

ISSN 0042-8752

Том 65, Номер 2

Март–Апрель 2025



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



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



НАУКА

— 1727 —

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 65 № 2 2025 Март—Апрель

Основан в 1953 г.
Выходит 6 раз в год
ISSN: 0042-8752

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

А.О. Касумян (заместитель главного редактора),
М.В. Мина (заместитель главного редактора),
А.М. Орлов (заместитель главного редактора)

Редакционный совет:

Д.А. Астахов, А.Е. Бобырев,
Й. Вайценбок (Австрия), Ю.Ю. Дгебуадзе,
А.В. Долгов, М. Докер (Канада),
М.Р. Кларк (Новая Зеландия), Б. Коллетт (США),
А.Н. Котляр, К.В. Кузишин, Е.В. Микодина,
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек,
С.А. Мурзина, А.В. Недолужко,
Н.Н. Немова, Д.А. Павлов,
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов,
Й.Ш. Христиансен (Норвегия), В.П. Шунтов

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

Адрес редакции: 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

Телефон: 495-958-12-60

Статьи журнала “Вопросы ихтиологии” аннотируются и реферируются в РИНЦ,
Реферативном журнале ВИНИТИ и Russian Science Citation Index.

СОДЕРЖАНИЕ

Том 65, Номер 2, 2025

Рыбы семейства Melamphaidae над подводными горами центральной части
Атлантического океана

А. Н. Котляр 145

Достоверное обнаружение *Pleurogrammus azonus* (Hexagrammidae) у побережья Камчатки
с замечаниями о постоянстве его обитания на севере ареала

Ю. К. Курбанов, Р. Н. Новиков, С. А. Веселов, Р. Т. Овчеренко, О. В. Новикова 155

О поимках амурского плоскоголового жереха *Pseudaspius leptocephalus* (Leuciscidae), желтопёрой
собаки-рыбы *Takifugu xanthopterus* (Tetraodontidae) и большой корифены *Coryphaena hippurus*
(Coryphaenidae) в Сахалинском заливе (Охотское море) и у Юго-Западного Сахалина
(Татарский пролив, Японское море)

Ю. Н. Полтев, В. Г. Самарский 164

Сравнение результатов определения возраста по чешуе и отолитам у малоглазого макруруса
Coryphaenoides pectoralis (Macrouridae) из Охотского моря

О. З. Бадаев, А. И. Алфёров, И. С. Черниенко, А. О. Ерулина 172

Развитие личинок толстошипного маслюка *Pholis crassispina* (Pholidae) из вод залива
Петра Великого, Японское море

А. А. Баланов, М. О. Ростовцева 183

Изменения возраста, размеров и темпа роста анадырской кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae)
в условиях глобального потепления

А. В. Шестаков, С. И. Грунин 193

Динамика численности и биологических показателей европейского хариуса *Thymallus thymallus*
(Salmonidae: Thymallinae) тиманского водотока по данным многолетних наблюдений

Э. И. Бознак, А. Б. Захаров 206

Заражённость молоди щуки *Esox lucius* (Esocidae) макропаразитами на разных участках
речного континуума

А. Е. Жохов, В. Н. Михеев 217

Вкусовые ответы карповых рыб (Cyprinidae) на карбоновые кислоты. 1. Вкусовые предпочтения

А. О. Касумян, Е. С. Михайлова 227

Миноги (Petromyzonti) и лучепёрые рыбы (Actinopterygii) в изданиях Красной книги
России 1983–2021 гг.

Д. С. Павлов, Н. И. Шилин

241

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О находке нового для фауны России вида стихеевых рыб (Stichaeidae) — павлиньей мохоголовой
собачки *Chirolophis nugator* — в приливно-отливной зоне острова Беринга (Командорские острова)

А. М. Токранов, М. С. Вакуров

257

УДК. 597.5 Melamphaidae

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА MELAMPHAIDAE НАД ПОДВОДНЫМИ ГОРАМИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

© 2025 г. А. Н. Котляр^{1, *}

¹Институт океанологии РАН — ИО РАН, Москва Россия

*E-mail: kotlyar@ocean.ru

Поступила в редакцию 09.02.2024 г.

После доработки 21.02.2024 г.

Принята к публикации 22.02.2024 г.

Представлены сведения о поимках рыб семейства Melamphaidae над подводными горами центральной части Атлантического океана, главным образом над Срединно-Атлантическим хребтом. Материал собран в экспедициях на научных судах “Академик Сергей Вавилов” (рейс 43, 2016 г.), “Профессор Логачёв” (рейс 39, 2018 г.) и “Академик Мстислав Келдыш” (рейс 87, 2021–2022 гг.). Приведена морфометрия рыб 12 видов, относящихся к родам *Melamphaes*, *Poromitra*, *Scopeloberyx*, *Scopelogadus*, указаны особенности окраски фиксированных особей, описано распространение в Мировом океане. Для нескольких видов отмечены поимки, далеко отстоящие от ранее известных мест обитания.

Ключевые слова: меламфаевые, Melamphaidae, *Melamphaes leprus*, *Melamphaes inconspicuus*, *Melamphaes lentiginosus*, *Poromitra*, *Scopeloberyx*, *Scopelogadus*, Атлантический океан, Срединно-Атлантический хребет.

DOI: 10.31857/S0042875225020013, EDN: CUKNUM

Глубоководная пелагическая ихтиофауна по степени изученности заметно уступает прибрежным рыбам. Ряд таксономических групп (Gonostomatidae, Stomiidae, Myctophidae и другие) более или менее изучены, однако материалы регулярно дополняются описаниями новых для науки видов, сведениями по их биологии, уточнением ареалов. К таким рыбам относятся и меламфаевые (Melamphaidae). Информацию по их систематике и распространению в Атлантическом океане можно найти в целом ряде обобщающих работ (Ebeling, 1962; Ebeling, Weed, 1963, 1973; Котляр, 2004а, 2005, 2010, 2011, 2015а, 2015б, 2016а, 2016б, 2020; данные Кина¹).

Настоящая статья представляет собой результат обработки небольшой коллекции рыб, собранной в экспедициях ИО РАН в центральную часть Атлантического океана на трёх науч-

ных судах: “Академик Сергей Вавилов” (АСВ), рейс 43, 2016 г.; “Профессор Логачёв” (ПЛ), рейс 39, 2018 г.; “Академик Мстислав Келдыш” (АМК), рейс 87, 2021–2022 гг. Цель работы — представить аннотированный список видов Melamphaidae, причём некоторых довольно редких, пойманных в последние годы в центральной части Атлантического океана, главным образом над Срединно-Атлантическим хребтом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Станции, на которых был собран материал, и условия тралений приведены в таблице. Коллекторы — сотрудники ИО РАН: на АСВ и ПЛ — С.Г. Кобылянский и А.В. Мишин, на АМК — А.В. Мишин. Места поимок отдельных видов меламфаевых показаны на рис. 1. Траления проводили незамыкающимся разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева, оснащённым двойным мешком длиной 25 м, площадью устья 6 м².

¹ Keene M.J. 1987. Systematics and distribution of the deep-sea fish family Melamphaidae in Atlantic Ocean: Unpublished PhD dissertation. Kingston: Univ. Rhode Island, 375 p.

Список станций, на которых был собран материал, и условия тралений научными судами в центральной части Атлантического океана

Номер станции	Дата	Координаты		Время лова	Глубина места, м	Горизонт лова, м
		с.ш.*	з.д.			
“Академик Сергей Вавилов”						
2618	13.10.2016	30°08′	32°11′	02:02–03:30	—	700–0
2624	15.10.2016	26°32′	33°56′	00:04–01:36	5004	700–0
2649-1	22.10.2016	10°46′	41°05′	03:15–04:20	—	700–0
2656	24.10.2016	08°15′	38°25′	01:12–01:43	3846	200–0
2657	24.10.2016	08°13′	38°24′	02:00–03:35	3257	700–0
2675	27–28.10.2016	00°01′	36°01′	22:49–00:47	4514	700–0
“Профессор Логачёв”						
39L182rt	27.02.2018	14°37′	44°56′	02:55–05:45	3080	1500–0
39L196rt	03–04.03.2018	14°35′	44°57′	22:08–01:44	3312	2500–0
39L213rt	07.03.2018	14°42′	44°56′	21:51–23:00	3031	700–0
39L215rt	08.03.2018	14°42′	45°42′	00:30–03:09	4060	1500–0
39L227rt	12.03.2018	15°49′	46°40′	00:07–01:22	4138	700–0
39L234rt	15.03.2018	16°13′	46°42′	01:52–04:25	3127	1500–0
“Академик Мстислав Келдыш”						
7277	22.12.2021	24°03′	20°39′	05:03–05:53	3900	1440–0
7416	03.03.2022	26°34′	24°22′	23:43–03:15	4700	1860–0

Примечание. * Для станций 2675 и 7416 указана ю.ш.; “—” — нет данных.

В работе приняты следующие обозначения морфометрических признаков: *SL* — стандартная длина тела рыбы, *c* — длина головы, *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *po* — заглазничное расстояние, *ch* — высота головы, *io* — ширина межглазничного промежутка, *hf* — высота лба; *lmx*, *lmd* — длина верхней и нижней челюстей; *hl* — ширина подглазничной кости, *H* — наибольшая высота тела; *h*, *lpc* — соответственно высота и длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aV*, *aA* — антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния; *PV₁* — пектоцентрально-вентральное расстояние по прямой между нижним краем грудного плавника и началом брюшного плавника, *PV₂* — пектоцентрально-вентральное расстояние по горизонтали между вертикалями нижнего края основания грудного плавника и начала брюшного плавника, *VA* — вентроанальное расстояние; *ID*, *IA* — длина оснований спинного и анального плавников; *IP*, *IV* — длина грудного и брюшного плавников; *lsp.br.* — длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге; *pD₁*, *pA₁* — постдорсальное и постаналь-

ное расстояния от начала соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника; *pD₂*, *pA₂* — постдорсальное и постанальное расстояния от конца соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника; *D*, *A*, *P*, *V* — число лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *sp.br.₁*, *sp.br.₂*, *sp.br.₃* — число жаберных тычинок на 1-й, 2-й и 3-й жаберных дугах (число тычинок на верхней половине + угловая тычинка + число тычинок на нижней половине); *sp.br.₄* — число жаберных тычинок на 4-й жаберной дуге (число тычинок на верхней половине + число тычинок на нижней половине), *fil.p.* — число лепестков ложножабры, *squ₁* — число поперечных рядов чешуй от затылка до начала хвостового плавника, *squ₂* — число поперечных рядов чешуй от заднего края задневисочной кости (posttemporale) до начала хвостового плавника, *s* — число чешуй в косом ряду от начала *D* в направлении *A*, *pr.sq.* — число преддорсальных чешуй, *vert.* — число позвонков (туловищные + хвостовые, включая уростиль), *pc* — число пилорических придатков. При подсчёте жаберных тычинок

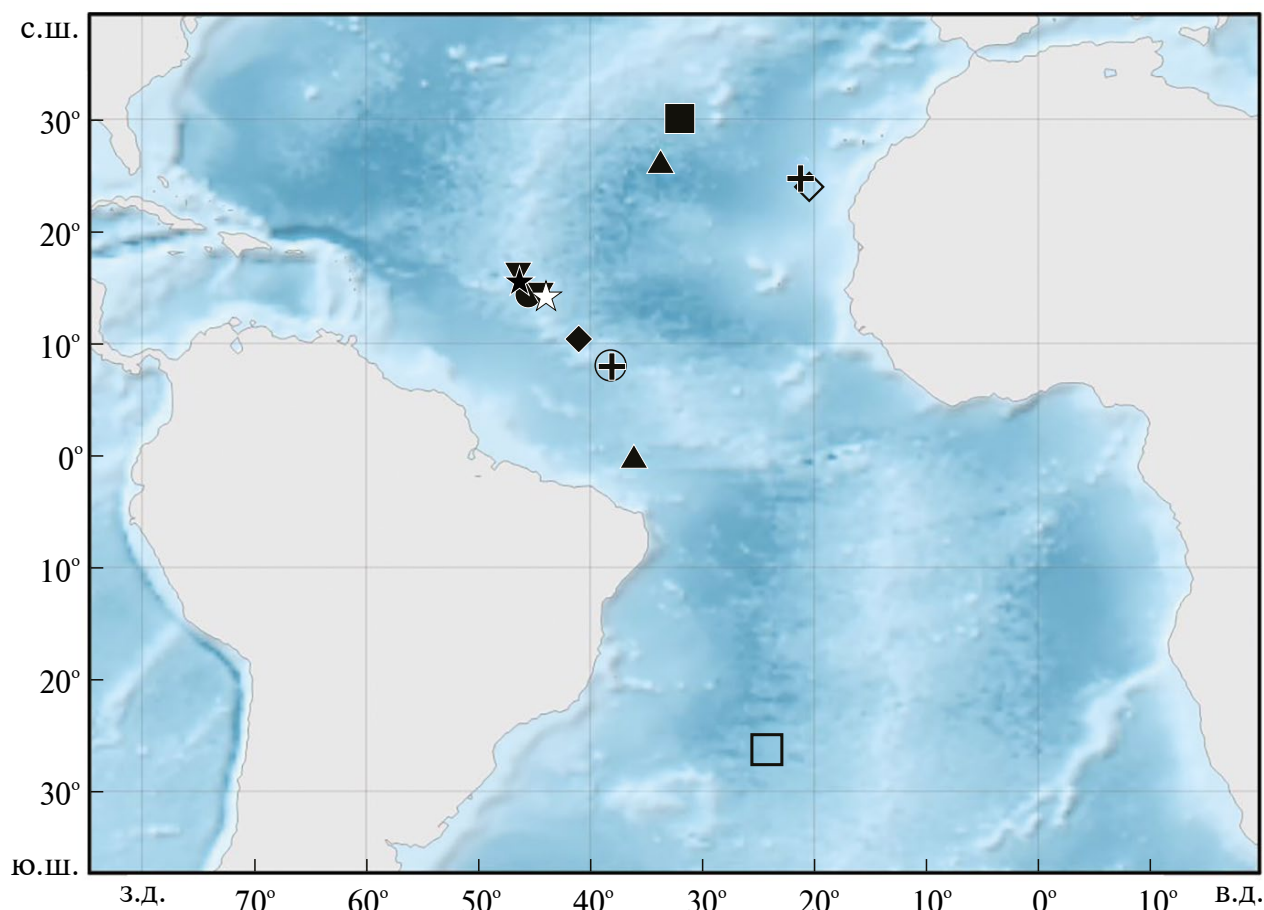


Рис. 1. Места поимок Melamphaidae: (●) — *Melamphaes leprus*, (○) — *M. polylepis*, (■) — *M. inconspicuus*, (□) — *M. lentiginosus*, (▲) — *M. pumilus*, (△) — *M. typhlops*, (◇) — *Poromitra megalops*, (◆) — *P. macrophthalma*, (▼) — *Scopeloberyx robustus*, (+) — *S. opisthopterus*, (☆) — *Scopeloberyx* sp., (★) — *Scopelogadus mizolepis*.

учитывали все тычинки, включая рудиментарные. Чешуя у Melamphaidae легкооппадающая и обычно отсутствует, поэтому подсчитывали чешуйные карманы.

Всех собранных рыб зафиксировали в 70%-ном растворе этанола. В тексте указана окраска только фиксированных рыб.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Melamphaes leprus Ebeling, 1962 (рис. 2)

ПЛ, станция 39L215rt, 1 экз. SL 17.5 мм.

Счётные признаки: D III 14, A I 8, P 15, VI 7, $sp.br.$ 5 + 1 + 14 = 20, $sp.br._4$ 3 + 10 = 13, $fil.p.$ 4, squ_1 33, squ_2 29, s 8, $vert.$ 12 + 16 = 28, pc 8. Анальный плавник начинается под вертикалью 3-го луча D от его конца.

Некоторые измерения, в % SL: c 34.9, ao 9.1, o 6.3, po 20.0, ch 26.0, io 14.0, hf 4.6, lmx 18.6, lmd 22.0, hl 4.3, $l\ sp.br.$ 8.3, H 25.7, h 10.0, lpc 24.9, aD 43.4, aP 40.0, aV 39.4, aA 62.9, PV_1 3.4, PV_2 2.0, VA 24.6, ID 30.0, IP 27.1, IV 26.3, IA 11.1, pD_1 61.7, pD_2 32.0, pA_1 35.4, pA_2 25.1; в % c : ao 26.2, o 18.0, po 57.4, ch 74.6, io 40.2, hf 13.1, lmx 53.3, lmd 63.1, hl 12.3, $l\ sp.br.$ 23.8.

Окраска малька светло-коричневая, голова коричневая, все плавники светлые, есть мелкий точечный пигмент на лобной части головы и брюшных плавниках. Тёмные полосы расположены вдоль спины, бока, нижней части тела (особенно на хвостовом стебле), в основании хвостового плавника тёмное пятно. Окраска исследованного экземпляра довольно схожа с таковой малька SL 19.5 мм, показанной на рисунке в работе Кина и Тиге (Keene, Tighe, 1984. P. 289. Fig. 207E).

По диагностическим признакам изученный экземпляр хорошо соответствует описанию вида

(a)



(б)



Рис. 2. *Melamphaes leprus* SL 17.5 мм: а — внешний вид, б — рентгенограмма.

(Ebeling, 1962). Однако у него впервые отмечено 12 позвонков в туловищном отделе позвоночника. Ранее были известны рыбы только с 11 туловищными позвонками (Ebeling, 1962; Котляр, 2011; Afonso et al., 2021; данные Кина¹).

У взрослых *M. leprus* брюшные плавники располагаются за вертикалью заднего края основания грудного плавника. У молодых рыб эти плавники могут находиться как перед, так и под этой вертикалью (Ebeling, 1962). У исследованного экземпляра они расположены немного впереди этой вертикали.

При первоописании вид был известен только по поймам в тропической Восточной Атлантике между 11° с.ш. и 04° ю.ш. (Ebeling, 1962). Впоследствии Кин¹ на новом материале раздвинул эти границы до 17° с.ш. — 13° ю.ш. и 29° з.д. — 11° в.д. Афонсо с соавторами (Afonso et al., 2021) сообщили о поимке *M. leprus* SL 90 мм в бразильских водах в районе архипелага Фернанду-де-Норонья (Fernando de Noronha) —

03°19'59.1" ю.ш. 32°24'42.1" з.д. Изученный экз. был выловлен немного севернее известных мест поимок и заметно западнее (~ 45° з.д.).

Melamphaes polylepis Ebeling, 1962

АСВ, станция 2657, 1 экз. SL 30.0 мм.

Счётные признаки: *D* III 14, *A* I 8, *P* 15, *V* I 7, *sp.br.* 6 + 1 + 15 = 22, *sp.br.*₄ 4 + 10 = 14, *fil.p.* 4, *squ*₁ 37, *squ*₂ 33, *s* 10, *pr.sq.* 8, *vert.* 11 + 18 = 29. Анальный плавник начинается под вертикалью 3-го луча *D* от его конца.

На гемальном отростке 1-го хвостового плавника имеются два направленных вниз и в стороны шипа. Верхняя челюсть протягивается до вертикали заднего края глаза.

Некоторые измерения, в % SL: *c* 35.3, *ao* 6.7, *o* 6.0, *po* 21.7, *ch* 24.0, *io* 10.0, *hf* 3.7, *lmx* 15.3, *lmd* 18.3, *hl* 4.3, *l sp.br.* 6.8, *H* 25.0, *h* 9.7, *lpc* 26.0, *aD* 42.7, *aP* 36.3, *aV* 38.7, *aA* 61.7, *PV*₁ 4.0, *PV*₂ 0, *VA* 24.3, *ID* 27.0, *IP* 25.7, *IV* 19.3, *IA* 11.0, *pD*₁ 60.0, *pD*₂ 34.0, *pA*₁ 37.7, *pA*₂ 27.7; в % *c*: *ao* 18.9, *o* 17.0,

(a)



(б)

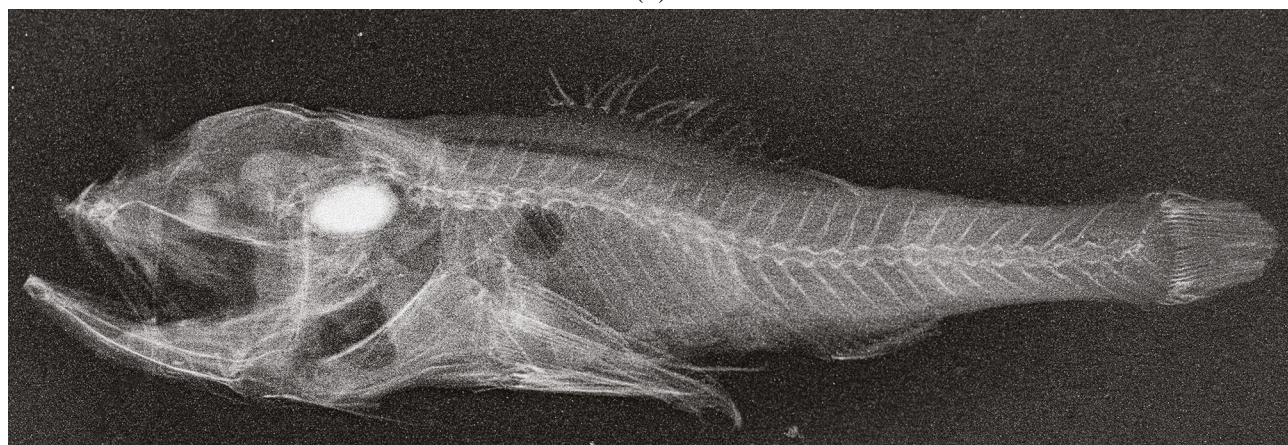


Рис. 3. *Melamphaes inconspicuus* SL 21.0 мм: а — внешний вид, б — рентгенограмма.

po 61.3, *ch* 67.9, *io* 28.3, *hf* 10.4, *lmx* 43.4, *lmd* 51.9, *hl* 12.3, *l sp.br.* 19.3.

Окраска рыбы коричневая, голова более тёмная, чёрная на предкрышке и крышке. Плавники светлые. На лучах всех плавников имеются мелкие чёрные пигментные точки. По-видимому, эта особенность окраски характерна только для мелких неполовозрелых рыб.

Melamphaes polylepis обитает в тропических водах Атлантического, Индийского и западной части Индийского океанов (Ebeling, 1962; Котляр, 2011).

***Melamphaes inconspicuus* Kotlyar, 2015**
(рис. 3)

АСВ, станция 2618, 1 экз. SL 21.0 мм.

Счётные признаки: *D* III 15, *A* I 8, *P* 15, *V* I 7, *sp.br.* 5 + 1 + 13 = 19, *sp.br.*₄ 5 + 10 = 15, *fil.p.* 5, *squ*₁ 34, *squ*₂ 29, *s* 8, *pr.sq.* 8, *vert.* 12 + 15 = 27.

Анальный плавник начинается под вертикалью между 1-м и 2-м лучами *D* от его конца.

Верхняя челюсть слегка не доходит до вертикали заднего края глаза.

Некоторые измерения, в % SL: *c* 33.3, *ao* 6.7, *o* 6.2, *po* 21.4, *ch* 25.7, *io* 9.5, *hf* 4.8, *lmx* 16.7, *lmd* 19.0, *hl* 4.8, *l sp.br.* 6.0, *H* 23.8, *h* 8.6, *lpc* 21.4, *aD* 42.4, *aP* 38.1, *aV* 40.5, *aA* 65.7, *PV*₁ 3.3, *PV*₂ 0, *VA* 27.1, *ID* 26.7, *IP* 30.0, *IV* 27.6, *IA* 9.5, *pD*₁ 57.1, *pD*₂ 31.0, *pA*₁ 31.9, *pA*₂ 22.4; в % *c*: *ao* 20.0, *o* 18.6, *po* 64.3, *ch* 77.1, *io* 28.6, *hf* 14.3, *lmx* 50.0, *lmd* 57.1, *hl* 14.3, *l sp.br.* 17.3.

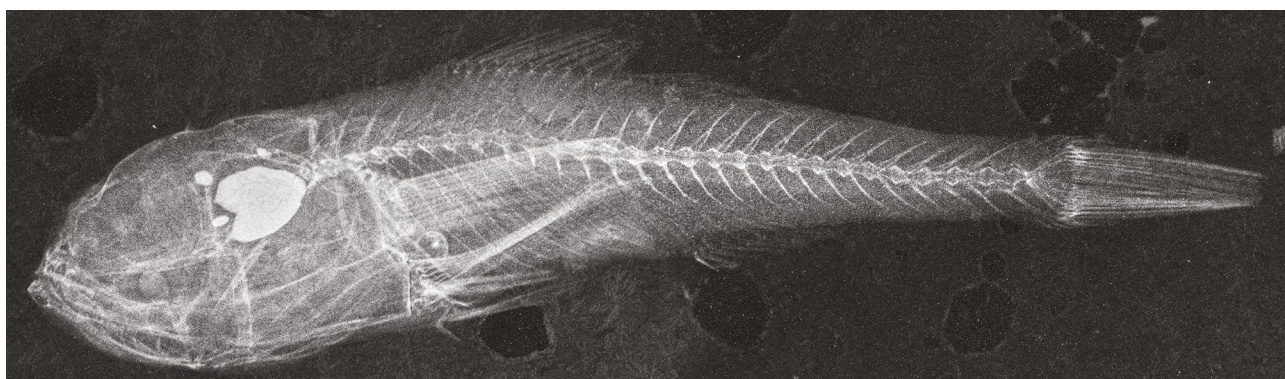
Окраска рыбы однотонная, коричневая, включая голову, все плавники светлые.

Первоописание *M. inconspicuus* было выполнено по небольшой серии рыб из тропических вод Северной Атлантики (Котляр, 2015a). Кин в диссертации¹ описал новый вид из Атлантического океана, названный им *M. indicoides* (нева-

(a)



(б)



(B)



(г)



Рис. 4. *Melamphaes lentiginosus*: а, б — SL 14.0 мм; в, г — SL 22.0 мм; а, в — внешний вид; б, г — рентгенограмма.

