то на одного, то на другого автора (Буслов и др., 2006; Orlov, 2008; Датский, 2017; Саушкина, 2022). Длительный период нереста малоглазого макруруса отмечался и в восточной части Берингова моря (Rodgveller et al., 2010).

По нашим результатам, нерест малоглазого макруруса в Беринговом море проходит круглогодично в придонном слое с двумя пиками интенсивности – во второй половине весны

и в конце лета – первой половине осени. В зимние и летние месяцы нерестится незначительная часть самок (до 3%). Интенсивность нереста повышается в весенние месяцы (до 11% самок), с этим результатом хорошо согласуется появление икры макруруса в уловах ихтиопланктонной сети над глубоководными участками Авачинского залива с третьей декады апреля (Буслов и др., 2006), а также в осенние месяцы (до 19% самок), что совпадает с наблюдениями Новикова (1970). Большая часть самцов готова к нересту в течение всего года (ежемесячно в среднем до 32%), поэтому готовых к нересту самцов обычно больше самок, за исключением сентября и октября. Учитывая тенденцию увеличения доли самцов с увеличением глубины > 800 м, можно предположить, что нерест малоглазого макруруса может протекать и на больших глубинах, где, вероятно, обитают ~ 90% недоучтённых траловыми съёмками самцов и проходит нерест ещё ~ 60% самок. Для прояснения этого предположения первый автор настоящей работы в текущее время привлекает дополнительные данные, получаемые от наблюдателей с проводимого на глубинах 800–1800 м ярусного промысла малоглазого макруруса. Этот дополнительный материал должен быть собран с разных стометровых диапазонов в указанном интервале глубин.

Отнерестившиеся самки с гонадами стадий зрелости VI и VI–IIIa встречаются круглогодично с двумя пиками численности в апреле–мае и с конца августа до начала октября, что подтверждает периоды интенсификации нереста во второй половине весны и в конце лета – первой половине осени. Увеличение доли отнерестившихся самцов в июне, в августе–сентябре и декабре также косвенно указывает на два вышеобозначенных периода интенсификации нереста (таблица). Растянутый по продолжительности период нереста характерен и для других видов семейства Macrouridae – так, у *C. rupestris* (Bergstad, 1990) и *M. berglax* (Murua, Motos, 2000), обитающих в Атлантическом океане, нерест растянут приблизительно на полгода.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А. М. Орлова (Институт океанологии РАН) и И. В. Мельникова (ТИНРО) за их ценные отзывы и советы, которые помогли улучшить статью, а также всех сотрудников ТИНРО за планомерную и систематическую работу по сбору экспедиционной информации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ф. Е., Алексеева Е. И. 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, пло-

довитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 75 с.

Алфёров А. И. 2022. Встречаемость молоди семейства Macrouridae в Беринговом море в период с 1963 по 2020 гг. // Тр. XI Междунар. науч.-практ. конф. "Морские исследования и образование (MARESEDU)-2022". Т. 3. Тверь: ПолиПРЕСС. С. 295–301.

Буслов А. В., Тепнин О. Б., Дубинина А. Ю. 2006. Весенний ихтиопланктон в районе глубоководных каньонов Авачинского залива (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 144. С. 226–246.

Великанов А. Я. 2018. Дальневосточная мойва: распределение, особенности биологии, динамика биомассы, проблемы и перспективы промыслового освоения // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 3. С. 300–326.

Винниченко В. И., Орлов А. М., Шамрай Е. А. 2005. Проблемы глубоководного промысла в Северо-Восточной Атлантике // Тр. ВНИРО. Т. 145. С. 43–54.

Волвенко И. В. 1998. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съёмок // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 473–500.

Датский А. В. 2017. Особенности биологии массовых рыб в Олюторско-Наваринском районе и прилегающих водах Берингова моря. 2. Семейства долгохвостовые (Macrouridae), сельдевые (Clupeidae), корюшковые (Osmeridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 66–81.

<https://doi.org/10.7868/S0042875217010039>

Кагановский Л. Г. 1965. Малоглазый макрурус // Богатства Берингова моря: промысловые рыбы материкового склона, их лов и обработка. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во. С. 55–58.

Кашкина А. А. 1965. Зимний ихтиопланктон Командорских островов // Тр. ВНИРО. Т. 58. С. 179–188.

Мусиенко Л. Н. 1963. Ихтиопланктон Берингова моря // Там же. Т. 48. С. 239–269.

Мусиенко Л. Н. 1970. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Там же. Т. 70. С. 166–225.

Новиков Н. П. 1970. Биология малоглазого долгохвоста *Chalinura pectoralis* в северной части Тихого океана // Там же. Т. 70. С. 300–326.

Новиков Н. П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Изд-во МГУ, 308 с.

Орлов А. М. 2003. Ихтиоцены нижнего шельфа и верхней батиали тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточного побережья Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 47 с.

Орлов А. М. 2007. Симпозиум "Макрурусы Мирового океана: биология, оценка запасов и промысел" // Рыб. хоз-во. № 4. С. 55–57.

Орлов А. М., Абрамов А. А., Токранов А. М. 2007. Некоторые черты биологии малоглазого *Albatrossia pectoralis* и пепельного *Coryphaenoides cinereus* макрурусов в тихоокеанских водах северных Курильских островов

и юго-восточной Камчатки // Докл. VII Междунар. науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 120–148.

Саушкина Д. Я. 2022. Случаи поимок мальков рыб семейства долгохвостовые (Gadiformes: Macrouridae) в тихоокеанских водах Камчатки в 2006–2018 гг. // Биология моря. Т. 48. № 5. С. 346–350. <https://doi.org/10.31857/S0134347522050084>

Тупоногов В. Н. 1991. Экология малоглазого долгохвоста: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 24 с.

Тупоногов В. Н. 1997. Сезонные миграции малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* в Охотском море и сопредельных водах // Биология моря. Т. 23. № 6. С. 362–369.

Тупоногов В. Н. 2001. Макрурусы // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. Х. Берингово море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеиздат. С. 149–155.

Тупоногов В. Н. 2018. Современное состояние глубоководных рыбных ресурсов дальневосточных морей и прилегающих вод Тихого океана: запасы, промысел, перспективы рыболовства // Рыб. хоз-во. № 4. С. 48–55.

Тупоногов В. Н., Кодолов Л. С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский остров, 169 с.

Тупоногов В. Н., Куренной А. А. 1986. Малоглазый макрурус // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 233–241.

Тупоногов В. Н., Новиков Н. П. 2016. Макрурусы – важный резерв глубоководного промысла в дальневосточных морях // Рыб. хоз-во. № 6. С. 54–60.

Фадеев Н. С., Овсянников Е. Е. 2001. Распределение минтая в северной части Охотского моря в зимне-весенний период и динамика нереста // Изв. ТИНРО. Т. 128. С. 103–124.

Шунтов В. П., Волков А. Ф., Темных О. С., Дуленова Е. П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 426 с.

Шунтов В. П., Бочаров Л. Н., Волвенко И. В. и др. 2006. Атлас количественного распределения нектона в западной части Берингова моря. М.: Нац. рыб. ресурсы, 1040 с.

Alferov A. I. 2022. Distribution of giant grenadier (*Albatrossia pectoralis*) at different stages of ontogenesis in the Bering Sea // PICES-2022. Book of Abstract. Busan: PICES Secretariat. P. 137.

Bergstad O. A. 1990. Distribution, population structure, growth and reproduction of the roundnose grenadier *Coryphaenoides rupestris* (Pisces: Macrouridae) in the deep waters of the Skagerrak // Mar. Biol. V. 107. № 1. P. 25–40. <https://doi.org/10.1007/BF01313239>

Burton E. J. 1999. Radiometric age determination of the giant grenadier (*Albatrossia pectoralis*) using ^{210}Pb : ^{226}Ra

- disequilibria: M. Sci. Thesis. San Francisco: San Francisco St. Univ., 91 p.
- Busby M.S. 2005. An unusual macrourid larva (Gadiformes) from San Juan Island, Washington, USA // *Ichthyol. Res.* V. 52. № 1. P. 86–89.
<https://doi.org/10.1007/s10228-004-0255-1>
- Clark M.R., Koslow J.A. 2007. Impacts of fisheries on seamounts // *Seamounts: ecology, fisheries, and conservation*. Oxford: Blackwell Publ. P. 413–441.
- Clausen D.M., Rodgveller C.J. 2010. Assessment of grenadier stocks in the Gulf of Alaska, eastern Bering Sea, and Aleutian Islands // *Gulf of Alaska and Bering Sea/Aleutian Islands SAFE Reports*. Appendix 1. Anchorage: NPFMC. P. 1571–1620.
- D'Onghia G., Basanisi M., Tursi A. 2000. Population structure, age and growth of macrourid fish from the upper slope of the Eastern-Central Mediterranean // *J. Fish Biol.* V. 56. № 5. P. 1217–1238.
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1243>
- Devine J.A., Watling L., Cailliet G. et al. 2012. Evaluation of potential sustainability of deep-sea fisheries for grenadiers (Macrouridae) // *J. Ichthyol.* V. 52. № 10. P. 709–721.
<https://doi.org/10.1134/S0032945212100062>
- Endo H., Nakayama N., Suetsugu K., Miyake H. 2010. A larva of *Coryphaenoides pectoralis* (Gadiformes: Macrouridae) collected by deep-sea submersible from off Hokkaido, Japan // *Ichthyol. Res.* V. 57. № 3. P. 272–277.
<https://doi.org/10.1007/s10228-010-0164-4>
- Francis R.I.C.C., Clark M.R. 2005. Sustainability issues for orange roughy fisheries // *Bull. Mar. Sci.* V. 76. № 2. P. 337–351.
- Fukui A., Tsuchiya T. 2005. Pelagic larvae of *Ventrifossa garmani* (Gadiformes: Macrouridae) from Suruga Bay and offshore waters of Japan // *Ichthyol. Res.* V. 52. № 3. P. 311–315.
<https://doi.org/10.1007/s10228-005-0285-3>
- Hutchinson C.E., Anderl D.M. 2012. Giant grenadier (*Albatrossia pectoralis*) age and growth research. Seattle: NOAA et al. (<https://www.fisheries.noaa.gov/alaska/sustainable-fisheries/giant-grenadier-albatrossia-pectoralis-age-and-growth-research>. Version 05/2023).
- Murua H., Motos L., Båmstedt U. 2000. Reproductive biology of roughhead grenadier (*Macrourus berglax* Lacepède, 1801) (Pisces, Macrouridae), in Northwest Atlantic waters // *Sarsia*. V. 85. № 5–6. P. 393–402.
<https://doi.org/10.1080/00364827.2000.10414590>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2008. Some ecological and biological features of giant and popeye grenadiers in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka // *Grenadiers of the world oceans: biology, stock assessment, and fisheries*. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 225–260.
<https://doi.org/10.47886/9781934874004.ch16>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2019. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // *Prog. Oceanogr.* V. 176. Article 102143.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102143>
- Orlov A.M., Antonov N.P., Afanasiev P.K. 2012. Giant grenadier *Albatrossia pectoralis* in the catches of the deepwater fishing traps in Russian far-eastern waters // *J. Ichthyol.* V. 52. № 10. P. 722–739.
<https://doi.org/10.1134/S0032945212100037>
- Pitcher T.J., Clark M.R., Morato T., Watson R. 2010. Seamount fisheries: do they have a future? // *Oceanography*. V. 23. № 1. P. 134–144.
<https://doi.org/10.5670/oceanog.2010.66>
- Rodgveller C.J. 2020. Assessment of the grenadier stock complex in the Gulf of Alaska, Eastern Bering Sea, and Aleutian Islands // *Aleutian Islands SAFE Reports*. Appendix 1. Anchorage: NPFMC. P. 1571–1620.
- Rodgveller C.J., Clausen D.M., Nagler J.J., Hutchinson C. 2010. Reproductive characteristics and mortality of female giant grenadiers in the northern Pacific Ocean // *Mar. Coast. Fish.* V. 2. № 1. P. 73–82.
<https://doi.org/10.1577/C09-028.1>
- Savvatimsky P.I. 1994. Age structure of roughhead grenadier (*Macrourus berglax*) in the Northwest Atlantic, 1985 // *NAFO Sci. Coun. Stud.* V. 20. P. 53–64.
- Tuponogov V.N., Orlov A.M., Kodolov L.S. 2008. The most abundant grenadiers of the Russian Far East EEZ: distribution and basic biological patterns // *Grenadiers of the world oceans: biology, stock assessment, and fisheries*. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 285–316.
- Watling L., Haedrich R.L., Devine J. et al. 2011. Theoretically, all deep-sea fisheries could have been conducted sustainably // *Can ecosystem-based deep-sea fishing be sustained?* Walpole: Univ. Maine et al. P. 3.

УДК 597.556.33.574.524

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОЛОГИИ ПИТАНИЯ *BOTHROCARA BRUNNEUM* И *B. ZESTUM* (ZOARCIDAE) В ГЛУБОКОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2024 г. В. В. Напазак^{1, *}

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: vladimir.napazakov@tinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 19.06.2023 г.

После доработки 17.07.2023 г.

Принята к публикации 19.07.2023 г.

Приведены результаты анализа спектров питания и оценки трофических уровней и ниш двух видов слизеголов – *Bothrocara brunneum* и *B. zestum* – из глубоководных районов Охотского моря и тихоокеанских вод Малой Курильской гряды. Оба вида питаются разнообразными бентосными и мезобентосными организмами, включая ракообразных, мезопелагических рыб, головоногих и двусторчатых моллюсков, полихет и иглокожих. Несмотря на вариабельность доминирующих компонентов пищи в разных регионах, ракообразные являются основной пищевой группой, и оба вида имеют сходные источники пищи и соответственно трофические ниши. Это подтверждено расчётом с помощью метода площадей стандартных эллипсов с учётом байесовской вероятности, который показал почти одинаковую ширину трофических ниш: 17.7 для *B. zestum* и 16.6 для *B. brunneum*. Фактические значения соотношения стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) у компонентов пищи указывают на широкий диапазон трофических уровней изученных видов: от 2.08 до 4.36 у *B. zestum* и от 1.97 до 4.42 у *B. brunneum*, что свидетельствует об их пластичности в выборе кормовых объектов. Диапазоны значений соотношения стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) у пищевых компонентов, указывающие на базовые источники пищи, составили от –15.04 до –23.43‰ для *B. zestum* и от –15.07 до –23.43‰ для *B. brunneum*. В результате исследования получена новая информация о питании двух видов слизеголов и определена их роль в трофической структуре экосистем исследованных районов.

Ключевые слова: *Bothrocara brunneum*, *Bothrocara zestum*, питание, трофические уровни, трофические ниши, изотопная подпись, Охотское море, Берингово море, северо-западная часть Тихого океана.

DOI: 10.31857/S0042875224020069, EDN: GWWPGI

Bothrocara brunneum и *B. zestum* – два вида слизеголов, относящиеся к семейству бельдюговых (Zoarcidae). *B. brunneum* по биомассе является одним из значимых видов семейства в Охотском море, ежегодный улов вида оценивают в ~ 1000–1500 т (Орлов, Токранов, 2012б; Бадаев, 2014). Среди бентосных и демерсальных рыб на глубинах 200–1000 м вдоль континентального склона в восточной части Охотского моря долю биомассы *B. brunneum* и *B. zestum* оценивают соответственно в 9.4 и 1.2% (Савин, 2012).

В результате технологических исследований установлено, что слизеголовы относятся к “столовым” видам рыб с белым плотным мясом, которое можно использовать в пищу, а их потенциальный вылов у побережья Камчатки оценивают в 8–10 тыс. т при многовидовом промысле (Ор-

лов, Токранов, 2012а; Токранов, 2014). Несмотря на их экологическое значение и потенциал для промысла, знания о питании *B. brunneum* ограничены, а о питании *B. zestum* в Охотском море известно мало. Цель настоящей работы – изучить спектры питания вышеуказанных двух видов слизеголов, оценить их трофические уровни и ниши в глубоководных районах Охотского моря и в районе тихоокеанских вод Малой Курильской гряды, используя собственные данные по содержанию желудков и имеющиеся в литературе сведения по изотопным подписям жертв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для изучения питания *B. brunneum* и *B. zestum* собран из уловов донного трала ДТ/ТМ-27.1/24.4 м, рабочее вертикальное рас-

крытие которого составляло 2.5–4.1 м во время большинства тралений, горизонтальное раскрытие – в среднем 16.26 м. Основные характеристики районов проведения траловых станций и объём собранного материала приведены в табл. 1. У отловленных особей измеряли общую длину (*TL*) и массу тела, извлекали желудки. Всего было собрано и обработано 670 желудков из 71 пробы. Эффекта регургитации (обратного выброса содержимого) желудков у обоих видов слизеголовов не наблюдалось.

Содержимое желудков обрабатывали в соответствии со стандартными методиками (Методическое пособие ..., 1974; Руководство ..., 1986; Чучукало, Напазаков, 1999), объекты питания идентифицировали по возможности до вида и взвешивали с точностью 0.1 г.

Статистический анализ данных. Для исследования закономерностей питания и пищевых отношений применяли метод непрямой ординации (неметрическое многомерное шкалирование – *nMDS*), основанный на анализе матрицы данных с использованием платформы статистического программирования R (R Core Team, 2022) и пакета R *vegan* 2.6–4 (Oksanen et al., 2020). Цель использования этого метода заключалась в обнаружении обусловленных районом сбора проб сходства и различия спектров питания у разноразмерных групп слизеголовов. Для количественной оценки несходства выборок использовали метрику Брея – Кёртиса, это позволило *nMDS* (функция *metaMDS* пакета *vegan* (Oksanen et al., 2020)) ранжировать расстояния между объектами для нелинейного отображения на упрощённое двумерное пространство с показом ранговых различий на графике. Качество *nMDS* оценивали с использованием индикатора стресса, который варьируется от 0 до 1. Эмпирически считается, что при стрессе < 0.05

в сформированном пространстве выполнено отличное приближение расстояний к исходным расстояниям, от 0.05 до 0.1 – хорошее, от 0.1 до 0.2 – корректное, а при стрессе > 0.2 искажение расстояний велико (Herve, 2016). Применяя функцию *envfit* из пакета R *vegan* (Oksanen et al., 2020), оценивали направление векторов внешних факторов.

Трофические ниши. Ширину трофических ниш рассчитывали методом, предложенным Беэрхоп с соавт. (Bearhop et al., 2004), которые впервые ввели использование значений дисперсии стабильных изотопов в тканях для измерения ширины трофической ниши, и впоследствии усовершенствованным другими авторами (Layman et al., 2007; Newsome et al., 2007; Jackson et al., 2011; Swanson et al., 2015). В настоящем исследовании с использованием накопленных и опубликованных данных по соотношению стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в тканях массовых видов гидробионтов дальневосточных морей (Горбатенко и др., 2008, 2012, 2013, 2014, 2015) применён усовершенствованный метод, который впервые был использован для расчёта нишевых показателей палтусов (Напазаков, 2020). Сравнение трофических ниш двух видов слизеголовов осуществляли с применением пакета *SIBER* в статистической программе R (Jackson et al., 2011; R Core Team, 2022; Jackson, 2023) путём анализа изотопных подписей их жертв, с расчётом общих площадей и площадей стандартных эллипсов для выпуклых оболочек, учитывая малые выборки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Питание *Bothrocara zestum*

Охотское море. Состав пищи *B. zestum* проанализирован у 235 экз. средней (по размерным

Таблица 1. Характеристика районов сбора и объём материала для изучения питания *Bothrocara zestum* и *B. brunneum*

Показатель	Мезаль Малой Курильской гряды (Тихий океан)		Восточнооходская мезаль	
			северная часть	южная часть
Научно-исследовательское судно	“Профессор Леванидов”		“Профессор Кизеветтер”	
Даты	24.04–01.05.2009 г.		11–23.08.2010 г.	05–09.09.2010 г.
Глубина, м	549–751		385–863	450–747
Температура воды, °C:				
– у дна	2.42–3.06		0.7–1.8	2.0–2.5
– у поверхности	1.5–2.4		7.8–12.4	9.5–11.8
Вид	<i>B. zestum</i>	<i>B. brunneum</i>	<i>B. brunneum</i>	<i>B. zestum</i>
Число желудков/проб, шт.	8/2	58/6	369/36	235/27

группам) *TL* 15.0–64.5 см и массой 12–1096 г из 27 проб (табл. 2). Кальмары (Decapodiformes) были наиболее распространённым компонентом пищи у размерной группы 50.1–60.0 см, составляя 60% общей массы пищи. Общий вклад кальмаров в пищевой спектр вида составил 38.4%. Доля мизид (Mysidae) в среднем составляла 22.4%, варьируя от 10.6 до 85.7%. Мизиды *Holmesiella anomala* присутствовала в пище всех размерных групп.