лидное название, так как, к сожалению, работа не была опубликована). Признаки *M. indicoides* хорошо совпадают с *M. inconspicuus*, в связи с чем я считаю, что *M. indicoides* в случае опубликования работы Кина стал бы младшим синонимом *M. inconspicuus*. Поимки *M. indicoides* приходились на тропическую часть Атлантического океана между 35° с.ш. и 24° ю.ш. Изученный экземпляр *M. inconspicuus* пойман над Срединно-Атлантическим хребтом к югу от Азорских о-вов.

***Melamphaes lentiginosus* Kotlyar, 2015**
(рис. 4)

АМК, станция 7416, 6 экз. *SL* 10.5–22.0 мм.

Счётные признаки (в скобках — средние значения): *D* III 14–16 (14.5), *A* I 8, *P* 14, *V* I 7, *sp.br.* (3–5) + 1 + (10–12) = 14–17 (3.4 + 1 + 11.2 = 15.6), *sp.br.*₄ 3 + (8–9) = 11–12 (3 + 8.8 = 11.8), *fil.p.* 3 (по 3 экз.), *squ*₁ 33–35 (34.2), *squ*₂ 29–31 (30.0), *s* 10–11 (10.4), *pr.sq.* 7–11 (8.3), *vert.* 12 + 16 = 28. Анальный плавник начинается под вертикалью 4–6-го (4.5) луча *D* от его конца. Брюшной плавник начинается под (у 3 экз.) или за вертикалью заднего края основания грудного плавника.

Некоторые измерения, в % *SL*: *c* 34.1–38.1 (35.4), *ao* 6.8–9.5 (8.3), *o* 5.2–8.6 (6.6), *po* 20.0–21.4 (21.0), *ch* 23.1–26.2 (25.0), *io* 10.8–14.3 (12.7), *hf* 3.8–5.8 (4.8), *lmx* 15.4–19.0 (16.9), *lmd* 19.1–20.5 (19.9), *hl* 4.8–6.2 (5.6), *l sp.br.* 4.6–6.8 (5.8), *H* 25.2–26.7 (25.8), *h* 8.6–10.1 (9.3), *lpc* 23.2–28.6 (27.0), *aD* 42.7–46.2 (43.7), *aP* 36.8–40.5 (38.4), *aV* 37.9–43.2 (40.0), *aA* 59.5–68.2 (64.0), *PV*₁ 2.3–5.9 (4.3), *PV*₂ 0–1.8 (1.0 по 3 экз.), *VA* 21.4–27.7 (24.9), *ID* 28.6–30.0 (29.3), *IP* 26.2–33.3 (30.9), *IV* 17.1–20.5 (19.0), *IA* 11.4–12.9 (12.0), *pD*₁ 60.0–68.2 (62.8), *pD*₂ 30.5–38.6 (33.3), *pA*₁ 33.9–41.4 (37.8), *pA*₂ 24.2–33.3 (28.2); в % *c*: *ao* 19.5–26.7 (23.4), *o* 14.8–22.7 (18.6), *po* 52.5–62.5 (59.6), *ch* 66.4–73.3 (70.7), *io* 31.0–41.7 (36.1), *hf* 10.0–16.9 (13.6), *lmx* 44.2–53.3 (47.8), *lmd* 52.5–59.4 (56.1), *hl* 12.5–17.7 (15.9), *l sp.br.* 13.6–19.5 (16.5).

Окраска коричневая, голова более тёмная; на теле, где опала чешуя, желтоватая. Плавники светлые, с серым оттенком, особенно на хвостовом плавнике. У мелких рыб (*SL* 10.5–17.3 мм) (рис. 4а) на передней части головы, челюстях, спинном, грудных и брюшных плавниках много мелких чёрных точечных пигментных пятен. У более крупного экземпляра (*SL* 22.0 мм) (рис. 4в) такие точечные пигментные пятна

сохраняются на спинном и грудном (ближе к основанию) плавниках.

Экземпляр *SL* 22.0 мм — наиболее крупный из пойманных к настоящему времени.

M. lentiginosus был известен по поимкам в южной половине Атлантического океана над Срединно-Атлантическим хребтом и вблизи южной оконечности Китового хребта между 15° и 26° ю.ш. (Котляр, 2015б). В западном направлении он отмечался до 13° з.д. Настоящая поимка осуществлена значительно западнее (~ 24° з.д.) над Срединно-Атлантическим хребтом в районе канала Вима.

***Melamphaes pumilus* Ebeling, 1962**

АСВ, станция 2675, 2 экз. *SL* 12.0 и 13.9 мм.

Счётные признаки: *D* III 13, *A* I 7–8, *P* 14–15, *V* I 7, *sp.br.* 3 + 1 + 12 = 16, *sp.br.*₄ 3 + (8–9) = 11–12, *squ*₁ 33, *squ*₂ 29, *s* 7–8, *pr.sq.* 7–8, *vert.* 12 + 15 = 27. Анальный плавник начинается под вертикалью 4-го луча *D* от его конца.

Некоторые измерения (12.0/13.9 мм), в % *SL*: *c* 37.5/36.7, *ao* 10.4/9.4, *o* 5.4/4.7, *po* 22.1/19.8, *ch* 27.5/28.8, *io* 11.3/12.6, *hf* 7.9/8.3, *lmx* 19.2/18.7, *lmd* 20.8/20.1, *hl* 6.3/6.9, *l sp.br.* 5.4/6.8, *H* 28.3/28.8, *h* 9.2/9.0, *lpc* 27.1/25.9, *aD* 39.6/44.6, *aP* 38.3/38.1, *aV* 39.2/40.3, *aA* 58.3/61.3, *PV*₁ 3.8/2.9, *PV*₂ 0/0, *VA* 21.7/23.7, *ID* 32.1/30.6, *IP* 31.3/28.8, *IV* 14.6+/18.0+, *IA* 11.7/12.6, *pD*₁ 65.8/65.8, *pD*₂ 33.3/31.7, *pA*₁ 37.5/41.4, *pA*₂ 27.9/28.1; в % *c*: *ao* 27.8/25.5, *o* 14.4/12.7, *po* 58.9/53.9, *ch* 73.3/78.4, *io* 30.0/34.3, *hf* 21.1/22.5, *lmx* 51.1/51.0, *lmd* 55.6/54.9, *hl* 16.7/18.6, *l sp.br.* 14.4/18.6.

Окраска рыб светло-коричневая, голова слегка темнее остального тела, все плавники светлые. Нет чёрных точечных пигментных пятен на голове, теле и плавниках.

Тропическо-субтропический атлантический вид. Известен по поимкам между 45° и 13° с.ш. (Ebeling, 1962; Keene et al., 1987; Котляр, 2016б; данные Кина¹). Встречается в основном в центральной и западной частях океана, самые восточные поимки известны до 28° з.д. (Котляр, 2016б). Настоящее обнаружение — самое южное, почти на экваторе.

***Melamphaes typhlops* (Lowe, 1843)**

АСВ, станция 2624, 4 экз. *SL* 9.3–12.7 мм; ПЛ, станция 39L196rt, 1 экз. *SL* 58.5 мм.

Лучшую сохранность имеет наибольший экземпляр (*SL* 58.5 мм). Ниже приведено его описание.

Счётные признаки: *D* III 14, *A* I 8, *P* 15, *V* I 7, *sp.br.* 2 + 1 + 11 = 14, *sp.br.*₄ 2 + 8 = 10, *squ*₁ 30, *squ*₂ 26, *s* 8, *pr.sq.* 7. Анальный плавник начинается за вертикалью последнего луча спинного плавника. В подглазничном сейсмо-сенсорном канале над задним концом верхней челюсти одна пора, внутри угла щеки три поры; на предкрышке (выше угла кости) в предкрышечно-нижнечелюстном сейсмическом канале 2 + 3 + 3 + 3 поры.

Некоторые измерения, в % *SL*: *c* 35.0, *ao* 6.8, *o* 5.0, *po* 22.2, *ch* 25.3, *io* 13.7, *hf* 4.3, *lmx* 15.9, *lmd* 19.0, *hl* 4.4, *l sp.br.* 3.6, *H* 28.5, *h* 8.9, *lpc* 18.8, *aD* 42.7, *aP* 35.9, *aV* 39.3, *aA* 70.1, *PV*₁ 2.9, *PV*₂ 1.0, *VA* 36.8, *ID* 29.9, *IP* 27.4, *IV* 21.4, *IA* 8.0, *pD*₁ 62.4, *pD*₂ 34.2, *pA*₁ 25.6, *pA*₂ 19.7; в % *c*: *ao* 19.5, *o* 14.1, *po* 63.4, *ch* 72.2, *io* 39.0, *hf* 12.2, *lmx* 45.4, *lmd* 54.1, *hl* 14.7, *l sp.br.* 10.2.

Окраска рыбы однотонная, тёмно-коричневая, все плавники светлые.

Исследованные экземпляры хорошо соответствуют имеющимся описаниям этого вида (Ebeling, 1962; Ebeling, Weed, 1973; Котляр, 2016а; данные Кина¹). Рыбы пойманы в тропической части Атлантического океана над Срединно-Атлантическим хребтом.

M. typhlops — эндемик Атлантического океана. Встречается от экваториальных до субтропических вод примерно между 45° с.ш. (Котляр, 2016а) и 28° ю.ш. (данные Кина¹).

Poromitra megalops (Lütken, 1877)

АМК, станция 7277, 1 экз. *SL* 20.0 мм.

Счётные признаки: *D* III 11, *A* I 8, *P* 13, *V* I 7, *sp.br.* 8 + 1 + 18 = 27, *sp.br.*₄ 5 + 12 = 17, *fil.p.* 4, *squ*₁ 34, *squ*₂ 29, *s* 9, *pr.sq.* 8. Анальный плавник начинается под вертикалью 4-го луча *D* от его конца. На верхнем крае гребня *frontale* 12 шипиков, на нижнем и заднем краях *operculum* по пять шипиков, на верхнем (заднем) крае *operculum* 10 шипиков, на *interoperculum* пять шипиков, на внешнем крае *suboperculum* три шипика.

Некоторые измерения, в % *SL*: *c* 36.3, *ao* 5.0, *o* 12.5, *po* 18.0, *ch* 25.0, *io* 10.8, *hf* 1.5, *lmx* 16.3, *lmd* 21.3, *hl* 2.8, *l sp.br.* 6.4, *H* 25.0, *h* 8.0, *lpc* 32.5, *aD* 46.0, *aP* 37.5, *aV* 33.5, *aA* 55.0, *PV*₁ 6.8, *PV*₂ 6.3, *VA* 23.0, *ID* 22.5, *IP* 22.5, *IV* 26.3, *IA* 9.3, *pD*₁ 57.5, *pD*₂ 35.0, *pA*₁ 40.0, *pA*₂ 32.0; в % *c*: *ao* 13.8, *o* 34.5,

po 49.7, *ch* 69.0, *io* 29.7, *hf* 4.1, *lmx* 44.8, *lmd* 58.6, *hl* 7.6, *l sp.br.* 17.7.

Окраска рыбы серо-коричневая, голова более тёмная, плавники светлые.

По диагностическим признакам этот экземпляр хорошо совпадает с уже имеющимися описаниями вида (Ebeling, Weed, 1973; Котляр, 2010).

Изученный экземпляр пойман в Восточной Атлантике в районе подводной горы Тропик. *P. megalops* обитает в Атлантическом океане, где зарегистрирован от 58° с.ш. (Котляр, 2010) до 36° ю.ш. (данные Кина¹).

Poromitra macrophthalma (Gilchrist, 1903)

АСВ, станция 2649-1, 1 экз. *SL* 31.5 мм.

Описанию этого экземпляра посвящена отдельная публикация (Котляр, 2022). Это единственная поимка *P. macrophthalma* в Атлантическом океане. Вид обитает в тропическо-субтропических водах Индийского, западной и центральной частях Тихого океанов (Котляр, 2010).

Scopeloberyx robustus (Günther, 1887)

ПЛ, станция 39L182rt, 1 экз. *SL* 17.5 мм; станция 39L234rt, 1 экз. *SL* 28.0 мм.

Счётные признаки: *D* III 12, *A* I 8, *P* 14, *V* I 7, *sp.br.* 5 + 1 + (14–15) = 20–21, *sp.br.*₄ (3–5) + 9 = 12–14, *fil.p.* 2 (по 1 экз.), *pr.sq.* 8. Анальный плавник начинается под вертикалью 4-го луча *D* от его конца.

Некоторые измерения (17.5/28.0 мм), в % *SL*: *c* 42.3/36.8, *ao* 10.2/9.3, *o* 6.3/5.4, *po* 25.7/21.8, *ch* 26.2/23.9, *io* 9.7/9.6, *hf* 5.1/4.6, *lmx* 21.7/18.6, *lmd* 26.2/21.8, *hl* 4.5/4.6, *l sp.br.* 8.0/7.1, *H* 25.7/23.9, *h* 9.1/8.2, *lpc* 23.4/23.2, *aD* 52.6/46.4, *aP* 44.6/37.5, *aV* 48.0/43.6, *aA* 69.8/62.9, *PV*₁ 3.7/7.1, *PV*₂ 2.0/2.1, *VA* 23.4/21.4, *ID* 21.7/20.7, *IP* 28.5/—, *IV* 17.1/—, *IA* 7.4/7.5, *pD*₁ 46.3/46.7, *pD*₂ 26.9/28.6, *pA*₁ 31.4/32.1, *pA*₂ 22.9/25.0; в % *c*: *ao* 24.3/25.2, *o* 14.8/12.5, *po* 60.8/59.2, *ch* 62.2/65.0, *io* 23.0/26.2, *hf* 12.2/12.6, *lmx* 51.3/50.5, *lmd* 62.2/59.2, *hl* 10.8/12.6, *l sp.br.* 18.9/19.4.

Длина жаберного лепестка, расположенного напротив угловой тычинки 1-й жаберной дуги, составляет 7.1/15.0% длины угловой тычинки.

Окраска рыб светло-коричневая, голова тёмно-коричневая, плавники светлые.

Долгое время в синонимиику *S. robustus* сводили до пяти видов рода *Scopeloberyx* (Ebeling, Weed, 1973), валидность которых впоследствии была подтверждена (Котляр, 2004а, 2004б). За годы до ревизии видов этого рода появилось много работ, в которых указывали *S. robustus*, причём часто без приведения каких-либо диагностических характеристик. Вызывает сомнения корректность идентификации *S. robustus* в этих публикациях, поскольку тогда получается, что вид является космополитом. В целом можно констатировать, что вид обитает в тропических и субтропических водах Атлантического, Индийского и западной части Тихого океанов (Котляр, 2004а).

Scopeloberyx opisthopterus (Parr, 1933)

АСВ, станция 2656, 1 экз. *SL* 22.0 мм (повреждён); АМК, станция 7277, 2 экз. *SL* 26.5 и ~ 23.0 мм (повреждён). Рыбы пойманы в центральной части Атлантического океана над Срединно-Атлантическим хребтом (САХ) и в районе горы Тропик (Восточная Атлантика).

Счётные признаки (САХ/Тропик): $D_{II} 10, A_{I} 7, P_{13/14}, VI 8/17, sp.br. 3 + 1 + 11 = 15, sp.br. 4 3 + 8 = 11/3 + 9 = 12, squ_1 33/32, squ_2 29/28, s 11, pr.sq. 10/12, vert. 10 + 16 = 26/-$. Анальный плавник начинается под вертикалью 3-го луча *D* от его конца.

Некоторые измерения экз. *SL* 26.5 мм, в % *SL*: *c* 32.1, *ao* 9.4, *o* 3.0, *po* 19.2, *ch* 22.6, *io* 8.3, *hf* 3.8, *lmx* 17.4, *lmd* 20.0, *hl* 6.0, *l sp.br.* 6.2, *H* 21.1, *h* 8.3, *lpc* 30.2, *aD* 46.0, *aP* 32.1, *aV* 41.5, *aA* 60.4, *PV_1* 9.8, *PV_2* 8.4, *VA* 20.3, *ID* 20.8, *IP* обломан, *IV* обломан, *IA* 7.5, *pD_1* 56.6, *pD_2* 35.8, *pA_1* 37.7, *pA_2* 30.1; в % *c*: *ao* 29.5, *o* 9.4, *po* 60.0, *ch* 70.6, *io* 25.9, *hf* 11.8, *lmx* 54.1, *lmd* 62.4, *hl* 18.8, *l sp.br.* 19.4.

S. opisthopterus вместе с *S. microlepis* образуют группу рода *Scopeloberyx*, у которых пектоven-тральное расстояние (*PV_2*) больше 5% *SL*.

Окраска: тело довольно светлое (чешуя утеряна), голова чёрная; спинной, грудные и брюшные плавники светлые; брюшной и хвостовой серые.

P. opisthopterus обитает в тропическо-субтропических водах всех океанов (Котляр, 2005).

Scopeloberyx sp.

ПЛ, станция 39L213rt, 2 экз. *SL* 13.8–18.8 мм.

Описание этого нового для науки вида находится в печати.

Scopelogadus mizolepis (Günther, 1878)

ПЛ, станция 39L227rt, 1 экз. *SL* 27.0 мм.

Счётные признаки: $D_{II} 11, A_{I} 9, P_{14}, VI 7, sp.br. 7 + 1 + 14 = 22, sp.br. 2 5 + 1 + 14 = 20, sp.br. 3 2 + 1 + 13 = 16; sp.br. 4 5 + 10 = 15, fil.p. 4, squ_1 16, squ_2 13$. Анальный плавник начинается под вертикалью 5-го луча *D* от его конца.

Некоторые измерения, в % *SL*: *c* 41.1, *ao* 9.6, *o* 9.3, *po* 23.0, *ch* 27.0, *io* 14.8, *hf* 5.6, *lmx* 15.2, *lmd* 19.3, *hl* 6.7, *l sp.br.* 5.9, *H* 28.1, *h* 9.3, *lpc* 29.6, *aD* 53.0, *aP* 41.1, *aV* 38.9, *aA* 57.4, *PV_1* 5.6, *PV_2* 3.7, *VA* 20.0, *ID* 21.5, *IP* 31.9, *IV* обломан, *IA* 13.0, *pD_1* 55.6, *pD_2* 33.3, *pA_1* 43.0, *pA_2* 30.4; в % *c*: *ao* 23.4, *o* 22.5, *po* 55.9, *ch* 65.8, *io* 36.0, *hf* 13.5, *lmx* 36.9, *lmd* 46.8, *hl* 16.2, *l sp.br.* 14.4.

Длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки на 1-й жаберной дуге, составила 15.6% длины этой тычинки.

Окраска рыбы однотонно-коричневая, более тёмная на голове и границах чешуйных карманов, плавники светлые.

Этот вид широко распространён в тропической и субтропической зонах Атлантического, Индийского и западной части Тихого океанов. Весьма редок в юго-восточной части Тихого океана (Котляр, 2020).

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарен своим коллегам, С.Г. Кобылянскому и А.В. Мишину (ИО РАН), за собранные в экспедициях и переданные мне для исследования экземпляры рыб, за их рентгеносъёмку и фотографии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИО РАН (FMWE-2024-0022). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использованы экземпляры рыб из музейных коллекций. Разрешение на изучение подобного материала не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Котляр А.Н. 2004а. Ревизия рода *Scopeloberyx* (Melamphaidae). Часть 1. Многотычинковые виды группы *S. robustus* // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 5. С. 581–598.
- Котляр А.Н. 2004б. Ревизия рода *Scopeloberyx* (Melamphaidae). Часть 2. Малотычинковые виды группы *S. robustus* // Там же. Т. 44. № 6. С. 725–737.
- Котляр А.Н. 2005. Ревизия рода *Scopeloberyx* (Melamphaidae). Часть 3. Виды группы *S. opisthopterus* // Там же. Т. 45. № 1. С. 21–32.
- Котляр А.Н. 2010. Ревизия рода *Poromitra* (Melamphaidae). Часть 6. Виды групп *P. megalops* // Там же. Т. 50. № 2. С. 159–173.
- Котляр А.Н. 2011. Ревизия рода *Melamphaes* (Melamphaidae). Часть 2. Многотычинковые виды: *M. polylepis*, *M. falsidicus* sp. nova, *M. pachystomus* sp. nova, *M. macrocephalus*, *M. leprus* // Там же. Т. 51. № 5. С. 593–604.
- Котляр А.Н. 2015а. Ревизия рода *Melamphaes* (Melamphaidae). 2. Малотычинковые виды: *M. longivelis* Parr, *M. inconspicuus* sp. n., *M. kobylyanskiy* sp. n. // Там же. Т. 55. № 3. С. 260–267. <https://doi.org/10.7868/S004287521503008X>
- Котляр А.Н. 2015б. Ревизия рода *Melamphaes* (Melamphaidae). 4. Малотычинковые виды: *M. parvus*, *M. janae*, *M. lentiginosus*, *M. shcherbachevi* // Там же. Т. 55. № 6. С. 636–649. <https://doi.org/10.7868/S0042875215060119>
- Котляр А.Н. 2016а. Ревизия рода *Melamphaes* (Melamphaidae). 5. Малотычинковые виды: *M. indicus*, *M. eurous*, *M. typhlops* // Там же. Т. 56. № 1. С. 22–33. <https://doi.org/10.7868/S0042875216010069>
- Котляр А.Н. 2016б. Ревизия рода *Melamphaes* (Melamphaidae). 7. Малотычинковые виды: *M. danae* и *M. pumilis* (sic) // Там же. Т. 56. № 4. С. 379–390. <https://doi.org/10.7868/S004287521604007X>
- Котляр А.Н. 2020. Ревизия рода *Scopelogadus* (Melamphaidae). 2. *S. mizolepis* // Там же. Т. 60. № 1. С. 3–15. <https://doi.org/10.31857/S0042875220010105>
- Котляр А.Н. 2022. Обнаружение *Poromitra macrophthalmia* (Melamphaidae) в Атлантическом океане // Там же. Т. 62. № 3. С. 366–369. <https://doi.org/10.31857/S004287522030110>
- Afonso G.V.F., Di Dario F., Eduardo L.N. et al. 2021. Taxonomy and distribution of deep-sea bigscales and whalefishes (Teleostei: Stephanoberycoidae) collected of northeastern Brazil, including seamounts and oceanic islands // Ichthyol. Herpetol. V. 109. № 2. P. 467–488. <https://doi.org/10.1643/i2020069>
- Ebeling A.W. 1962. Melamphaidae I. Systematics and zoogeography of the species in bathypelagic fish genus *Melamphaes* Günther // Dana Rept. № 58. P. 1–164.
- Ebeling A.W., Weed W.H. 1963. Melamphaidae III. Systematics and distribution of the species in the bathypelagic fish genus *Scopelogadus* Vaillant // Ibid. № 60. P. 1–58.
- Ebeling A.W., Weed W.H. 1973. Order Xenoberycetes (Stephanoberyciformes) // Fishes of the Western North Atlantic. Pt. 6. New Haven: Yale Univ. P. 397–478. <https://doi.org/10.2307/j.ctvbc0bn.8>
- Keene M.J., Tighe K.A. 1984. Beryciformes: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 383–392.
- Keene M.J., Gibbs R.H. Jr., Krueger W.H. 1987. Family Melamphaidae, Bigscales // Biology of midwater fishes of the Bermuda Ocean Acre. Washington: Smithsonian Inst. Press. P. 169–185.

FISHES OF THE FAMILY MELAMPHAIDAE OVER THE SEAMOUNTS OF THE CENTRAL ATLANTIC OCEAN

A. N. Kotlyar^{1, *}

¹*Shirshov Institute of Oceanology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^{*}*E-mail: kotlyar@ocean.ru*

The data on catches of fishes of the family Melamphaidae over seamounts of the central part of the Atlantic Ocean, mainly over the Mid-Atlantic Ridge, are presented. The material was collected during expeditions on the research vessels “Akademik Sergei Vavilov” (voyage 43, 2016), “Prof. Logachev” (voyage 39, 2018), and “Akademik Mstislav Keldysh” (voyage 87, 2021–2022). Morphometry of fish of 12 species belonging to the genera *Melamphaes*, *Poromitra*, *Scopeloberyx*, and *Scopelogadus* is given, coloration features of fixed individuals are indicated, and distribution in the World Ocean is described. For several species, catches far from previously known habitats are recorded.

Keywords: Melamphaidae, *Melamphaes leprus*, *Melamphaes inconspicuus*, *Melamphaes lentiginosus*, *Poromitra*, *Scopeloberyx*, *Scopelogadus*, Atlantic Ocean, Mid-Atlantic Ridge.

УДК 597.556.33.591.9

ДОСТОВЕРНОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ *PLEUROGRAMMUS AZONUS* (HEXAGRAMMIDAE) У ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ С ЗАМЕЧАНИЯМИ О ПОСТОЯНСТВЕ ЕГО ОБИТАНИЯ НА СЕВЕРЕ АРЕАЛА

© 2025 г. Ю. К. Курбанов^{1, 2, *}, Р. Н. Новиков¹, С. А. Веселов¹, Р. Т. Овчеренко¹,
О. В. Новикова¹

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

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

*E-mail: yu.kurbanov@kamniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 13.09.2024 г.

После доработки 14.10.2024 г.

Принята к публикации 17.10.2024 г.

У берегов Камчатки достоверно обнаружен *Pleurogrammus azonus*. Приведено морфологическое описание особи, пойманной в Кроноцком заливе, в сравнении с представителями вида из других частей ареала. В прикамчатских водах Охотского моря *P. azonus* может быть встречен как в весенне-летний, так и в зимний периоды, что подразумевает наличие постоянной локальной (“местной”) группировки, сильно зависящей от пополнения рекрутами из более южных районов его обитания. В уловах он представлен рыбами длиной тела по Смитту 24–35 см, которые по численности могут превышать близкородственного *P. monopterygius*. К тихоокеанскому побережью Камчатки *P. azonus* проник, предположительно, вследствие миграций отдельных взрослых особей из близлежащих районов, расположенных с охотоморской стороны полуострова, а также о-вов Шумшу и Парамушир.

Ключевые слова: *Pleurogrammus azonus*, Hexagrammidae, морфология, распространение, тихоокеанские воды Камчатки.

DOI: 10.31857/S0042875225020029, EDN: CURYEI

До настоящего времени считали, что у берегов п-ова Камчатка обитает единственный представитель рода *Pleurogrammus* из семейства терпуговых (Hexagrammidae) — *P. monopterygius* (Pallas, 1810) (Таранец, 1937; Андрияшев, 1954; Рутенберг, 1962; Линдберг, Красюкова, 1987; Борец, 1997, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров, 2000; Parin et al., 2002; Парин и др., 2014). Другой близкий ему вид — *P. azonus* Jordan et Metz, 1913 — имеет низкобореальный тип ареала и населяет акваторию Японского, юг Охотского и север Жёлтого морей. Вдоль тихоокеанского побережья он отмечается преимущественно от Южных Курил до о-ва Хоккайдо (Рутенберг, 1962; Линдберг, Красюкова, 1987; Shinohara, 1994; Nakabo, 2002; Mecklenburg, Eschmeyer,

2003). Наиболее северные поимки единичных взрослых особей *P. azonus* в Охотском море достоверно зарегистрированы в Тауйской губе (Черешнев и др., 2012, 2013а, 2013б), пелагической молодежи — у банки Кашеварова (Мельников, 1996). В океанических водах этот вид изредка наблюдали до о-ва Онекотан, включая Четвёртый Курильский пролив (Токранов, 1998; Дудник, Золотов, 2000). Несмотря на то, что у Курильской гряды ареалы *P. monopterygius* и *P. azonus* частично перекрываются, массовую встречаемость их взрослых особей разделяет прол. Буссоль (Дудник, Золотов, 2000), поэтому второй из них севернее о-ва Симушир почти не наблюдается.

Характерно, что до недавнего времени *P. azonus* не фигурировал в ихтиологических

списках, основанных на результатах донных траловых съёмок у берегов Камчатки (Токранов, Полутов, 1984; Борец, 1997; Четвергов и др., 2003; Савин и др., 2011). Но ряд исследований последних лет показал присутствие этого вида у обоих побережий полуострова (Терентьев и др., 2013; Варкентин и др., 2019; Матвеев, Варкентин, 2022). Однако в этих публикациях не приведены какие-либо факты, свидетельствующие о достоверных поимках *P. azonus*, так как отсутствуют морфологические описания и фотографии отловленных особей.

В ходе проведения учётных работ у тихоокеанского побережья Камчатки в июне–июле 2022 г. в Кроноцком заливе обнаружен нетипичный представитель семейства терпуговых. Предварительный осмотр показал, что пойманная особь относится к *P. azonus*. Кроме того, уделив особое внимание видовой идентификации терпугов в процессе последних мониторинговых исследований на промысле донных рыб, мы выявили действительное присутствие *P. azonus* у Западной Камчатки. Таким образом, цель нашей работы — представить достоверные данные об обитании *P. azonus* в прикамчатских водах с морфологическим описанием особи из Кроноцкого залива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили результаты донной траловой съёмки (83 станции), выполненной в июне–июле 2022 г. у тихоокеанского побережья Камчатки на рыболовном судне “МРТК-316” и МРТК¹ “Инженер Мартынов”. Исследования охватывали акватории Кроноцкого и северной части Авачинского заливов, а также у юго-восточной оконечности полуострова. Глубина тралений варьировала в пределах 26–210 м. Единственный экземпляр *P. azonus* длиной тела по Смитту (*FL*) 336 мм был пойман в координатах 54°18′ с.ш., 160°43′ в.д. в батиметрическом диапазоне 78–80 м.

Для установления значений меристических и пластических признаков с целью точной видовой идентификации отловленной особи применили схему из работы Рутенберга (1962). Измерения проводили на свежем материале. В тексте использованы следующие обозначения признаков: *D*, *A*, *P*, *V* — соответственно спинной, анальный, грудные (и число лучей в них) и брюшные плавники; *r.br.* — число жаберных лучей, *sp.br.* — число жаберных тычинок на 1-й

жаберной дуге, *pc* — число пилорических придатков. Для сравнения пластических и меристических признаков изученного экземпляра из Кроноцкого залива использовали результаты измерений особей *P. azonus* из Японского (зал. Посыета) и Охотского (Тауйская губа) морей (Рутенберг, 1962; Черешнев и др., 2013а, 2013б).

Дополнительно привлекли данные, полученные в ходе мониторинга снюрреводного промысла у западного побережья Камчатки в мае–июне 2023 и январе–феврале 2024 гг. В 2023 г. работы проводили на рыбоперерабатывающих предприятиях, расположенных в пос. Озерновский и в с. Устьевое, куда сдавали уловы малотоннажные суда типа МРС-150². Орудиями лова служили снюрреводы двух конструкций: 95.2/24.5 и 84/18 м. Всего за указанный период проанализированы результаты 27 замётов с глубин 25–100 м. В 2024 г. исследования проведены на плавучей базе “Виктор Гаврилов”, на которую сдавали рыбу суда типа СТР³, оснащённые снюрреводом 49.4/46 м. Обработаны результаты 51 замёта с глубин 60–124 м.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Pleurogrammus azonus Jordan et Metz, 1913 (рис. 1)

Описание. *D* 49, *A* 1 28, *P* 23, *r.br.* 6, *sp.br.* 6 + 16 = 22, *pc* 36. Тело сжатое с боков, симметричное. Хвостовой стебель удлинённый (8.4 раза укладывается в *FL*) и низкий (2.2 раза содержится в собственной длине и 4.0 раза в наибольшей высоте тела). Чешуя мелкая, ктеноидная. Голова конусовидной формы, крупная, 4.4 раза в *FL*. Надглазничные мочки присутствуют. Две пары ноздрей, из них передние крупнее задних. Межглазничный промежуток слегка выпуклый, укладывается 3.5 раза в длине головы. Рот конечный, рыло закруглённое. Задний край верхней челюсти достигает вертикали переднего края орбиты.

Начало основания спинного плавника расположено несколько позади вертикали конца жаберной крышки, его длина укладывается 1.6 раза в *FL*. Первый луч *A* нечленистый, короткий и почти скрыт в коже. Остальные 28 лучей неветвистые и членистые. Грудной плавник слегка удлинённый, его основание широкое. Начало *V* расположено позади оснований *P*. Длина *V* содержится 8.0 раза в *FL*. Окончания парных и ча-

¹ МРТК — малый рыболовный траулер кормовой.

² МРС — малый рыболовный сейнер.

³ СТР — сейнер-траулер рефрижераторный.



Рис. 1. Особи *Pleurogrammus azonus* из прикамчатских вод: а — TL 35.3 см, 2022 г., Кроноцкий залив; б, в — FL 24.0 и 35.4 см, 2018 и 2023 гг., западное побережье Камчатки.

сти непарных плавников расположены на одном уровне (V под P и A под D). Хвостовой плавник с глубокой выемкой. Его нижняя и верхняя лопасти одинаковой длины.

Сейсмосенсорная система представлена пятью боковыми линиями, все парные. Первая пара на затылке не соединена, начинается от вертикали задних краёв орбит. На хвостовом стебле левая и правая линии сближаются позади D (рис. 2). Вторая пара проходит почти через всё туловище: от верхнего края жаберной крышки до середины S , образуя изгиб у конца основания D . Третья боковая линия начинается от середины P и заканчивается над последними лучами A . Четвёртая и пятая пары расположены на брюшной стороне. При этом на хвостовом стебле отмечено сближение линий пятой и первой пар.

Окраска. Верхняя часть тела буро-оливковая, бока светлые. Плавники тёмные с зеленоватым оттенком. Нижняя часть головы и брюхо кремово-белые. Тело покрыто пятнами неправильной формы. В хвостовой части слегка различимы три поперечные полосы разной ширины, теряющиеся на брюхе и не достигающие анального плавника (рис. 1).

Сравнительные замечания. Значения большинства морфологических признаков особи, обнаруженной в Кроноцком заливе, не выходят за пределы изменчивости, известные для *P. azonus* из зал. Посыета и Тауйской губы (табл. 1). Некоторые различия, по-видимому, обусловлены ограниченностью сравниваемого материала.

Ранее была отмечена близость *P. azonus* и *P. monopterygius*, так как значения большинства их морфометрических признаков перекрываются (Рутенберг, 1962; Линдберг, Красюкова, 1987; Черешнев и др., 2013а). При этом авторы подчёркивали, что первый вид хорошо отличается от второго более вытянутым телом, иным строением боковых линий, низкой высотой спинного плавника и его ровным контуром. Различия характерны и для окраски рыб: у особей *P. azonus* она преимущественно однотонная, в то время как у *P. monopterygius* на теле имеются пять широких поперечных чёрных полос. Однако не каждый из перечисленных признаков постоянен и может варьировать. В то же время главной отличительной особенностью *P. azonus*, позволяющей надёжно идентифицировать как его молодь, так и взрослых рыб, признают (Рутенберг, 1962;



Рис. 2. Топография первой пары боковых линий (II_1) на хвостовом стебле *Pleurogrammus azonus* из Кроноцкого залива: C, D — хвостовой и спинной плавники.

Линдберг, Красюкова, 1987; Ильинский, 2007) иную топографию первой пары боковых линий на хвостовом стебле. У этого вида левая и правая линии сближаются друг с другом за спинным плавником, тогда как у *P. monopterygius* они расходятся, образуя овалообразный изгиб. У нашего экземпляра из Кроноцкого залива промежуток между боковыми линиями первой пары на хвостовом стебле сужается (рис. 2). Таким образом, нет никаких сомнений в том, что обнаруженная особь относится к *P. azonus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемый вид считается придонно-пелагическим представителем семейства терпуговых, который обитает большую часть жизни в зоне шельфа и на прилегающих участках материкового склона (Рутенберг, 1962; Вдовин, 1998). Его молодь первый год жизни проводит в эпипелагиали, удаляясь от берегов на значительные расстояния (Shimomura, Fukataki, 1957; Горбунова, 1962; Nagasawa et al., 1996; Дудник, Золотов, 2000). В этом отношении акватория Охотского моря играет существенную роль в её нагуле. В летне-осенний период молодь распределяется по всей юго-западной части данного водоёма, включая районы, расположенные над глубоководной котловиной. В некоторые годы нагульная площадь в Охотском море может ограничиваться координатами 54° – 56° с.ш. и 150° – 155° в.д., захватывая прилегающие воды с тихоокеанской стороны Курильских о-вов. При этом смешиваются группировки *P. azonus* “местного” и япономорского происхождения. Характерно, что нерестилища последних расположены у о-ва Хоккайдо и Юго-Западного Сахалина (Мельников, 1996; Шунтов, 1996; Дудник, Золотов, 2000; Мерзляков, Темных, 2002; Мельников, Лобода, 2003).

Выделяют два основных фактора, которые в значительной степени влияют на площадь

распространения молоди *P. azonus*: исходная численность особей в разных районах воспроизводства в весенний период и океанологические условия в Охотском море (Мельников, Лобода, 2003). Вполне возможно, что высокое обилие и благоприятный гидрологический фон поспособствовали оседанию на дно некоторой части рыб у северных Курильских о-вов, что было отмечено в 1980–1990-е гг. (Токранов, 1998; Дудник, Золотов, 2000). Однако дальнейшие исследования в этом районе не выявили присутствия *P. azonus*. Не отмечали его и у берегов Камчатки (Борец, 1997; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Четвергов и др., 2003; Савин и др., 2011).

Исходя из сведений литературы, первая находка *P. azonus* в прикамчатских водах Охотского моря зарегистрирована в июле 2012 г. по результатам донной траловой съёмки на научно-исследовательском судне “Профессор Пробатов” (Терентьев и др., 2013). В дальнейшем этот вид отмечали почти ежегодно (Матвеев, Варкентин, 2022). Однако, как уже было отмечено выше, за указанный период отсутствуют какие-либо доказательства, подтверждающие данные поимки. По нашим материалам, *P. azonus* у западного побережья Камчатки стал наблюдаться с мая–июня 2018 г., когда в ходе мониторинга снюрреводного промысла дальневосточной наваги *Eleginus gracilis*, тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* и камбал (Pleuronectidae) севернее м. Лопатка было зарегистрировано несколько экземпляров этого вида (рис. 1б). Все они обладали признаками, характерными для *P. azonus*: ровный контур спинного плавника, светлое брюхо, отсутствие чётких чёрных поперечных полос на теле, однотонная окраска по бокам и видоспецифичная топография боковых линий. Однако выяснить точное число обнаруженных особей в 2018 г. не представляется возможным, так как в силу определённых сложностей при разделении видов рода *Pleurogrammus* неверно идентифицировали часть пойманных экземпляров. Исследования, проведённые в мае–июне 2023 и в январе–феврале 2024 гг., показали, что вышеупомянутые находки не были случайностью — за указанные периоды *P. azonus* оказался в числе видов прилова (рис. 1в). Его особи встречены в акватории, значительной по площади — между 51° и 56° с.ш. (рис. 3). Таким образом, наши данные подтверждают действительное присутствие *P. azonus* в прикамчатских водах Охотского моря.

Таблица 1. Пластические и меристические признаки особей *Pleurogrammus azonus* из разных частей ареала

Признак	Кроноцкий залив (наши данные) <i>n</i> = 1	Зал. Посыета (Рутенберг, 1962) <i>n</i> = 35	Тауйская губа (Черешнев и др., 2013а, 2013б) <i>n</i> = 2
<i>TL</i> , мм	353		298, 385*
<i>FL</i> , мм	336	275–461	278, 365
<i>SL</i> , мм	314		262, 334
В % <i>FL</i>			
<i>aD</i>	25.3	23.9–26.5	25.0, 24.4
<i>hD</i>	8.9	9.0–10.8	10.3, 9.0
<i>lD</i>	61.0	51.8–61.2	58.2, 58.0
<i>aA</i>	54.5	49.8–55.5	53.2, 53.1
<i>hA</i>	7.7	7.6–9.5	7.2, 7.7
<i>lA</i>	31.5	27.9–31.1	30.5, 30.1
<i>lP</i>	17.5	17.0–19.6	21.2, 23.3
<i>lV</i>	12.5	11.4–13.5	11.9, 12.1
<i>H</i>	21.4	19.2–23.0	21.9, 23.0
<i>h</i>	5.3	4.9–5.5	4.9, 5.2
<i>lcp</i>	11.9	11.1–12.8	12.2, 11.5
<i>c</i>	22.6	22.7–25.3	25.2, 24.2
В % <i>c</i>			
<i>ao</i>	37.5	36.2–40.5	37.1, 37.2
<i>io</i>	30.5	28.6–34.0	31.4, 31.6
<i>o</i>	16.7	15.1–17.6	16.5, 16.9
<i>lmx</i>	40.3	33.4–40.7	34.9, 36.0
<i>lmd</i>	47.2	41.8–48.0	41.7, 42.5
Меристические признаки			
<i>D</i>	49	48–52	51, 50
<i>A</i>	28 (29)	27–31	27 (28), 27 (28)
<i>P</i>	23	22–25	24, 24
<i>pc</i>	36	35–40	39**
<i>r.br.</i>	6		6, 6
<i>sp.br.</i>	22	22–25	24, 24
<i>sp.br.s.</i>	6	6–8	7, 6
<i>sp.br.i.</i>	16	15–17	17, 18
<i>squ.l_{3–5}</i>	10	10–11	11 и 11, 10 и 11

Примечание. *TL*, *SL*, *FL* — длина тела соответственно абсолютная, стандартная, по Смитту; *aD* — антедорсальное расстояние; *hD*, *lD* — наибольшая высота спинного плавника и длина его основания, *aA* — антеанальное расстояние, *hA*, *lA* — высота анального плавника и длина его основания; *lP*, *lV* — длины грудного и брюшного плавников, *H* — наибольшая высота тела; *h*, *lcp* — высота и длина хвостового стебля; *c*, *ao* — длины головы и рыла; *io* — межглазничное расстояние, *o* — горизонтальный диаметр глаза; *lmx*, *lmd* — длины верхней и нижней челюстей; *D*, *A*, *P* — число лучей соответственно в спинном, анальном и грудном плавниках; *pc* — число пилорических придатков, *r.br.* — число жаберных лучей; *sp.br.*, *sp.br.s.*, *sp.br.i.* — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге соответственно общее, на её верхней и нижней половинах; *squ.l_{3–5}* — число чешуй в косом ряду между третьей и пятой боковыми линиями (для особей из Тауйской губы приведены значения на левой и правой сторонах тела). * В колонке до запятой приведены значения по: Черешнев и др., 2013б, после — по: Черешнев и др., 2013а; ** по: Черешнев и др., 2013а.

Таблица 2. Некоторые количественные показатели встречаемости видов семейства терпуговых (Hexagrammidae) у западного побережья Камчатки в 2023 и 2024 гг. по данным снюрреводных уловов

Показатель	<i>Pleurogrammus azonus</i>	<i>P. monopterygius</i>	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	<i>H. stelleri</i>
Май–июнь 2023 г. (27 замётов)				
Частота встречаемости, %	40.7	40.7	7.4	66.7
Длина по Смитту, см	24–35	21–30	45–48	17–39
Глубины, м	30–90	30–70	100	25–54
Общее число особей, экз.	69	22	3	271
Январь–февраль 2024 г. (51 замёт)				
Частота встречаемости, %	7.8	3.9	3.9	49.0
Длина по Смитту, см	27–35	27–32	25–31	21–37
Глубины, м	94–105	95–106	96–106	66–110
Общее число особей, экз.	4	4	6	356

В ходе мониторинговых работ среди всех видов семейства терпуговых *P. azonus* не был доминирующим ни по частоте встречаемости, ни по числу встреченных особей. Наиболее многочисленным оказался пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri* (табл. 2). Однако данное обстоятельство не является уникальным, так как этот вид считается самым многочисленным среди всех терпугов, обитающих у западного побережья Камчатки (Четвергов, 2000; Золотов, 2012; Курбанов, 2022). Характерно, что частота встречаемости *P. azonus* соответствова-

ла таковой *P. monopterygius*, лишь в зимний период она оказалась выше. Тем не менее, число пойманных экземпляров первого вида в весенне-летнее время превышало таковое второго почти в три раза (соответственно — 69 и 22 экз.).

Во все периоды наблюдений размеры особей (*FL*) *P. azonus* варьировали в пределах 24–35 см (табл. 2). Заметим, что к придонному образу жизни этот вид переходит при достижении длины тела⁴ 20–25 см (Фадеев, 2005), однако отмечены случаи поимок в пелагиали и рыб *FL* > 25 см (Вдовин, 1998; Мельников, Лобода, 2003). Если допустить, что наши находки *P. azonus* у Западной Камчатки в летнее время могут являться следствием обловов в толще воды при поднятии орудия лова на борт судна, то это не объясняет обнаружение особей в январе–феврале, так как период нагула вида в Охотском море завершается в октябре–ноябре вследствие ухудшения подходящих океанологических условий (Мельников, 1996; Дудник, Золотов, 2000; Мельников, Лобода, 2003). По нашему мнению, неоднократное обнаружение *P. azonus* в прикамчатских водах обусловлено обитанием здесь локальной (“местной”) группировки, сильно зависящей от рекрутов из более южных районов. Вероятно, её образованию способствовал бурный рост численности вида у Южных Курил, а также в прилегающих акваториях у Юго-Западного Сахалина и о-ва Хоккайдо во второй половине 1990-х–начале 2000-х гг. Увеличение обилия *P. azonus* в этот период зарегистрировано по результатам эпипелагических

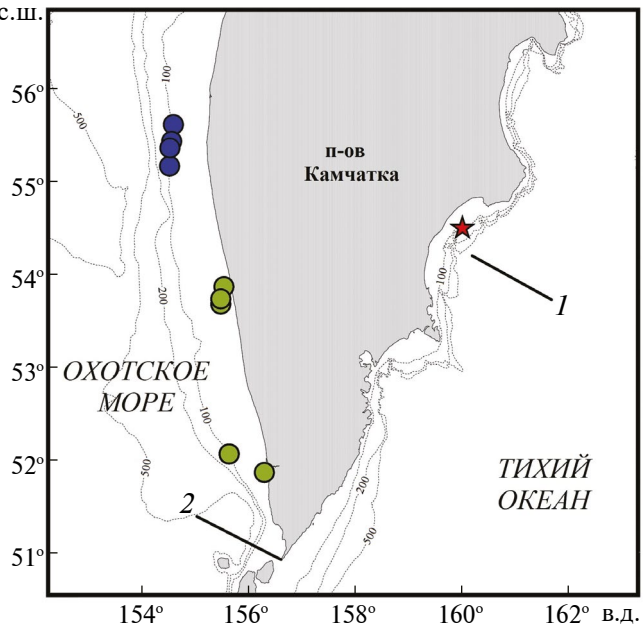


Рис. 3. Места поимок *Pleurogrammus azonus* у побережья Камчатки: (★) — июль 2022 г., (●) — май–июнь 2023 г., (●) — январь–февраль 2024 г.; 1 — Кроноцкий залив, 2 — м. Лопатка; (---) — изобаты.

⁴ Тип длины автор не указывает.

съёмки (Мельников, 1996; Мельников, Лобода, 2003) и отражено в модельных расчётах (Золотов, Фатыхов, 2016). Кроме того, в последние годы неоднократно отмечены случаи поимок сеголеток *P. azonus* с охотоморской стороны о-ва Парамушир в ходе снюрреводного лова камбал (личное сообщение Р.Н. Фатыхова, Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии).

По мнению Черешнева с соавторами (2013а, 2013б), основной причиной обнаружения *P. azonus* в Тауйской губе Охотского моря является увеличение его численности. Характерно, что первая, зарегистрированная ими особь была отнерестившейся самкой (VI–II стадия зрелости гонад), что дало основание авторам предполагать наличие нереста. Учитывая, что акватория у западного побережья Камчатки значительно теплее, чем северная часть Охотского моря (Шунтов, 2001), нет никаких сомнений в возможности размножения этого вида и в исследуемом районе.

Более ранние сведения о поимках *P. azonus* у тихоокеанского побережья Камчатки (Варкентин и др., 2019) вызывают вопросы. Согласно данным указанных авторов, исследуемый вид обнаружили в ходе донной траловой съёмки в 2002 г. Однако в статье Золотова и Дубининой (2013), которые также использовали результаты этих учётных работ, в списке ихтиофауны тихоокеанских вод Камчатки *P. azonus* отсутствует. В какой из этих публикаций была допущена ошибка, установить уже невозможно. Тем не менее, результаты последующих как снюрреводных, так и траловых съёмок не подтверждали присутствие *P. azonus* (Терентьев, 2011; Терентьев, Малых, 2012; Варкентин и др., 2019). Таким образом, наша поимка этого вида в Кроноцком заливе (рис. 1а) является первым зарегистрированным случаем для тихоокеанских вод полуострова. Вероятно, проникновение *P. azonus* в эту акваторию можно объяснить миграционной активностью отдельных взрослых особей из районов, расположенных у Юго-Западной Камчатки и с охотоморской стороны о-вов Шумшу и Парамушир. Исходя из результатов мечения рыб, средний радиус индивидуальной активности половозрелого *P. azonus* составляет 60, а максимальный — 660 км (Вдовин, 1998). Расстояние от наиболее южного участка Западной Камчатки (51°–52° с.ш.) до Кроноцкого залива составляет ~540–612 км, что вполне укладывается в миграционные возможности вида.

Кроме того, по информации одного из авторов настоящей статьи, в 2021 г. рыболов-любитель в южной части Авачинского залива у м. Опасный поймал взрослую особь терпуга, внешние признаки которого полностью соответствовали *P. azonus* (экземпляр не сохранён, идентификацию проводили по фотографии). Тем самым, расширение ареала этого вида до тихоокеанского побережья Камчатки, вероятно, началось раньше. В то же время наличие полного жизненного цикла *P. azonus* в прикамчатских водах предстоит установить в будущем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работы проведены в соответствии с Федеральным законом от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (ред. от 24.07.2023 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”. Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Варкентин А.И., Овчеренко Р.Т., Калугин А.А. 2019. О некоторых результатах донных траловых съёмок

- в тихоокеанских водах Камчатки в 1999, 2002, 2016–2018 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 55. С. 5–43.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.55.5-43>
- Вдовин А.Н. 1998. Биология и динамика численности южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 16–45.
- Горбунова Н.Н. 1962. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 118–182.
- Дудник Ю.И., Золотов О.Г. 2000. Распространение, особенности биологии и промысел одноперых терпугов рода *Pleurogrammus* (Hexagrammidae) в прикурильских водах // 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. 78–90.
- Золотов О.Г. 2012. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских и смежных вод // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 24. С. 30–67.
- Золотов А.О., Дубинина А.Ю. 2013. Состав и многолетняя динамика биомассы донных рыб тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 46–66.
- Золотов А.О., Фатыхов Р.Н. 2016. Состояние запасов и особенности промысла южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz (1913) в водах южных Курильских островов // Там же. Т. 186. С. 61–80.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-186-61-80>
- Ильинский Е.Н. 2007. Экспертный метод разделения уловов молоди одноперых терпугов рода *Pleurogrammus* (Hexagrammidae; Scorpaeniformes) в зоне смешения их ареалов // Там же. Т. 148. С. 167–169.
- Курбанов Ю.К. 2022. Особенности распределения и экологии пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (Hexagrammidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 2. С. 172–179.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222020151>
- 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., Варкентин А.И. 2022. Доминирующие виды донного и придонного ихтиоценоза западнокамчатского шельфа: распределение и биомасса // Вестн. КамчатГТУ. № 62. С. 74–97.
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2022-62-74-97>
- Мельников И.В. 1996. Молодь южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в эпипелагиали глубоководных районов дальневосточных морей. 1. Охотское море // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 4. С. 454–462.
- Мельников И.В., Лобода С.В. 2003. Новые данные о распределении и численности молоди южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в эпипелагиали южной части Охотского моря // Там же. Т. 43. № 6. С. 772–782.
- Мерзляков А.Ю., Темных О.С. 2002. Динамика состава пелагического ихтиоценоза Охотского моря в связи с миграциями рыб различных экологических и географических группировок // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 1215–1227.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 3–100.
- Савин А.Б., Ильинский Е.Н., Асеева Н.Л. 2011. Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 149–165.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Там же. Т. 11. 200 с.
- Терентьев Д.А. 2011. Результаты снюрреводных съемок в Авачинском заливе в 2009 г. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 20. С. 63–71.
- Терентьев Д.А., Малых К.М. 2012. Сравнительная характеристика стандартных съемок в Авачинском заливе при использовании снюрреводных дальневосточного и датского типов в 2009–2010 гг. // Там же. № 27. С. 107–118.
- Терентьев Д.А., Михалютин Е.А., Матвеев А.А. 2013. Современное состояние запасов, многолетняя динамика распределения и размерной структуры массовых промысловых видов рыб на шельфе западного побережья Камчатки в летний период // Там же. № 30. С. 5–27.
- Токранов А.М. 1998. О находке южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Hexagrammidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 425.
- Токранов А.М., Полотов В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. № 9. С. 1363–1373.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 365 с.
- Фёдоров 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.
- Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. 2012. Южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) — новый вид для фауны северной части Охотского моря // Матер. XIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 307–311.
- Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. 2013а. Первая находка южного одноперого тер-

пуга *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) в районе Тауйской губы (северная часть Охотского моря). Описание экземпляра и обоснование его видовой принадлежности // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 2. С. 181–188.