Креветки (Caridea – *Argis ochotensis* и *Pandalus longirostris*) были важной пищей в размерной группе 60.1–70.0 см, составляя 50%, а в целом 7.6% общей массы пищи. Доля рыб в целом в пище *B. zestum* в среднем составляла 5.6–88.3%, с общим вкладом 29.7%. Особи *TL* 20.1–40.0 и 50.1–70.0 см из рыб потребляли только серебрянку *Leuroglossus schmidtii*, а у *B. zestum TL* 40.1–50.0, несмотря на высокую долю серебрянки, в рыбной компоненте пищевого комка преобладали бельдюговые. Индекс наполнения желудков варьировал в пределах 5–20‰, пища отсутствовала у шести размерных групп в среднем в 19.0–86.8% желудков из 235 проанализированных.

Район тихоокеанских вод Малой Курильской гряды. Информация о составе пищи *B. zestum* у Малой Курильской гряды – второго глубоководного района исследований – ограничена, получена из двух проб и восьми желудков и представлена в табл. 3. Доминирующими компонентами в пище являлись рыбы (79.2%), на втором месте были головоногие (Cephalopoda) моллюски (19%) для размерной группы 40.1–50.0 см. Другие компоненты, включая амфипод (Amphipoda) и мизид, составляли небольшую долю в общей пищевой массе, а в размерной группе 60.1–70.0 см неидентифицированная пища составила 100%. Пустые желудки отсутствовали, но кормовая активность *B. zestum* оказалась низкой, со средним индексом наполнения желудка в пределах 6.2–16.7‰.

Другие районы северо-западной части Тихого океана (СЗТО). Согласно литературным источникам, питание *B. zestum* изучали только в восточной части Берингова моря (Stevenson, Hibpsman, 2010). Сравнение результатов этих исследований с проведёнными в Охотском море (табл. 2) показывает, что питание в указанных регионах различается. В Охотском море основным источником пищи были кальмары, составлявшие 38.4% общей массы пищи, рыбы (29.7%) и мизиды (22.4%). Напротив, в восточной части Берингова моря *B. zestum* в основном потреблял рыбу, которая составляла 57.6% содержимого же-

лудков. Наиболее массовыми видами рыб являлись серебрянка и *Lycodapus poecilus*. Ракообразные (Crustacea) были на втором месте с долей 40.7%. Доля кальмаров составляла 1.6% массы пищи. Таким образом, состав пищи данного вида в Охотском море и в восточной части Берингова моря различается соотношением кальмаров и рыбы. Питание *B. zestum TL* 40.1–50.0 см из района южных Курильских островов показало большее сходство с охотоморскими данными для соответствующей размерной группы. Несмотря на выявленные различия, можно сделать вывод о том, что *B. zestum* является потребителем рыбы, кальмаров и ракообразных, причём пропорция потребления этих жертв меняется в течение онтогенеза и в зависимости от местообитания.

Питание *Bothrocara brunneum*

Охотское море. Состав пищи *B. brunneum* был проанализирован у 369 экз. средней *TL* 15.0–54.6 см и массой 22–1006 г. Выявлена высокая доля пустых желудков – 14–86% (табл. 4). Спектр питания особей *TL* < 20.1 см состоял в основном из мизид (52.7%), за которыми следовали глубоководные креветки семейства Oplophoridae (33.8%) и копеподы (Copepoda) (9.8%). У рыб *TL* ≥ 20.1 и особенно > 30 см основной пищей являлись серебрянка и другие рыбы. Накормленность *B. brunneum* оказалась низкой, о чём свидетельствуют значения индекса наполнения желудков – 12–45‰.

Район тихоокеанских вод Малой Курильской гряды. Данные о составе пищи различных размерных групп *B. brunneum* представлены в табл. 5. Доминирующими компонентами пищи по массе являлись головоногие моллюски (40.7%), рыба (47.3%) и мизиды (10.3%). Пищевой спектр самых крупных рыб (60.1–70.0 см) ограничивался исключительно нектонными организмами, включая головоногих моллюсков (52.2%) и рыбу (47.3%). Следует отметить, что *B. brunneum* слабо питался, единственный желудок в размерной группе 40.1–50.0 см был пустым. Доля пустых желудков в группах 50.1–60.0 и 60.1–70.0 см составила соответственно 94.1 и 90.0%, что выразилось в низкой накормленности – 2.55 и 3.12‰ соответственно.

Другие районы СЗТО. *B. brunneum* является широкобореальным видом, обитающим в различных районах северной части Тихого океана от Японского моря до Мексики (Froese, Pauly, 2023). В связи с этим целесообразно выполнить сравнительный обзор спектров питания данного вида из разных районов Северной Пацифики. Питание *B. brunneum* ранее изучали

Таблица 2. Состав пищи *Bothrocara zesi* различных размерных групп из южной части восточноохотской мезали (05–09.09.2010 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см						Всего	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	ТУ
	10.1–20.0	20.1–30.0	30.1–40.0	40.1–50.0	50.1–60.0	60.1–70.0				
Polychaeta					0.2		0.1	–15.12	14.54	4.25
Decapodiformes				1.1	60.0		38.4	–20.40	12.70	3.71
Echinodermata					2.7		1.7			
<i>Stenodiscus</i> sp.					2.7		1.7	–15.04	11.37	3.32
Copepoda	14.3	2.3					0.1	–21.98	8.90	2.59
<i>Gaetanus minutus</i>	14.3	2.3					0.1	–23.43	7.15	2.08
Mysidae	85.7	55.8	30.5	10.6	19.6	44.4	22.4			
Mysidae gen. sp.	14.3	37.2		0.6	3.9		3.2			
<i>Holmesiella anomala</i>	71.4	18.6	30.5	10.0	15.7	44.4	19.2			
Caridea					1.8	50.0	7.6			
<i>Argis ochotensis</i>					1.8		1.1	–15.30	14.57	4.26
<i>Pandalus longirostris</i>						50.0	6.5	–17.41	14.91	4.36
Pisces		41.9	69.5	88.3	15.7	5.6	29.7			
Pisces gen. sp.				1.1			0.2			
<i>Leuroglossus schmidii</i>		41.9	69.5	41.5	15.7	5.6	21.1	–20.23	12.76	3.73
Zoarcidae gen. sp.				45.7			8.4			
Средний индекс наполнения желудков, ‰	16	8	15	20	19	5				
Число желудков	38	48	22	33	58	36	235			
Число проб	3	3	5	6	6	4	27			
Доля пустых желудков, %	86.8	85.4	82.0	70.0	57.0	19.0				
Средняя общая длина, см	15.0	25.0	35.0	45.7	55.0	64.5				
Средняя масса, г	12	59	149	473	864	1096				

Примечание. Здесь и в табл. 4: $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ – значения изотопных подписей соответственно углерода и азота (по: Горбатенко и др., 2008, 2012–2015); ТУ – трофический уровень кормового объекта.

Таблица 3. Состав пищи *Bothrocara zestum* различных размерных групп из мезали тихоокеанских вод Малой Курильской гряды (24.04–01.05.2009 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см		Всего
	40.1–50.0	60.1–70.0	
Amphipoda	0.9		0.8
Cephalopoda	19.0		16.2
Mysidae	0.9		0.8
Pisces	79.2		66.8
Прочие компоненты		100	15.4
Средний индекс наполнения желудков, ‰	16.67	6.17	
Число желудков	6	2	8
Число проб	1	1	2
Доля пустых желудков, %	0	0	
Средняя общая длина, см	45.0	63.5	
Средняя масса, г	1100	1620	

Таблица 4. Состав пищи *Bothrocara brunneum* различных размерных групп из северной части восточноохотской мезали (11–23.08.2010 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см					Всего	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	ТУ
	10.1–20.0	20.1–30.0	30.1–40.0	40.1–50.0	50.1–60.0				
Polychaeta					3.9	1.2	–17.39	12.69	3.71
<i>Nephtys</i> sp.					3.9	1.2	–18.90	11.84	3.46
Mollusca		5.6	13.9	18.2		11.0			
Cephalopoda			13.9	17.2		10.3	–20.40	12.70	3.71
<i>Octopus</i> sp.			13.9	3.1		4.3	–15.07	15.12	4.42
<i>Gonatopsis borealis</i>				14.1		6.0	–19.91	12.35	3.61
Bivalvia gen. sp.		4.2				0.2	–16.22	8.96	2.61
<i>Megayoldia lischkei</i>		1.4				0.1	–16.04	6.79	1.97
Mollusca gen. sp.				1.0		0.4	–16.22	8.96	2.61
Copepoda	9.8	3.5				0.3	–21.98	8.90	2.59
<i>Neocalanus cristatus</i>		2.1				0.1	–21.76	8.42	2.45
<i>Bradydium pacificus</i>	0.4					+	–20.41	9.77	2.85
<i>Gaetanus brevispinus</i>	7.5	1.4				0.2	–23.43	7.15	2.07
<i>G. minutus</i>	1.9					+			
Amphipoda	3.8		0.2	0.6		0.3	–20.90	10.40	3.03
Gammarida sp.	3.8		0.2			0.1	–16.89	10.10	2.95
<i>Anonyx nugax</i>				0.6		0.2			
Mysidae	52.7	36.4	6.5	10.7	25.7	16.0	–20.13	10.50	3.06
Mysidae gen. sp.	52.7	36.4	6.5	0.3		4.1	–20.13	10.50	3.06
<i>Holmesia anomala</i>				10.4	25.7	11.9			
Caridea	33.7	45.5	7.2	0.8		4.9			
<i>Eualus biunguis</i>				0.8		0.4			

Таблица 4. Окончание.

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см					Всего	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	ТУ
	10.1–20.0	20.1–30.0	30.1–40.0	40.1–50.0	50.1–60.0				
Oplophoridae gen. sp.	33.7	25.2	5.7			3.0	–18.24	14.07	4.11
<i>Hymenodora frontalis</i>		20.3	1.5			1.5			
Pisces		9.0	72.2	69.7	70.4	66.3			
Pisces gen. sp.		9.0	6.7	3.3	4.2	4.5			
<i>Leuroglossus schmidtii</i>			41.6	66.4	22.2	43.8	–20.23	12.76	3.73
Zoarcidae gen. sp.					42.8	12.5			
Liparidae gen. sp.			12.4			2.7			
<i>Lycogrammoides schmidtii</i>			11.5		1.2	2.8			
Средний индекс наполнения желудков, ‰	12	17	32	45	27				
Число желудков	107	116	74	43	29	369			
Число проб	8	7	8	6	7	36			
Доля пустых желудков, %	86.0	81.9	62.0	30.0	14.0				
Средняя общая длина, см	15.0	25.0	35.0	45.0	54.6				
Средняя масса, г	22	75	222	539	1006				

Примечание. Здесь и в табл. 5: “+” — доля компонента пищи < 0.05%.

Таблица 5. Состав пищи *Bothrocara brunneum* различных размерных групп из мезали тихоокеанских вод Малой Курильской гряды (24.04–01.05.2009 г.), % массы пищи

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см			Всего
	40.1–50.0	50.1–60.0	60.1–70.0	
Cephalopoda gen. sp.			52.2	40.7
Amphipoda		6.0	0.5	1.7
Melphidippidae gen. sp.		6.0	0.5	1.7
Mysidae		46.6		10.3
<i>Holmesiella anomala</i>		10.0		2.2
<i>Meterythrops microphthalmus</i>		32.6		7.2
<i>Pseudomma</i> sp.		4.0		0.9
Pisces		47.4	47.3	47.3
Pisces gen. sp.			37.3	29.1
<i>Leuroglossus schmidtii</i>		21.1		4.6
Liparidae gen. sp.		26.3	10.0	13.6
Прочие компоненты		+		+
Число желудков	1	17	40	58
Число проб	1	2	3	6
Доля пустых желудков, %	100	94.1	90.0	
Средний индекс наполнения желудков, ‰		2.55	3.12	
Средняя общая длина, см	49.0	55.0	63.3	
Средняя масса, г	490	1308	1665	

в нескольких районах северной части Тихого океана, включая глубоководные районы Охотского моря (Чучукало и др., 1999; Чучукало, 2006), западную (Глубоков, Орлов, 2000) и восточную (Stevenson, Hibpshman, 2010) части Берингова моря, восточную часть северной части Тихого океана (Ferry, 1997).

Летом 1997 г. проведено исследование содержимого 262 желудков *B. brunneum* TL 30–60 см с северного склона Охотского моря (Чучукало и др., 1999; Чучукало, 2006). Основными жертвами мелких *B. brunneum* (до 40 см) являлись минтай *Gadus chalcogrammus*, слизеголов Шмидта *Lycogrammoides schmidtii*, серебрянка и молодь командорского кальмара *Berryteuthis magister*. У крупных особей TL 40–60 см доля рыб в пище, по сравнению с размерной группой до 40 см, снизилась, но возросла доля молоди командорского и северного *Gonatopsis borealis* кальмаров. Кроме того, в желудках обнаружены ракообразные, в том числе мизиды, эвфаузииды (Euphausiacea) и креветки.

B. brunneum в западной части Берингова моря питается различными бентосными организмами, при этом ракообразные, преимущественно креветки и мизиды, являются доминирующими источниками пищи (Глубоков, Орлов, 2000). В восточной части Берингова моря этот вид в основном питается ракообразными, причём наиболее частыми жертвами являются креветки семейства Hippolytidae и рода *Eualus* (Stevenson, Hibpshman, 2010).

На двух глубоководных участках, в районе северной Калифорнии и в районе устья реки Колумбия, пищевой спектр *B. brunneum* невелик по разнообразию и состоит в основном из креветок и из мелких рыб семейства Zoarcidae и мизид. Наблюдаются различия в питании между этими двумя районами (Ferry, 1997).

В целом пища *B. brunneum* Северной Пацифики состоит из донных и придонных организмов мезобентали. В их числе ракообразные (копеподы, эвфаузииды, мизиды, амфиподы, креветки), мезопелагические рыбы, головоногие и двустворчатые моллюски (Bivalvia), редко полихеты (Polychaeta) и иглокожие (Echinodermata). Доминирующие компоненты пищи различаются в зависимости от региона, но в большинстве случаев ракообразные являются обычной и основной пищей.

Статистический анализ данных

На рис. 1 представлена ординационная диаграмма, отображающая спектры питания *B. zestum* и *B. brunneum* в Охотском море по раз-

мерным группам. Диаграмма иллюстрирует как внутривидовую, так и межвидовую изменчивость состава пищи. Наибольшее сходство наблюдается у особей TL 30.1–50.0 см. Из этого можно сделать вывод, что в глубоководной части Охотского моря пищевой спектр *B. zestum* изменяется в процессе развития: от состава, включающего в основном мелких ракообразных (копепод и мизид), к составу, где преобладают крупные декаподы (Decapoda), головоногие моллюски и рыбы. У *B. brunneum* состав пищи также меняется от мелких ракообразных (мизид и декапод) к рыбе и головоногим моллюскам. Спектры питания двух видов слизеголовов частично перекрываются.

На двумерном ординационном графике рис. 2 сравниваются пищевые спектры *B. zestum* и *B. brunneum* из разных районов СЗТО. Количественные данные для сравнения были взяты из литературных источников (Ferry, 1997; Глубоков, Орлов, 2000; Stevenson, Hibpshman, 2010).

Как следует из диаграммы, компоненты питания обоих видов зависят от районов обитания. В верхней правой координатной четверти находятся крупные размерные группы *B. brunneum* из Охотского моря и *B. zestum* из восточной части Берингова моря с доминированием в пище рыб и головоногих моллюсков. В левой сверху координатной четверти расположены мелкие размерные группировки *B. brunneum* и *B. zestum* из Охотского моря и Тихого океана, в пище которых доминируют копеподы и мизиды. В нижней координатной четверти справа находятся группы *B. brunneum* из западной и восточной частей Берингова моря, а также из района Северной Калифорнии и устья реки Колумбия, а также *B. zestum* из Охотского моря, а основная их пища – креветки. В координатной четверти снизу слева находятся мелкие размерные группы *B. brunneum* и крупные *B. zestum* с преобладанием в пище двустворчатых моллюсков и амфипод. Следовательно, питание *B. brunneum* и *B. zestum* в разных регионах СЗТО по основным таксонам жертв различается, причём региональные различия более существенны, чем межвидовые.

Ниши и трофические уровни

Значения изотопных подписей компонентов пищи *B. zestum* и *B. brunneum* приведены в табл. 2, 4. Для выполнения ординации пищевых спектров слизеголовов Охотского моря по изотопному составу их пищи и описания ширины изотопной ниши каждого вида использовали байесовскую оценку площадей стандартного эллипса. Итоги расчётов общесистемных пара-

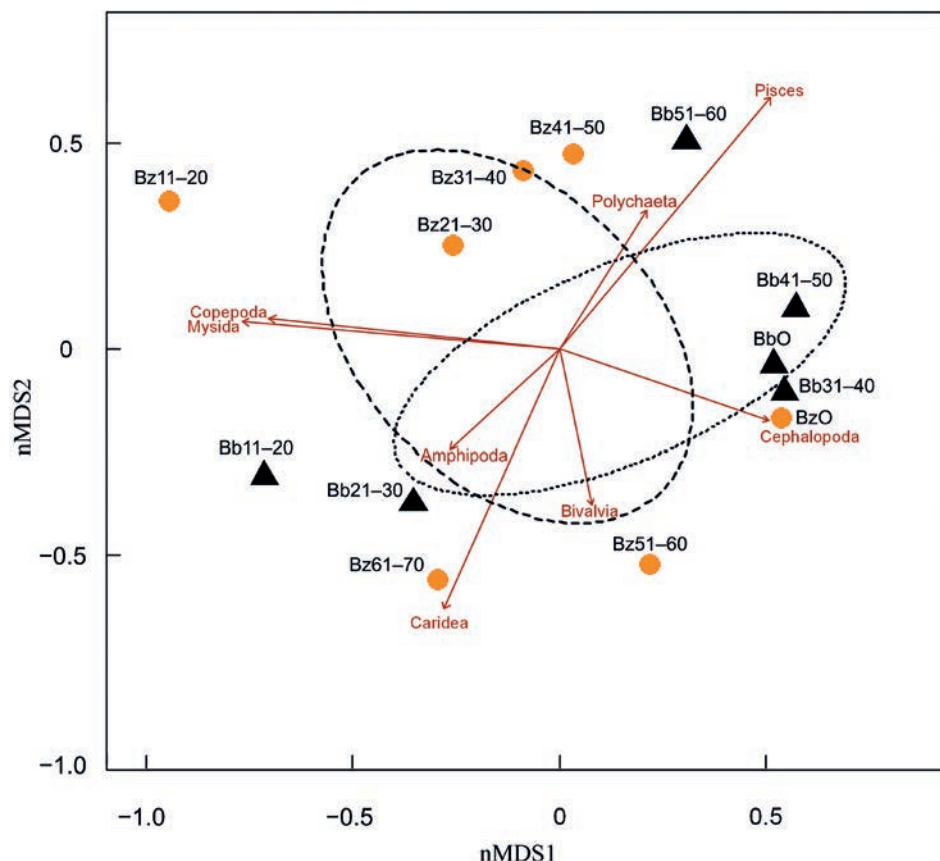


Рис. 1. Ординационная диаграмма спектров питания *Bothrocara zestum* (Bz, ---, ●) и *B. brunneum* (Bb, ---, ▲) в Охотском море по размерным группам, полученная методом nMDS-анализа. После аббревиатур названия вида указаны диапазоны размеров рыб (общая длина, см). BzO, BbO – обобщённые средние значения по соответствующим видам.