<https://doi.org/10.7868/S0042875213020021>

Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. 2013б. Вторая находка южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Hexagrammidae) в районе Тауйской губы Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 72–76.

Четвергов А.В. 2000. Состояние запасов пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* на западно-камчатском шельфе // Тез. докл. II обл. науч.-практ. конф. “Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатрыбвод. С. 109–110.

Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. 2003. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. 4. С. 227–256.

Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.

Шунтов В.П. 1996. Состояние пелагических нектонных сообществ дальневосточных морей // Рыб. хозяй. № 1. С. 35–37.

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

Mecklenburg C.W., Eschmeyer W.N. 2003. Family Hexagrammidae Gill 1889 — greenlings // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fishes. № 3. 11 p.

Nagasawa K., Ueno Y., Azuma T. et al. 1996. Distribution and biology of epipelagic animals in the northern North Pacific Ocean and adjacent seas. I. Fishes and squids in the southern Okhotsk Sea and western North Pacific Ocean off Kuril Islands in the autumn of 1993 // Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish. № 33. P. 149–171.

Nakabo T. 2002. Hexagrammidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 624–625, 1524–1525.

Parin N.V., Fedorov V.V., Sheiko B.A. 2002. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Pt. 2. Order Scorpaeniformes // J. Ichthyol. V. 42. Suppl. 1. P. S60–S135.

Shimomura T., Fukutaki H. 1957. On the year round occurrence and ecology of eggs and larvae of the principal fishes in Japan Sea. Chapter IV “Hokke” // Bull. Jpn. Sea Reg. Fish. Res. Lab. № 6. P. 233–267.

Shinohara G. 1994. Comparative morphology and the phylogeny of the suborder Hexagrammoidei and related taxa (Pisces: Scorpaeniformes) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 41. № 1. P. 1–97.

A RELIABLE FINDING OF *PLEUROGRAMMUS AZONUS* (HEXAGRAMMIDAE) OFF THE COAST OF KAMCHATKA WITH NOTES ON THE PERMANENCE OF ITS HABITATION IN THE NORTHERN PART OF DISTRIBUTION RANGE

Yu. K. Kurbanov^{1, 2, *}, R. N. Novikov¹, S. A. Veselov¹, R. T. Ovcherenko¹, and O. V. Novikova¹

¹Kamchatka Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

²Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

*E-mail: yu.kurbanov@kamniro.vniro.ru

Pleurogrammus azonus was reliably found off the coast of Kamchatka. A morphological description of a specimen caught in Kronotsky Bay is given in comparison with representatives of the species from other parts of its distribution range. *P. azonus* can be encountered in the waters of the Sea of Okhotsk near Kamchatka in both spring-summer and winter periods, which implies the presence of a permanent local aggregation, strongly dependent on recruitment from more southern areas it inhabits. In catches, it is represented by fish of 24–35 cm fork length, which may exceed the closely related *P. monopterygius* by population size. *P. azonus* entered the waters off the Pacific coast of Kamchatka presumably due to migrations of individual adults from nearby areas on the Sea of Okhotsk side of the peninsula, as well as Shumshu and Paramushir islands.

Keywords: *Pleurogrammus azonus*, Hexagrammidae, morphology, distribution, Pacific waters of Kamchatka.

УДК 597.5:574.91(265.5:265.546)

**О ПОИМКАХ АМУРСКОГО ПЛОСКОГОЛОВОГО ЖЕРЕХА
PSEUDASPIUS LEPTOCEPHALUS (LEUCISCIDAE), ЖЕЛТОПЁРОЙ
СОБАКИ-РЫБЫ *TAKIFUGU XANTHOPTERUS* (TETRAODONTIDAE)
И БОЛЬШОЙ КОРИФЕНЫ *CORYPHAENA HIPPURUS* (CORYPHAENIDAE)
В САХАЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ (ОХОТСКОЕ МОРЕ) И У ЮГО-ЗАПАДНОГО
САХАЛИНА (ТАТАРСКИЙ ПРОЛИВ, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

© 2025 г. Ю. Н. Полтев¹*, В. Г. Самарский¹

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

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

Поступила в редакцию 02.04.2024 г.

После доработки 01.08.2024 г.

Принята к публикации 12.08.2024 г.

Представлены данные о первых случаях поимок в Сахалинском заливе амурского плоскоголового жереха *Pseudaspius leptocephalus*, желтопёрой собаки-рыбы *Takifugu xanthopterus* и большой корифены *Coryphaena hippurus*. Приведены случаи других поимок большой корифены у о-ва Сахалин.

Ключевые слова: амурский плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptocephalus*, желтопёрая собака-рыба *Takifugu xanthopterus*, большая корифена *Coryphaena hippurus*, миграции, Сахалинский залив, Охотское море, Татарский пролив, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875225020036, **EDN:** CUSWNX

Сахалинский залив, глубины которого не превышают 73 м, расположен между северной частью о-ва Сахалин и берегом материка Евразия (Лоция ..., 1999). Его флора и фауна слабо изучены. В частности, видовой состав рыб залива составлен по результатам облова рыб в мористой зоне пелагическим и донным травами (30 станций) в конце июля–августе 2006 г., в прибрежье — ставными сетями, закидным неводом и мальковой волокушей (26 ловов на 16 станциях) в июле 2006 г. и в августе 2000 и 2011 гг. (Мухаметова и др., 2022; Колпаков и др., 2023). Очевидно, что полученный на основе этих эпизодических обследований, затрагивающих лишь летний период, список встречающихся в заливе видов рыб является неполным и при дальнейших исследованиях должен пополниться. В нашей работе сообщается о трёх видах рыб, впервые отмеченных в водах

Сахалинского залива (рис. 1а), а также о поимках особей одного из этих видов у Юго-Западного Сахалина (рис. 1б).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В улове ставного невода, выставленного в координатах 53°23'46" с.ш., 141°42'11" в.д. в Сахалинском заливе у о-ва Банка Зотова (рис. 1а), 03.09.2021 г. были обнаружены рыба из отряда карпообразных (Cypriniformes) с плоской клинообразной головой (рис. 2а) и особь из семейства иглобрюхих, или рыб-собак (Tetraodontidae Bonaparte, 1831), (рис. 2б). Этим же ставным неводом 29.07.2021 г. пойманы две корифены *Coryphaena* sp. (рис. 2в), а 15 августа — ещё одна. В последних числах августа 2023 г. корифена зашла в ставной невод, выставленный в координатах 53°34'35" с.ш., 142°30'15" в.д. у с. Москальво. При рыбной ловле на воблер 30.08.2023 г. была

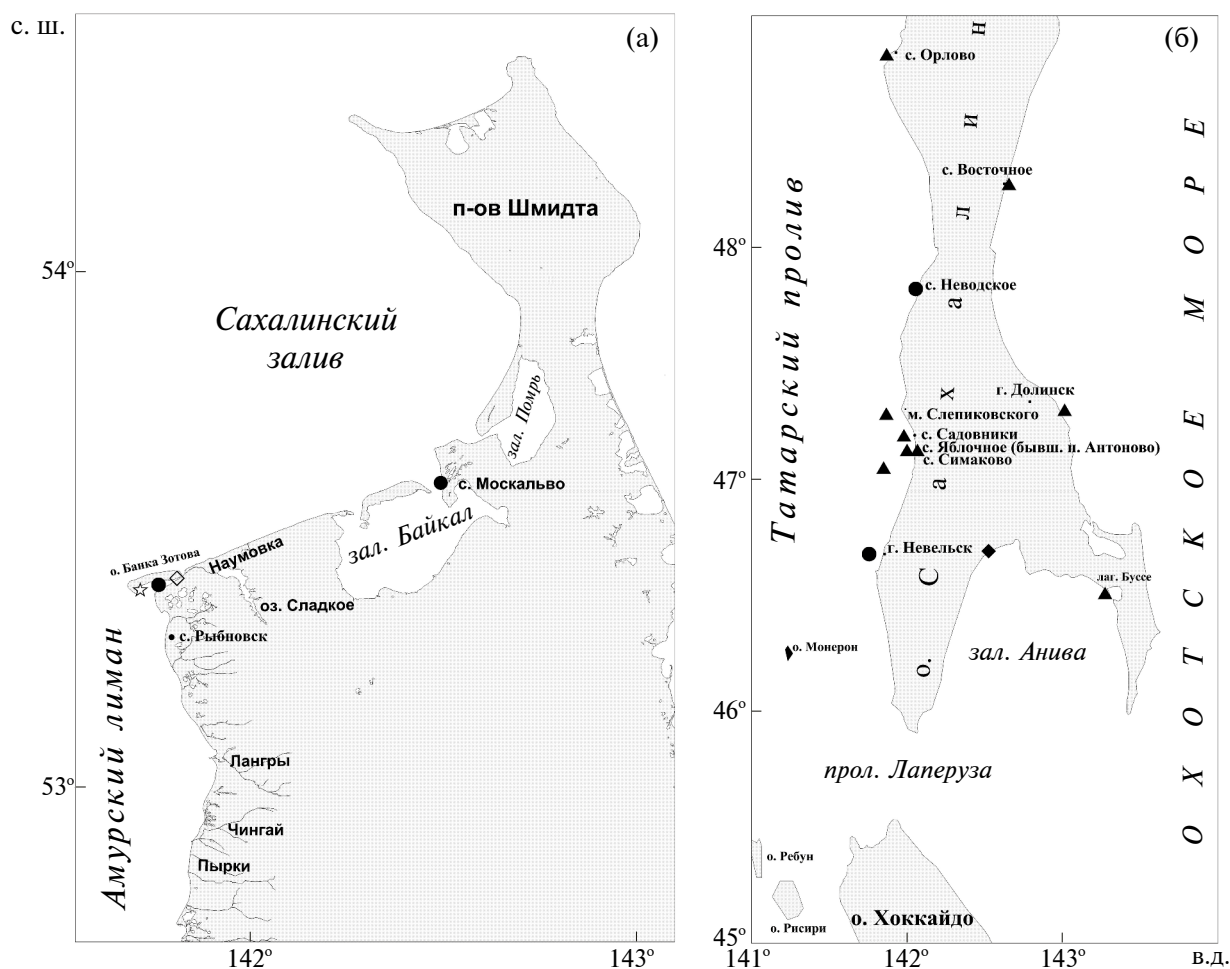


Рис. 1. Места поимок желтопёрой собаки-рыбы *Takifugu xanthopterus* (данные: (◇) — наши, (◆) — из литературных источников), амурского плоскоголового жереха *Pseudaspius leptocephalus* (☆) и большой корифены *Coryphaena hippurus* (данные: (●) — наши, (▲) — из литературных источников) в Сахалинском заливе (а) и у южной части о-ва Сахалин (б).

поймана корифена на траверзе г. Невельск, в координатах $\sim 46^{\circ}40'44''$ с.ш., $\sim 141^{\circ}45'22''$ в.д. В малом ставном неводе (каравка), выставленным в районе с. Неводское на глубине 22 м и на расстоянии 1900 м от берега в координатах $47^{\circ}49'28''$ с.ш., $142^{\circ}03'35''$ в.д. 17.09.2020 г., были отмечены, по крайней мере, 5 экз. корифены (рис. 1б). Все вышеуказанные пойманные рыбы были сфотографированы. По этим фотографиям проводили описание особей и их видовую идентификацию с использованием соответствующих публикаций (Атлас ..., 2003; Соколовский и др., 2009; Тупоногов, Кодолов, 2014). Длину амурского жереха определили по фотографии, исходя из соотношения длины рыбы и средней длины стежка прошивки дна крафт-мешка с полипропиленовой ламинацией под рыбу. Для анализа

термических условий в Сахалинском заливе в период поимки рыб были привлечены спутниковые данные по температуре поверхности моря (ТПМ), полученные приёмной станцией TeraScan® ("SEASPACE Corp.", США), которая функционирует в СахНИРО с 1997 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рыбу из отряда карпообразных по описанию (Атлас ..., 2003) мы идентифицировали как амурского плоскоголового жереха *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas, 1776): тело удлинённое, максимальная его высота в 5.5 (по описанию 4.0–5.0) раза меньше длины тела по Смитту (*FL*). Голова большая, клиновидная, её длина 4.2 (3.0–4.0) раза укладывается в *FL*. Рот полуверхний, верхняя челюсть не доходит до вертикали

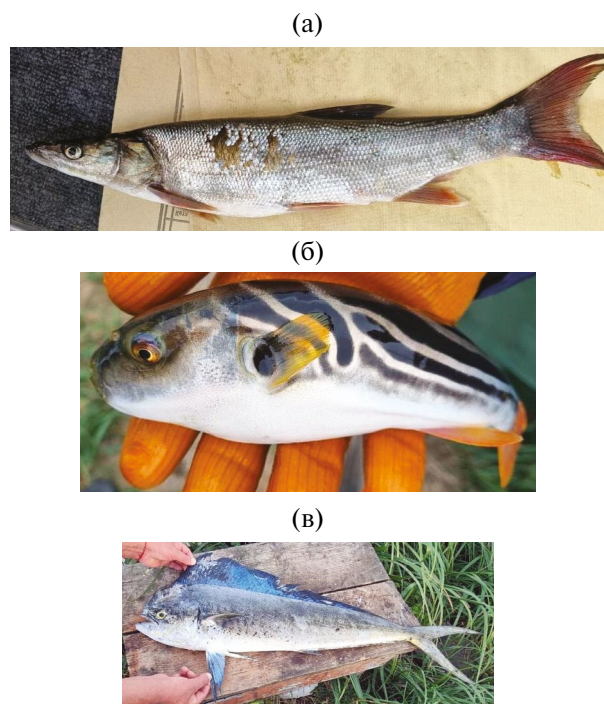


Рис. 2. Амурский плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptocephalus* (а), желтопёрая собака-рыба *Takifugu xanthopterus* (б) и большая корифена *Coryphaena hippurus* (в), выловленные у о-ва Банка Зотова. Фотографии любезно предоставлены А.Ф. Ефимовым.

переднего края глаза. Нижняя челюсть слегка выдаётся вперёд. Спина зеленовато-серая, бока серебристые, брюхо белое. Радужина глаз слабо золотистая. Спинной плавник серый; брюшные, грудные, анальный и хвостовой — красноватые (спинной, брюшные, анальный и верхняя часть хвостового плавников красноватые, грудные — желтовато-серые).

Расцветка пойманной собаки-рыбы по описанию (Соколовский и др., 2009) идентична таковой желтопёрой собаки-рыбы *Takifugu xanthopterus* (Temminck et Schlegel, 1850): в передней части тела несколько косых широких чёрных полос, переходящих кзади в параллельные полосы. Все плавники при жизни жёлтого цвета. Других видов среди семейства Tetraodontidae с подобной раскраской нет.

Согласно опубликованным данным, в российских дальневосточных водах встречаются два вида корифен — большая *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 и малая *C. equiselis* Linnaeus, 1758. Причём малая корифена была поймана лишь однажды в водах Южного Приморья осенью 2000 г. (Гавренков, 2001). Все пойманные корифены, представленные на фотографиях, по описанию (Тупоногов, Кодолов, 2014), относятся к виду

большая корифена: тело продолговатое, сжатое с боков, сужающееся к хвосту; передний контур головы округлый, почти вертикальный, килевидный; наибольшая высота тела — у затылка. Спинной плавник один, простирается от затылка почти до хвостового плавника; хвостовой плавник глубоковильчатый с длинными лопастями; окраска синего, зелёного и золотистого оттенков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Амурский плоскоголовый жерех вместе с мелкочешуйной *P. brandtii*, крупночешуйной *P. hakonensis* и сахалинской *P. sachalinensis* краснопёрками, а также *P. nakamurai* составляют род *Pseudaspius* (Fricke et al., 2024). Амурский жерех встречается в бассейне р. Амур по всему течению от рек Онон, Керулен, Халхин-Гол и оз. Буйр-Нур, рек Ингода, Шилка, Аргунь, Сунгари, Уссури и оз. Ханка до Амурского лимана (Берг, 1949; Никольский, 1956; Рыбы ..., 1983; Богуцкая, Насека, 1996; Аннотированный каталог ..., 1998; Атлас ..., 2003; Корсун и др., 2012; Новомодный, 2013; Антонов и др., 2019). Также отмечен в реках и озёрах северо-западной части Сахалина (Сафронов, Никифоров, 1995; Bogutskaya et al., 2008; Сафронов и др., 2020). Обычно держится в русле рек с холодной и прозрачной водой, близ отмелей, в летний период изредка выходит в озёра (Атлас ..., 2003). Мнение об отсутствии значительных миграций и исключительно оседлом образе жизни этого вида (Новомодный, 2013) наша поимка подвергает сомнению, во всяком случае, относительно отдельных особей.

Проведённые ранее исследования показали, что жерех встречается в эстуариях рек Северо-Западного Сахалина: Лангры, Наумовка, Чингай и Пырки, а по сообщениям местных рыболовов-любителей — и за пределами эстуариев, в морском побережье от с. Рыбновск до устья р. Пырки (Сафронов и др., 2020). Поимка у о-ва Банка Зотова, расположенного на самом юге Сахалинского залива между северо-восточными водами Амурского лимана и устьем р. Наумовка, подтверждает возможность встречи жереха за пределами эстуария реки, но не только в Амурском лимане, но и в водах самой южной части Сахалинского залива. Можно предположить, что особи вида мигрируют за пределы рек в период сильного распреснения вод Амурского лимана и примыкающего к нему Сахалинского залива, и пойманная особь жереха у о-ва Банка

Зотова относилась к таким мигрантам. По нашему мнению, встречи жереха в прибрежье лимана и залива указывают на то, что рыбы из одной реки могут мигрировать в ближайшие к ней реки. Возможно, что одиночно мигрирующие особи жереха были первыми переселенцами из р. Амур, освоившими реки Северо-Западного Сахалина.

FL выловленной особи амурского жереха составила ~35.6 см, стандартная длина (*SL*) — ~32.3 см. *SL* экземпляров этого вида из уловов в оз. Сладкое в 1993–2010 гг. варьировала в диапазоне 23.9–55.0 (в среднем 40.8) см (Сафронов и др., 2020). Поимка ожидаемая и, по нашему мнению, было лишь вопросом времени, когда официально зафиксировано присутствие данного вида в прибрежных водах южной части залива.

Желтопёрая собака-рыба — один из 36 видов рода *Takifugu* Abe, 1949 семейства иглобрюхих (Fricke et al., 2024). Она широко распространена в северо-западной части Тихого океана и известна в водах Японии (Temminck, Schlegel, 1850), Японского (Chu et al., 2021), Жёлтого (Lee, 1994), Восточно-Китайского (Yamaguchi, Kume, 2008; Sarr et al., 2024) и Южно-Китайского (Teng et al., 2022; Yang et al., 2022) морей, включая воды у о-ва Тайвань (Hwang et al., 1992). Встречается на глубинах от 1 до 100 м (Lyczkowski-Shultz et al., 2014) в сублиторальной зоне и эстуариях на каменистом грунте (Yamada et al., 1995 — цит. по: Lyczkowski-Shultz et al., 2014). В российских дальневосточных водах этот вид встречается преимущественно у берегов Приморья, в частности, в эстуариях рек Раздольная и Артёмовка (Барабанщиков, 1999), бух. Киевка (Иванков и др., 2001), зал. Ольга (Соколовский, Соколовская, 1996), в устьевой части рек Туманная (Попов, 1933) и Самарга (Колпаков, Колпаков, 2002). В присахалинских водах желтопёрая собака-рыба отмечена наряду с другими видами этого рода: узорчатой (расписной) *T. flavipterus* Matsuura, 2017, северной *T. porphyreus* (Temminck et Schlegel, 1850), красноплавниковой *T. rubripes* (Temminck et Schlegel, 1850) и пятнистоспинной *T. stictonotus* (Temminck et Schlegel, 1850) собаками-рыбами (Дылдин и др., 2017). Новая поимка интересна тем, что ранее данный вид в присахалинских водах встречался лишь у южной оконечности острова — в зал. Анива близ устья р. Лютога в августе 2015 г. (Dyldin et al., 2016). Наша поимка расширяет область его распространения в водах у о-ва Сахалин в тёплый период года далеко на север (до 53°23'46" с.ш.).

Большая (обыкновенная) корифена, или золотая (золотистая) макрель, вместе с малой корифеной — составляют род *Coryphaena* семейства Coryphaenidae (Решетников, Котляр, 2022; Fricke et al., 2024). Мигрирующая пелагическая рыба, распространена в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах, обычно встречается в субтропических и тропических прибрежных водах вблизи островов и в отдалении от материков (за пределами зон влияния речного стока), отличается относительно быстрым ростом (Щербачев, 1973; World review ..., 1994). С начала лета до осени совершает сезонные миграции в прилегающие к Японии моря (Sakamoto, Kojima, 1999). В отличие от желтопёрой собаки-рыбы в присахалинских водах она отмечалась довольно часто, преимущественно у юго-западного побережья (Пробатов, 1951; Зверькова, Швецов, 1975; Великанов, 2010). Также встречалась в зал. Анива (Полтев, Сергеев, 2001) и в водах у Юго-Восточного Сахалина (Гудков, Назаркин, 2006; Полтев, Цхай, 2019).

Наиболее высокая вероятность проникновения теплолюбивых рыб из Татарского пролива через Амурский лиман в Сахалинский залив предполагалась в конце июня и июле — в период, когда ежегодно наблюдаются мощные периодические сквозные течения под действием штормовых ветров в совокупности со снижением стока р. Амур (Новомодный, 2003). Однако из представленных нами пяти случаев поимок теплолюбивых рыб (большой корифены и желтопёрой собаки-рыбы) по две приходится на конец июля и август и одна — на начало сентября, что указывает на возможность такого проникновения в течение всего гидрологического лета (июль–сентябрь), во всяком случае, в отдельные годы. Наше предположение подтверждается данными, полученными Тихоокеанским филиалом Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в сентябре 2003 г. (Ванин, 2004), согласно которым поверхностные воды в Сахалинском заливе и вблизи Шантарских о-вов характеризовались необычно высокой для этого периода года солёностью (32.4–32.6‰), свидетельствующей об усиленном стоке в Охотское море поверхностных япономорских вод через прол. Невельского. Что касается большой корифены, то из 15 известных случаев её поимки в водах у Сахалина (включая Сахалинский залив) на июнь и сентябрь приходится по одному случаю, на июль — три, на август — десять, восемь из которых зафиксировано в первой его половине (таблица).

Сведения о поимках большой корифены *Coryphaena hippurus* в водах у о-ва Сахалин

Период или дата	Район	Число рыб или масса	Температура воды, °С (дата, локальность)	Источник информации
VI.1973	П. Антоново*	1		Зверькова, Швецов, 1975
22–23.VII.2007	С. Симаково	300**		Великанов, 2010
	М. Слепиковского	300**		То же
29.VII.2021	О. Банка Зотова	2	24.1 (27.VII)	Наши данные
06.VIII.1950	С. Яблочное	12		Пробатов, 1951
Начало августа 1950	То же	1		Зверькова, Швецов, 1975
02.VIII.2000	Вправо от протоки Сулова	15		Полтев, Сергеев, 2001
До 15.VIII.1999	Зал. Анива	2		То же
11.VIII.2004	Юго-восток Саха- лина	1	16.0–17.0	Гудков, Назаркин, 2006
30.VII–05.VIII.2007	С. Орлово	4		Великанов, 2010
03.VIII.2013	Юго-восток Саха- лина	1	16.0–17.0 (01–10.VIII)	Полтев, Цхай, 2019
15.VIII.2021	О. Банка Зотова	1	18.8–19.0	Наши данные
27.VIII.2023	С. Москальво	1	17.5–18.9 (Саха- линский залив), 19.2–21.2 (29.VIII, зал. Байкал)	То же
30.VIII.2023	Г. Невельск	1	20.3 (29.VIII)	»
17.IX.2020	С. Неводское	5	19.3 (15.IX)	»

Примечание. * В настоящее время с. Яблочное; ** в кг, остальные значения приведены в экз.

Ранее предполагалось, что большинство поимок корифен в первой половине августа связано с максимальным прогревом морских вод Татарского пролива в этот период (Гудков, Назаркин, 2006). Однако, согласно осреднённым значениям ТПМ за июль–сентябрь 1998–2022 гг., наибольший прогрев вод (18.3–18.8°C) у южной части юго-западного побережья Сахалина (46°–48° с.ш.) приходится на вторую–третью декаду августа, а в первой декаде сентября ТПМ такая же, как в первой декаде августа. Отмечаемое несоответствие может быть обусловлено спорадичностью и случайностью получаемой информации по поимкам большой корифены, не отражающей её реального распределения в присахалинских водах в течение тёплого времени года. Так как такие поимки отмечали при температуре от 16.0 до 24.1°C, можно предположить, что проникновение рассматриваемого вида

в воды к северу от Японии не зависит напрямую от прогрева вод, а связано с иными факторами, в частности, с численностью и распределением его объектов питания. Осреднённые данные за август показывают, что зона влияния тёплого Цусимского течения с ТПМ 18°C распространяется до 50° с.ш., а ТПМ более северных вод вплоть до пролива Невельского составляет 17°C (Цхай, Шевченко, 2023), но не является барьером для большой корифены.

Как и в случае с желтопёрой собакой-рыбой, поимка большой корифены в Сахалинском заливе расширяет область её распространения в присахалинских водах в тёплый период года далеко на север — до 53°34'35" с.ш. До этого её продвижение в этом направлении ограничивалось широтой 48°50' (Великанов, 2010). Ранее при описании поимки северной собаки-рыбы

у северо-восточной части Сахалина рассматривали вероятный маршрут её миграции, проходивший через Сахалинский залив (Полтев, Койнов, 2011). Наши данные являются подтверждением того, что часть теплолюбивых видов рыб, заходящих в тёплый период года в Татарский пролив с Цусимским течением, может достигать вод Сахалинского залива. Эти виды, вероятно, адаптированы к солоноватым водам, так как распределённые воды прол. Невельского и Амурского лимана не являются для них преградой. Так известно, что в эстуариях рек встречаются северная (Kato et al., 2005) и желтопёрая (Барабанщиков, 1999) собаки-рыбы, а иногда и большая корифена (Johnson, 1978 — цит. по: Palko et al., 1982).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за предоставленную информацию по поимке рыб местных жителей: А.Ф. Ефимова (плоскоголовый жерех, желтопёрая собака-рыба и большая корифена у о-ва Банка Зотова), А.А. Китвиненко (большая корифена у с. Невельское), В.В. Большакова (большая корифена у г. Невельск) и Ю. Алярина (большая корифена у с. Москальво). Также авторы благодарят Д.М. Ложкина (СахНИРО) за информацию о осреднённой ТПМ у Юго-Западного Сахалина и в районе поимок рассматриваемых видов рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета СахНИРО. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Особенности окраски и морфологии рыб изучены по их фотографиям, самих рыб исследованиям не подвергали.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998. М.: Наука, 220 с.

Антонов А.Л., Барабанщиков Е.И., Золотухин С.Ф. и др. 2019. Рыбы Амура. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 318 с.

Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. 2003. М.: Наука, 379 с.

Барабанщиков Е.И. 1999. Особенности состава ихтиофауны внутренней эстуарной зоны рек Раздольной, Артемовка и Суходол во время маловодного 1997 года // Тез. докл. конф. молодых учёных “Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 121–123.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 467–926.

Богущая Н.Г., Насека А.М. 1996. Круглоротые и рыбы оз. Ханка (система р. Амур): аннотированный список видов с комментариями по их таксономии и зоогеографии региона // Науч. тетради ГосНИОРХ. № 3. 89 с.

Ванин Н.С. 2004. Аномальные термические условия северо-западной части Японского моря осенью 2003 г. // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 345–354.

Великанов А.Я. 2010. Очередное появление большой корифены *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) у западного побережья Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 843–847.

Гавренков Ю.И. 2001. О поимке малой корифены *Coryphaena equisetis* (Coryphaenidae) в заливе Посыета (Южное Приморье) // Там же. Т. 41. № 4. С. 562–563.

Гудков П.К., Назаркин М.В. 2006. Новая находка большой корифены *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 Pisces: Coryphaenidae в водах Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 8. С. 279–284.

Дылдин Ю.В., Мацуура К., Орлов А.М., Романов В.И. 2017. Новые сведения о тетраодонтовых рыбах (Actinopterygii, Tetraodontiformes) острова Сахалин и прилегающих вод // Матер. XVIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 418–425.

Зверькова Л.М., Швецов Ф.Г. 1975. О проникновении теплолюбивых рыб в воды западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 96. С. 294–295.

Иванков В.Н., Иванкова З.Г., Рутенко О.А. 2001. Проникновение теплолюбивых видов рыб в северо-западную часть Японского моря в 90-е годы 20-го столетия // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 710–713.

Колпаков Н.В., Колпаков Е.В. 2002. О находках *Tribolodon ezoe* (Cyprinidae), *Liparis kusnetzovi* (Liparidae) и *Takifugu xanthopterus* (Tetraodontidae) в водах северного Приморья // Там же. Т. 42. № 6. С. 840–841.

Колпаков Н.В., Никитин В.Д., Живоглядов А.А., Прохоров А.П. 2023. Состав и количественные характеристики сообществ рыб прибрежной зоны внешнего эстуария реки Амур. III. Сахалинский залив // Тр. СахНИРО. Т. 19. Ч. II. С. 36–51.

- Корсун О.В., Михеев И.Е., Кочнева Н.С., Чернова О.Д. 2012. Реликтовая дубовая роща в Забайкалье. Новосибирск: Новосибир. издат. дом, 152 с.
- Лоция Охотского моря. 1999. Вып. 2. Северная часть моря. СПб.: Изд-во ЦКФ ВМФ, 328 с.
- Мухаметова О.Н., Лабай В.С., Живоглядов А.А. и др. 2022. Биота северо-восточной части Сахалинского залива и сопредельных вод Охотского моря // Тр. СахНИРО. Т. 18. С. 179–214.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амур. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Новомодный Г.В. 2003. О направлениях миграций лососей рода *Oncorhynchus* в Амурском лимане // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 484–499.
- Новомодный Г.В. 2013. Рыбы Амура из окрестностей города Хабаровска в иллюстрациях (краткий справочник). Хабаровск: Максимум плюс, 100 с.
- Полтев Ю.Н., Койнов А.А. 2011. О поимке северной собаки-рыбы *Takifugu porphyreus* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) в северо-восточных водах Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 854–859.
- Полтев Ю.Н., Сергеенко В.А. 2001. Случай поимки большой корифены *Coryphaena hippurus* в заливе Анива // Тез. Междунар. науч.-практ. конф. “Прибрежное рыболовство — XXI век”. Южно-Сахалинск: Сахалин. кн. изд-во. С. 91–92.
- Полтев Ю.Н., Цхай Ж.Р. 2019. О новом случае поимки большой корифены *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 (Perciformes: Coryphaenidae) в водах юго-восточного Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 15. С. 303–307.
- Попов А.М. 1933. К ихтиофауне Японского моря // Исследования морей СССР. Вып. 19. С. 139–155.
- Пробатов А.И. 1951. О проникновении теплолюбивых рыб в воды Сахалина // Докл. АН СССР. Т. 77. № 1. С. 145–147.
- Решетников Ю.С., Котляр А.Н. 2022. Словарь названий рыб на шести языках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 838 с.
- Рыбы Монгольской Народной Республики. 1983. М.: Наука, 277 с.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 1995. Видовой состав и распределение ихтиофауны пресных и солоноватых вод Сахалина // Матер. XXX науч.-метод. конф. преподавателей ЮСГПИ. Ч. II. Южно-Сахалинск: Изд-во ЮСГПИ. С. 112–124.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д., Машенская Е.В. 2020. Морфологическая характеристика и биологические особенности амурского плоскоголового жереха *Pseudaspius leptocephalus* водоемов северо-западного Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 16. С. 111–130.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 1996. Новые данные о распространении и воспроизводстве сельди *Konosirus punctatus* в северо-западной части Японского моря // Биология моря. Т. 22. № 4. С. 227–230.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2009. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 376 с.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский остров, 335 с.
- Цхай Ж.Р., Шевченко Г.В. 2023. Влияние стока реки Амур на пространственные распределения температуры поверхности моря и концентрации хлорофилла *a* в Амурском лимане и прилегающих акваториях // Тр. СахНИРО Т. 19. Ч. II. С. 117–133.
- Щербачев Ю.Н. 1973. Биология и распространение корифены (Pisces, Coryphaenidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 2. С. 219–230.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 19. № 4. P. 301–366.
- Chu Y., Yoon J., Cho K.-J. et al. 2021. Distribution of fish species in Wetland Protected Areas in South Korea // Proc. Natl. Inst. Ecol. Republ. Korea. V. 2. № 1. P. 42–52.
<https://doi.org/10.22920/PNIE.2021.2.1.42>
- Dyldin Yu.V., Matsuura K., Makeev S.S. 2016. Comments on puffers of the genus *Takifugu* from Russian waters with the first record of yellowfin puffer, *Takifugu xanthopterus* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) from Sakhalin Island // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. A. V. 42. № 3. P. 133–141.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 06/2024).
- Hwang D.-F., Kao C.-Y., Yang H.-C. et al. 1992. Toxicity of puffer in Taiwan // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 58. № 8. P. 1541–1547.
<https://doi.org/10.2331/suisan.58.1541>
- Kato A., Doi H., Nakada T. et al. 2005. *Takifugu obscurus* is a euryhaline fugu species very close to *Takifugu rubripes* and suitable for studying osmoregulation // BMC Physiol. V. 5. Article 18.
<https://doi.org/10.1186/1472-6793-5-18>
- Lee C.-L. 1994. A Review on the fish fauna of the Yellow Sea // Korean J. Ichthyol. V. 6. № 2. P. 172–192.
- Lyczkowski-Shultz J., Leis J.L., Jing L. et al. 2014. *Takifugu xanthopterus* // The IUCN Red List of threatened species 2014. e.T21343A2775508.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T21343A2775508.en>
- Palko B.J., Beardsley G.L., Richards W.J. 1982. Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* and *Coryphaena equiselis* Linnaeus // FAO Fish. Synop. № 130. 28 p.
- Sakamoto R., Kojima S. 1999. Review of dolphinfish biological and fishing data in Japanese waters // Sci. Mar. V. 63. № 3–4. P. 375–385.
<https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63n3-4375>
- Sarr C., Yu C.G., Ndiaye O. et al. 2024. Fish assemblage and abundance distribution in Nanji Islands Marine

Nature Reserve in relation to season change // J. Agric. Chem. Environ. V. 13. № 1. P. 13–32.
<https://doi.org/10.4236/jacen.2024.131002>

Temminck C.J., Schlegel H. 1850. *Tetraodon xanthopterus* // Fauna Japonica, sive descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam, jussu et auspiciis, superiorum, qui summum in India Batava imperium tenent, suscepto annis 1823–1830. V. 2. Pisces. P. 184–185. Pl. 125.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.124951>

Teng W., Chunhou L., Yong L., Ren Z. 2022. Biodiversity and conservation of fish in the Beibu Gulf // Pakistan J. Zool. V. 56. № 1. P. 429–490.
<https://doi.org/10.17582/journal.pjz/20220301040305>

World review of highly migratory species and straddling stocks. 1994 // FAO Fish. Tech. Pap. № 337. Rome: FAO. 70 p.

Yamaguchi A., Kume G. 2008. Evidence for up-estuary transport of puffer *Takifugu* larvae (Tetraodontidae) in Ariake Bay, Japan // J. Appl. Ichthyol. V. 24. № 1. P. 60–62.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00868.x>

Yang P., Zhang J., Hu Z. et al. 2022. Length–weight relationships of three fish species from Dayang River, northeast China // Ibid. V. 38. № 2. P. 252–254.
<https://doi.org/10.1111/jai.14260>

FIRST CATCHES OF *PSEUDASPIUS LEPTOCEPHALUS* (CYPRINIDAE), *TAKIFUGU XANTHOPTERUS* (TETRAODONTIDAE) AND *CORYPHAENA HIPPURUS* (CORYPHAENIDAE) IN THE WATERS OF SAKHALIN BAY (SEA OF OKHOTSK)

Yu. N. Poltev^{1,*} and V. G. Samarsky¹

¹Sakhalin branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia

*E-mail: poltevyun@sakhniro.vniro.ru

Data on the first sightings of *Pseudaspius leptocephalus*, *Takifugu xanthopterus* and *Coryphaena hippurus* in Sakhalin Bay waters are presented. Cases of other sightings of *Coryphaena hippurus* in Sakhalin waters are presented. Issues related to these catches are discussed.

Keywords: migration, *Pseudaspius leptocephalus*, *Takifugu xanthopterus*, *Coryphaena hippurus*, Sakhalin Bay, Sea of Okhotsk.

УДК 597.56.591.134

СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ПО ЧЕШУЕ И ОТОЛИТАМ У МАЛОГЛАЗОГО МАКРУРУСА *CORYPHAENOIDES PECTORALIS* (MACROURIDAE) ИЗ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2025 г. О. З. Бадаев^{1, *}, А. И. Алфёров¹, И. С. Черниенко¹, А. О. Ерулина¹

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

*E-mail: badayev@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.05.2024 г.

После доработки 02.08.2024 г.

Принята к публикации 20.08.2024 г.

Вследствие особенностей жизненного цикла глубоководные рыбы демонстрируют более высокую уязвимость к перелову, чем многие другие виды. Интенсификация промысла малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* в дальневосточных морях России предполагает особое внимание к рациональному управлению запасами этого вида, в том числе за счёт правильного представления о размерно-возрастной структуре его популяций. Текущие и исторические оценки продолжительности жизни малоглазого макруруса варьируют от 8 до 58 лет и более. На основе подготовленных препаратов для определения возраста проведён анализ, который показал, что выявленный по чешуе возраст существенно занижается по сравнению с полученным по шлифам отоликов. В выборке максимальный возраст самок, определённый по чешуе, достигал 13 лет, по отоликам — 23 лет, самцов — соответственно 10 лет и 21 год. Методика определения возраста по шлифам отоликов не исключает недоучёт первых и краевых годовых колец. Вопрос интерпретации годовых меток на отоликах пока полностью не решён. Для расширения представления о росте макруруса требуется провести дальнейшие исследования. Для рыбохозяйственных целей предлагается оценивать возраст по отоликам.

Ключевые слова: *Coryphaenoides pectoralis*, возраст, отолики, чешуя, Охотское море.

DOI: 10.31857/S0042875225020043, **EDN:** CUUSXE

Малоглазый макрурус *Coryphaenoides pectoralis* (Gilbert, 1892) — широкобореальный батибентальный вид, встречающийся на глубинах 140–3500 м, с максимальными концентрациями в пределах 500–1200 м (Орлов и др., 2007). Обитает в северной части Тихого океана от тихоокеанского побережья центральной части о-ва Хонсю и северных районов Калифорнийского п-ова вдоль Командоро-Алеутской островной гряды на север до Наваринского подводного каньона. В Охотском море распространён повсеместно. Наиболее многочислен у берегов п-ова Камчатка и в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов (Токранов и др., 2005).

Температурные пределы для малоглазого макруруса в водах у Восточной Камчатки, Охотского моря и у Курильских о-вов — 0.85–4.75 (оптимум 1.5–4.0)°С (Тупоногов, 1991; Orlov, Tokranov, 2008). Вид является важным промысловым объектом в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне, особенно в Охотском море, в котором он обитает глубже и его запасы более значительные, чем в западной части Берингова моря и в тихоокеанских водах у Курильской гряды (Тупоногов, 1991, 1997; Тупоногов, Новиков, 2016; Шунтов, 2022). Для этого вида характерен половой диморфизм, который выражается в значительной разнице по средним и максимальным

размерным показателям — самки крупнее самцов (Тупоногов, 2003; Orlov, Tokranov, 2008).

Одной из важных биологических характеристик малоглазого макруруса является его возрастная структура. В целом ошибки в определении возраста кроме неверного представления о возрастной структуре могут привести к неправильной промысловой эксплуатации вида. Особенную озабоченность вызывает интерпретация оценки возраста долгоживущих и глубоководных рыб (Savvatimsky, 1994; Bergstad, 1995; Allain, Lorange, 2000). Очевидно, это связано со слабо выраженной сезонностью на больших глубинах. На российском Дальнем Востоке до настоящего времени применяли методику определения возраста макрурусов по чешуе. Куликова (1957) приводит максимальный возраст восемь лет для особи малоглазого макруруса абсолютной длиной (TL) 96 см. Новиков (1970) и Паутов (1975) сообщили о возрасте в два раза больше при сходной длине (от 15 до 17 лет при TL 93 см и 17 лет при TL 115 см). Тупоногов (1997) оценил возраст макруруса TL 150 см в 23 года и сообщил, что возраст может достигать значений свыше 40 лет (Тупоногов, 2003). Солдат (2007) для тупорылого макруруса *C. rupestris* предложил определять возраст по рядам шипиков на его чешуе. Максимальный возраст самок в его исследовании 20 лет, самцов — 18 лет. Ряд авторов показали, что оценки возраста рыб по чешуе занижены по сравнению с определением возраста по отолитам (Chilton, Beamish, 1982; Wilson, 1982; Treble, Dwyer 2008; Бадаев и др., 2023). Орлов с соавторами (2007) при изучении просветлённых в глицерине целых отолиров в падающем свете на чёрном фоне под микроскопом определили максимальный возраст малоглазого макруруса TL 135 см из вод у северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки в 12 лет.

Оценки возраста на основе анализа тонких спилов отолиров макруридов (Macrouridae) указывают на то, что макрурусы — долгоживущие рыбы, которые медленно растут и созревают в позднем возрасте. На основании подсчёта приростов отолиров Бергстад (Bergstad, 1990) и Келли с соавторами (Kelly et al., 1997) оценили предельный возраст тупорылого макруруса в 50–72 года. Максимальный возраст чёрного макруруса *C. acrolepis* может достигать 56–73 лет (Matsui et al., 1990; Andrews et al., 1999). У близких по экологии представителей семейства Moridae — мелкочешуйной *Antimora microlepis* и клюворылой *A. rostrata* антимор — максималь-

ный возраст самок оценён соответственно 46 и 47 лет, самцов — 36 и 44 года (Коростелев и др., 2020; Коростелев, Орлов, 2020). Бёртон (Burton, 1999) и Роджвеллер с соавторами (Rodgveller et al., 2010) по тонким срезам отолиров и по радиометрическим изотопам с использованием соотношения $^{210}\text{Pb} : ^{226}\text{Ra}$ указали максимальный возраст для малоглазого макруруса из северо-восточной части Тихого океана соответственно в 58 и 56 лет.

Одной из причин, по которой лаборатория исследования возраста и роста рыб ТИНРО начала исследование корректности методик определения возраста малоглазого макруруса по разным возрастнорегистрирующим структурам (ВРС), явилась интенсификация промысла исследуемого вида в дальневосточных морях России (Кулик и др., 2023).

Цель настоящей работы — сравнить результаты определения возраста малоглазого макруруса по чешуе и шлифам отолиров и выявить проблемы с адекватной оценкой возраста по выбранным методикам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали во время мониторинга состояния ресурсов донных рыб в северной части Охотского моря в 2021 г. на ярусолове “Триумф” (рыболовецкий колхоз “Восток-1”), который осуществлял промышленный лов малоглазого макруруса в районе со средними координатами 55°00′ с.ш., 148°34′ в.д. Работа научного наблюдателя включала в себя массовые промеры и биологические анализы исследуемого вида, оценку величины и качества уловов для дальнейшего изучения особенностей распределения макруруса (коллектор А.И. Алфёров). Известно, что во время промысловых операций у макрурусов часто обрывается конец хвоста, также в уловах встречаются рыбы с признаками потери хвоста в прошлом (Matsui et al., 1990; Орлов и др., 2018). В данной работе исследовали ВРС отобранных из промысловых уловов рыб с неповреждённым хвостом. Однако при дальнейшей работе в массовом материале встречались рыбы с признаками потери хвоста, поэтому кроме абсолютной длины измеряли длину от кончика рыла до анального отверстия с точностью до 0.1 см. Антеанальное расстояние (от кончика рыла до начала анального плавника) менее точно связано с абсолютной длиной, чем более консервативная длина до анального отверстия. Ранее было показано, что расстояние

от ануса до начала анального плавника у рыб может значительно варьировать в зависимости от пола (Воскобойникова, Баланов, 2019) и индивидуально (Кудерский, 1958).

Методика сбора, хранения и обработки ВРС принята на основе накопленного мирового опыта с собственной модификацией (Чугунова, 1959; Буслов, 2009; Hutchinson, Anderl, 2012; Matta, Kimura, 2012; Alferov et al., 2024). Исследованы рыбы *TL* 69–95 см. Для определения возраста из головы каждой особи извлекали наиболее крупные отолиды (сагитты), под спинным плавником ближе к боковой линии отбирали по 20–30 чешуек. Затем делали препарат с 8–10 чешуйками, из которых в дальнейшем пригодными для определения возраста оказывались четыре–пять.

Чешуя малоглазого макруруса относительно крупная, неправильной округлой формы (рис. 1а). Сагитты несколько выпуклые в дистальном направлении и, наоборот, вогнутые в проксимальном. Характерной особенностью является гребневидный вентральный край с зубцами разной величины у разных особей (рис. 1б).

Для шлифовки отолидов использовали шлифовальную бумагу с зернистостью от Р180 до Р2000. Для получения чётких шлифов с мак-

симальным количеством годовых меток сначала отолит шлифовали с дистальной стороны, затем с проксимальной. Рисунки кольцевых структур получались настолько чёткими, что для их проявления не использовали иммерсионную жидкость. По мере проявления рисунка отолит можно сломать поперёк ближе к ядрышку и продолжать шлифовать большую часть, снижая этим риски разрушения тонкой пластины. Подобную методику по шлифам отолидов используют для определения возраста малоглазого макруруса в Научном центре рыболовства Аляски (Hutchinson, Anderl, 2012). При шлифовке только с одной стороны до получения чёткого рисунка стачивается часть годовых отметок. Из 50 отолидов, взятых для ручной обработки, два пришлось выбраковать. Это связано с их хрупкостью на последних этапах обработки. Всего возраст был определён у 39 самок и 11 самцов малоглазого макруруса.

Просмотр ВРС и получение их снимков осуществляли под микроскопом тринокулярным Микромед МС-4-ZOOM LED (“Микромед”, Китай) с беззеркальным системным цифровым фотоаппаратом Fujifilm X-A2 (“Fujifilm”, Япония), используя к нему насадки Barlow с двукратным увеличением (“SvBony”, Китай). Для достоверности оценку возраста рыб осуществля-

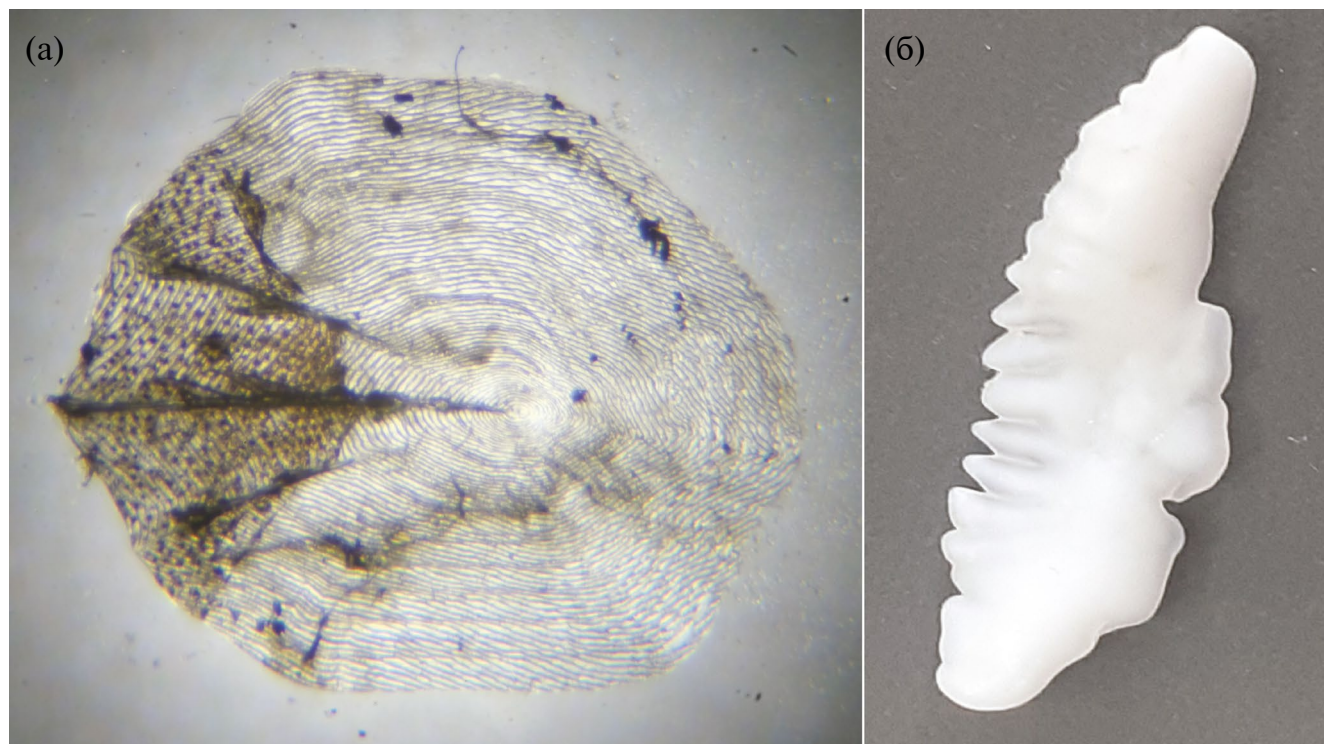


Рис. 1. Чешуя (а) и отолит (б) малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis*.

ли три имеющих опыт оператора независимо друг от друга.

Сравнения результатов между операторами и между определениями возраста по чешуе и отолитам выполняли с использованием теста на симметрию Макнимара–Боукера (Ogle, 2021). Тест анализирует $k \times k$ таблицу сопряжённости, где k — число возрастных групп. Строки таблицы (i) — возрастные категории, принятые в качестве стандарта. Столбцы (j) — сравниваемые с ним методы или операторы. Таблица содержит частоты n_{ij} , отражающие число особей, находящихся в возрастной категории, соответствующей стандарту для каждой возрастной категории сравниваемого образца. Нулевая гипотеза — $H_0: n_{ij} = n_{ji} \forall i, j$. Критерий Макнимара–Боукера (T_{MB}) рассчитывали по формуле:

$$T_{MB} = \sum_{i < j} \frac{(n_{ij} - n_{ji})^2}{n_{ij} + n_{ji}}.$$

Критерий следует распределению χ^2 с числом степеней свободы $k(k - 1)/2$. При малых значениях p делается вывод о наличии систематического смещения. При сравнении смещения в определении возраста в качестве стандарта принимали результаты оператора 1.

Для определения степени рассеивания результатов между стандартом и образцом использовали коэффициент вариации (CV) (Campana et al., 1995):

$$CV_j = 100 \times \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R - 1}}}{X_j},$$

где X_{ij} — полученный в i -том определении возраст j -той особи, X_j — средний возраст j -той особи, R — число определений возраста для каждой рыбы.