метров трофических ниш представлены в табл. 6 и на рис. 3.

Границы областей выпуклых оболочек (ТА) характеризуют ширину трофической ниши, их определяют по самым внешним значениям $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ на биplot-графике. Оказалось, что у *B. zestum* и *B. brunneum* значения площадей ТА различаются примерно в 1.5 раза – 28.41 и 43.11 соответственно (табл. 6). Стандартная эллиптическая область (SEA) является альтернативой ТА. В отличие от последней, вычисляется с учётом байесовской вероятности, поэтому является более надёжным показателем (Jackson et al., 2011). Расчётные значения этого параметра у *B. zestum* (17.7) и *B. brunneum* (16.7) оказались почти сходными между собой. На рис. 3 сплошными линиями показаны области SEA, включающие 40% исходных данных изотопных подписей $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ жертв.

Необходимо отметить, что области выпуклых оболочек так же, как и области стандартных эллипсов, перекрываются, что говорит о сходстве состава пищи. Значения скорректированной

стандартной эллиптической области (SEAc) у *B. zestum* и *B. brunneum* составляют соответственно 20.0 и 17.5 (табл. 6).

Метрику $\delta^{15}\text{N}$ range (NR) используют для характеристики вертикальной структуры пищевой сети и определяют как расстояние между минимальными и максимальными значениями изотопной подписи $\delta^{15}\text{N}$ у пищевых компонентов (Layman et al., 2007). Для *B. zestum* диапазон значений изотопных подписей по этому параметру составляет 7.15–14.91‰, а в пересчёте на трофический уровень 2.08–4.36; для *B. brunneum* – соответственно 7.15–15.12‰ и 1.97–4.42.

Метрика $\delta^{13}\text{C}$ range (CR) определяет расстояние между минимальными и максимальными значениями $\delta^{13}\text{C}$ пищевых компонентов. По содержанию $\delta^{13}\text{C}$ можно определить базовые источники пищи (Layman et al., 2007). Выяснено, что значения изотопных подписей $\delta^{13}\text{C}$ жертв у *B. zestum* варьируют от –15.04 до –23.43‰. Минимальные значения были отмечены для *Gaetanus minutus*, а максимальные для *Ctenodiscus* sp.; у *B. brunneum* – от –15.07 для *Octopus* sp. до –23.43 для *Gaetanus minutus*.

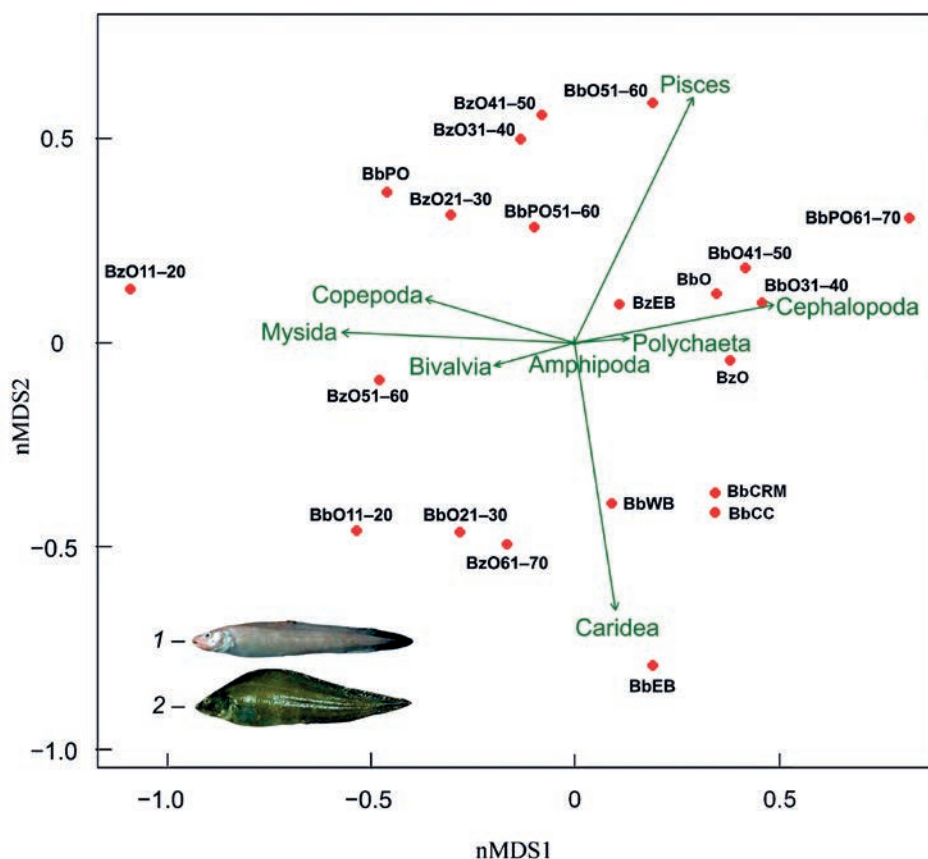


Рис. 2. Ординационная диаграмма спектров питания *Bothrocara zestum* (Bz, 1) и *B. brunneum* (Bb, 2) в разных районах северо-западной части Тихого океана, полученная методом nMDS-анализа. Стрелками с подписями обозначены векторы долей пищевых компонентов по основным таксонам жертв. После аббревиатур названия вида указаны регион и диапазоны размеров рыб (общая длина, см). Регион: О – Охотское море, РО – Тихий океан; WB, EB – западная и восточная части Берингова моря; CC – воды у Северной Калифорнии, CRM – устье р. Колумбия.

Таким образом, слизеголовы в Охотском море питаются организмами второго–четвёртого трофических уровней. По данным Горбатенко с соавт. (2015), значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ *B. brunneum* размерной группы 40–60 см составляют, соответственно, -19.15 ± 0.33 и 16.24 ± 0.20 , а трофический уровень – 4.75. Значения $\delta^{15}\text{N}$ и трофического уровня этого вида несколько превышают верхние границы диапазонов значений этих параметров для его жертв, установленных в настоящей работе, но вполне с ними сопоставимы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ содержимого желудков двух видов рыб, *B. brunneum* и *B. zestum*, из глубоководных частей Охотского моря и района Малой Курильской гряды выявил разнообразие спектров их питания. Пища этих рыб включает бентосные и мезобентические организмы, такие как ракообразные, мезопелагические рыбы, головоногие и двустворчатые моллюски, полихеты и иглокожие. Доминирующие пищевые компоненты

варьируются в СЗТО от региона к региону, но ракообразные являются обычным и преимущественным объектом потребления. Оба вида имеют общие источники пищи и занимают сходные трофические ниши в экосистеме. Ширина трофических ниш, измеренная методом площадей стандартных эллипсов, учитывающим байесовскую вероятность, была сопоставима между двумя видами и составляла 17.7 для *B. zestum* и 16.6 для *B. brunneum*. Значения диапазона $\delta^{15}\text{N}$ (NR) у пищевых компонентов, дающие представление о вертикальной структуре пищевой сети и о роли организма в экосистеме, для обоих видов продемонстрировали широкий диапазон трофических уровней: для *B. zestum* – 2.08–4.36, для *B. brunneum* – 1.97–4.42, что указывает на их пластичность в выборе источников пищи. Оба вида – потенциальные потребители разнообразной пищи, в зависимости от доступности ресурсов. Ширина трофической ниши *B. brunneum* немного превышает таковую у *B. zestum*. Значения диапазона $\delta^{13}\text{C}$ (CR) у компонентов питания,

Таблица 6. Трофические нишевые параметры *Bothrocara zestum* и *B. brunneum*, рассчитанные в пакете R (SIBER) по значениям изотопных подписей углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в компонентах пищи

Показатель	<i>B. zestum</i>	<i>B. brunneum</i>
TA	28.41600	43.11585
SEA	17.70718	16.66558
SEAc	20.04382	17.53835
$\delta^{15}\text{N}$ range (NR), ‰	7.15–14.91	7.15–15.12
$\delta^{13}\text{C}$ range (CR), ‰	–15.04...–23.43	–15.07...–23.43

Примечание. TA – общая область выпуклой оболочки, SEA – стандартная эллиптическая область; SEAc – стандартная эллиптическая область, скорректированная для проб небольшого объёма; $\delta^{15}\text{N}$ range (NR), $\delta^{13}\text{C}$ range (CR) – расстояния между минимальными и максимальными значениями $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ жертв.

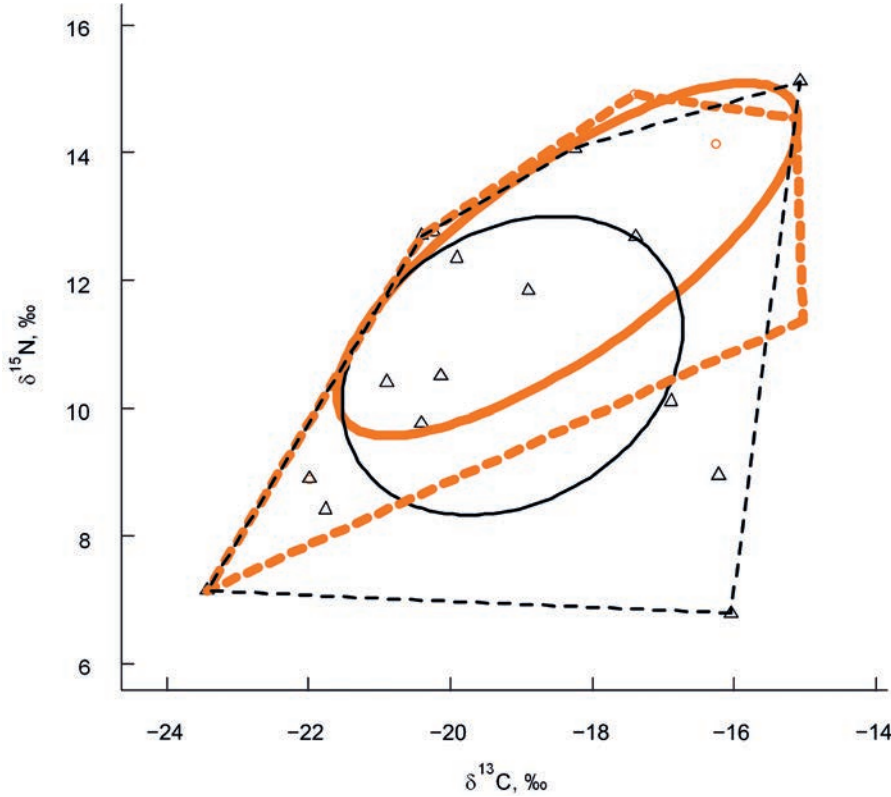


Рис. 3. График стандартных нишевых эллипсов и выпуклых оболочек с центроидами, рассчитанных в пакете R (SIBER) для *Bothrocara zestum* (○, —, —) и *B. brunneum* (△, —, —); $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ – значения изотопных подписей соответственно углерода и азота.

указывающие на базовые источники пищи для консумента, составили от –15.04 до –23.43‰ для *B. zestum* и от –15.07 до –23.43‰ для *B. brunneum*. В результате исследования получена новая информация о питании двух видов слизеголовов и определена их роль в трофической структуре глубоководных экосистем Охотского моря и тихоокеанских вод у Курильских о-вов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бадаев О. З. 2014. Пространственное распределение и некоторые черты биологии бурого слизе-

лова *Bothrocara brunneum* (Zoarcidae) в Охотском море // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 5. С. 554–565. <https://doi.org/10.7868/S0042875214050014>
Глубоков А. И., Орлов А. М. 2000. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания двух видов семейства бельдюговых Zoarcidae (Perciformes) из западной части Берингова моря // Там же. Т. 40. № 5. С. 683–693.
Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев А. Е. и др. 2008. Бенто-пелагические трофические связи в иктиоценое шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков

- и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 284–295.
- Горбатенко К. М., Надточий В. А., Кияшко С. И. 2012. Трофический статус макробентоса шельфа западной Камчатки по данным анализа стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) // Там же. Т. 171. С. 168–174.
- Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев А. Е. и др. 2013. Трофические отношения и бентопелагические связи на западнокамчатском шельфе Охотского моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Там же. Т. 175. С. 3–25.
- Горбатенко К. М., Лаженцев А. Е., Кияшко С. И. 2014. Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) // Там же. Т. 177. С. 25–39. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-177-25-39>
- Горбатенко К. М., Кияшко С. И., Лаженцев А. Е. и др. 2015. Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Там же. Т. 183. С. 200–216. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-183-200-216>
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 253 с.
- Напазаков В. В. 2020. Количественная оценка и сравнение трофических ниш чёрного *Reinhardtius matsuurae*, белокорого *Hippoglossus stenolepis* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов Охотского моря по изотопному составу углерода и азота пищевых компонентов // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 336–340. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020149>
- Орлов А. М., Токранов А. М. 2012а. Особенности распределения и динамика уловов бурого слизеголова *Bothrocara brunneum* (Zoarcidae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Там же. Т. 52. № 5. С. 538–552.
- Орлов А. М., Токранов А. М. 2012б. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов трех малоизученных видов бельдюговых рыб (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. науки Казахстана. № 2. С. 47–72.
- Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.
- Савин А. Б. 2012. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 432–445.
- Токранов А. М. 2014. Потенциальные объекты рыболовства прикамчатских вод и проблемы использования их ресурсов // Матер. III Междунар. науч.-тех. конф. “Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана”. Ч. 1. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз. С. 261–265.
- Чучукало В. И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Чучукало В. И., Напазаков В. В. 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.
- Чучукало В. И., Лапко В. В., Кузнецова Н. А. и др. 1999. Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 г. // Там же. Т. 126. С. 24–57.
- Bearhop S., Adams C. E., Waldron S. et al. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis // J. Anim. Ecol. V. 73. № 5. P. 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Ferry L. A. 1997. Food habits of the two-line eelpout (*Bothrocara brunneum*: Zoarcidae) at two deep-sea sites in the eastern North Pacific // Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap. V. 44. № 3. P. 521–531. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(96\)00120-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(96)00120-3)
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2023).
- Herve M. 2016. Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie. Construire son étude et analyser les résultats à l’aide du logiciel R. Version finale, 203 p. (cran.r-project.org/doc/contrib/Herve-Aide-memoire-statistique.pdf. Version 06/2023).
- Jackson A. L. 2023. Introduction to SIBER (<https://cran.r-project.org/web/packages/SIBER/vignettes/Introduction-to-SIBER.html>. Version 06/2023).
- Jackson A. L., Inger R., Parnell A. C., Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – stable isotope Bayesian ellipses in R // J. Anim. Ecol. V. 80. № 3. P. 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Layman C. A., Arrington D. A., Montaña C. G., Post D. M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? // Ecology. V. 88. № 1. P. 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Newsome S. D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D. L. 2007. A niche for isotopic ecology // Front. Ecol. Environ. V. 5. № 8. P. 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Oksanen J., Simpson G. L., Blanchet F. G. et al. 2020. Vegan: Community Ecology Package. R package. Version 2.6–4 (<https://github.com/vegandevs/vegan>. Version 06/2023).
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R version 4.1.3 (<https://www.npackd.org/p/r/4.1.3>. Version 03/2022).
- Stevenson D. E., Hibphshman R. E. 2010. Distribution and food habits of two similar species of *Bothrocara* (Perciformes: Zoarcidae) in the eastern Bering Sea // Environ. Biol. Fish. V. 87. № 3. P. 251–262. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9594-0>
- Swanson H. K., Lysy M., Power M. et al. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap // Ecology. V. 96. № 2. P. 318–324. <https://doi.org/10.1890/14-0235.1>

УДК 59.084.597.551.2.591.5

ТАКТИКИ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ В ПОТОКЕ ВОДЫ ПРИ ГОЛОДАНИИ

© 2024 г. Д. С. Павлов¹, В. Ю. Паршина¹, В. В. Костин^{1, *}

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

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.10.2023 г.

После доработки 23.10.23 г.

Принята к публикации 23.10.2023 г.

В экспериментальной кольцевой гидродинамической установке определены индивидуальные параметры перемещения у данио *Danio rerio* и серебряного караса *Carassius gibelio* при их голодании в течение 12 сут. Выявлены две тактики поведенческих ответов рыб на голодание. Тактика однонаправленных ответов проявлялась в движении особей в одном направлении относительно течения на 2–5-е сут голодания. Тактика разнонаправленных ответов проявлялась в образовании на 10–12-е сут голодания групп рыб, перемещающихся в разных направлениях относительно течения. Рассмотрены популяционные преимущества таких поведенческих тактик ответа рыб на неблагоприятный фактор.

Ключевые слова: рыбы, голодание, поведенческие тактики, данио *Danio rerio*, серебряный карась *Carassius gibelio*.

DOI: 10.31857/S0042875224020072, **EDN:** GWRSFK

Один из важнейших экологических факторов, который определяет поведение рыб в потоке воды – трофический. При недостатке или отсутствии пищи изменяется физиологическое состояние рыб, и они меняют местообитания. В речных системах последнее осуществляется в виде кочёвок или денатантных / контранатантных миграций (Павлов, 1979; Olsson et al., 2006; Flecker et al., 2010; Ferguson et al., 2019).

Перемещения рыб в потоке воды определяет их реореакция – отношение рыб к течению (Павлов и др., 2020б). Реореакция, наряду с ориентационной и локомоторной, включает в себя и мотивационную компоненту, которая определяет выбор направления перемещения в потоке (Павлов et al., 2010). Одним из показателей мотивационной компоненты реореакции является соотношение типов последней. Рыбы проявляют четыре типа реореакции: положительный (ПТР) – движение против течения, отрицательный (ОТР) – движение по течению, компенсаторный – сопротивление потоку с сохранением места обитания и факультативный – уход с течения в затишные участки (MacLean, Gee, 1971; Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010; Johnston et al., 2017; Павлов и др., 2020б). Предпочтение одного из первых двух типов реореакции характерно для миграционного поведения рыб. Изменение мотивационной компоненты реореакции является одним из основных поведенческих механизмов

начала, приостановки и завершения миграций или кочёвок рыб (Pavlov et al., 2010; Звездин, 2016; Павлов и др., 2019; Павлов и др., 2020б). В экспериментальных условиях показатели этой компоненты определяют миграционный или резидентный характер реореакции.