Для расчётов и построения графиков использовали язык сценариев R с пакетами ggplot2 (визуализация), data.table (обработка первичных данных) (Barrett et al., 2024), FSA (расчёт и тестирование смещений) (Wickham, 2016; Ogle, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина (TL) исследованных самок малоглазого макруруса варьировала в пределах 69.0–95.0 (в среднем 77.8 ± 0.88) см, самцов — 72.0–81.0 (77.1 ± 0.79) см. Масса тела самок составляла 850.0–3215.0 (1674.6 ± 78.39) г, самцов — 1130.0–1930.0 (1568.2 ± 82.41) г. Определённый по чешуе возраст самок составил 5–13 лет, по отолитам — 9–23 года, самцов соответственно 7–10 и 13–21 год.

Сравнение результатов определений возраста между операторами показало систематическое смещение данных оператора 2 по обеим структурам (таблица), поэтому его оценки были исключены из дальнейшего анализа. Данные операторов 1 и 3 объединили. Следует иметь в виду,

Анализ смещения между операторами (тест Макнимара–Боукера) определённого по разным регистрирующим структурам возраста особей малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis*

Пол	Операторы	Число рыб, экз	T_{MB}	p	$CV, \%$
Чешуя					
Самцы	1/2	11	4.44	1.96×10^{-2}	18.21
Самки	1/2	39	26.47	2.68×10^{-7}	18.02
Самцы	1/3	11	2.78	9.60×10^{-2}	9.29
Самки	1/3	39	0.17	7.10×10^{-1}	9.13
Отолиты					
Самцы	1/2	11	3.60	5.80×10^{-2}	17.53
Самки	1/2	37	23.05	1.57×10^{-6}	19.27
Самцы	1/3	11	2.00	1.57×10^{-1}	10.05
Самки	1/3	37	1.00	8.57×10^{-1}	13.22

Примечание. T_{MB} — критерий Макнимара, p — уровень значимости, CV — коэффициент вариации.

что для этих двух операторов рассеяние (*СИ*) результатов определения возраста по отолитам немного превышало рекомендованные 10%.

После объединения данных, полученных операторами 1 и 3, при сравнении (тест Мак-нимара–Боекера) результатов определений возраста по чешуе с результатами по отолитам разница была ~ 40%: для самцов — $\chi^2 = 22.00$, $p = 2.73 \times 10^{-06}$, $CV = 39.63$ ($n = 22$); для самок — $\chi^2 = 71.05$, $p = 3.48 \times 10^{-17}$, $CV = 40.31$ ($n = 74$). Хорошо заметно (рис. 2, 3), что при использовании препаратов с чешуёй возраст малоглазого макруруса значительно недооценивался по сравнению с возрастом, определённым по шлифам отоликов. Систематическое занижение возраста наблюдалось даже у предрекрутов и молодых половозрелых особей (рис. 4). Для исследованных

самцов эта разница доходила до 12 лет, самок — до 15 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Следует заметить, что не всё однозначно и с определением по отоликам числа прожитых исследованными макрурусами лет. Мы полагаем, что по крайней мере часть выделенных в нашей работе возрастных меток можно принимать как годовые условно. Край отолика может выглядеть как широкая зона прироста. В своём исследовании Роджвеллер с соавторами (Rodgveller et al., 2010) показали, что в зависимости от технологии обработки на краю отолика малоглазого макруруса может недоучитываться значительное число годовых колец. Также вызывает вопрос

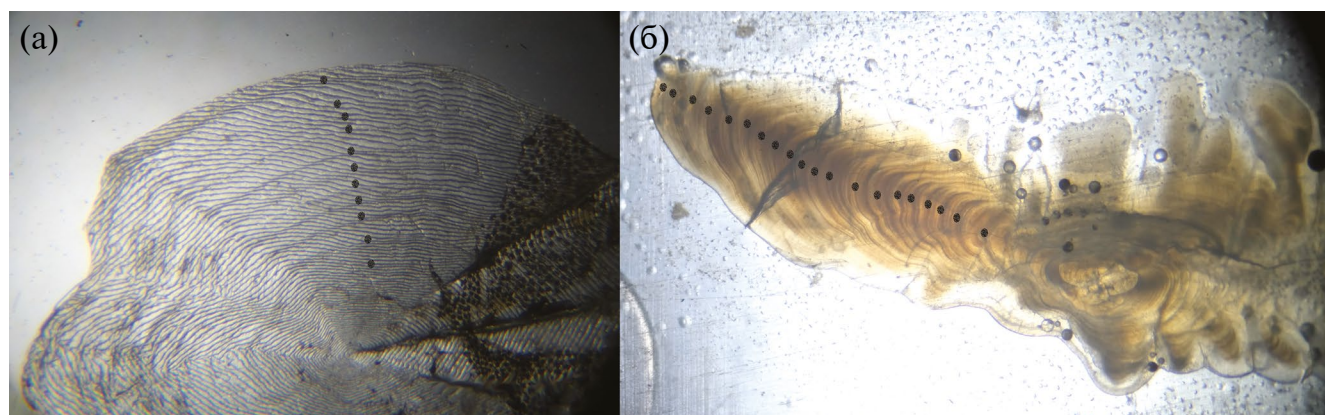


Рис. 2. Препараты из чешуи (а) и отолика (б) самки малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis* TL 78 см: (●) — годовые кольца; определённый по чешуе возраст 11+, по отолику — 20+.

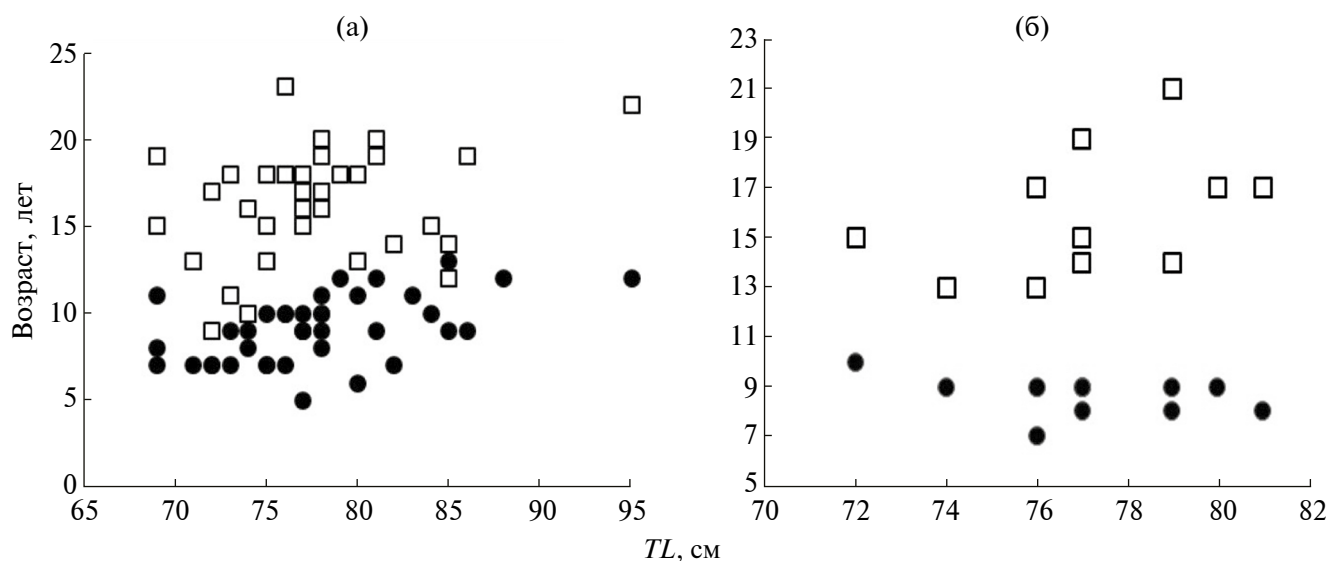


Рис. 3. Связь абсолютной длины (TL) и возраста у малоглазого макруруса *Coryphaenoides pectoralis*: а — самки, б — самцы; возраст: (□) — определённый по шлифам отоликов, (●) — по чешуе.

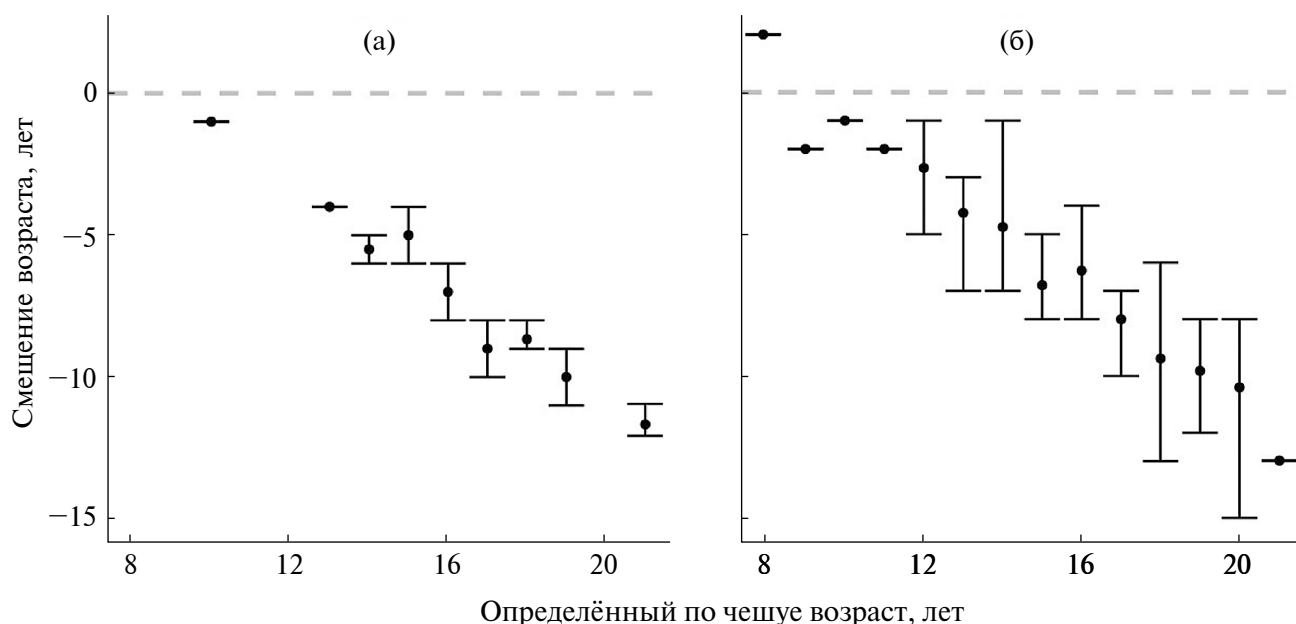


Рис. 4. Разница (смещение) между определённым по чешуе возрастом (●) самцов (а) и самок (б) *Coryphaenoides pectoralis* и возрастом, определённым по отолитам: (—) — нулевая разница между определёнными разными методами значениями возраста, (I) — минимальное и максимальное значения.

идентификация первых (ближних к ядрышку) годовых колец. Считается, что у макруруса, как и у большинства других рыб, наибольшие линейные приросты приходятся на первые годы жизни (Куликова, 1957; Новиков, 1970, 1974; Тупоногов, 1991). Однако при исследовании возраста северного макруруса *Macrourus berglax* из Северо-Западной Атлантики были выражены сомнения в том, что только чёткое кольцо на чешуе является годовым (Savvatimsky, 1994). Попытаемся выяснить некоторые биологические особенности вида, которые могут влиять на закладки колец ВРС. Весь жизненный цикл малоглазого макруруса проходит на большой глубине, на которой гидрологические условия относительно стабильные. Очевидно, что для личинок и молоди макруруса обитание в батипелагиали — это, с одной стороны, выбранная видом стратегия, чтобы избежать донных хищников, которыми изобилует батибенталь, с другой — определённые проблемы с обеспеченностью пищей. Несмотря на то, что только незначительная часть уловов макрурусов после поднятия с глубины остаётся с невывернутыми желудками, относительно благополучно изучено питание малоглазого макруруса $TL > 50$ см (Чучукало, 2006). Трофический уровень особей вида ожидаемо увеличивается по мере их роста (Горбатенко, 2018). Если молодь питается главным образом зоопланктоном, то для взрослого

макруруса основу питания составляют рыбы (Pisces), кальмары (Myopsida + Oegopsida) и десятиногие ракообразные (Decapoda) (Тупоногов, 1991; Чучукало, 2006). Специальные биоэнергетические исследования вида не проводили, однако известно, что взрослым рыбам достаточно наполнить желудок один раз в 2–3 сут. Молодые рыбы размером <40 см, судя по имеющемуся ограниченному материалу, для того чтобы поддерживать кормовыми организмами меньшего трофического уровня энергетический баланс и расти, должны питаться более интенсивно (Чучукало, 2006). Скорее всего, макрурус не совершает длительные интенсивные перемещения в поисках пищи, а в основном поджидает добычу, на это указывают технoхимические характеристики его мышечной ткани, в которой содержание белков и липидов приблизительно в четыре раза меньше, чем, например, у чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Кизеветтер, 1971). Многие представители глубоководного нектона (батилаги (*Bathylagus*), миктофиды (Myctophidae), серебрянка *Leuroglossus schmidtii*, некоторые кальмары и другие) совершают суточные кормовые миграции из глубоководья в подповерхностные воды. Но молодь макруруса обитает на большой глубине постоянно и, вероятно, рассредоточена в огромной толще воды. По данным гидроакустических исследований составлено представление о том, что

пространственное и временное распределение планктона в пределах глубин обитания вида неравномерно как за счёт различной динамики вод, так и по причине миграций интерзональных видов, которые в своей основной массе достигают средней мезопелагиали (Виноградов, 1968).

Крайняя редкость поимок молоди (в том числе личинок) малоглазого макруруса (Endo et al., 2010; Алфёров, 2022; Саушкина, 2022; Alferov, 2022) пока не позволяет провести исследования её возраста, роста, а также особенностей распределения и других характеристик. Если для рыб $TL > 30$ см, вероятно, существует некоторая ритмика в питании, связанная с вертикальными миграциями интерзональных кормовых организмов, то для мелких макрурусов это маловероятно. Возможно, рост их в этот период не такой значительный, как у шельфовых видов или видов, совершающих миграции в вышележащие слои пелагиали. Например, для того, чтобы молоди чёрного палтуса вырасти до 30–40 см в условиях лучшей обеспеченности пищей на шельфе, должно пройти несколько лет (Dwyer et al., 2016). Даже принимая во внимание то, что почти до конца прошлого столетия биомассу планктона оценивали без учёта коэффициента уловистости (для глубоководного планктона не установлен надёжный коэффициент уловистости до сих пор), Виноградов (1968) показал, что в нижней мезопелагиали и глубже биомасса кормового зоопланктона на порядок ниже, чем в верхнем слое, и продолжает снижаться с глубиной. При этом хищные глубоководные обитатели дна и придонного слоя обеспечены пищей лучше, чем постоянные жители глубоководной пелагиали. Взрослый малоглазый макрурус питается в основном в некотором отрыве от дна (Головань и др., 1990; Clausen, 2008).

Учитывая вышесказанное, представляется, что расположенные перед первым чётким кольцом на ВРС макрурусов менее отчётливые метки, между которыми расстояние не такое большое, как между последующими чёткими кольцами, вполне могут оказаться годовыми. А значит, и на этом этапе может недооцениваться возраст этого вида.

Нет убедительных ответов на вопрос, являются ли остальные “годовые” кольца зоной ежегодного прироста. В условиях, в которых обитает макрурус, наиболее вероятным стрессовым событием, способным влиять на его питание настолько, чтобы образовалась гиалиновая зона роста на ВРС, является нерест. Не исследована

биоэнергетика вида, связанная с периодичностью нереста малоглазого макруруса, имеющего не только крупную печень, депонирующую жир, но и довольно крупные гонады. Многолетние данные сезонного изменения доли преднерестовых и нерестящихся самок, сезонного изменения питания особей вида и их упитанности по Фультону (максимальные значения в конце нагула и минимальные во время нереста), колебаний упитанности особей по месяцам в Северо-Курильском районе и Охотском море свидетельствуют, что увеличение энергетических затрат (в период интенсификации нереста) малоглазого макруруса происходит в тёплое время года (с весны до осени) и имеет два пика. В межгодовом плане пики могут сдвигаться (Тупоногов, 1991, 1997). Однако в течение всего года между этими пиками нереста встречаются особи как с текучими гонадами, так и недавно выметавшие половые продукты. Вполне возможно, что в стабильных условиях глубоководья нерест для части особей не привязан к чёткому годовому циклу и в зависимости от готовности к размножению может сдвигаться. Эти сдвиги необязательно должны быть в сторону большей продолжительности по времени между закладками зон роста, чем календарный год.

Неоднозначность в определении возраста рыб разными методами (Burton, 1999; Beamish, McFarlane, 2000; Cailliet et al., 2001; Campana et al., 2011; Casselman et al., 2019; Le Bourg, Le Bourg, 2020), в том числе радиоизотопным и шлифовкой по поверхности отолиров, а также отсутствие в пробах ВРС молоди оставляют вопрос точного определения возраста малоглазого макруруса открытым. Как следствие, остаются не до конца решёнными проблемы, связанные с выявлением времени наступления половой зрелости, возрастной структуры промысловой части популяции в разных районах, фертильного возраста особей и видовой плодовитости. Биохимический состав и механизмы образования кольцевых структур чешуи и отолиров различаются (Михеев, Шеина, 2020). Возможно, в этом кроется причина, почему на чешуе невидимы или неотчётливы некоторые метки, которые хорошо заметны на отолите. Это делает определение возраста по чешуе более субъективным, а значит, менее пригодным для практических целей.

Для достижения прогресса в этом вопросе необходимо, во-первых, накопить сведения по росту макруруса для всех размерных групп, начиная от личиночной стадии. Нерест макруру-

са, как, вероятно, и других глубоководных рыб, икра, личинки и молодь которых развиваются в батипелагиали, должен проходить в местах каких-то систем течений, которые обеспечивают транзит личинок к местам скопления кормового планктона нужной фракции. Переход на внешнее питание является критическим, и корм для личинок должен быть доступен к этому периоду. Вероятно, в местах повышенных концентраций глубоководного планктона существует высокая вероятность поимок молоди макрурусов и других видов, имеющих сходную экологию. Во-вторых, важную информацию можно получить при проведении биоэнергетических исследований с помощью современных методов. На основании более репрезентативного материала, включающего сотни отолитов малоглазого макруруса, планируются исследования, включающие построение размерно-возрастных ключей для самцов и самок, а также определение возраста созревания вида. Перекрёстный анализ всех доступных методов определения возраста рыб и выявление особенностей биологии вида на сегодняшний день — наиболее вероятный путь.

Возраст других долгоживущих макрурусов и близких по экологии долгоживущих видов сравним с полученными нами результатами. Кулик с соавторами (2023) показали, что до последнего времени при определении общего допустимого улова малоглазого макруруса целевой коэффициент эксплуатации был выбран исходя из допустимой естественной убыли, характерной для рыб с продолжительностью жизни до 25 лет. Уже сейчас для некоторых промысловых зон уровень эксплуатации запасов этого вида находится на границе между безопасным и опасным. Уровень информационного обеспечения оценки состояния запаса соответствует второму (Бабаян и др., 2018). Одним из главных условий для достижения первого уровня является выявление размерно-возрастного состава популяций в течение периода, превышающего продолжительность жизни малоглазого макруруса. Таким образом, актуальность исследования возраста этого вида имеет большое теоретическое и практическое значение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение методик оценки возраста малоглазого макруруса подтвердило результаты аналогичных работ, проведённых зарубежными коллегами. Результаты наших исследований и анализ

данных литературы показывают, что оценки возраста малоглазого макруруса по чешуе значительно занижены по сравнению с таковыми по отолитам. Близость оценок максимального возраста малоглазого макруруса по радиоизотопам (литературные данные) и по шлифам отолитов даёт основание считать вторые более пригодными для использования в рыбохозяйственной деятельности по сравнению с методикой определения возраста по чешуе. Необходимо провести сравнительный анализ различных методик определения возраста (шлифы, тонкие спилы, слом—обжиг) и верификацию определений возраста с использованием более широкого размерного и возрастного диапазона рыб, а также анализа годового цикла развития отолитов. Без проверки точности оценок возраста малоглазого макруруса остаются нерешёнными проблемы, связанные с точностью определения его роста, смертности, оценок величины запасов и, как следствие, с рациональным регулированием промысла. До проведения этих исследований интенсификация промысла возможна только за счёт новых разведанных запасов и более полной изученности биологии вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета ТИНРО (тема 2.4.7.16). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Рыб для биологического анализа отбирали уже умершими из промысловых уловов. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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. III (IV). Тверь: ПолиПРЕСС. С. 295–301.

Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. 2018. Методические рекомендации по оценке запасов при-

оритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО, 312 с.

Бадаев О.З., Черниенко И.С., Овсянникова С.Л. 2023. Сравнительный анализ оценок возраста черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* северо-западной части Тихого океана на основе различных методических подходов // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 2. С. 342–356.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-342-356>

Буслов А.В. 2009. Определение возраста тресковых (Gadidae) дальневосточных морей: теоретические положения и методические подходы (обзор) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 14. С. 32–46.

Виноградов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 320 с.

Воскобойникова О.С., Баланов А.А. 2019. Морфологическая изменчивость пятнистого круглопёра *Eumicrotremus pacificus* (Cottoidei, Cyclopteridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 523–530.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219050230>

Головань Г.А., Пахоруков Н.П., Сыса В.Н. 1990. Распределение и поведение глубоководных рыб в районе Курильских островов // Биология моря. № 1. С. 70–72.

Горбатенко К.М. 2018. Троофодинамика гидробионтов в Охотском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 48 с.

Кизеветтер И.В. 1971. Технологическая и химическая характеристика промысловых рыб тихоокеанского бассейна. Владивосток: Дальиздат, 297 с.

Коростелев Н.Б., Орлов А.М. 2020. Сравнительный анализ возраста и роста клюворылой антморы *Antimora rostrata* (Moridae, Gadiformes) в водах Южного полушария // Тр. IX Междунар. науч.-практ. конф. “Морские исследования и образование (MARESEDU-2020)”. Т. I (III). Тверь: ПолиПРЕСС. С. 337–339.

Коростелев Н.Б., Байталюк А.А., Мальцев И.В., Орлов А.М. 2020. Первые данные о возрасте и росте мелкочешуйной антморы *Antimora microlepis* (Moridae) из вод подводного Императорского хребта (Северо-Западная Пацифика) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 689–697.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220060028>

Кудерский Л.А. 1958. Материалы по внутривидовой изменчивости судака // Тр. Карел. филиала АН СССР. Вып. 13. С. 70–107.

Кулик В.В., Алфёров А.И., Горюнов М.И. 2023. Оценка максимального устойчивого улова малоглазого макруруса *Albatrossia pectoralis* (Macrouridae) на Дальнем Востоке России на основе байесовской продукционной модели JABBA // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 2. С. 443–463.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203443-463>

Куликова Е.Б. 1957. Рост и возраст глубоководных рыб // Тр. ИО АН СССР. Т. 20. С. 347–355.

Михеев П.Б., Шеина Т.А. 2020. Применение анализа микроэлементного состава кальцинированных структур рыб для решения фундаментальных и прикладных научных задач: обзор // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 3. С. 688–729.

<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-688-729>

Новиков Н.П. 1970. Биология малоглазого долгохвоста *Chalinura pectoralis* в северной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. Т. 70. Вып. 5. С. 300–326.

Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть, 308 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., Ведищева Е.В., Трофимова А.О., Орлова С.Ю. 2018. Рост и возраст северного макруруса *Macrourus berglax* в водах юго-западной Гренландии // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 348–355.
<https://doi.org/10.7868/S0042875218030116>

Паутов Г.П. 1975. Возраст и рост малоглазого (*Nematonurus pectoralis*), пепельного (*Coryphaenoides cinereus*) и черного (*Coryphaenoides acrolepis*) макрурусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 96. С. 181–185.

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>

Солдат В.Т. 2007. Методика определения возраста тупорылого макруруса *Coryphaenoides rupestris* (Gunnerus, 1765) Срединно-Атлантического хребта // Промыслово-биологические исследования Атлантики в 2004–2005 годах. Т. 2. Биопродуктивность вод и экология промысловых популяций. Калининград: Изд-во Атлантики. С. 103–107.

Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 52 с.

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

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

Тупоногов В.Н. 2003. Распределение и биологическое состояние макрурусов в Охотском море и у Курильских островов летом–осенью 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 133. С. 56–66.