Ранее (Павлов и др., 2021) с использованием установки “Рыбоход” экспериментально было показано, что у многих видов рыб наблюдаются две фазы поведенческого ответа на голодание. В первой фазе, на 2–5-е сут голодания, рыбы предпочитают перемещаться по течению (ОТР), то есть проявляют миграционное поведение. Во второй фазе, на 10–12-е сут голодания, рыбы не проявляют предпочтения к определённому направлению движения (частоты ПТР и ОТР равны). Однако эти опыты были проведены по методике, допускающей расчёт средних показателей реореакции только для выборки в целом, но не для отдельных особей. Поэтому одни и те же средние показатели реореакции были возможны при разном индивидуальном поведении рыб. Так, например, при резидентном поведении каждая особь одинаково часто перемещается по течению и против него, оставаясь в итоге в исходной точке. В другом случае часть особей движется против течения, а часть – по течению. При этом средний результат будет тот же, что и в первом случае. То есть могут наблюдаться разные тактики поведения:

1) тактика однонаправленных поведенческих ответов рыб на голодание — проявляется в движении особей в одном направлении относительно течения;

2) тактика разнонаправленных поведенческих ответов рыб на голодание — проявляется в образовании нескольких групп рыб, перемещающихся в разных направлениях относительно течения.

Возможность экспериментально проверить, происходит ли в процессе голодания разделение рыб на группы с разным предпочтением направления перемещения или такого разделения на группы не происходит, появилась после разработки методики индивидуального проследивания поведения рыб в кольцевой установке с лимнозой (Павлов и др., 2020б). Кольцевая установка позволяет оценить индивидуальную вариабельность показателей мотивационной компоненты реореакции, а также регистрировать несколько дополнительных параметров поведения особей в потоке.

Цель работы — определить наличие или отсутствие разных тактик поведенческого ответа на голодание у рыб в потоке воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были серебряный карась *Carassius gibelio* средней стандартной длиной тела (*SL*) 94.6 (78–104) мм и данио *Danio rerio* *SL* 26.5 (24–33) мм. Караси отловлены в прудах Ярославской области, данио — аквариумные рыбы, взятые из аквариальной ИПЭЭ РАН. Рыб содержали в аэрируемых аквариумах при плотности посадки ~ 1 экз/5 л воды. Температуру воды поддерживали на уровне 22°C. Искусственное освещение включали с 10:00 до 19:00, освещённость составляла 450–500 лк. До начала экспериментов рыб содержали 5 сут, кормили один раз в сутки кормом для аквариумных рыб Tropical Fish Flakes (Prodac, Италия).

Результаты по определению фаз ответа карасей и данио на голодание были опубликованы ранее (Павлов и др., 2021). В настоящей работе эксперименты по оценке индивидуальной вариабельности показателей реореакции были выполнены как на первой фазе ответа рыб на голодание — 5 сут голодания, так и на второй — 10 (карась) и 12 (данио) сут голодания. Ранее (Павлов и др., 2020а) было показано, что результаты тестов по определению параметров реореакции не различаются при использовании наивных особей (каждый день тестов использовали но-

вую партию рыб) и опытных рыб (одну партию использовали во все дни тестирования). И среди наивных, и среди опытных рыб в течение одного дня любую особь тестировали только однократно. Поэтому в настоящей работе во все сутки голодания использовали одну и ту же партию рыб (60 экз.).

Кольцевой лоток с лимнозой (рис. 1) представлял собой кольцевой канал с высотой стенок 15 см, внутренняя стенка выше 8 см сделана из капронового сита (ячей 0.9 мм). Через это сито вода стекала из рабочего канала в центр установки, откуда помпа Atman AT-107 (Chuangxing Electrical Appliances, Китай) возвращала её в рабочий канал установки. Высота слоя перелива составляла 2 см, глубина воды в канале — 10 см. Через равные промежутки на дно установки были нанесены линии шириной 1 см, обозначавшие границы восьми секторов. Лимноза располагалась с внутренней стороны канала.

Параметры использованных кольцевых установок различались в зависимости от размеров рыб. Для данио использовали установку диаметром 80 см, шириной рабочего коридора 10 см, площадью затишной зоны 630 см²; для карася — соответственно 94 см, 15 см и 800 см².

Согласно методике определения показателей мотивационной компоненты реореакции (Pavlov et al., 2010) рабочие скорости в установках должны быть в пределах 0.2–0.7 критической скорости течения (V_k) для исследуемых рыб. Перед проведением экспериментов для каждого вида предварительно определяли V_k у 20 экз. по стандартной методике (Павлов, 1979) в гидродинамической трубе длиной 1 м и диаметром 22 мм (данио) и 47 мм (карась). В дальнейшем этих рыб не использовали в тестах.

Скорости течения в кольцевой установке измеряли гидрометрической микровертушкой (диаметр лопасти 8 мм) с контроллером для связи с компьютером. Проводили 14 замеров на глубинах 5 и 9 см в семи секторах в 1 см от внешней стенки канала. Средняя скорость течения была установлена для карася $0.4V_k = 22.7$ см/с, для данио $0.5V_k = 17.1$ см/с. Температура воды и освещённость в установке были такими же, как в аквариумах содержания рыб.

Ранее (Павлов и др., 2020б) было показано, что у одиночных особей данио, по сравнению с группой, достоверно увеличивалась частота ОТР. Данио и карась относятся к стайным рыбам, поэтому естественно предполагать, что их одиночное помещение в установку будет стрессующим фактором. Для исключения этого

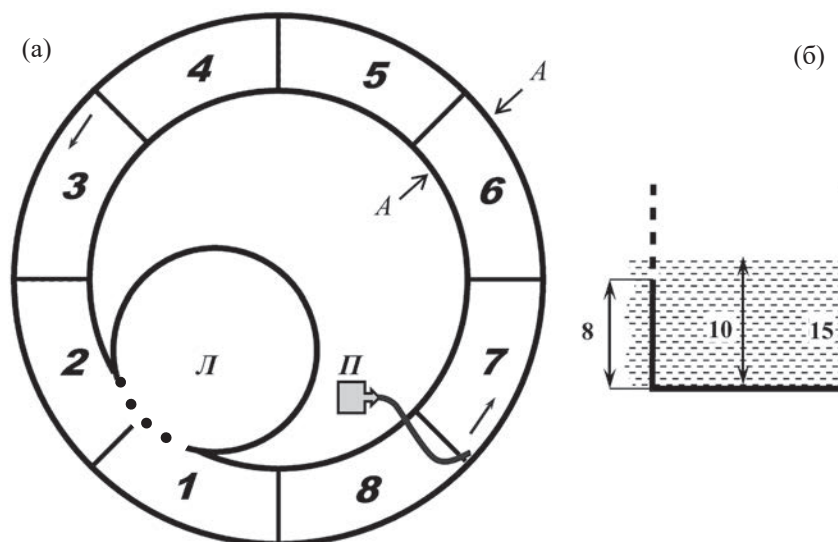


Рис. 1. Схема гидродинамической установки “кольцевой лоток с лимнозой”: а – вид сверху, б – разрез А–А; П – pompa, Л – лимнозона, 1–8 – секторы установки, (•••) – границы секторов и лимнозоны, (---) – часть стенки, выполненная из капронового сита, (---) – заполненная водой часть установки, (→) – направление течения, линейные размеры приведены в см.

тесты на карасе и данио провели на группах по 6 экз. на 5, 10 и 12-е сут голодания. Стартовым сектором служила лимнозона, которую перед помещением в неё испытуемых рыб изолировали от канала сеткой. Время акклимации составляло 20 мин, после чего сетку стартового сектора убрали. Далее на протяжении 30 мин регистрировали движение рыб веб-камерой HD Webcam C270 (Logitech, Китай), расположенной над установкой и соединённой с ноутбуком. При просмотре видеозаписей фиксировали для каждой особи отдельно направление и момент полного (всем телом) пересечения границы между секторами. Перемещения рыб в пределах сектора и лимнозоны не фиксировали.

По результатам экспериментов рассчитывали следующие показатели.

1. Общий путь (S) – произведение числа пройденных секторов на длину центральной дуги сектора. Кроме того, аналогично рассчитывали длину пути по течению (S_d) и против него (S_u). Для расчёта показателей пути рыб точкой старта была граница между первым и вторым секторами.

2. Перемещение особи ($S_u - S_d$) – разность пути против течения и по течению.

3. Для сравнимости с результатами других исследований рассчитывали индекс перемещения (Ип) по формуле: $\text{Ип} = (S_u - S_d)/S$. Величина индекса изменяется от 1 при движении рыбы только против течения, до -1 при движении рыбы только по течению.

Всего на карасе и данио было проведено по 20 тестов в кольцевой установке и использовано по 60 экз. каждого вида. Просмотрено и обработано 40 ч видеоматериалов.

Статистический анализ данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 10.0 (StatSoft, Inc., США). Выявление групп рыб по предпочитаемому направлению перемещения проводили по частотному распределению индивидуальных величин Ип. Выборки выявленных значений Ип проверяли на отличия эмпирического частотного распределения от теоретических: унимодального (нормального), бимодального и тримодального (сумма, соответственно, двух и трёх нормальных распределений) с использованием критерия Лиллиефорса из указанного пакета программ. Для расчёта би- и тримодального распределений выборку разбивали на две или три группы по методу наименьших квадратов (Печеровый, 2005; Voronkov, Savyolova, 2007). Сравнение теоретических частот уни-, би- и тримодального распределений проводили по функциям правдоподобия распределения частот с использованием критерия χ^2 (Гурский, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первой фазе ответа рыб на голодание (5 сут) как у карася, так и у данио частотное распределение индивидуальных значений Ип не отличалось от нормального (таблица, рис. 2). Следовательно, разделить рыб на группы с разными предпочи-

таемыми типами реореакции не представляется возможным, их поведение было сходным. Это указывает на тактику однонаправленных перемещений рыб при относительно недлительном голодании. В наших экспериментах это перемещение было направлено по течению.

При продолжении голодания (на второй фазе ответа) снижаются энергетические возможности рыб и усиливается стимул к миграции. При этом изменяются показатели реореакции — эмпирическое распределение Ип во второй фазе становится достоверно отличным от нормального (таблица) и исчезает единообразие поведения рыб (рис. 3). Частотное распределение индивидуальных величин Ип аппроксимируется тримодальным распределением, которое достоверно лучше, чем бимодальное, отражает эмпирическое распределение Ип. Уровень значимости различий три- и бимодального распределений для карася составил 0.002, для данио — < 0.0001 .

Анализ материалов рис. 3 позволяет выделить три группы рыб (за 100% принят объем выборок по 60 экз. для каждого вида), перемещающихся:

1) по течению ($\text{Ип} \leq -0.2$): карась 50%, данио 37%;

2) против течения ($\text{Ип} > 0.3$): карась 17%, данио 25%;

3) почти одинаково как по течению, так и против него, а в результате остающихся в исходной точке ($-0.2 < \text{Ип} \leq 0.3$): карась 33%, данио 38%.

Результаты указывают на то, что во второй фазе голодания опытные рыбы проявляют тактику разнонаправленных поведенческих ответов. Большинство рыб (67% у карася и 62% у данио) проявляют миграционное поведение — продолжают перемещаться, но изменяется направление их перемещения. Одна часть особей двигается по течению, а другая часть, несмотря на понизившиеся энергетические запасы, начинает двигаться против течения. Меньшая часть

особей проявляет резидентное поведение, перемещаясь то по течению, то против него и оставаясь тем самым в исходном местоположении. Так проявлялась тактика разнонаправленных перемещений рыб при голодании.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, экспериментально выявлены определяемые по индивидуальным значениям Ип две тактики перемещений рыб при голодании: тактика однонаправленных ответов и тактика разнонаправленных ответов. В первой фазе ответа рыб на голодание при тактике однонаправленных ответов все рыбы перемещаются в наиболее энергетически выгодном направлении — по течению, обеспечивая тем самым себе равную вероятность индивидуального выживания. Эти результаты соответствуют и данным литературы — многие авторы показывают, что недостаток пищи стимулирует рыб к покатым миграциям (Павлов, 1979; Olsson et al., 2006; Flecker et al., 2010; Ferguson et al., 2019).

На второй фазе ответа рыб на голодание при тактике разнонаправленных перемещений часть рыб продолжает движение по течению, а другая в поиске корма движется в наиболее энергетически затратном направлении — против течения, при этом может снижаться вероятность их индивидуального выживания. Перемещения рыб в двух противоположных направлениях приводят к увеличению области поиска корма и тем самым к повышению вероятности сохранения популяции.

К расширению области обитания приводят также и различные стратегии так называемой “частичной миграции” (partial migration), отмечаемой многими авторами (Hutchings, 1986; Jonsson, Jonsson, 1993; Falconer, Mackay, 1996; Павлов, Савваитова, 2008; Shaw, Levin, 2011; Chapman et al., 2011, 2012; Dodson et al., 2013). Она наблюдается на разных этапах онтогенеза

Уровень значимости (p) отличия частотного распределения индивидуальных для испытуемых рыб значений индекса перемещения от нормального распределения по критерию Лиллиефорса и длительность голодания рыб (T , сут)

Вид	Фаза ответа рыб на голодание			
	1		2	
	p	T	p	T
Серебряный карась <i>Carassius gibelio</i>	>0.20	5	<0.05	10
Данио <i>Danio rerio</i>	>0.15	5	<0.05	12

Примечание. Полужирным шрифтом выделены уровни значимости, указывающие на достоверность отличия.

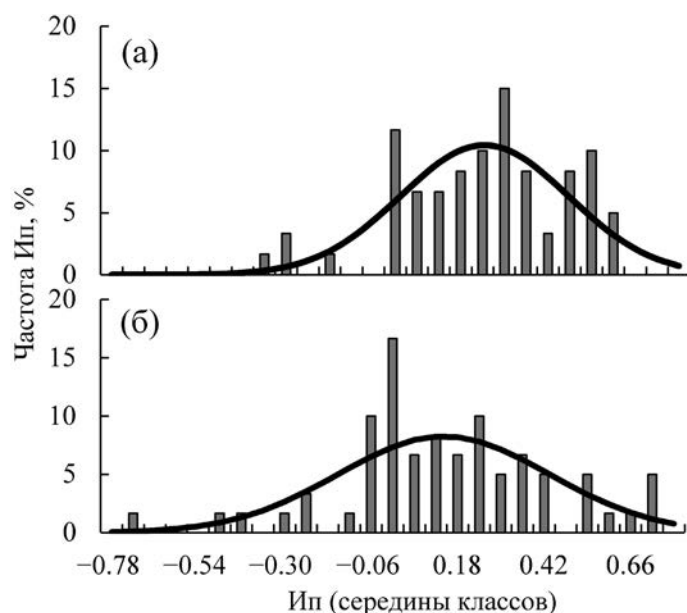


Рис. 2. Частотное распределение индивидуальных значений индекса перемещения (Ип) в 1-й фазе ответа рыб на голодание (5 сут): а — карась *Carassius gibelio*, б — данио *Danio rerio*; (■) — фактические частоты, (—) — плотность нормального распределения. У карася и данио на 5-е сут голодания распределение Ип не отличается от нормального по критерию Лиллиефорса.

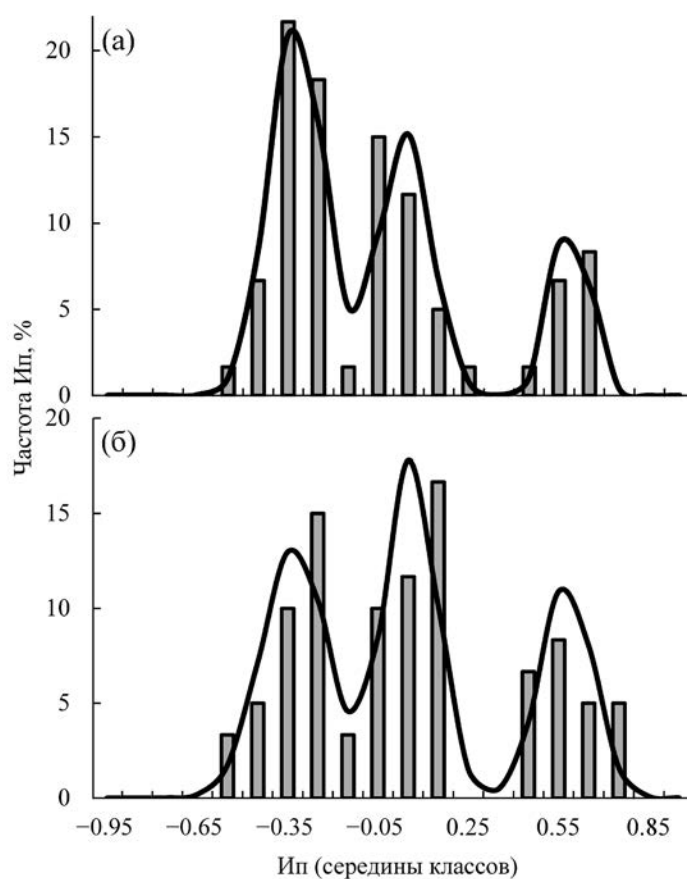


Рис. 3. Частотное распределение индивидуальных значений индекса перемещения (Ип) во 2-й фазе ответа рыб на голодание: а — карась *Carassius gibelio* (10 сут голодания), б — данио *Danio rerio* (12 сут); (■) — фактические частоты, (—) — суммарная плотность трёх теоретических нормальных распределений, построенных по выборочным параметрам. Тримодальное распределение по критерию Лиллиефорса достоверно отличается от бимодального у карася при $p = 0.002$, у данио при $p < 0.0001$.

у многих видов рыб и проявляется в реализации одними особями миграционной жизненной стратегии, а другими – резидентной. Кроме того, миграционное поведение формируется не только под влиянием голодания, но и при воздействии других неблагоприятных факторов разной природы. Выявление разных поведенческих тактик ответа рыб на такие воздействия, а также видовой специфики тактик может быть актуальным направлением будущих исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А. О. Касумяну (МГУ) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19–14–00015–П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гурский Е. И. 1971. Теория вероятностей с элементами математической статистики. М.: Высш. шк., 328 с.
- Звездин А. О. 2016. Реореакция ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.
- Павлов Д. С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д. С., Костин В. В., Звездин А. О. и др. 2019. Реореакция молоди некоторых карповых рыб (Cyprinidae) в период осенней контранатантной миграции // Там же. Т. 59. № 6. С. 716–723. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060122>
- Павлов Д. С., Костин В. В., Павлов Е. Д., Кравченко А. А. 2020а. Влияние изменения рациона на реореакцию молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Там же. Т. 60. № 3. С. 364–367. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030157>
- Павлов Д. С., Паршина В. Ю., Костин В. В., Прохоров Д. А. 2020б. Сравнение экспериментальных методов оценки мотивационной компоненты реореакции рыб (соотношения типов реореакции) // Там же. Т. 60. № 4. С. 478–487. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040189>
- Павлов Д. С., Костин В. В., Паршина В. Ю., Павлов Е. Д. 2021. Изменение соотношения типов реореакции у рыб при голодании // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 521–527. <https://doi.org/10.31857/S1026347021040119>
- Печеровый А. В. 2005. К вопросу определения площадей неразделенных пиков в автоматизированных системах обработки хроматограмм // Исследовано в России. Т. 8. С. 366–373.
- Borovkov M., Savyolova T. 2007. The computational approaches to calculate normal distributions on the rotation group // J. Appl. Cryst. V. 40. № 3. P. 449–455. <https://doi.org/10.1107/S0021889807005626>
- Chapman B. B., Brönmark C., Nilsson J.-Å., Hansson L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration // Oikos. V. 120. № 12. P. 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x>
- Chapman B. B., Hulthén K., Brodersen J. et al. 2012. Partial migration in fishes: causes and consequences // J. Fish Biol. V. 81. № 2. P. 456–478. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03342.x>
- Dodson J. J., Aubin-Horth N., Thériault V., Páez D. J. 2013. The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes // Biol. Rev. V. 88. № 3. P. 602–625. <https://doi.org/10.1111/brv.12019>
- Falconer D. S., Mackay T. F. C. 1996. Introduction to quantitative genetics. Harlow: Pearson Education, 459 p.
- Ferguson A., Reed T. E., Cross T. F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. V. 95. № 3. P. 692–718. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Flecker A. S., McIntyre P. B., Moore J. W. et al. 2010. Migratory fishes as material and process subsidies in riverine ecosystems // Am. Fish. Soc. Symp. V. 73. P. 559–592. <https://doi.org/10.47886/9781934874141.ch28>
- Hutchings J. A. 1986. Lakeward migration by juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. № 4. P. 732–741. <https://doi.org/10.1139/f86-090>
- Jonsson B., Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 3. № 4. P. 348–365. <https://doi.org/10.1007/BF00043384>
- Johnston M. E., Kelly J. T., Lindvall M. E. et al. 2017. Experimental evaluation of the use of vision and barbels as references for rheotaxis in green sturgeon // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 496. P. 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.04.002>
- MacLean J. A., Gee J. H. 1971. Effect of temperature on movements of pre-spawning brook sticklebacks, *Culaea inconstans*, in the Roseau River, Manitoba // J. Fish. Res. Board Can. V. 28. № 6. P. 919–923. <https://doi.org/10.1139/f71-133>
- Olsson I. C., Greenberg L. A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // Ecol. Lett. V. 9. № 6. P. 645–651. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x>
- Pavlov D. S., Kostin V. V., Zvezdin A. O., Ponomareva V. Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984. <https://doi.org/10.1134/s0032945210110020>
- Shaw A. K., Levin S. A. 2011. Tobreed or not to breed: a model of partial migration // Oikos. V. 120. № 12. P. 1871–1879. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19443.x>

УДК 597.552.511.577.15/115(282.247.19)

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ Na^+/K^+ -АТФАЗЫ И ЛИПИДНОГО СОСТАВА ЖАБР ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) БЕЛОГО МОРЯ В ХОДЕ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2024 г. Е. И. Кяйвярйнен¹, Н. Н. Фокина¹, Н. Л. Рендаков^{1,*},
Д. А. Ефремов¹, Н. Н. Немова¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*E-mail: nlrend@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2023 г.

После доработки 17.08.2023 г.

Принята к публикации 25.08.2023 г.

Представлены данные об изменении активности мембраносвязанного фермента осморегуляции Na^+/K^+ -АТФазы и липидного состава в жабрах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при нерестовой миграции из Белого моря в речную среду через эстуарий. Компенсаторная реакция горбуши в гипоосмотической среде сопровождается снижением активности Na^+/K^+ -АТФазы и изменением содержания фосфатидилсерина и полиненасыщенных жирных кислот (линолевой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой). Полученные результаты свидетельствуют о позволяющей реализовать репродуктивную стратегию эффективной осморегуляции у горбуши при нерестовой миграции из моря в реку.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, Na^+/K^+ -АТФаза, липиды, жабры, солёность среды, нерестовая миграция, Белое море.

DOI: 10.31857/S0042875224020083, EDN: GWEQTX

Горбушу *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) дальневосточного происхождения интродуцировали в водоёмы Белого моря Кольского п-ова начиная с 1956 г., в настоящее время она успешно адаптировалась к новым условиям обитания (Гордеева и др., 2015; Веселов и др., 2016; Алексеев и др., 2019). Следствием интродукции на северо-западе России стало появление многочисленных естественных популяций горбуши как в России (в реках бассейнов Белого и Баренцева морей), так и в ряде государств Северной Европы – в Норвегии (Sandlund et al., 2019), Исландии и Великобритании¹. Горбуша – самый короткоживущий представитель семейства лососёвых (Salmonidae) – характеризуется двухлетним жизненным циклом и способностью быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды. По этой причине горбуша оказалась высоко инвазивным видом (Paulsen, 2022) и хорошо адаптировалась к условиям Арктики.

Нерестовая миграция – это генетически запрограммированный процесс, в ходе которого горбуша после нагула в морской среде мигрирует в пресную воду рек вверх по течению, причём время вхождения в реки зависит от физиологических особенностей, связанных с осморегуляцией рыб (Birnie-Gauvin et al., 2021). Осморегуляторные механизмы горбуши позволяют ей выдерживать значительные изменения солёности среды. Осмотическая регуляция у костистых рыб осуществляется в основном специализированными клетками жабр – ионцитами (Inokuchi et al., 2022). Ключевую роль в работе ионцитов играет мембраносвязанный фермент Na^+/K^+ -АТФаза (NKA) (Folmar, Dickhoff, 1980; Hwang et al., 2011; McCormick, 2013), который состоит из двух субъединиц (α и β), по-разному реагирующих на осмотические и солёностные изменения (Liao et al., 2009; Madsen et al., 2009).

Функционирование NKA обусловлено физико-химическим состоянием мембран, которое в свою очередь в значительной степени определяется особенностями структурной организации липидного бислоя, присутствием в мембра-

¹ Pettit H. 2017. Britain's native salmon are under threat from a pink rival that escaped into the sea from Russian farms (<https://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-4829918/Britain-s-native-salmon-threat-pink-rival.html>). Version 06/2023).

не определённых фосфолипидов (Habeck et al., 2015), особенно фосфатидилсерина (Schuurmans Stekhoven et al., 1994; Haviv et al., 2013), а также количеством холестерина (Cornelius, 2008) и полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) (Biochemistry ..., 2002). Изменение физиологического состояния и гормонального статуса у интродуцированной горбуши в ходе нерестовой миграции из Белого моря в р. Кереть исследовано в работе Павлова с соавт. (2022). В нашей работе основное внимание уделено биохимическим изменениям в жабрах горбуши, выполняющих, как указывалось выше, важную осморегуляторную роль у рыб при смене солёности среды обитания, как это имеет место при нерестовых миграциях.

Цель работы — изучить динамику активности НКА и содержания структурных липидных компонентов мембран в жабрах горбуши в ходе нерестовой миграции из морской среды через эстуарий в пресную воду р. Индёра Кольского п-ова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проведено в преднерестовый период горбуши (10–15.08.2021 г.) на её взрослых особях из трёх различных участков р. Индёра: морской части эстуария (солёная вода температурой 19.2°C, полный прилив), 66°14'12.0" с.ш., 37°08'58.8" в.д.; прибрежной части эстуария (распреснённая вода, 16.8°C, полный прилив), 66°14'28.6" с.ш., 37°08'55.8" в.д.; непосредственно водотока — его предэстуарной зоны в районе пресноводных нерестилищ (16.3°C), 66°14'34.6" с.ш., 37°08'55.8" в.д.

Вылов горбуши в морской и прибрежной частях эстуария осуществляли ставной сетью длиной 30 м, высотой 1.8 м, ячейей 60 мм. От момента

контакта рыбы с сетью и до её помещения в садок проходило не более 1–3 мин. Отлов горбуши в районе нерестилищ на предэстуарных плёсах и порогах р. Индёра проводили кастинговой сетью ячейей 25 мм, контакт рыбы с орудием лова не превышал 1–2 мин.

После вылова рыб помещали в садки до накопления необходимой выборки. Садки располагали в трёх соответствующих локализации поймок точках: в открытом море, западнее эстуария р. Индёра (солёная вода); в прибрежной части эстуария (распреснённая вода); в предэстуарной части реки (пресная вода). Число рыб в каждой группе составляло 11–13 экз. (табл. 1). Гонады извлечённых особей были III и IV стадий зрелости, все рыбы имели признаки нерестовых изменений.

После накопления в проточных садках рыб переносили в три 127-литровые бочки, заполненные водой, солёность которой соответствовала месту вылова: 1) вода из Белого моря (солёность 32‰); 2) смесь пресной и солёной воды в соотношении 1:1; 3) пресная вода. В бочках рыб выдерживали 2–11 ч (одновременно не более 5 экз.), аэрацию осуществляли компрессором Sera air 275R (SERA, Германия). Для усыпления горбушу по одной перемещали на 4–5 мин в 30-литровые ёмкости, наполненные водой соответствующей солёности с добавлением гвоздичного масла (20 капель). Затем рыб умерщвляли, взвешивали на электронных весах URM Astra 3 (URM, Китай) и измеряли их длину мерной лентой, после проводили вскрытие, вырезали жабры, которые помещали в жидкий азот и до начала анализа хранили в лаборатории при – 80°C.

Все манипуляции проводили согласно методическим рекомендациям по использованию

Таблица 1. Длина и масса ($M \pm m$) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в выборках из разных участков р. Индёра 10–15.08.2021 г.

Участок	Самцы			Самки		
	SL, см	Масса, г	n	SL, см	Масса, г	n
Эстуарная часть:						
– морская	42.0 ± 1.0 ^а	765 ± 58 ^{б, в, г}	5	42.0 ± 0.9	991 ± 83 ^г	8
– прибрежная	44.7 ± 1.4	1150 ± 150 ^в	6	42.6 ± 1.0	1099 ± 123	6
Предэстуарная зона реки	45.9 ± 0.8 ^{а, д}	1145 ± 155 ^б	5	42.8 ± 0.3 ^а	1067 ± 48	6

Примечание. $M \pm m$ — среднее значения и его ошибка, SL — стандартная длина тела, n — число особей, экз. Одинаковые буквы (^{а–д}) указывают на достоверные различия по U-критерию Манна–Уитни при p : ^{а, в, г} < 0.05, ^{б, д} < 0.01.

рыб при проведении исследований (Guidelines ..., 2014). Вылов производителей горбуши проведён согласно Разрешению № 512021 032021 от 19.06.2021 г., выданному Североморским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству.

Дальнейшие исследования выполняли на базе лаборатории экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН и с использованием оборудования Центра коллективного пользования КарНЦ РАН.

Определение активности Na^+/K^+ -АТФазы (КФ 3.6.1.3) проводили в осадке после гомогенизации и центрифугирования образцов (200 мг ткани жаберных лепестков) (Елаев, Семенов, 1974). Осадок ресуспендировали в буфере для гомогенизации в соотношении 1: 3 (г/мл) и добавляли 2%-ный раствор дезоксихолата натрия до конечной концентрации 0.2%. Приготовленный раствор выдерживали на холоде в течение 2 ч. Суспензию центрифугировали 30 мин при 15 000 g (12 800 об/мин). В полученном супернатанте проводили ферментативную реакцию в инкубационной среде (субстратный буфер) и в контрольной среде без Na^+ и K^+ в присутствии ингибитора уабаина (10^{-4} М). Инкубационная среда для определения активности фермента содержала 0.01 М NaCl, 0.02 М KCl, 0.002 М MgCl_2 и субстрат 3 мМ АТФ в буфере *Трис*-HCl (pH 7.55). В контрольный буфер *Трис*-HCl (pH 7.55) без солей добавляли уабаин до конечной концентрации 10^{-3} М. В результате гидролиза АТФ под действием АТФазы накапливается неорганический фосфат. Реакцию проводили 30 мин при 37°C и останавливали добавлением равного объёма 10%-ной трихлоруксусной кислоты. После центрифугирования в течение 20 мин при 6000 g (8000 об/мин) в надосадочной жидкости определяли количество неорганического фосфата (Pi) по величине экстинкции по калибровочной кривой (Kahovcová, Odavić, 1969). Активность НКА в условных единицах оценивали по разности Pi субстратной среды и контрольной среды в присутствии уабаина за 30 мин реакции в расчёте на концентрацию белка (мкг Pi/мг белка).

Анализ содержания белка в исследуемом материале проводили согласно методу Бредфорда (Bradford, 1976). В качестве стандарта для построения калибровочной кривой использовали бычий сывороточный альбумин в физрастворе.

Анализ состава липидов. Липиды экстрагировали по методу Фолча (Folch et al., 1957). Состав липидов отдельных классов определяли с исполь-

зованием высокоэффективной тонкослойной хроматографии. Фракционирование общих липидов проводили на пластинах HPTLC Silicagel 60 F254 (Merck, Германия). В качестве элюента использовали смесь гексан: диэтиловый эфир: уксусная кислота (32.0: 8.0: 0.8 по объёму) (Olsen, Henderson, 1989). Качественное и количественное определение липидных компонентов проводили в денситометре TLC Scanner 4 (CAGAG, Швейцария) на дейтериевой лампе при длине волны 350 нм в режиме адсорбции (Handloser et al., 2008). Идентификацию липидных классов осуществляли по стандартам соответствующих компонентов (Sigma-Aldrich, США).

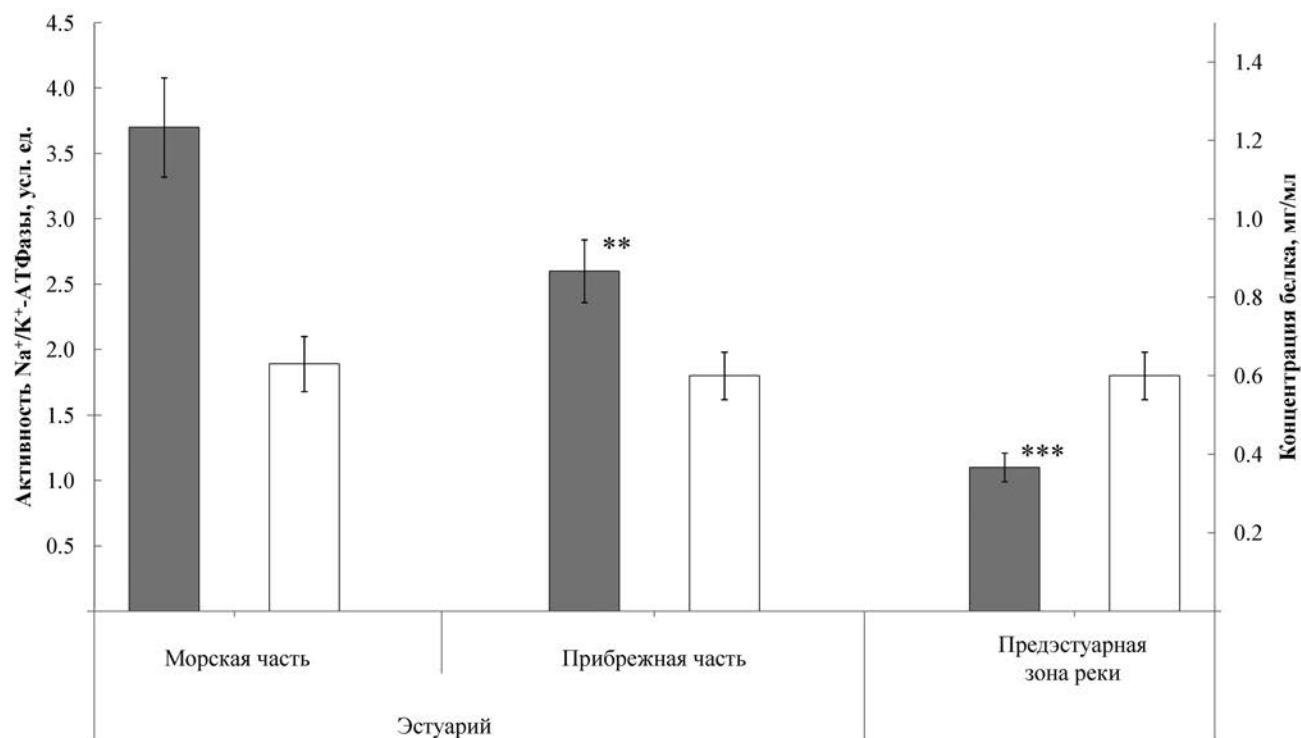
Фракционный состав фосфолипидов определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Arduini et al., 1996) на хроматографе Стайер ("Аквилон", Россия). В качестве элюента использовали смесь ацетонитрил: метанол: гексан: фосфорная кислота (918.0: 30.0: 30.0: 17.5 по объёму). Для идентификации использовали стандартные растворы фосфолипидов (Sigma-Aldrich, США).

Определение жирнокислотного состава проводили методом газожидкостной хроматографии. Метилловые эфиры жирных кислот (ЖК) получали в результате прямого метанолиза (с метанолом и хлористым ацетилом в качестве катализатора реакции) (Цыганов, 1971). Полученные метилловые эфиры ЖК разделяли на хроматографе Agilent 7890A (Agilent technologies, США) на капиллярной колонке HP-88 (Phenomenex, США), подвижная фаза — азот.

Статистическая обработка результатов. Значения показателей в пробах соответствовали распределению, отличному от нормального: $p < 0.05$ (тест Колмогорова—Смирнова). Для определения различий между группами по изученным показателям использовали *U*-критерий Манна—Уитни, а при определении различий в содержании липидов и их жирных кислот применяли также критерий Краскела—Уоллиса (post-hoc тест Тьюки).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значения концентраций белка в тканях жабр горбуши в исследованных группах достоверно не различались (рисунок). Активность НКА в жабрах горбуши из речной зоны и из прибрежной части эстуария оказалась достоверно ниже, чем таковая у рыб из морской части эстуария. Межполовые различия по изученным показателям не обнаружены.



Средние значения активности Na^+/K^+ -АТФазы (■) и концентрации белка (□) в жабрах горбуши *Oncorhynchus gorbusha* из разных участков р. Индэра в ходе нерестовой миграции 10–15.08.2021 г.: (I) — стандартная ошибка среднего. Отличия от соответствующего показателя у рыб из морской части эстуария по *U*-критерию Манна–Уитни достоверны при *p*: ** < 0.01, *** < 0.001.

Содержание липидов и жирных кислот в жабрах горбуши приведено в табл. 2. Выявлено повышение содержания моноацилглицеринов (МАГ) и диацилглицеринов (ДАГ), линолевой (ЛК — 18:2n-6) и эйкозапентаеновой (ЭПК — 20:5n-3) кислот, а также снижение содержания фосфатидилсерина (ФС) и величины отношения насыщенных жирных кислот (НЖК) к полиненасыщенным жирным кислотам (ПНЖК) в жабрах горбуши, выловленной в прибрежной части эстуария, по сравнению с морской. В жабрах рыб из пресной воды, по сравнению с таковыми из морской среды, содержание триацилглицеринов (ТАГ), ЛК, ЭПК и докозагексаеновой (ДГК — 22:6n-3) кислоты повышено, а стеариновой (18:0) кислоты и значение отношения НЖК/ПНЖК снижено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты показали, что в ходе нерестовой миграции при снижении солёности среды активность НКА в жабрах горбуши снижается. Ранее подобный эффект обнаружен в жабрах кеты *O. keta* из залива о-ва Хонсю в экспериментах, моделирующих нерестовую миграцию

(Uchida et al., 1997). Снижение активности НКА может приводить к уменьшению проницаемости жаберного эпителия для ионов и связано с дифференциальной регуляцией изоформ этого фермента и с изменением числа ионоцитов. Так, субъединица $\alpha 1a$ НКА лососёвых преимущественно экспрессируется в пресной воде, а $\alpha 1b$ — в морской (McCormick et al., 2009). Можно полагать, что изменение активности АТФ-активируемого мембранного ионного насоса при изменении солёности окружающей среды свидетельствует об участии НКА в регуляции промежуточного метаболизма и в поддержании ионного баланса клеток.

Высокую пластичность горбуши и её приспособляемость к изменяющейся солёности окружающей среды ранее мы показали в исследовании происходящей вскоре после выклева пократной миграции ранней молоди вида (Немова и др., 2021). Такая адаптивная реакция горбуши была связана с изменением уровня кортизола — гормона, регулирующего водно-солевой обмен. Горбуша и кета относятся к видам, для которых характерна ранняя смолтификация, они приобретают устойчивость к солёной среде ко времени

Таблица 2. Содержание липидов ($M \pm SD$) в жабрах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из разных участков р. Индэра 10–15.08.2021 г.