- Тупоногов В.Н., Новиков Н.П. 2016. Макрурусы — важный резерв глубоководного промысла в дальневосточных морях // Рыб. хоз-во. № 6. С. 54–60.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nektona и nektoбентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Шунтов В.П. 2022. Биология дальневосточных морей России. Т. 3. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 455 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.
- Alferov A.I., Badaev O.Z., Erulina A.O. 2024. Comparative analysis of age determination methods for giant grenadier macrurus (*Coryphaenoides pectoralis*) based on different age-recording structures of scales and otoliths // Proc. 38th Int. Symp. Okhotsk Sea and Polar Oceans. Mombetsu: OSPORA. P. 257–259.
- Allain V., Lorange P. 2000. Age estimation and growth of some deep-sea fish from the Northeast Atlantic Ocean // Cybium. V. 24. № 3. Suppl. P. 7–16.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2000-243s-001>
- Andrews A.H., Cailliet G.M., Coale K.H. 1999. Age and growth of the Pacific grenadier (*Coryphaenoides acrolepis*) with age estimate validation using an improved radiometric ageing technique // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. № 8. P. 1339–1350.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-56-8-1339>
- Barret T., Dowle M., Srinivasan A. et al. 2024. Data.table: Extension of 'data.frame'. R package version 1.16.0 (<https://CRAN.R-project.org/package=data.table>. Version 05/2024).
- Beamish R.J., McFarlane G.A. 2000. Reevaluation of the interpretation of annuli from otoliths of a long-lived fish, *Anoplopoma fimbria* // Fish. Res. V. 46. № 1–3. P. 105–111.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00137-5](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00137-5)
- 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. 25–39.
<https://doi.org/10.1007/BF01313239>
- Bergstad O.A. 1995. Age determination of deep-water fishes: experiences, status and challenges for the future // Deep-water fisheries of the north Atlantic oceanic slope. Dordrecht: Springer. P. 267–283.
https://doi.org/10.1007/978-94-015-8414-2_10
- 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.
- Cailliet G.M., Andrews A.H., Burton E.J. et al. 2001. Age determination and validation studies of marine fishes: do deep-dwellers live longer? // Exp. Gerontol. V. 36. № 4–6. P. 739–764.
[https://doi.org/10.1016/s0531-5565\(00\)00239-4](https://doi.org/10.1016/s0531-5565(00)00239-4)
- Campana S.E., Annand M.C., McMillan J.I. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations // Trans. Am. Fish. Soc. V. 124. № 1. P. 131–138.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1995\)124<0131:GASMF>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1995)124<0131:GASMF>2.3.CO;2)
- Campana S.E., Zwanenburg K.C.T., Smith J.N. 2011. $^{210}\text{Pb}/^{226}\text{Ra}$ determination of longevity in redfish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 1. P. 163–165.
<https://doi.org/10.1139/f90-017>
- Casselman J.M., Jones C.M., Campana S.E. 2019. Bomb radiocarbon age validation for the long-lived, unexploited Arctic fish species *Coregonus clupeaformis* // Mar. Freshw. Res. V. 70. № 12. P. 1781–1788.
<https://doi.org/10.1071/MF18354>
- Chilton D.E., Beamish R.J. 1982. Age determination methods for fishes studied by the Groundfish Program at the Pacific Biological Station // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 60. 102 p.
- Clausen D.M. 2008. The giant grenadier in Alaska // Am. Fish. Soc. Symp. V. 63. P. 413–450.
- Dwyer K.S., Treble M.A., Campana S.E. 2016. Age and growth of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic: a changing perception based on bomb radiocarbon analyses // Fish. Res. V. 179. P. 342–350.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.01.016>
- 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>
- 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 05/2024).
- Le Bourg B., Le Bourg E. 2020. Age determination and lifespan of marine animal species // Encyclopedia of biomedical gerontology. London: Acad. Press. P. 26–36.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801238-3.11329-7>
- Matsui T., Kato S., Smith S.E. 1990. Biology and potential use of Pacific grenadier, *Coryphaenoides acrolepis*, off California // Mar. Fish. Rev. V. 52. № 3. P. 1–17.
- Matta M.E., Kimura D.K. 2012. Age determination manual of the Alaska Fisheries Science Center Age and Growth Program // NOAA Prof. Pap. NMFS. № 13. 97 p.
- Ogle D. 2021. FSA: fisheries stock analysis R package version 0.9.1 (<https://github.com/droglenc/FSA>. Version 09/2021).

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 // Am. Fish. Soc. Symp. V. 63. P. 225–260.

<https://doi.org/10.47886/9781934874004.ch16>

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 // NAFO Sci. Coun. Stud. № 20. P. 53–64.

Treble M.A., Dwyer K.S. 2008. Report of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) age determination workshop // Ibid. № 41. 90 p.

<https://doi.org/10.2960/S.v41.m1>

Wickham H. 2016. ggplot2: elegant graphics for data analysis, Cham: Springer, 260 p.

<https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>

Wilson R.R. Jr. 1982. A comparison of ages estimated by polarized light method with ages estimated by vertebrae in females of *Coryphaenoides acrolepis* (Pisces: Macrouridae) // Deep Sea Res. Pt. A. Oceanogr. Res. Pap. V. 29. № 11. P. 1373–1379.

[https://doi.org/10.1016/0198-0149\(82\)90015-2](https://doi.org/10.1016/0198-0149(82)90015-2)

COMPARISON OF METHODS FOR STUDYING THE AGE OF THE GIANT GRENADIER *CORYPHAENOIDES PECTORALIS* (MACROURIDAE) BY SCALES AND OTOLITHS

O. Z. Badaev^{1, *}, A. I. Alferov¹, I. S. Cherniyenko¹, and A. O. Erulina¹

Pacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia

**E-mail: badayev@yandex.ru*

On the basis of the prepared preparations for age reading, an analysis was made and it was shown that the age of scales is significantly underestimated, compared with the technique when otolith sections are used. The results cast doubt on existing ideas about the growth of the macrurus. The question of interpreting the age of the small-eyed macrurus for all age groups remains open.

Keywords: giant grenadier *Coryphaenoides pectoralis*, age, otoliths, scales, methods.

УДК 597.556.331.7:591.3/.4

РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК ТОЛСТОШИПОГО МАСЛЮКА *PHOLIS CRASSISPINA* (PHOLIDAE) ИЗ ВОД ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ

© 2025 г. А. А. Баланов^{1, *}, М. О. Ростовцева²

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

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

*E-mail: abalanov@imb.dvo.ru

Поступила в редакцию 19.06.2024 г.

После доработки 12.07.2024 г.

Принята к публикации 17.07.2024 г.

Приведены описание личинок и основные меристические признаки ювенильных и половозрелых особей *Pholis crassispina* из вод залива Петра Великого Японского моря. Предложена оригинальная схема обозначения меланофоров. Описана динамика развития меланофорной окраски у личинок. Клейтральный пигмент у этого вида встречается со стадии preflexion. На этой же стадии по достижении абсолютной длины тела 14.3 мм на боках брюха появляется поверхностный меланофорный ряд, меланофоры могут иметь лучевое строение или быть в виде точек. Примерно с длины тела 18.4 мм каждый постанальный вентральный меланофор соответствует одному членистому лучу анального плавника. С этого значения длины можно узнать число членистых лучей в анальном плавнике, подсчитав число меланофоров в их основании. Предложен набор признаков, который позволяет надёжно идентифицировать личинок *P. crassispina* на каждой стадии развития.

Ключевые слова: *Pholis crassispina*, личинки, развитие, меланиновая окраска, скелет хвостового плавника, залив Петра Великого, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875225020053, EDN: CUXTGR

Семейство маслюковых (Pholidae) в зал. Петра Великого Японского моря представлено пятью видами: *Pholis crassispina* (Temminck et Schlegel, 1845), *P. nebulosa* (Temminck et Schlegel, 1845), *P. picta* (Kner, 1868), *P. fasciata* (Bloch et Schneider, 1801) и *Rhodymenichthys dolichogaster* (Pallas, 1814) (Линдберг, Красюкова, 1975; Черешнев, Назаркин, 2008; Соколовский и др., 2011; Парин и др., 2014). Из них чешуя на голове есть только у *P. nebulosa* и относительно недавно описанного для ихтиофауны залива *P. crassispina* (Yatsu, 1981; Черешнев, Назаркин, 2008). Из вод зал. Петра Великого указаны личинки только *P. nebulosa* (Соколовский, Соколовская, 2008). Также, по литературным данным, *P. nebulosa* является резидентным и широко распространённым в зал. Петра Великого видом, а *P. crassispina* имеет статус малочисленного вида (Соколовский и др., 2011).

Однако при изучении признаков чешуеголовых маслюков из бух. Житкова (зал. Петра Великого)

было выявлено, что значения признаков у всей выборки выходят за пределы изменчивости вида *P. nebulosa*. Описанию данных личинок и идентификации вида исследованных чешуеголовых маслюков посвящена настоящая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили личинки, ювенильные и половозрелые особи *P. crassispina* из зал. Петра Великого Японского моря (рис. 1). В прибрежных водах бух. Житкова (Balanov et al., 2022) личинки абсолютной длиной (*TL*) 12.2–30.8 мм ($n = 42$ экз.) пойманы в марте–июне 2022 г. Ювенильные и половозрелые особи *TL* 91–175 мм ($n = 22$ экз.) отловлены в бух. Средняя в 2007–2022 гг. Личинок собирали на световых станциях сачком (Баланов и др., 2020). Ювенильных и половозрелых рыб отлавливали мальковым

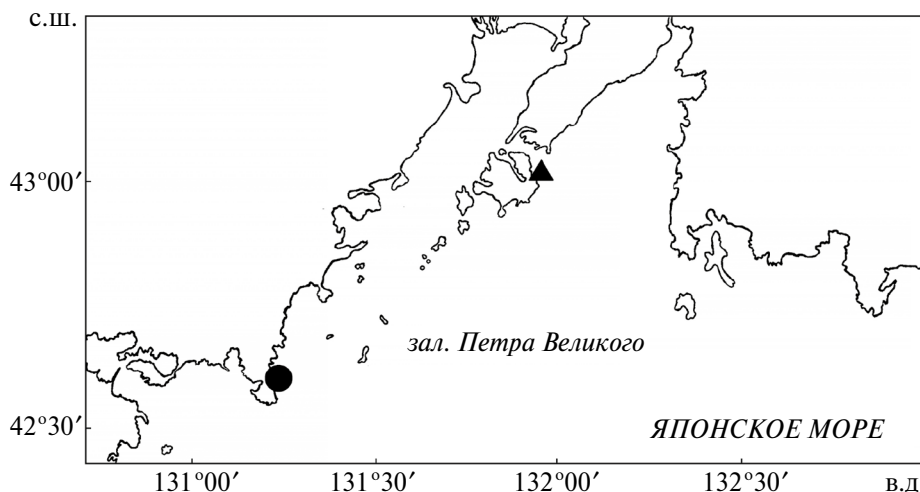


Рис. 1. Места отлова *Pholis crassispina* в заливе Петра Великого, Японское море: (●) — бух. Средняя (ювенильные и половозрелые рыбы), (▲) — бух. Житкова (личинки).

неводом. Весь материал был зафиксирован в 4%-ном растворе формальдегида, затем перенесён для хранения в 60%-ный изопропиловый спирт. Длину тела всех особей измеряли на фиксированном материале, для измерения длины личинок использовали программу Zen Pro (“Carl Zeiss Microscopy GmbH”, Германия).

Все измерения и подсчёты выполнены по схемам, предложенным Макушом (1958), Ятцу (Yatsu, 1981) и Воскобойниковой (2005). В описании использованы следующие обозначения признаков: *D*, *A*, *P*, *V*, *C* — спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; *TL* — абсолютная длина от переднего края рыла до конца плавниковой складки (до стадии postflexion) или до конца средних лучей хвостового плавника (у остальных экземпляров).

Пигментацию изучали у фиксированных экземпляров. Описание изменений пигментации и степени развития скелета у личинок выполнено по фотографиям, сделанным с использованием стереомикроскопа SteREO Discovery.V12, (“Carl Zeiss AG”, Германия). Каждую личинку фотографировали до и после окрашивания ализариновым красным и просветления в 1.5%-ном растворе гидроксида калия (Якубовски, 1970). Для изучения наружного пигмента использовали фотографии неокрашенных личинок. При описании внутреннего пигмента и исследовании различий в окраске ализарином скелета на различных стадиях личиночного развития использовали фотографии окрашенных особей. Всего изучено 176 фотографий. Парные меланофоры подсчитывали на левой стороне тела. В анальном

плавнике исследовали меланофоры в основании членистых лучей, первые два меланофора в начале плавника соответствуют колючим лучам, поэтому их не учитывали. Живых личинок просматривали на наличие эритро- и ксантофоров.

Общепринятая методика обозначения элементов меланиновой окраски для рыб семейства маслюковых отсутствует. Мы предлагаем оригинальную схему обозначения меланофоров (рис. 2) на основе ранее опубликованных работ по видам этого семейства (Kendall et al., 1984; An atlas ..., 1988; Matarese et al., 1989; Watson, 1996) и собственных данных, по аналогии со схемами меланофоров у стихеевых рыб (Stichaeidae) (Баланов и др., 2020).

Меристические признаки ювенильных и половозрелых рыб подсчитывали по рентгенограммам, полученным на цифровом рентген-аппарате Faxitron MX-20 (“Faxitron”, США). Для подсчёта лучей *P* их окрашивали ализарином в растворе 1.5%-ного гидроксида калия.

Для описания развития личинок были выделены стадии в зависимости от наличия или отсутствия желточного мешка и степени загиба хорды (Kendall et al., 1984): yolk-sac — стадия желточного мешка, preflexion — перед загибом хорды, flexion — формирование лучей в хвостовом плавнике и загиб хорды, postflexion — после завершения загиба хорды и формирования лучей в хвостовом, анальном и спинном плавниках.

Исследованные особи хранятся в коллекции лаборатории ихтиологии ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток).

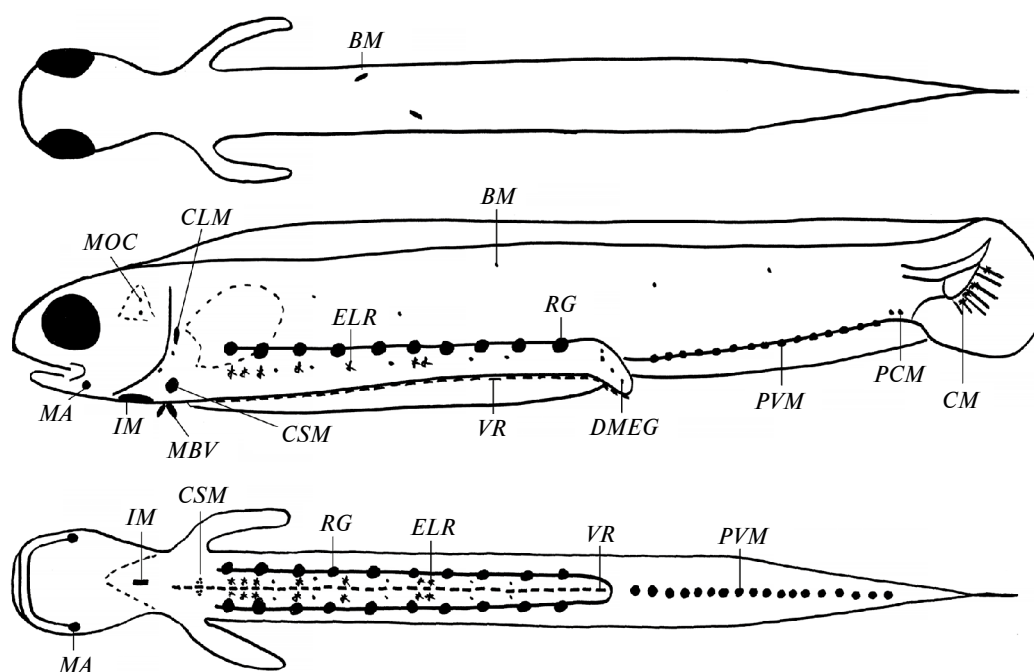


Рис. 2. Обозначения и общая схема расположения меланофоров у личинок семейства Pholidae на примере *Pholis crassispina*, вид: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. Здесь и на рис. 5: *BM* — меланофоры на боках тела, *CLM* — клейтральные меланофоры, *CM* — меланофоры на хвостовом плавнике, *CSM* — меланофоры околосердечной сумки, *DMEG* — дорсальные меланофоры на конце кишечной трубки, *ELR* — поверхностный меланофорный ряд на боках брюха, *IM* — истмусовые меланофоры, *MA* — меланофоры в месте сочленения dentale и anguloarticulare, *MBV* — меланофоры под брюшными плавниками, *MOC* — меланофоры в слуховой капсуле, *PVM* — постанальные вентральные меланофоры, *PCM* — предхвостовые меланофоры, *RG* — ряд на дорсальной поверхности кишечной трубки, *VR* — вентральный ряд.



Рис. 3. Личинки *Pholis crassispina* на разных стадиях развития: а — yolk-sac (TL 12.7 мм), б — preflexion (TL 16.6 мм), в — flexion (TL 23.1 мм), г — postflexion (TL 30.2 мм).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Pholis crassispina (Temminck et Schlegel, 1845)
(рис. 3–5)

Описание личинок на разных стадиях развития

Личинки *TL* 12.2–13.0 мм ($n = 3$ экз.), находящиеся на стадии *yolk-sac*, были пойманы в середине марта 2022 г. Характерным признаком данной стадии является наличие желточного мешка. Хорда прямая, *D* и *A* в виде плавниковых складок (рис. 3а). Окрашиваются ализарином только челюсти и клейтрум. Хвост представлен симметричной плавниковой складкой (рис. 4а).

Личинки слабо пигментированы, меланофоры крупные и не имеют чёткой формы. На желточном мешке вблизи будущей околосердечной сумки присутствует крупный парный звёздчатый меланофор *CSM* (здесь и далее: обозначения и общую схему расположения меланофоров см. на рис. 2). Над кишечной трубкой проходит ряд *RG* из 11–12 парных звёздчатых меланофоров, которые ближе к концу кишки становятся менее чёткими и сливаются в сплошную линию. Три–пять близко лежащих звёздчатых меланофоров *DMEG* расположены на конце кишечной трубки. По середине брюха от головы до конца кишечной трубки проходит ряд *VR*, представленный штриховой линией.

Вдоль основания *A* расположен ряд *PVM*, состоящий из звёздчатых меланофоров, число которых не соответствует числу будущих лучей (табл. 1, 2). На хвосте под хордой один–два звёздчатых меланофора *CM* (рис. 4а).

Личинки *TL* 14.2–18.4 мм ($n = 9$ экз.), находящиеся на стадии *preflexion* были пойманы 14.04–06.05.2022 г. (рис. 3б). Хорда прямая. Ализарином окрашены кости черепа, жаберные дуги, клейтрум, все позвонки туловищного отдела, основания лучей *A* и колючек *D*; обнаруживаются невральные дуги позвонков на границе туловищного и хвостового отделов позвоночника. К концу стадии *preflexion* в хвостовом отделе ализарином окрашиваются почти все позвонки за исключением семи предхвостовых. Хвостовой плавник асимметричной формы. Нижняя лопасть крупнее, овальной формы и направлена вниз и назад, в ней ализарином окрашиваются до 11 основных лучей (рис. 6а).

Только у одной личинки на этой стадии в слуховой капсуле обнаружен слабо пигментированный меланофор *МОС* в виде мелкой точки. У всех экземпляров встречен один меланофор *CLM* в виде полосы. *IM* наблюдается редко — 33.3% выборки (табл. 1) и представляет собой скопление меланофоров на горле. *MBV* имеет вид скопления меланофоров в основании *V*.

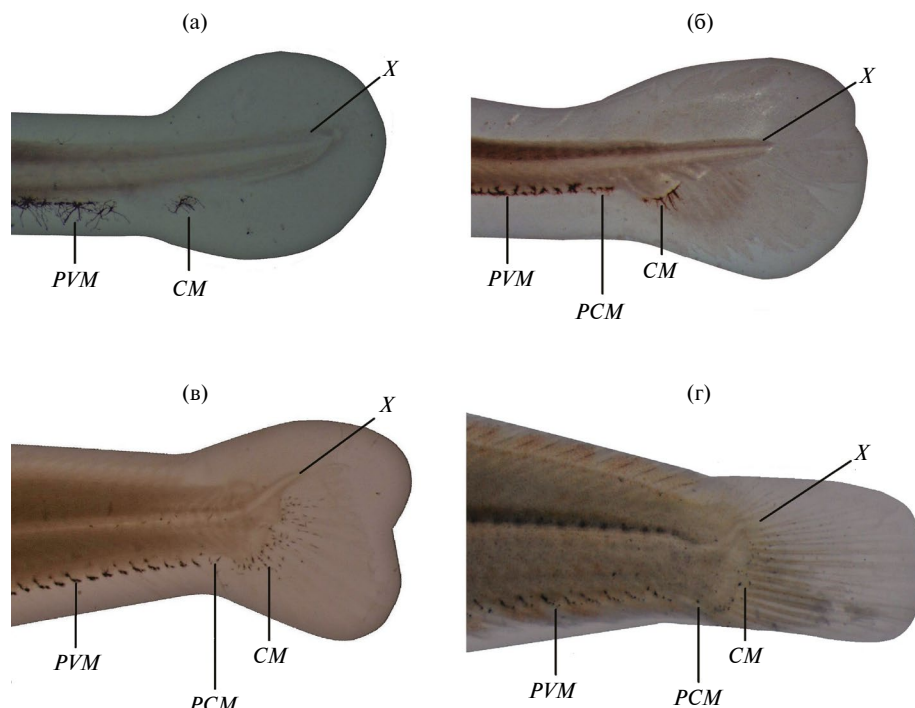


Рис. 4. Расположение меланофоров в основании лучей хвостового плавника у личинок *Pholis crassispina* на разных стадиях развития: а — *yolk-sac* (*TL* 12.7 мм), б — *preflexion* (*TL* 16.0 мм), в — *flexion* (*TL* 24.4 мм), г — *postflexion* (*TL* 30.2 мм). *X* — хорда, ост. обозначения см. на рис. 2.

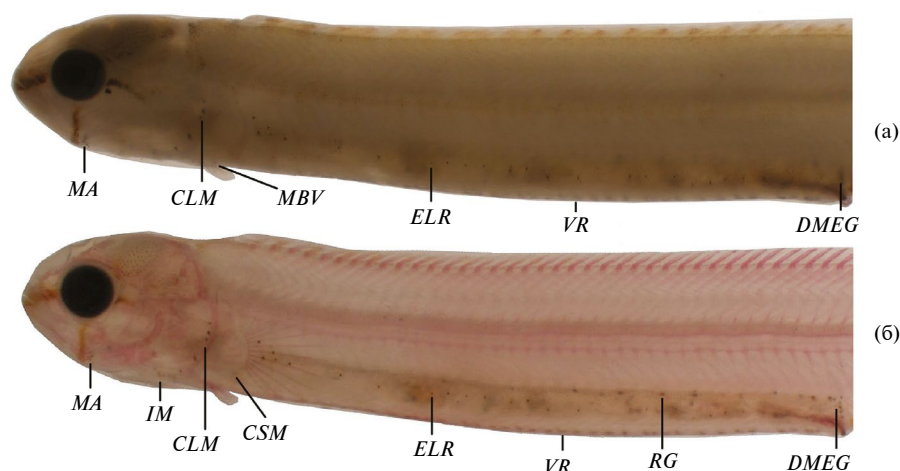


Рис. 5. Туловищный отдел личинки *Pholis crassispina* (TL 30.2 мм) до (а) и после (б) окрашивания ализарином.

Таблица 1. Встречаемость основных элементов меланиновой пигментации у личинок *Pholis crassispina* на разных стадиях развития, %

Признак	Yolk-sac	Preflexion	Flexion	Postflexion
<i>PVM</i>	100	100	100	100
<i>RG</i>	100	100	100	100
<i>ELR*</i>		66.7	92.9	100
25% <i>CA</i>		50.0	7.7	
50% <i>CA</i>		33.3		
75% <i>CA</i>			30.8	18.8
100% <i>CA</i>		16.7	61.5	81.2
<i>CM</i>	100	100	100	100
<i>CLM</i>	33.3	66.7	100	100
<i>MOC</i>		11.1	21.4	43.8
<i>CSM</i>	100	100	100	100
<i>MA</i>			28.6	81.3
<i>IM</i>	33.3	33.3	85.7	43.8
<i>MBV</i>		11.1	100	75.0
<i>DMEG</i>	100	100	100	100
<i>PCM</i>	100	100	100	100
<i>n</i>	3	9	14	16

Примечание. * Эта строка — встречаемость признака, последующие четыре строки показывают, насколько далеко от клейтрума располагается последний меланофор ряда *ELR*; *CA* — расстояние от клейтрума до анального отверстия. Здесь и в табл. 2: обозначения и схему расположения меланофоров см. на рис. 2. Здесь и в табл. 2, 3: *n* — число исследованных особей, экз.

Таблица 2. Число меланофоров в некоторых пигментных рядах у личинок *Pholis crassispina* на разных стадиях развития

При- знак	Yolk-sac			Preflexion			Flexion			Postflexion		
	min– max	$M \pm m$	<i>n</i>	min– max	$M \pm m$	<i>n</i>	min– max	$M \pm m$	<i>n</i>	min– max	$M \pm m$	<i>n</i>
<i>PVM</i>	x	x	3	x	x	9	35–39	37.0 ± 0.3	14	36–38	36.8 ± 0.3	16
<i>RG</i>	10–11	10.7 ± 0.3	3	9–11	9.8 ± 0.2	9	8–12	10.0 ± 0.4	14	8–12	10.5 ± 1.0	4
<i>ELR</i>	—	—	3	1–4	1.3 ± 0.5	9	4–28	15.7 ± 2.0	14	7–28	19.6 ± 1.6	16

Примечание. min–max — пределы варьирования; $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка; “—” — признак не обнаружен; “x” — меланофоры присутствуют, но не подсчитаны.

Ряд *ELR* проходит чуть ниже срединной линии брюшной стенки. Он имеет от одного до четырёх меланофоров (модальный класс — 1), которые обычно (у 50.0% особей, имеющих данный пигмент) располагаются не далее 25% расстояния от клейтрума до анального отверстия, только у одной личинки этот ряд доходит до анального отверстия (табл. 1, 2). Меланофоры *ELR* имеют форму точек или лучевое строение. Ряд *RG* проходит вдоль дорсальной поверхности кишечной трубки и состоит из 9–11 парных крупных звёздчатых меланофоров (модальный класс — 9). На конце кишечной трубки присутствуют три–семь звёздчатых меланофоров *DMEG* (модальный класс — 7), которые иногда сливаются в единое пятно (рис. 5). При *TL* 14.2 у исследованных личинок в начале *A* меланофоры *PVM* располагаются в основании будущих лучей и заходят на проксимальную часть птериigioфора (рис. 3б), однако ближе к концу *A* меланофоры становятся более рыхлыми, располагаются очень близко друг другу, образуя сплошную линию, поэтому их число не соответствует числу лучей *A*. При достижении личинками *TL* 18.4 мм меланофоры *PVM* отдаляются друг от друга, становятся более структурированными и имеют вид крупных точек. С этого значения длины и далее один меланофор *PVM* соответствует одному лучу *A*.

Между *C* и последними меланофорами *A* располагаются меланофоры *PCM* (рис. 4б). В отличие от меланофоров *PVM* они представлены тонкими рыхлыми ветвистыми линиями или небольшими пятнами. Кроме того, меланофоры *PCM* не привязаны к лучам *A* и располагаются более хаотично.

Меланофоры *CM* расположены в основании лучей и на лучах хвостового плавника. На раннем этапе *preflexion* *CM* состоит из трёх звёздчатых меланофоров. У более крупных личинок наблюдается характерное скопление *CM* (более пяти меланофоров) в основании лучей и на лучах до 1/3 их длины (рис. 4б).