Показатель	Эстуарная часть		Предэстуарная зона реки
	морская	прибрежная	
Общие липиды и липиды основных классов, % сухой массы			
Общие липиды	9.45 ± 1.92	12.21 ± 3.05*	11.13 ± 2.53
Фосфолипиды	1.93 ± 0.33	2.00 ± 0.21	2.12 ± 0.63
Холестерин	1.48 ± 0.26	1.69 ± 0.18	1.62 ± 0.36
Эфиры холестерина	1.89 ± 0.34	2.30 ± 0.48	2.22 ± 0.65
Моноацилглицерины	0.21 ± 0.06	0.28 ± 0.06*	0.21 ± 0.06
Диацилглицерины	0.25 ± 0.10	0.48 ± 0.25*	0.34 ± 0.17
Триацилглицерины	1.61 ± 0.85	2.91 ± 2.21	2.35 ± 1.28*
Свободные жирные кислоты	1.04 ± 0.22	1.19 ± 0.22	1.11 ± 0.32
Неидентифицированные липиды	1.03 ± 0.25	1.36 ± 0.30	1.15 ± 0.30
Фосфолипиды, % сухой массы			
Фосфатидилинозитол	0.04 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.03
Фосфатидилсерин	0.09 ± 0.04	0.05 ± 0.03*	0.07 ± 0.04
Фосфатидилэтаноламин	0.09 ± 0.06	0.08 ± 0.06	0.09 ± 0.11
Фосфатидилхолин	1.04 ± 0.30	1.20 ± 0.36	1.36 ± 0.58
Лизофосфатидилхолин	0.62 ± 0.18	0.60 ± 0.32	0.54 ± 0.29
Сфингомиелин	0.04 ± 0.03	0.03 ± 0.03	0.02 ± 0.02
Неидентифицированные фракции	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0
Жирные кислоты, % общей суммы жирных кислот			
14:0	2.75 ± 0.63	2.88 ± 0.74	2.90 ± 0.54
16:0	32.56 ± 4.35	27.54 ± 8.52	29.80 ± 6.64
16:1n-7	4.00 ± 1.01	3.83 ± 0.68	4.57 ± 1.10
18:0	12.61 ± 2.55	9.88 ± 4.12	10.05 ± 2.94**
18:1n-9	25.32 ± 1.38	24.33 ± 3.18	24.73 ± 1.88
18:1n-7	4.64 ± 0.41	4.10 ± 0.65	4.60 ± 0.45
18:2n-6	0.64 ± 0.20	1.02 ± 0.35*	0.85 ± 0.27*
18:3n-6	0.17 ± 0.05	0.24 ± 0.16	0.18 ± 0.09
18:3n-3	0.58 ± 0.11	0.74 ± 0.25	0.60 ± 0.16
20:1n-9	3.16 ± 1.87	5.04 ± 3.88	4.31 ± 2.43
20:1n-7	1.05 ± 0.38	0.96 ± 0.48	0.97 ± 0.35
20:4n-6	0.55 ± 0.19	0.95 ± 0.45	0.79 ± 0.41
20:5n-3	0.60 ± 0.22	1.75 ± 1.45**	1.50 ± 1.37**
22:1n-11	2.09 ± 2.36	4.37 ± 4.32	3.46 ± 2.74
22:1n-9	0.49 ± 0.32	0.86 ± 0.44	0.66 ± 0.40
22:6n-3	1.11 ± 0.67	2.81 ± 2.92	2.29 ± 2.08*
Жирные кислоты основных классов, % общей суммы жирных кислот			
НЖК	50.31 ± 5.77	42.88 ± 12.75	45.17 ± 8.89
МНЖК	44.86 ± 5.63	47.79 ± 9.73	47.18 ± 7.00
n-3 ПНЖК	3.47 ± 1.09	7.12 ± 4.95**	5.83 ± 4.17*
n-6 ПНЖК	1.36 ± 0.27	2.21 ± 0.38**	1.82 ± 0.57*
ПНЖК	4.83 ± 1.23	9.33 ± 5.02	7.65 ± 4.63
Соотношение жирных кислот отдельных классов			
n-3/n-6 ПНЖК	2.60 ± 0.76	3.23 ± 2.24	3.03 ± 1.23
НЖК/ПНЖК	11.11 ± 3.44	5.99 ± 3.61**	7.74 ± 4.23*

Примечание. Отличия от соответствующих показателей у рыб из морской части эстуария достоверны по: **U*-критерию Манна–Уитни, **критериям Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса; НЖК, МНЖК, ПНЖК – соответственно насыщенные, моновенасыщенные и полиненасыщенные жирные кислоты. Приведены только доминирующие ЖК; содержание неуказанных минорных ЖК (12:0, 15:0, 17:0, 20:0, 22:0, 24:0, 14:1, 15:1, 16:1n-9, 16:1n-11, 18:1n-11, 20:1n-11, 24:1n-9, 20:3n-3, 20:4n-3, 22:5n-3) составляло 0.01–1.40% суммы ЖК, различия в их содержании у рыб из исследуемых мест сбора были не достоверны.

выхода из гнёзд и в основной своей массе вскоре после рассасывания желточного мешка скатываются в море (Sackville et al., 2012; Gallagher et al., 2013; McCormick, 2013). В настоящей работе изучена активность НКА (фермента осморегуляции) у особей горбуши на стадии, предшествующей нересту, после которого происходит гибель производителей (Смирнов, 1975; Heard, 1991). Дегенерация органов у горбуши и её посленерестовая гибель во многом обусловлены избыточной концентрацией кортизола в плазме крови (Cook et al., 2011; Campbell et al., 2021). Известно также, что в начале нерестовой миграции самки нерки *O. nerka* имеют относительно высокие уровни кортизола, которые не меняются в течение репродуктивного периода (Kubokawa et al., 1999; Campbell et al., 2021). Однако полученные в нашем исследовании значения активности НКА близки к выявленным ранее у молоди горбуши (Немова и др., 2021). Это может свидетельствовать о нормальном функционировании осморегуляторной системы у горбуши в процессе нерестовой миграции.

Модуляция активности НКА частично обусловлена также изменениями физико-химических свойств мембраны в результате липидобелковых взаимодействий. Большинство фосфолипидов при формировании бислоя взаимодействуют с интегральными мембранными белками (Contreras et al., 2011). Примечательно, что в кристаллических структурах фермента НКА наблюдаются три места для локализации ФС, фосфатидилэтаноламина и сфингомиелина (Habeck et al., 2015). В своей работе указанные авторы показали также, что стабильность НКА в наибольшей степени зависит от специфического взаимодействия с ФС, в то же время другие авторы (Naviv et al., 2013) установили, что сфингомиелин ингибирует активность НКА, а фосфатидилхолин и фосфатидилэтаноламин дестабилизируют этот фермент.

Содержание ФС в жабрах горбуши достоверно уменьшается при переходе из морской в прибрежную, распреснённую часть эстуарной зоны (табл. 2). Одновременное уменьшение содержания ФС и снижение активности НКА (рисунок) в жабрах горбуши при нерестовой миграции может быть связано со стабилизирующим действием ФС на НКА вследствие уменьшения конформационной подвижности молекул НКА в липидном бислое (Hayashi et al., 1989; Shinji et al., 2003; Habeck et al., 2015). В литературе имеется большое количество информации о влиянии различных сочетаний фосфолипидов с насы-

щенными и ненасыщенными жирными кислотами и холестерина на активность НКА в протеолипосомных системах (Esmann, Marsh, 2006; Cornelius, 2008; Cornelius et al., 2015; Habeck et al., 2015).

Регуляция активности ферментов, встроенных в мембраны, при этом может быть связана с изменением микровязкости мембран, которая в свою очередь обусловлена содержанием НЖК и ПНЖК в составе фосфолипидов (Biochemistry ..., 2002). Морские организмы содержат большое количество ПНЖК, особенно высокополиненасыщенных жирных кислот: ЭПК и ДГК (Tocher, 2003; Murzina et al., 2020, 2022). У рыб основными физиологически активными ПНЖК являются арахидоновая кислота (20:4n-6) и её метаболический предшественник – ЛК, а также ЭПК и ДГК.

Повышение содержания таких физиологически важных ПНЖК, как ЛК, ЭПК и ДГК, в жабрах горбуши при перемещении из морской части эстуария в зону нереста сопровождается снижением активности НКА. Некоторые данные литературы свидетельствуют о подавлении активности НКА при увеличении количества ПНЖК в составе мембранных липидов (Ahmed, Thomas, 1971). К микровязкости липидного окружения чувствительны только те мембранные ферменты, при работе которых происходит изменение их конформации (Kang, Leaf, 1996). Методом электронного парамагнитного резонанса показано влияние спин-меченых липидов на конформационную подвижность или на взаимодействие субъединиц НКА (Esmann, Marsh, 2006).

В составе липидов жабр горбуши из реки и прибрежной части эстуария наряду с повышением физиологически активных ПНЖК (ЛК, ЭПК и ДГК) отмечено повышенное содержание МАГ и ДАГ, а также ТАГ (только у горбуши из пресной воды). МАГ и ДАГ являются метаболическими предшественниками не только для синтеза ТАГ, но и для синтеза фосфолипидов (ФС, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилхолин) (Biochemistry ..., 2002). Повышение уровня ТАГ у горбуши из пресной воды предполагает активацию синтеза этих высокоэнергетических липидов, которые могут расходоваться на энергоёмкие процессы, в том числе на поддержание водно-солевого обмена и двигательную активность при миграциях рыб.

Таким образом, снижение активности НКА и изменение липидного состава клеточных мембран в жабрах являются механизмами, по-

средством которых горбуша адаптируется к изменению солёности среды. Эффективная осморегуляция позволяет горбуше поддерживать осмотическое постоянство внутренней среды при нерестовой миграции из моря в реку и реализовать репродуктивную стратегию.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование профинансировано из средств государственного бюджета, выделенных по государственным заданиям КарНЦ РАН FMEN-2022–0006 и FMEN-2022–0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев М. Ю., Ткаченко А. В., Зубченко А. В. и др. 2019. Распространение, эффективность нереста и возможность промысла интродуцированной горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) в реках Мурманской области // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 12. № 1. С. 1–13.
- Веселов А. Е., Павлов Д. С., Барышев И. А. и др. 2016. Полиморфизм поклатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Индера (Кольский полуостров) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 571–576. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040196>
- Гордеева Н. В., Салменкова Е. А., Прусов С. В. 2015. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселённой в бассейн Белого моря // Там же. Т. 55. № 1. С. 45–53. <https://doi.org/10.7868/S0042875215010063>
- Елаев Н. Р., Семенов Е. В. 1974. Изменение активности мембранных АТФаз мозга при воздействии холино- и адреномиметических веществ // Биохимия. Т. 39. № 3. С. 636–640.
- Немова Н. Н., Кяйвяряйнен Е. И., Рендаков Н. Л. и др. 2021. Содержание кортизола и активность Na^+/K^+ -АТФазы при адаптации молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) к изменению солёности среды // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 599–606. <https://doi.org/10.31857/S0042875221050131>
- Павлов Е. Д., Ганжа Е. В., Павлов Д. С. 2022. Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в морской и пресноводный периоды нерестовой миграции // Там же. Т. 62. № 3. С. 356–363. <https://doi.org/10.31857/S004287522203016X>
- Смирнов А. И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 336 с.
- Цыганов Э. П. 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лаб. дело. Т. 8. С. 490–493.
- Ahmed K., Thomas B. S. 1971. The effects of long chain fatty acids on sodium plus potassium ion-stimulated adenosine triphosphatase of rat brain // J. Biol. Chem. V. 246. № 1. P. 103–109. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)62538-4](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)62538-4)
- Arduini A., Pescechera A., Dottori S. et al. 1996. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. V. 37. № 3. P. 684–689. [https://doi.org/10.1016/S0022-2275\(20\)37609-4](https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)37609-4)
- Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes. 2002. Amsterdam et al.: Elsevier, 607 p.
- Birnie-Gauvin K., Bordeleau X., Cooke S. J. et al. 2021. Life-history strategies in salmonids: the role of physiology and its consequences // Biol. Rev. V. 96. № 5. P. 2304–2320. <https://doi.org/10.1111/brev.12753>
- Bradford M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. V. 72. № 1–2. P. 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Campbell J. H., Dixon B., Whitehouse L. M. 2021. The intersection of stress, sex and immunity in fishes // Immunogenetics. V. 73. № 1. P. 111–129. <https://doi.org/10.1007/s00251-020-01194-2>
- Contreras F.-X., Ernst A. M., Wieland F., Brugger B. 2011. Specificity of intramembrane protein-lipid interactions // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. V. 3. № 6. Article a004705. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a004705>
- Cook K. V., McConnachie S. H., Gilmour K. M. et al. 2011. Fitness and behavioral correlates of pre-stress and stress-induced plasma cortisol titers in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) upon arrival at spawning grounds // Horm. Behav. V. 60. № 5. P. 489–497. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.07.017>
- Cornelius F. 2008. Cholesterol-dependent interaction of polyunsaturated phospholipids with Na, K-ATPase // Biochemistry. V. 47. № 6. P. 1652–1658. <https://doi.org/10.1021/bi702128x>
- Cornelius F., Habeck M., Kanai R. et al. 2015. General and specific lipid-protein interactions in Na, K-ATPase // Biochim. Biophys. Acta – Biomembr. V. 1848. № 9. P. 1729–1743. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2015.03.012>
- Esmann M., Marsh D. 2006. Lipid-protein interactions with the Na, K-ATPase // Chem. Phys. Lipids. V. 141. № 1–2. P. 94–104. <https://doi.org/10.1016/j.chemphyslip.2006.02.018>
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G. H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. V. 226. № 1. P. 497–509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Folmar L. C., Dickhoff W. W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids // Aquaculture. V. 21. № 1. P. 1–37. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(80\)90123-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(80)90123-4)
- Gallagher Z. S., Bystriansky J. S., Farrell A. P., Brauner C. J. 2013. A novel pattern of smoltification in the most anadromous salmonid: pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 70. № 3. P. 349–357. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0390>
- Guidelines for the use of fishes in research. 2014. Bethesda: Am. Fish. Soc., 90 p.

- Habeck M., Haviv H., Katz A. et al. 2015. Stimulation, inhibition, or stabilization of Na, K-ATPase caused by specific lipid interactions at distinct sites // J. Biol. Chem. V. 290. № 8. P. 4829–4842.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M114.611384>
- Handloser D., Widmer V., Reich E. 2008. Separation of phospholipids by HPTLC – an investigation of important parameter // J. Liq. Chromatogr. Relat. Technol. V. 31. № 13. P. 1857–1870.
<https://doi.org/10.1080/10826070802188940>
- Haviv H., Habeck M., Kanai R. et al. 2013. Neutral phospholipids stimulate Na, K-ATPase activity // Ibid. V. 288. № 14. P. 10073–10081.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M112.446997>
- Hayashi Y., Mimura K., Matsui H., Takagi T. 1989. Minimum enzyme unit for Na^+/K^+ -ATPase is the $\alpha\beta$ -protomer. Determination by low-angle laser light scattering photometry coupled with high-performance gel chromatography for substantially simultaneous measurement of ATPase activity and molecular weight // Biochim. Biophys. Acta – Biomembr. V. 983. № 2. P. 217–229.
[https://doi.org/10.1016/0005-2736\(89\)90237-X](https://doi.org/10.1016/0005-2736(89)90237-X)
- Heard W.R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific Salmon life histories. Vancouver: UBC Press. P. 121–232.
- Hwang P.-P., Lee T.-H., Lin L.-Y. 2011. Ion regulation in fish gills: recent progress in the cellular and molecular mechanisms // Am. J. Physiol. Integr. Comp. Physiol. V. 301. № 1. P. R28–R47.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00047.2011>
- Inokuchi M., Hiroi J., Kaneko T. 2022. Why can mozambique tilapia acclimate to both freshwater and seawater? Insights from the plasticity of ionocyte functions in the euryhaline teleost // Front. Physiol. V. 13. Article 914277.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2022.914277>
- Kahovcová J., Odavić R. 1969. A simple method for the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // J. Chromatogr. A. V. 40. P. 90–96.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(01\)96622-1](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)96622-1)
- Kang J. X., Leaf A. 1996. Evidence that free polyunsaturated fatty acids modify Na^+ channels by directly binding to the channel proteins // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 93. № 8. P. 3542–3546.
<https://doi.org/10.1073/pnas.93.8.3542>
- Kubokawa K., Watanabe T., Yoshioka M., Iwata M. 1999. Effects of acute stress on plasma cortisol, sex steroid hormone and glucose levels in male and female sockeye salmon during the breeding season // Aquaculture. V. 172. № 3–4. P. 335–349.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00504-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00504-3)
- Liao B.-K., Chen R.-D., Hwang P.-P. 2009. Expression regulation of Na^+/K^+ -ATPase $\alpha 1$ -subunit subtypes in zebrafish gill ionocytes // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 296. № 6. P. R1897–R1906.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00029.2009>
- Madsen S. S., Küllerich P., Tipsmark C. K. 2009. Multiplicity of expression of Na^+ , K^+ -ATPase α -subunit isoforms in the gill of Atlantic salmon (*Salmo salar*): cellular localisation and absolute quantification in response to salinity change // J. Exp. Biol. V. 212. № 1. P. 78–88.
<https://doi.org/10.1242/jeb.024612>
- McCormick S.D. 2013. Smolt physiology and endocrinology // Fish Physiol. V. 32. P. 199–251.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>
- McCormick S.D., Regish A.M., Christensen A.K. 2009. Distinct freshwater and seawater isoforms of Na^+/K^+ -ATPase in gill chloride cells of Atlantic salmon // J. Exp. Biol. V. 212. № 24. P. 3994–4001.
<https://doi.org/10.1242/jeb.037275>
- Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A. et al. 2020. Tiny but fatty: lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinius maculatus*), a small fish in Svalbard waters // Biomolecules. V. 10. № 3. Article 368.
<https://doi.org/10.3390/biom10030368>
- Murzina S.A., Voronin V.P., Ruokolainen T.R. et al. 2022. Comparative analysis of lipids and fatty acids in beaked redfish *Sebastes mentella* Travin, 1951 collected in wild and in commercial products // J. Mar. Sci. Eng. V. 10. № 1. Article 59.
<https://doi.org/10.3390/jmse10010059>
- Olsen R.E., Henderson R.J. 1989. The rapid analysis of neutral and polar marine lipids using double-development HPTLC and scanning densitometry // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 129. № 2. P. 189–197.
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90056-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90056-7)
- Paulsen T. 2022. Marine growth of introduced pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) caught in northern and central Norway: M. Sci. Thesis. Tromsø: UiT, 39 p.
- Sackville M., Wilson J.M., Farrell A.P., Brauner C.J. 2012. Water balance trumps ion balance for early marine survival of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // J. Comp. Physiol. B. V. 182. № 6. P. 781–792.
<https://doi.org/10.1007/s00360-012-0660-0>
- Sandlund O.T., Berntsen H.H., Fiske P. et al. 2019. Pink salmon in Norway: the reluctant invader // Biol. Invasions. V. 21. № 4. P. 1033–1054.
<https://doi.org/10.1007/s10530-018-1904-z>
- Schuurmans Stekhoven F.M.A.H., Tijmes J., Umeda M. et al. 1994. Monoclonal antibody to phosphatidylserine inhibits Na^+/K^+ -ATPase activity // Biochim. Biophys. Acta – Biomembr. V. 1194. № 1. P. 155–165.
[https://doi.org/10.1016/0005-2736\(94\)90215-1](https://doi.org/10.1016/0005-2736(94)90215-1)
- Shinji N., Tahara Y., Hagiwara E. et al. 2003. ATPase activity and oligomerization of solubilized Na^+/K^+ -ATPase maintained by synthetic phosphatidylserine // Ann. NY. Acad. Sci. V. 986. № 1. P. 235–237.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2003.tb07168.x>
- Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fish. Sci. V. 11. № 2. P. 107–184.
<https://doi.org/10.1080/713610925>
- Uchida K., Kaneko T., Yamaguchi A. et al. 1997. Reduced hypoosmoregulatory ability and alteration in gill chloride cell distribution in mature chum salmon (*Oncorhynchus keta*) migrating upstream for spawning // Mar. Biol. V. 129. № 2. P. 247–253.
<https://doi.org/10.1007/s002270050165>

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.58(265.53)

О СЛУЧАЕ МАССОВОЙ ПОИМКИ СЕВЕРНОГО МОРСКОГО ОКУНЯ *SEBASTES BOREALIS* (SEBASTIDAE) В ВОДАХ ОХОТСКОГО МОРЯ У СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2024 г. Ю. Н. Полтев¹, *, А. В. Лученков¹

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: y.poltev@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 22.05.2023 г.

После доработки 13.08.2023 г.

Принята к публикации 14.08.2023 г.

Описан случай массовой поимки северного морского окуня *Sebastes borealis* в водах у северо-восточной оконечности о-ва Сахалин при промысле чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* на участке с глубинами 612–670 м. Длина рыб по Смитту варьировала в пределах 34–87 (в среднем 69.6 ± 0.3) см. Основу улова составили особи длиной 66.1–74.0 см (69.7%). Предположительно севернее о-ва Сахалин расположен участок вымета окунем личинок.

Ключевые слова: северный морской окунь *Sebastes borealis*, сетной промысел, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875224020097, **EDN:** GWDJQT

Северный морской окунь *Sebastes borealis* (далее — окунь) распространён в северной части Тихого океана от тихоокеанского побережья о-ва Хонсю и юго-востока о-ва Сахалин вдоль охотоморского побережья о-ва Хоккайдо, тихоокеанской стороны Курильских о-вов и Восточной Камчатки, Алеутских о-вов, зал. Аляска, Британской Колумбии, штатов Вашингтон и Орегон до Южной Калифорнии на $40^{\circ}46'$ с.ш., включая акваторию Берингова моря (Токранов и др., 2005). Наиболее многочислен в восточной части зал. Аляска, юго-восточной части Берингова моря, на хребте Ширшова, у Восточной Камчатки, Алеутских и Курильских о-вов (Полутов и др., 1966; Фадеев, 1984). Воды у восточного побережья Сахалина ввиду низкой численности окуня рассматривают как “стерильную” область выселения, куда личинки рыб, вымётываемые у восточного побережья Камчатки, переносятся течениями через северокурильские проливы (Orlov, 2001; Орлов, 2002; Orlov et al., 2020). Экология вида изучена слабо (Фадеев, 2005), представленные в настоящем сообщении сведения могут иметь определённый научный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал получен на рыболовной шхуне “Корал Стар” при промысле чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в июле–августе 2008 г. в водах северо-восточной оконечности о-ва Сахалин ($55^{\circ}17'–55^{\circ}41'$ с.ш., $145^{\circ}38'–145^{\circ}23'$ в.д.) на глубинах 550–734 м. В качестве орудий лова использовали донные сети с капроновым сетным полотном норвежского производства с ячейей 115×115 мм. Высота сети 4.8 м, длина 25–28 м. В каждом порядке располагали 93–105 сетей. Всего было выставлено 59 порядков, продолжительность застоя которых составляла 4–8 (преимущественно 4–5) сут. Так как биостатистическую информацию в период исследований собирали на промысловом судне, а северный морской окунь является дорогостоящим объектом, измеряли только длину тела по Смитту (*FL*) у 376 особей, составивших примерно половину улова. Для определения массы улова окуня использовали данные биоанализа этого вида из вод у северных Курильских о-вов, полученные при проведении исследований на японском промысловом судне “Томи-Мару № 82” в августе–

сентябре 1994 г. (250 экз.), июне—августе 1996 г. (397 экз.) и августе—октябре 1997 г. (583 экз.). Окуню определённой длины соответствовала средняя масса окуня такой же длины из северо-курильских вод.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Окуни были отмечены в порядке, выставленном 26.07.2008 г. на участке с глубинами 612–670 м (55°31'30" с.ш., 143°26'42"–143°30'18" в.д.) и выбранном 01.08.2008 г. (рис. 1). Судя по физическому состоянию рыб, в порядок они попали незадолго до выборки. В уловах остальных выставленных порядков окунь встречался единично, как и во всех сетных порядках, выставленных в водах Юго-Восточного Сахалина при проведении, по крайней мере, 70 рейсов, ориентированных на длиннопёрого шипошёка *Sebastolobus macrochir*, в 1996–2012 гг. О единичных случаях

уловов окуня в этих водах в несколько сотен килограммов на порядок донных сетей ранее было известно только на основании устных сообщений (Орлов, 2002).

Северный морской окунь является наиболее крупным из морских окуней, достигая *FL* 120 см (Новиков, 1974) и массы 27.2 кг (Nixon et al., 2014). Длина (*FL*) окуней из вод у северо-восточной оконечности о-ва Сахалин варьировала в пределах 34–87 (в среднем 69.6 ± 0.3) см. В улове доминировали особи *FL* 66.1–74.0 см (69.7%). В Камчатском заливе и у м. Африка длина окуня из траловых уловов составляла 25–99 (в среднем 64.3) см при высокой доле рыб длиной > 70 см (35.8%) (Ульченко, Тараканов, 2010), в Беринговом море – 20–95 см при доминировании рыб *FL* 50–70 см (Монахтина, Терентьев, 2011). В уловах донных сетей, выставленных в различных районах прикамчатских вод, средняя

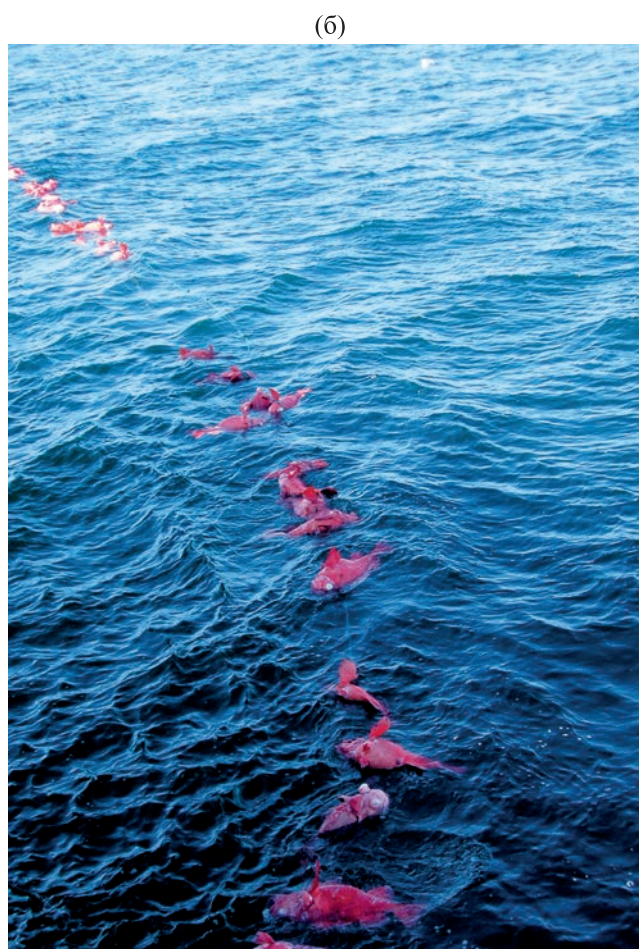
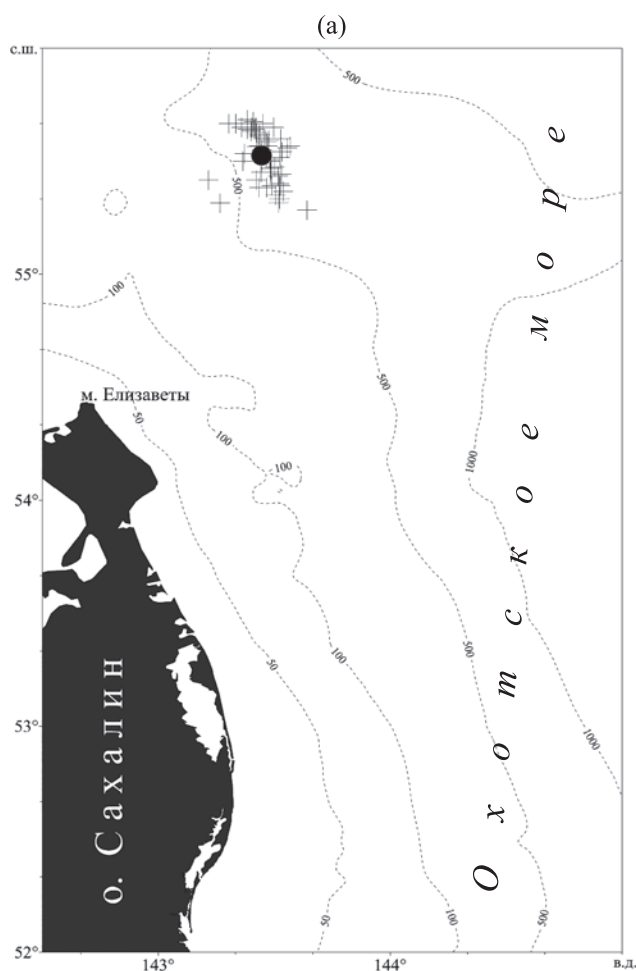


Рис. 1. Участок массовой поимки северного морского окуня *Sebastes borealis* (а) и часть сети с уловом (б): (+) — порядки донных сетей, (●) — место поимки, (---) — изобаты.

FL окуня варьировала от 53.4 (воды у Командорских островов) до 67.7 (Авачинский залив) см (Токранов, Давыдов, 1998). В настоящее время не существует универсальной методики надёжного определения возраста северного морского окуня (Орлов, Абрамов, 2001). Если ориентироваться на результаты исследований возраста особей этого вида из восточнокамчатских вод (Ульченко, Тараканов, 2010), согласно которым рыбы на пятнадцатом году жизни достигают *FL* 54.3, двадцатом – 66.8, двадцать пятом – 75.5, тридцатом – 84.6 см, то основу рыб в водах рассматриваемого района составили особи в возрасте 20–25 лет.

Окуни даже в районах наибольшей встречаемости держатся на расстоянии не менее 50 м друг от друга, предпочитая мягкие грунты – ил или гальку, перемежающиеся валунами диаметром 0.5–4.0 м (Krieger, 1992; Krieger, Ito, 1999). Их высокие уловы в пассивных орудиях лова, устанавливаемых стационарно на довольно длительное время, могут быть связаны лишь с активным перемещением рыб (Орлов, 2002). В нашем случае связь массовой поимки с активным перемещением рыб косвенно подтверждается тем, что эта поимка была в единственном из 59 сетных порядков, выставленных в течение 1.5 мес. на относительно ограниченном участке промысла. И этот участок был для мигрирующих рыб транзитным. Улов окуня в порядке составил ~ 4500 кг. Известно, что вымет личинок окуня в северо-восточной части Тихого океана приходится на март–май (Conrath, 2017), а в за-

падной части Берингова моря – на апрель–май (к юго-востоку от о-ва Прибылова) и июнь–июль (подводный хребет Ширшова (Новиков, 1974)). Если сроки вымета личинок окуня в восточно-сахалинских и западноберинговоморских водах близки, можно предположить, что попавшие в сетной порядок рыбы возвращались с участка воспроизводства. Размерный состав окуня этому не противоречит (рис. 2). Согласно результатам исследований, в тихоокеанских водах у северных Курильских островов и у Юго-Восточной Камчатки 50% самцов и самок окуня достигают половой зрелости при *FL* 45–50 см (Орлов, Абрамов, 2001), у Восточной Камчатки – соответственно 55–60 и 57–60 см, в западной части Берингова моря – соответственно 50–55 и 55–60 см (Токранов, 1998), Британской Колумбии – 45 см (Westrheim, 1975), зал. Аляска (самки) – 44.9 (McDermott, 1994) или 49.4 см (Conrath, 2017). Орлов и Абрамов (2001) указывали, что зрелые особи попадали в уловы уже при *FL* 30–35 см, следовательно, длина промеренных окуней в нашем исследовании, в том числе и особей *FL* 34 см, указывает на то, что все они могли быть половозрелыми. Характер запутывания (объеивания) окуней в сетном полотне (частота объеивания и локализация объеиваемых особей в его верхней части) предполагает, что рыбы попали в орудие лова одновременно при прохождении стаи высокой плотности на высоте 4.5 м от грунта и они были из её нижней части.

Учитывая, с одной стороны, отсутствие информации о вымете личинок окунем в водах

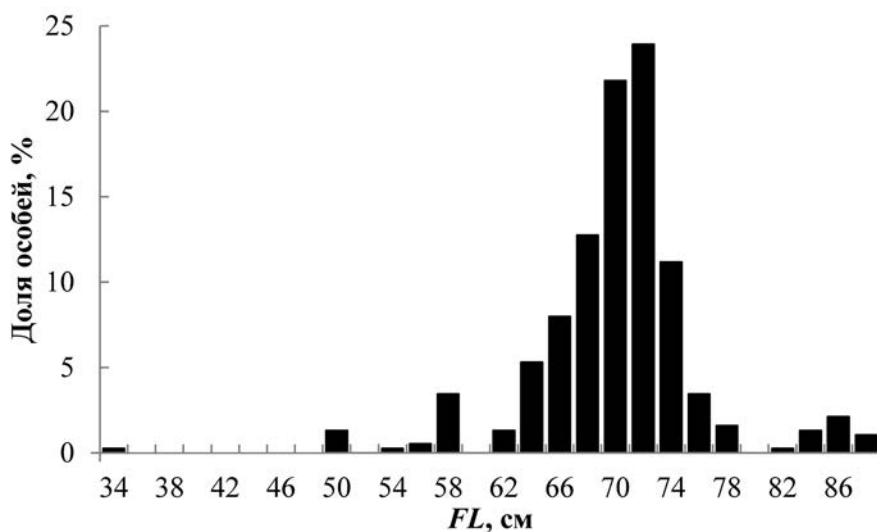


Рис. 2. Размерный состав (длина по Смитту – *FL*) северного морского окуня *Sebastes borealis* из улова в водах у северо-восточной оконечности о. Сахалин, 01.08.2008 г.

у Восточного Сахалина, с другой – имеющиеся сведения о сроках вымета и месте массовой поимки окуня, можно предположить, что севернее о-ва Сахалин располагается участок размножения данного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Монахтина С. М., Терентьев Д. А. 2011. Промысел и размерно-возрастной состав уловов морских окуней (*Sebastidae*) в водах Восточной Камчатки в 2000–2008 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 20. С. 58–62.
- Новиков Н. П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть, 308 с.
- Орлов А. М. 2002. Гипотеза протяжённых миграций северного морского окуня, *Sebastes borealis* (*Scorpaenidae*, *Teleostei*), в северной части Тихого океана // Вестн. зоологии. Т. 36. № 1. С. 35–52.
- Орлов А. М., Абрамов А. А. 2001. Возраст, темп полового созревания и питание северного морского окуня *Sebastes borealis* (*Scorpaenidae*) в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 332–341.
- Полутов И. А., Лагунов И. И., Никулин П. Г. и др. 1966. Промысловые рыбы Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 125 с.
- Токранов А. М. 1998. Размерно-половая структура и темп полового созревания северного морского окуня *Sebastes borealis* Barsukov (*Scorpaenidae*) в прикамчатских водах // Исслед. биологии и динамики численности промысл. рыб камчат. шельфа. Вып. 4. С. 39–42.
- Токранов А. М., Давыдов И. И. 1998. Некоторые вопросы биологии северного морского окуня *Sebastes borealis* (*Scorpaenidae*) в тихоокеанских водах Камчатки и западной части Берингова моря. 2. Размерно-возрастной состав // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 42–46.
- Токранов А. М., Орлов А. М., Шейко Б. А. 2005. Промысловые рыбы материкового склона камчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 52 с.
- Ульченко В. А., Тараканов С. В. 2010. О некоторых результатах исследований распределения и особенностей биологии северного морского окуня *Sebastes borealis* (*Scorpaenidae*) в тихоокеанских водах Камчатки // Матер. XI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 236–239.
- Фадеев Н. С. 1984. Промысловые рыбы северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 269 с.
- Фадеев Н. С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 366 с.
- Conrath C. L. 2017. Maturity, spawning omission, and reproductive complexity of deepwater rockfish // Trans. Am. Fish. Soc. V. 146. № 3. P. 495–507.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2017.1285352>
- Hixon M. A., Johnson D. W., Sogard S. M. 2014. BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations // ICES J. Mar. Sci. V. 71. № 8. P. 2171–2185.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fst200>
- Krieger K. J. 1992. Shortraker rockfish, *Sebastes borealis*, observed from a manned submersible // Mar. Fish. Rev. V. 54. № 4. P. 34–37.
- Krieger K. J., Ito D. H. 1999. Distribution and abundance of shortraker rockfish, *Sebastes borealis*, and rougheye rockfish, *S. aleutianus*, determined from a manned submersible // Fish. Bull. V. 97. № 2. P. 264–272.
- McDermott S. F. 1994. Reproductive biology of rougheye and shortraker rockfish, *Sebastes aleutianus* and *Sebastes borealis*: M. Sci. Thesis. Seattle: Univ. Washington, 76 p.
- Orlov A. M. 2001. Ocean current patterns and aspects of life history of some northwestern Pacific scorpaenids // Spatial processes and management of marine populations. Fairbanks: Univ. Alaska Fairbanks. P. 161–184.
- Orlov A. M., Rabazanov N. I., Nikiforov A. I. 2020. Transoceanic migrations of fishlike animals and fish: norm or exclusion? // J. Ichthyol. V. 60. № 2. P. 242–262.
<https://doi.org/10.1134/S0032945220020125>
- Westrheim S. J. 1975. Reproduction, maturation, and identification of larvae of some *Sebastes* (*Scorpaenidae*) species in the northeast Pacific Ocean // J. Fish. Res. Board Can. V. 32. № 12. P. 2399–2411.
<https://doi.org/10.1139/f75-277>

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3.612.112.591.441:461.2

ЛЕЙКОЦИТАРНЫЙ СОСТАВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ И ИММУНОКОМПЕТЕНТНЫХ ОРГАНОВ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (CYPRINIDAE) ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2024 г. Т. А. Суворова^{1, *}, А. В. Герман¹

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

*E-mail: tanya@ibiw.ru

Поступила в редакцию 18.05.2023 г.

После доработки 05.10.2023 г.

Принята к публикации 06.10.2023 г.

Приведены результаты сравнительного исследования лейкоцитарной формулы леща *Abramis brama*, обитающего в Иваньковском, Угличском и Рыбинском водохранилищах. Между особями всех исследованных водохранилищ в периферической крови, пронефросе и селезёнке зафиксированы достоверные различия по содержанию палочкоядерных нейтрофилов и эозинофилов. Наиболее высокий индекс обилия лейкоцитов отмечен у лещей Угличского водохранилища.

Ключевые слова: лещ *Abramis brama*, периферическая кровь, пронефрос, селезёнка, лейкоциты, Иваньковское, Угличское и Рыбинское водохранилища.

DOI: 10.31857/S0042875224020101, EDN: GWANXS

Иваньковское, Угличское и Рыбинское водохранилища относятся к бассейну верхней Волги. Они различаются по географическим координатам, средней глубине, среднегодовой температуре воды, гидрологическим и гидрохимическим характеристикам, разнообразию флоры и фауны и другим показателям (Волга ..., 1978). Один из наиболее многочисленных видов рыб семейства карповых (Cyprinidae) в водохранилищах Волго-Каспийского бассейна – лещ *Abramis brama*, который имеет большое промысловое значение (Герасимов и др., 2018). Лещ – типичный бентофаг, основу его пищи составляют олигохеты (Oligochaeta), хирономиды (Chironomidae), мелкие ракообразные (Crustacea), моллюски (Mollusca) и другие организмы (Атлас ..., 2002). Изменения показателей крови леща тонко отражают перемены в окружающей среде, это свойство объясняется видовой специфичностью и положением вида в трофической цепи (Савина, 2004). Высокая численность леща, его важное место в экосистеме водоёмов и отсутствие протяжённых миграций позволяют использовать этот вид рыб в качестве удобного биоиндикатора при осуществлении программ мониторинга.

Среди методов биоиндикации особое место занимают исследования системы крови, пред-

ставленной периферической кровью и органами кроветворения, в которых клетки проходят путь индивидуального развития от родоначальной стадии до стадии зрелости (Иванова, 1983). Изменения показателей системы крови демонстрируют её высокую чувствительность к воздействию факторов внешней и внутренней среды, позволяют оценивать как физиологический статус самих рыб, их иммунореактивность, так и состояние среды обитания (Parish et al., 1986; Scapigliati, 2013; Микряков и др., 2021). Важнейшая составляющая этих исследований – определение лейкоцитарной формулы. При использовании показателей иммунитета в качестве критерия здоровья рыб в практике рыбоводства, а также для интегральной характеристики состояния акваторий необходимо иметь представление об их вариабельности в естественных популяциях. В имеющейся литературе сведения о составе и процентном содержании лейкоцитов у лещей из верхневолжских водохранилищ в основном посвящены исследованиям Рыбинского вдхр. (Экологические проблемы ..., 2001; Лапирова, Заботкина, 2010; Лапирова, Флёрова, 2015; Заботкина и др., 2018). Наши результаты в дальнейшем можно использовать для анализа и последующей оценки состояния здоровья популяции леща и среды обитания.

Цель работы — изучить лейкоцитарный состав периферической крови и иммунокомпетентных органов леща, обитающего в водохранилищах верхней Волги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых особей леща отлавливали в августе 2020 и 2021 гг. в Ивановском и Угличском, в июле 2021 г. — в Рыбинском водохранилищах донным тралом с борта научно-исследовательского судна “Академик Топчиев”. Из Ивановского вдхр. исследовано 45 экз. (средней длиной по Смитту 34.06 ± 0.52 см и массой 639.46 ± 27.49 г), Угличского — 43 экз. (33.04 ± 0.33 см, 610.15 ± 19.80 г), Рыбинского — 12 экз. (39.54 ± 0.88 см, 1054.16 ± 78.62 г). После измерения длины и массы тела из хвостовой вены особи отбирали кровь. Каплю крови наносили на обезжиренное предметное стекло, делали мазок. После вскрытия извлекали пронефрос и селезёнку. Мазки-отпечатки головной почки и селезёнки делали со среза исследуемого органа. Для получения отпечатков органов, исследуемых на гемопоэз, брали небольшое количество ткани из разных частей исследуемого органа. Полученный кусочек промывали в физиологическом растворе для рыб (0.65%), осушали с применением фильтровальной бумаги, затем по линии разреза многократно прикладывали к предметному стеклу (Иванова, 1983). После этого препараты высушивали, фиксировали в 96%-ном этаноле и окрашивали по Романовскому—Гимзе. Микроскопическое исследование мазков проводили под световым микроскопом Биомед-6ПР1-ФК с использованием иммерсионного объектива (увел. $\times 100$). В каждом препарате анализировали 200 лейкоцитов, которые идентифицировали по классификации Ивановой (1983): лимфоциты, моноциты, сегменто- и палочкоядерные нейтрофилы, эозинофилы и бластные клетки. Для определения индекса обилия лейкоцитов (частоты встречаемости клеток белой крови) в мазке периферической крови просматривали 100 полей зрения на различных участках препарата при увеличении $\times 400$. В каждом поле зрения подсчитывали число встреченных лейкоцитов, полученные данные суммировали и делили на 100, получая среднее число в одном поле зрения. Индекс обилия лейкоцитов позволяет регистрировать интенсивность лейкопоэза и косвенно оценивать уровень содержания лейкоцитов в единице объёма крови (Яхненко, Клименков, 2009).

Статистическую обработку результатов проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v6.0 с использованием t -теста. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Процентное соотношение лейкоцитов в периферической крови и иммунокомпетентных органах лещей из разных водохранилищ верхней Волги различалось. В лейкоцитарной формуле дифференцированы характерные для исследованного вида клетки (Иванова, 1983): лимфоциты, моноциты, нейтро-, эозинофилы и бластные формы (таблица). У исследованных особей доля лимфоцитов составила 80.45–91.51, моноцитов — 2.68–5.45, нейтрофилов — 0.35–4.38, эозинофилов — 0.23–7.81 бластных форм клеток — 0.72–10.37%. Лещи из Рыбинского вдхр. достоверно отличались от рыб других водоёмов более низким содержанием палочкоядерных нейтрофилов и бластных форм клеток и более высокой долей эозинофилов во всех исследуемых тканях и органах. У рыб из Ивановского вдхр. в периферической крови зафиксированы значимые отличия количества бластных форм клеток и низкая доля эозинофилов по сравнению с особями из других водоёмов.

Индекс обилия лейкоцитов в периферической крови леща из Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ составил соответственно 144.08 ± 4.99 , 151.44 ± 8.66 и 138.34 ± 9.70 ед. в поле зрения. Высокие значения этого показателя у рыб из Ивановского и Угличского водохранилищ согласуются с долей бластных клеток в тканях и органах лещей из этих водоёмов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Так как кровь леща имеет лимфоидный характер, большую часть иммунокомпетентных клеток в крови и органах составляют лимфоциты. Лимфоциты у рыб, как и у всех позвоночных животных, относятся к группе наиболее быстро реагирующих клеток иммунной системы. Они осуществляют функции распознавания чужеродных тел, разрушения антигена, синтеза антител, образования предшественников антителообразующих клеток и клеток памяти, формирования специфического иммунитета и адаптации рыб к паразитам и токсическим факторам (Микряков и др., 2001; Scapigliati, 2013). Доля лимфо-

Соотношение лейкоцитов в периферической крови, головной почке и селезёнке леща *Abramis brama* из водохранилищ верхней Волги, %

Водохранилище	Лимфоциты	Моноциты	Нейтрофилы		Эозинофилы	Бластные формы
			ПЯ	СЯ		
	Периферическая кровь					
Иваньковское	91.51 ± 0.56	4.21 ± 0.37	1.45 ± 0.18	0.22 ± 0.05	0.77 ± 0.12	1.80 ± 0.23
Угличское	89.94 ± 0.86	3.95 ± 0.35	1.36 ± 0.22	0.33 ± 0.08	1.67 ± 0.32*	2.60 ± 0.32*
Рыбинское	88.40 ± 2.29	2.68 ± 0.48	0.31 ± 0.15*, **	0.04 ± 0.04	7.81 ± 1.99*, **	0.72 ± 0.26*, **
	Почка					
Иваньковское	80.45 ± 0.91	5.24 ± 0.40	3.31 ± 0.40	0.36 ± 0.11	0.23 ± 0.07	10.37 ± 0.85
Угличское	80.50 ± 0.95	4.46 ± 0.52	4.06 ± 0.39	0.32 ± 0.08	0.75 ± 0.16	9.58 ± 0.62
Рыбинское	84.12 ± 1.41	5.45 ± 0.60	1.20 ± 0.32*, **	0.08 ± 0.05	2.95 ± 0.76*, **	7.00 ± 0.65**
	Селезёнка					
Иваньковское	89.08 ± 0.78	3.87 ± 0.38	2.06 ± 0.30	0.25 ± 0.08	0.57 ± 0.12	4.13 ± 0.46
Угличское	89.00 ± 0.71	3.01 ± 0.40	2.05 ± 0.23	0.24 ± 0.07	0.31 ± 0.12	5.41 ± 0.48
Рыбинское	90.04 ± 1.57	4.50 ± 0.79	0.58 ± 0.23*, **	0	2.12 ± 0.87*, **	2.66 ± 0.42**

Примечание. ПЯ – палочкоядерные, СЯ – сегментоядерные. Приведены средние значения и стандартная ошибка; *значение достоверно ($p \leq 0.05$) отличается от рыб из Иваньковского вдхр., **то же из Угличского водохранилища.

цитов во всех исследованных тканях и органах у изученных особей леща соответствует норме для вида и не отличается от ранее полученных данных (Иванова, 1983; Лапирова, Флёрова, 2015; Заботкина и др., 2018; Суворова, Герман, 2021). Моноциты – активные фагоциты крови – поглощают продукты распада клеток и тканей, принимают участие в регуляции иммуно- и гранулопоэза, влияют на миграционные свойства нейтрофилов. Существует мнение о способности моноцитов инактивировать токсины (Житенева и др., 1989). Увеличение в крови количества моноцитов свидетельствует об усилении неспецифической защиты организма. Наибольшее число клеток этого типа было зафиксировано в про-нефросе исследованных лещей, так как именно в почке осуществляются все стадии иммунного ответа у рыб (Микряков, Балабанова, 1979; Кутырев и др., 2011). По количеству агранулоцитов, инициирующих реакции приобретённого иммунитета, в мазках крови и мазках-отпечатках органов между особями из разных водоёмов достоверных различий не отмечено. Это может свидетельствовать о стабильном состоянии иммунной защиты.

Важную роль в реализации неспецифической иммунной защиты выполняют гранулоциты

(Микряков, Балабанова, 1979; Ройт и др., 2000; Navixbeck, Barreda, 2015; Лапирова, Заботкина, 2018). Нейтрофилы фагоцитируют заражённые клетки при первом контакте с ними или разрушают их путём выделения токсических кислородных метаболитов. Эозинофилы адсорбируют и разрушают многие токсические продукты белковой природы, в том числе образующиеся в процессе интенсивного межклеточного обмена (Иванов, Пронина, 2012). Самым высоким содержанием эозинофилов во всех исследуемых тканях и органах отличались лещи из Рыбинского вдхр. Наиболее вероятной причиной возникновения эозинофилии считают паразитарные инвазии (Lapirova, Zabotkina, 2018). Также высокую долю эозинофилов фиксируют при аллергических реакциях организма. Роль аллергенов могут играть вещества, выделяемые гельминтами, и различные ксенобиотики (Пронина, Пронин, 1988; Микряков и др., 2001). Ранее при исследовании водоёмов средней и нижней Волги установлено, что у лещей из Куйбышевского, Чебоксарского и Горьковского водохранилищ в периферической крови доля клеток этого типа составила 3–4%, а у особей из Саратовского – < 1% (Суворова, Герман, 2021; Суворова и др., 2023). Повышение содержания эозинофилов

было зафиксировано у заражённых трипаносомами (*Trypanosoma* sp.) лещей Угличского вдхр. (Lapirova, Zabolotkina, 2018). У лещей из Рыбинского вдхр. повышенная доля указанных клеток зафиксирована в иммунокомпетентных органах. Аналогичные данные были получены ранее у лещей Саратовского вдхр. (Суворова, Герман, 2021), причём у особей из этого водоёма зафиксирован высокий уровень заражённости диплозоидами *Diplozoon paradoxum* (Кузьмичева и др., 2022). Одной из причин повышенной доли эозинофилов у лещей Рыбинского вдхр. может служить более высокое содержание в донных отложениях стойких органических загрязняющих веществ (Козловская, Герман, 1997; Бреховских и др., 2006; Немировская и др., 2009; Григорьева и др., 2019). Это согласуется с исследованиями активности этоксирезорусин-О-деэтилазы — фермента, играющего ключевую роль в трансформации органических соединений (Юрченко, 2019). Подтверждение этого предположения ставит задачу дополнительных исследований и более тщательного анализа действия нефтепродуктов и полиароматических углеводородов на структурно-функциональное состояние кроветворной и иммунной систем рыб. Невысокие значения доли гранулоцитов у лещей Угличского и Иваньковского водохранилищ указывают на низкую активность механизмов врождённого иммунитета. Возможно, это связано с меньшим воздействием негативных факторов и лучшими адаптационными возможностями местных популяций леща.

Бластные формы клеток, подобно таковым у высших позвоночных, в дальнейшем замещают зрелые клетки в тканях и органах иммунной системы. Их доля в лейкограмме исследованных лещей составляет до 10%, что соответствует ранее полученным данным (Иванова, 1983; Суворова, Герман, 2021; Суворова и др., 2023). Наибольшее содержание бластных форм в периферической крови зафиксировано у рыб из Угличского вдхр. Это согласуется со значением индекса обилия лейкоцитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У исследованных лещей Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ в периферической крови и иммунокомпетентных органах выявлены преобладание агранулоцитов и низкая доля гранулоцитов. Процентное содержание отдельных пулов лейкоцитов зависело от

вида исследуемой ткани и варьировало в зависимости от места вылова рыбы. Зафиксированы достоверные различия между особями исследованных водохранилищ по содержанию в периферической крови, пронефросе и селезёнке палочкоядерных нейтрофилов и эозинофилов. Показатели лейкограмм лещей Рыбинского вдхр. свидетельствуют о более высоком уровне напряжённости врождённого иммунитета, отражающего совокупную деятельность всех функциональных структур иммунной системы на уровне целостного организма по устойчивости рыб к возбудителям инфекционных и инвазионных болезней (Микряков, 1991). Наиболее высокое значение индекса обилия лейкоцитов отмечено у лещей Угличского вдхр. Обнаруженные различия исследуемых показателей у рыб из разных водохранилищ, вероятно, обусловлены влиянием различных экологических факторов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН № 121050500046—8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Бреховских В. Ф., Казмирук Т. Н., Казмирук В. Д. 2006. Донные отложения Иваньковского водохранилища: состояние, состав, свойства. М.: Наука, 176 с.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука, 348 с.
- Герасимов Ю. В., Малин М. И., Соломатин Ю. И. и др. 2018. Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах Волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 82 (85). С. 82—106. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0014>
- Григорьева И. Л., Комиссаров А. Б., Чекмарева Е. А. 2019. Современное состояние, источники загрязнения и возможные пути реабилитации Иваньковского водохранилища и его притоков // Научные проблемы оздоровления российских рек и пути их решения. Н. Новгород: Студия Ф1. С. 332—336.
- Житенева Л. Д., Полтавцева Т. Г., Рудницкая О. А. 1989. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов н/Д.: Ростов. кн. изд-во, 111 с.
- Заболоткина Е. А., Середняков В. Е., Трофимов Д. Ю. и др. 2018. Экологическая пластичность гематологических показателей леща водохранилищ Волжского бассейна // Тез. докл. Всерос. конф. “Волга и её жизнь”. Ярославль: Филигрань. С. 49.
- Иванов А. А., Пронина Г. И. 2012. Иммунологические и гематологические константы гомеостаза в селекционной работе с карпом // Изв. ТСХА. Вып. 1. С. 174—180.

- Иванова Н. Т. 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 184 с.
- Козловская В. И., Герман А. В. 1997. Полихлорированные бифенилы и полиароматические углеводороды в экосистеме Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 24. № 5. С. 563–569.
- Кутырев И. А., Пронин Н. М., Дугаров Ж. Н. 2011. Лейкоцитарный состав головного отдела почки карася серебряного *Carassius auratus gibelio* (Cypriniformes: Cyprinidae) и влияние на него инвазии цестоды *Digramma interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 759–763.
- Кузьмичева С. В., Микряков Д. В., Балабанова Л. В. 2022. Уровень заражения моногенейми лещей, обитающих в водохранилищах Волги // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 2 (193). С. 138–148. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2202-05>
- Лапирова Т. Б., Заботкина Е. А. 2010. Сравнительный анализ показателей иммунофизиологического состояния леща *Abramis brama* (L.) из различных по степени загрязнения участков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 86–92.
- Лапирова Т. Б., Заботкина Е. А. 2018. Исследование картины крови леща (*Abramis brama* L.) при первом обнаружении заражения рыб трипаносомами в Угличском водохранилище // Тез. докл. Всерос. конф. “Волга и её жизнь”. Ярославль: Филигрань. С. 85.
- Лапирова Т. Б., Флёрова Е. А. 2015. Физиолого-биохимическая характеристика крови леща (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища // Вестн. Мичурин. ГАУ. № 2. С. 83–88.
- Микряков В. Р. 1991. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 153 с.
- Микряков В. Р., Балабанова Л. В. 1979. Основы клеточного иммунитета у рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 105–124.
- Микряков В. Р., Балабанова Л. В., Заботкина Е. А. и др. 2001. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 126 с.
- Микряков В. Р., Терещенко В. Г., Микряков Д. В. 2021. Опыт применения интегрального индекса для оценки дестабилизационных процессов в иммунной системе рыб // Биология внутр. вод. № 3. С. 311–320. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030104>
- Немировская И. А., Бреховских В. Ф., Казмирук Т. Н. 2009. Происхождение углеводородов в донных осадках Иваньковского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 36. № 3. С. 354–362.
- Пронина С. В., Пронин Н. М. 1988. Взаимоотношения в системах гельминт–рыбы. М.: Наука, 176 с.
- Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д. 2000. Иммунология. М.: Мир, 592 с.
- Савина Л. В. 2004. Использование гематологических показателей рыб для оценки новой кормовой добавки МИК БАК и экологического состояния естественных водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КГТУ, 24 с.
- Суворова Т. А., Герман А. В. 2021. Состав лейкоцитов леща Саратовского водохранилища // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 2. С. 44–51. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2102-04>
- Суворова Т. А., Герман А. В., Микряков Д. В. 2023. Процентное содержание лейкоцитов периферической крови, головной почки и селезёнки леща *Abramis brama* (Cyprinidae) водохранилищ средней Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 2. С. 239–243. <https://doi.org/10.31857/S0042875223010174>
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 427 с.
- Юрченко В. В. 2019. Активность этоксирезорфин-О-деэтилазы рыб как показатель загрязнения водной среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пенза: ПГУ, 22 с.
- Яхненко В. М., Клименков И. В. 2009. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и прибрежья озера Байкал // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 46–54.
- Havixbeck J. J., Barreda D. R. 2015. Neutrophil development, migration, and function in teleost fish // Biology. V. 4. № 4. P. 715–734. <https://doi.org/10.3390/biology4040715>
- Lapirova T. B., Zabolotkina E. A. 2018. Effect of trypanosomiasis on hematologic characteristics of bream (*Abramis brama*) // Regul. Mech. Biosyst. V. 9. № 3. P. 309–314. <https://doi.org/10.15421/021845>
- Parish N., Wrathmell A., Hart S., Harris J. 1986. The leucocytes of the elasmobranch *Scyliorhinus canicula* L.—a morphological study // J. Fish Biol. V. 28. № 5. P. 545–561. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05192.x>
- Scapigliati G. 2013. Functional aspects of fish lymphocytes // Dev. Comp. Immunol. V. 41. № 2. P. 200–208. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2013.05.012>