Характерные признаки стадии *preflexion*: хорда прямая, ализарином окрашиваются все туловищные позвонки и до 11 основных лучей *C*, хвостовой плавник асимметричной и его основные лучи направлены вниз и назад, гипуральные кости не окрашиваются, *ELR* содержит не больше четырёх меланофоров.

Личинки *TL* 20.0–25.0 мм ($n = 14$ экз.), находящиеся на стадии *flexion*, были пойманы 06–18.05.2022 г. (рис. 3в). У личинок загнута хорда (рис. 4в). В начале стадии ализарином не окрашиваются четыре предхвостовых позвонка, но к её завершению окрашены практически

полностью уростиль и позвонки, а также почти все гемальные и невральные отростки позвонков (кроме невральных дуг и первого–третьего предхвостовых отростков). У личинок на этой стадии ализарином начинают окрашиваться гипаксиальная и две эпаксиальные гипуралии. Хорошо прокрашиваются лучи *A*, *D* и *P*. Хвостовой плавник асимметричен. Нижняя лопасть крупнее, овальной формы и направлена вниз и назад. Ализарином в хвостовом плавнике окрашиваются до четырёх верхних и до трёх нижних краевых лучей, а также по семь основных лучей на верхней и нижней гипуралиях (рис. 6б).

На стадии *flexion* у 28.6% выборки в месте сочленения *dentale* и *anguloarticulare* отмечаются меланофоры *MA*. В слуховой капсуле у 21.4%

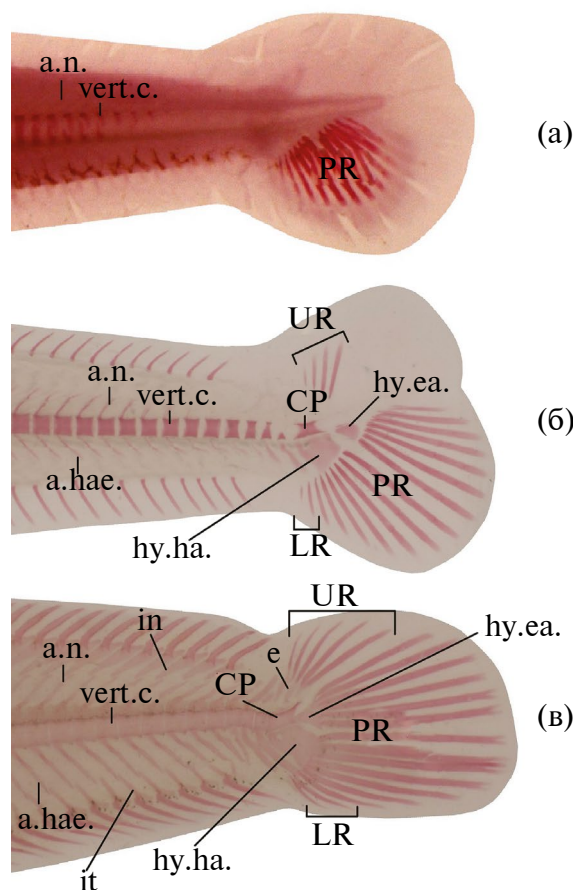


Рис. 6. Окрашенные ализарином хвостовые плавники *Pholis crassispina* на разных стадиях личиночного развития: а — *preflexion* (*TL* 18.4 мм), б — *flexion* (*TL* 23.7 мм), в — *postflexion* (*TL* 30.2 мм). а.н. и а.хае. — невральные и гемальные отростки позвонков, in — *interneural*, it — *interhaemalia*, hy.ha. и hy.ea. — гипаксиальные и эпаксиальные гипуралии, е — *epurale*, vert.c. — хвостовые позвонки, CP — уростиль, PR — основные лучи, UR и LR — верхние и нижние краевые лучи.

присутствуют меланофоры *МОС*, их число варьирует от одного до шести (модальный класс — 1). У личинок *СLM* может быть представлен одним меланофором в виде полосы или одним—четырьмя в виде точек. Меланофор *СSM* по сравнению с предыдущими стадиями более округлый и меньше в размерах. Скопление меланофоров *IM* в области горла выражено слабо и встречается у 85.7% личинок в выборке. У всей выборки присутствует пигмент *MBV* в основании *V* (табл. 1).

Ряд *ELR* представлен 4—28 меланофорами (модальный класс — 19) (табл. 2). У 61.5% выборки ряд *ELR* доходит до анального отверстия. Данный признак отсутствовал только у одной личинки из выборки. У экземпляров одной и той же длины ряд *ELR* может сильно различаться в числе и распределении пигмента. Парный ряд *RG* состоит из 8—12 меланофоров (модальный класс — 10), а скопление *DMEG* включает от четырёх до восьми (модальная группа — 5—6) меланофоров.

У преобладающей части выборки меланофоры *PVM* в виде плотных, крупных точек, однако у некоторых особей прослеживается распад на несколько мелких точек. На *С* скопление мелких меланофоров *СМ* (рис. 4г). На теле можно увидеть хаотично расположенные мелкие, в виде точек, меланофоры *ВМ*.

Характерные признаки стадии flexion: хорда загнута; ализарином окрашиваются гипуральные кости и все позвонки, лучи *A*, *D*, и *P*. В хвостовом плавнике окрашиваются до четырёх верхних и до трёх нижних краевых, а также 14 основных лучей; *С* асимметричен и его основные лучи направлены вниз и назад, ряд *ELR* содержит до 28 меланофоров, каждый меланофор *PVM* соответствует лучу *A*.

Личинки *TL 25.0–30.8 мм* ($n = 16$ экз.), находящиеся на стадии postflexion, были пойманы 12.05–16.06.2022 г. (рис. 3г). Хорда укорачивается, при этом её верхний конец загнут и направлен назад (рис. 4г). У личинок хорошо прокрашиваются ализарином птериigioфоры *A* и *D*, эпуралии в *С*, тазовые кости и лучи *V*. Верхние краевые лучи *С* располагаются близко к основным лучам эпаксиальных гипуралий. В хвостовом плавнике окрашиваются до шести верхних и до пяти нижних краевых, а также 14 основных лучей. Хвостовой плавник симметричен и его лучи направлены назад (рис. 6в).

В слуховой капсуле *МОС* присутствует у 43.8% особей (табл. 1). Меланофор *СSM* значительно уменьшился в размере, замечен только при просветлении (рис. 6). Меланофор *СLM* распадается на два—пять более мелких меланофоров (модальный класс — 2; у одного экземпляра число меланофоров достигло 12).

Число меланофоров в ряду *ELR* варьирует от семи до 28 (модальная группа — 21–24). У 81.2% личинок меланофоры доходят до анального отверстия (табл. 2). Ряд *RG* состоит из 8—12 меланофоров (модальный класс — 12). *DMEG* представлен одним—семью меланофорами (модальный класс — 3).

В конце стадии меланофоры *PVM* представлены скоплением мелких точек. На *С* скопление меланофоров *СМ*, которые вдоль лучей могут быть представлены в виде точек или полос.

В конце стадии меланофоры *PVM* представлены скоплением мелких точек. На *С* скопление меланофоров *СМ*, которые вдоль лучей могут быть представлены в виде точек или полос.

При *TL 29.1 мм* начинает формироваться мальковая окраска: появляются коричневые прямоугольные пятна на *A*, *D* и по срединной линии тела; на голове четыре полосы — от середины переднего края глаза к рылу, от нижнего края глаза вниз, по диагонали от заднего края глаза к грудному плавнику, от правого верхнего края глаза к затылку (рис. 5а).

Характерные признаки стадии postflexion: вершина хорды загнута назад, скелет полностью окра-

Таблица 3. Значения некоторых меристических признаков ювенильных и половозрелых особей *Pholis crassispina* в бух. Средняя зал. Петра Великого и на всём ареале

Признак	Зал. Петра Великого (наши данные, $n = 22$)	Весь ареал (по: Yatsu, 1981; $n = 38$)
Число:		
колющих лучей в спинном плавнике	77–81	73–81
членистых лучей в анальном плавнике	35–39	34–41
позвонков:		
— туловищных	39–41	37–42
— хвостовых	44–48	42–49
— общее	84–87	80–88
лучей в грудном плавнике	11–13	11–13

шивается ализарином и соответствует мальковому состоянию; хвостовой плавник симметричный, включает в себя до шести верхних и до пяти нижних краевых, а также 14 основных лучей, направленных назад; формируется мальковая окраска.

Ни на одной стадии развития у личинок не обнаружены эритро- или ксантофоры.

Ювенильные и половозрелые рыбы

Значения основных меристических признаков особей из зал. Петра Великого приведены в табл. 3. Число членистых лучей *A* варьирует от 35 до 39, лучей *P* — от 11 до 13. На голове есть чешуя.

ОБСУЖДЕНИЕ

Первый вопрос, который следует обсудить: к какому виду маслюков относятся личинки, которые в массе встречались в бух. Житкова зал. Петра Великого Японского моря? У всех исследованных особей — и у личинок (табл. 2), и у ювенильных и половозрелых рыб (табл. 3) — число членистых лучей *A* варьирует от 35 до 39. Напомним, что у личинок подсчитывали меланофоры *PVM* в основании *A*, число которых соответствует числу членистых лучей в этом плавнике. В зал. Петра Великого из пяти известных видов семейства маслюковых такое число членистых лучей *A* может быть только у двух видов — *P. crassispina* и *P. nebulosa*. У остальных видов лучей больше: 40–51 у *R. dolichogaster*, 45–48 у *P. picta* и 41–48 у *P. fasciata* (Yatsu, 1981).

В зависимости от литературного источника для вод зал. Петра Великого из чешуеголовых маслюков (ранее род *Enedrias*) указан или один вид — *P. nebulosa* (Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Красюкова, 1975; Fedorov, 2004; Соколовский и др., 2007) или два — *P. crassispina* и *P. nebulosa* (Черешнев, Назаркин, 2008; Соколовский и др., 2011; Парин и др., 2014). Последнее систематическое описание видов рода *Enedrias* было проведено Ятцу (Yatsu, 1981), который доказал валидность обоих видов и показал, что они хорошо различаются по числу лучей *P*: 11–13 у *P. crassispina* и 14–15 у *P. nebulosa*. У исследованных рыб из вод зал. Петра Великого (личинок со стадии flexion, ювенильных и половозрелых рыб) число лучей варьировало от 11 до 13 (табл. 3). Таким образом, все исследованные особи принадлежат к виду *P. crassispina*. Ювенильные и половозрелые рыбы были пойманы в западной части зал. Петра Великого, личинки — в центральной, на основании этого факта можно предположить массовое распространение *P. crassispina* в этом районе. Для подтверждения

присутствия/отсутствия здесь *P. nebulosa* необходимы дополнительные исследования.

Данных о личинках *P. crassispina* опубликовано крайне мало. Известные размеры личинок этого вида на разных стадиях развития (*TL* 10.8–28.4 мм — по: An atlas ..., 1988) близки к нашим данным — *TL* 12.0–31.0 мм. В водах зал. Петра Великого личинки этого вида встречаются с марта по май–июнь.

Ранее предполагали (Tokuya, Amaoka, 1980; Kimura et al., 1988), что наличие или отсутствие меланофоров *CLM* вблизи клейтральных костей является диагностическим признаком для разделения *P. crassispina* и *P. nebulosa*. Токуя и Амаока (Tokuya, Amaoka, 1980) при изучении планктонных проб, собранных вблизи о-ва Хоккайдо (Япония), разделили личинок маслюков на две группы на основе наличия или отсутствия *CLM*. Так как по счётным признакам личинки не различались, авторы предположили, что личинки могут принадлежать либо к *P. crassispina*, либо к *P. nebulosa*. Кимура с соавторами (Kimura et al., 1988), исследуя личинок *P. nebulosa*, выращенных в аквариальных условиях, обнаружили у них наличие клейтральных меланофоров на всех личиночных стадиях (на стадии yolk-sac *CLM* встречался у некоторых экземпляров). Они предположили, что группа рыб с меланофорами на клейтруме — это *P. nebulosa*, а без них — *P. crassispina*. Согласно нашим данным, у личинок *P. crassispina* из вод зал. Петра Великого *CLM* есть на всех личиночных стадиях (рис. 3, 5; табл. 1), кроме того, наличие данных меланофоров у этого вида отмечали и другие исследователи (An atlas ..., 1988). Таким образом, *CLM* не является диагностическим признаком для разделения данных видов.

Несмотря на схожесть внешнего облика личинок у видов маслюков с чешуёй на голове, при сравнении описаний личинок *P. nebulosa* (Kimura et al., 1988; An atlas ..., 1988) с нашими собственными данными о личинках *P. crassispina* были обнаружены различия в пигментации. Однако стоит отметить, что мы исследовали меланофоры у фиксированных личинок, а японские ихтиологи, вероятно, смотрели окраску на живом или нефиксированном материале. Возможно, именно поэтому у исследованных личинок *P. crassispina* мы не обнаружили пигментации вдоль позвоночного столба и на боках задней части тела (присутствует у *P. nebulosa* — по: Kimura et al., 1988). У личинок *P. crassispina* из зал. Петра Великого отсутствуют цветные меланофоры в слуховых капсулах и вдоль позвоночника (присутствует у *P. nebulosa*). По данным из работ

японских авторов (Kimura et al., 1988; An atlas ..., 1988) непонятно, есть ли у *P. nebulosa* меланофоры *ELR* и как они развиты (у *P. crassispina* появляются со стадии *preflexion*), — из приведённых описания и рисунков это понять нельзя.

При описании личинок *P. crassispina* из вод у Японского архипелага у этого вида отмечают наличие меланофоров *CLM*, *RG*, *ELR*, *VR* и *PVM* (An atlas ..., 1988). Описание *RG*, *VR* и *PVM* почти полностью совпадает с нашими данными. У личинок, пойманных в водах у Японии, на ранних стадиях *CLM* представлен одиночным меланофором, а по мере развития распадается на два–три меланофора, однако не уточняется стадия, с которой этот пигмент появляется. Согласно данным для вод зал. Петра Великого, у личинок *P. crassispina* *CLM* отмечается уже со стадии *yolk-sac*, сначала он имеет вид мелкой точки, затем вытянутого овала, не покрывающего полностью клейтрум (стадия *preflexion*), а после распадается обычно на два–пять округлых меланофоров (табл. 1). У личинок из вод у Японии при длине тела > 20 мм начинают появляться звёздчатые меланофоры *ELR*, ряд сильно изменчив. По нашим данным, ряд *ELR* появляется на стадии *preflexion* с *TL* 14.3 мм, меланофоры могут иметь лучевое строение или быть в виде точек. Также у личинок *P. crassispina* из японских вод отмечается низкая высота тела, что совпадает с нашими данными.

Хотелось бы отметить, что личинки рыб из семейства маслюковых исследованы довольно фрагментарно (Расс, 1949; Fahay, 1983; Matarese et al., 1984, 1989; Watson, 1996). Крайне редки работы, в которых рассматривается полный цикл развития личинок отдельных видов (Russell, 1976; Kimura et al., 1988; An atlas ..., 1988). В этих работах каждый из авторов описывал пигментацию по-своему, и поэтому иногда тяжело понять, какие именно меланофоры рассматриваются в разных статьях (см. выше о меланофорах *ELR* у *P. nebulosa*).

С целью унифицировать обозначения меланофоров мы предложили их оригинальную схему на примере *P. crassispina* (рис. 2). Для *P. crassispina* также уточнён состав и динамика появления меланофоров на теле и плавниках. Показано, что меланофорный ряд *ELR* появляется на стадии *preflexion* при *TL* 14.3 мм и меланофоры могут иметь лучевое строение или быть в виде точек. Выяснено, что у личинок *P. crassispina* примерно с *TL* 18.4 мм один меланофор *PVM* соответствует одному членистому лучу *A*. С этого значения длины можно узнать число членистых лучей *A*, подсчитав число меланофоров *PVM*. Ранее об этом для *P. gunnellus* сообщал Рассел (Russell, 1976).

Ранее было показано (Kimura et al., 1988), что у *P. crassispina* определение стадии развития личинок может быть затруднено из-за слабого загиба хорды (переход между *preflexion* и *flexion*) и отсутствия точных критериев при переходе от *flexion* к *postflexion*. Анализ размещения лучей и костей хвостового плавника, а также окраска их ализарином в 1.5%-ном растворе гидроксида калия позволили получить набор признаков, более надёжно характеризующих каждую стадию развития личинок. Перед загибом хорды в конце *preflexion* ализарином окрашиваются до 11 основных лучей *C*, хвостовой плавник асимметричный, его основные лучи направлены вниз и назад, гипуральные кости не окрашиваются. На стадии *flexion* хорда загнута, ализарином окрашиваются гипуральные кости, хвостовой плавник асимметричен, его основные лучи направлены вниз и назад. На стадии *postflexion* вершина хорды загнута назад, хвостовой плавник симметричный, его лучи направлены назад.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета ННЦМБ ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике ННЦМБ ДВО РАН считает, что настоящая работа не противоречит Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf). Выписка № 1-170724 из протокола заседания № 7 от 17.07.2024 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Енур И.В., Шелехов В.А. 2020. Описание пелагических личинок *Chirolophis japonicus* и *Ch. saitone* (Stichaeidae) из вод залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 271–281. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030066>
- Воскобойникова О.С. 2005. О развитии скелета в онтогенезе атлантического маслюка *Pholis gunnellus*, анзархуса среднего *Anisarchus medius* и люмпенуса Фабрициуса *Lumpenus fabricii* (Zoarcoidei, Perciformes) // Там же. Т. 45. № 4. С. 502–511.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.

- Макушок В.М. 1958. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeidae, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Вып. XXV. 129 с.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Расс Т.С. 1949. Икринки и личинки рыб Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 17. С. 37–38.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.
- Черешнев И.А., Назаркин М.В. 2008. Первое достоверное обнаружение нового для фауны России вида маслюка *Pholis (Enedrias) crassispina* (Pisces: Pholidae) в северо-западной части Японского моря, с замечаниями по составу видов этого семейства в данном районе // Биология моря. Т. 34. № 5. С. 318–323.
- Якубовски М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1401.
- An atlas of the early stage fishes in Japan. 1988. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1154 p.
- Balanov A.A., Epur I.V., Shelekhov V.A., Turanov S.V. 2022. The first description of larvae and comments on the taxonomy of *Stichaeus ochriamkini* Taranetz, 1935 (Perciformes: Stichaeidae) // J. Fish Biol. V. 100. № 5. P. 1214–1222. <https://doi.org/10.1111/jfb.15030>
- Fahay M.P. 1983. Guide to the early stages of marine fishes occurring in the western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the southern Scotian Shelf // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 4. P. 3–423. <https://doi.org/10.2960/J.v4.a1>
- Fedorov V.V. 2004. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Part 6: Suborder Zoarcoidei // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 1. P. S73–S128.
- Kendall A.W. Jr., Ahlstrom E.H., Moser H.G. 1984. Early life history stages of fishes and their characters // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 11–22.
- Kimura S., Okazawa T., Mori K. 1988. Development of eggs, larvae and juveniles of the tidepool gunnel *Pholis nebulosa*, reared in the laboratory // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 54. № 7. P. 1161–1166. <https://doi.org/10.2331/suisan.54.1161>
- Matarese A.C., Watson W., Stevens E.G. 1984. Blennioidea: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 565–573.
- Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 80. 653 p.
- Russell F.S. 1976. Fam.: Pholidae // The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London: Acad. Press. P. 309–314.
- Tokuya K., Amaoka K. 1980. Studies on larval and juvenile blennies in the coastal waters of the southern Hokkaido (Pisces: Blennioidei) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 31. № 1. P. 16–49.
- Watson W. 1996. Pholidae: gunnels // The early stages of fishes in the California current region. CalCOFI Atlas № 33. Lawrence: Allen Press. P. 1120–1125.
- Yatsu A. 1981. A revision of the gunnel family Pholididae (Pisces, Blennioidei) // Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A. V. 7. № 4. P. 165–190.

DEVELOPMENT OF *PHOLIS CRASSISPINA* (PHOLIDAE) LARVAE FROM THE WATERS MOTTLED GUNNEL OF PETER THE GREAT GULF, SEA OF JAPAN

A. A. Balanov¹, * and M. O. Rostovtceva²

¹National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

²Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

*E-mail: abalanov@imb.dvo.ru

The article describes the larvae and provides the main meristic features of juvenile and mature *Pholis crassispina* specimens from the waters of Peter the Great Gulf, Sea of Japan. An original scheme for designating melanophores is proposed. The dynamics of melanophore coloration development in larvae is described. The cleithral pigment in this species is present from the preflexion stage. At the same stage, after reaching an absolute body length of 14.3 mm, a superficial melanophore row appears on the sides of the abdomen; melanophores can have a ray structure or appear as dots. After a body length reaches approximately 18.4 mm, each postanal ventral melanophore corresponds to one segmented ray of the anal fin. From this larval length, the number of segmented rays in the anal fin can be determined by counting the number of melanophores at their bases. A set of features is proposed that allows reliable identification of *P. crassispina* larvae at each stage of development.

Keywords: *Pholis crassispina*, larva, development, melanin coloration, caudal fin skeleton, Peter the Great Gulf, Sea of Japan.

УДК 597.553.2.591.134

ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗРАСТА, РАЗМЕРОВ И ТЕМПА РОСТА АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ

© 2025 г. А. В. Шестаков^{1,*}, С. И. Грунин¹

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН — ИБПС ДВО РАН,
Магадан, Россия

*E-mail: a.v.shestakov@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2024 г.

После доработки 17.04.2024 г.

Принята к публикации 18.04.2024 г.

В результате исследования межгодовой изменчивости возрастного состава, размеров тела и темпа роста анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в 2011–2023 гг. установлено, что длина и масса тела особей всех возрастных групп в 2016–2023 гг. значительно уменьшились по сравнению с предыдущим периодом, особенно у рыб в возрасте 0.4. Доля рыб младших возрастных групп увеличилась. По расчисленным данным в 2012–2022 гг. темп роста кеты на 1–2-м годах жизни снижался, а на 3–4-м годах наблюдались разнонаправленные тренды, причем наиболее низкие приросты длины тела отмечены в 2016 и 2020 гг. Снижение продукционных показателей анадырской кеты в современный период происходило одновременно с уменьшением численности этого вида лососей на всём его морском ареале в Северной Пацифике и мало зависело от численности остальных видов лососей. Полученные данные ставят под сомнение ведущую роль так называемого плотностного фактора в определении продукционных характеристик рыб, выражающегося в нехватке пищи в связи с ростом численности тихоокеанских лососей. Аномально высокие температуры поверхности северо-восточной части Тихого океана, наблюдавшиеся в последние семь–восемь лет, оказали заметное негативное влияние на рост анадырской кеты.

Ключевые слова: кета, длина тела, масса тела, возраст, темп роста, глобальная температурная аномалия, р. Анадырь.

DOI: 10.31857/S0042875225020069, EDN: CVEHON

На северо-востоке России в крупнейшем бассейне р. Анадырь расположен нерестовый ареал самого большого в регионе стада кеты *Oncorhynchus keta*, имеющего в настоящее время важнейшее значение в экономике Чукотского автономного округа и традиционном укладе жизни коренных народностей Чукотки.

Изменчивость размеров тела и роста рыб, которая определяется сочетанием множества внешних (абиотических и биотических) и внутренних факторов различной природы (Чугунова, 1959; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001), может служить интегральной характеристикой условий обитания кеты.

Ранние исследования многолетней динамики размеров и возраста анадырской кеты (1962–2010 гг.) показали, что длина и масса тела возвращающихся на нерест производителей значительно меняются: в 1990–2000-х по сравнению с 1960–1970-ми гг. размеры кеты сильно уменьшились, как и темп роста после первого года жизни, а возраст созревания рыб увеличился (Заволокин и др., 2012). Эти изменения совпали с периодом роста численности лососей в северной части Тихого океана, поэтому высказывались предположения о дефиците кормовых ресурсов для нагуливающих здесь рыб (Ishida et al., 1993; Bigler et al., 1996; Путивкин, 1999; Черешнев и др., 2002; Макоедов и др., 2009).

Результаты последующих многолетних исследований российских специалистов (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Заволокин, 2015; Шунтов и др., 2017) по определению состояния пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) в западной части Северной Пацифики не подтвердили широко распространённое мнение о ведущей роли плотностного фактора в наблюдаемом снижении продукционных характеристик лососей. Было сделано заключение о том, что ключевой причиной изменений морского роста анадырской кеты может быть температурный режим вод океана (Заволокин и др., 2012). Однако ряд исследователей (Debertin et al., 2017; Ruggerone, Irvine, 2018; Ruggerone et al., 2023) представили альтернативную точку зрения. Они предположили, что конкуренция лососей за добычу на обширных территориях северной части Тихого океана, зависящая в основном от возрастающей численности горбуши *O. gorbuscha*, может привести к замедлению их роста и выживаемости, а также к задержке созревания рыб.

За последние два десятилетия Мировой океан существенно потеплел (Kennedy et al., 2019; Annual mean temperature change for hemispheres¹). Одновременно с долгосрочным устойчивым потеплением увеличилась частота периодов чрезвычайно высоких температур поверхности океана в определённых регионах (морские волны тепла), которые в связи с антропогенным изменением климата, вероятно, станут более частыми, более интенсивными и продолжительными на протяжении всего XXI века (Frölicher et al., 2018; Oliver et al., 2018). Так, в северо-восточной части Тихого океана самая последняя морская волна тепла продолжалась в течение почти трёх лет, с 2019 по 2021 г., с интенсивностью 1.6°C (средняя аномалия температуры морской воды во время события) (Barkhordarian et al., 2022).

Эти периоды экстремально высоких температур поверхности моря оказывают серьёзное негативное воздействие на морские организмы и экосистемы (Smale et al., 2019; Laufkotter et al., 2020), следовательно, и на рыболовство в Северной Пацифике. Здесь, судя по сведениям, представленным в документах Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (NPAFC) (http://www.npafc.org/new/pub_documents.html), в конце 2010-х—начале

2020-х гг. наблюдается снижение численности (уловов) кеты, кижуча *O. kisutch* и чавычи *O. tshawytscha*.

Мы заметили, что в 2020–2023 гг. на фоне сокращения численности анадырской кеты произошло также и значительное уменьшение размеров, темпа роста и возраста созревания особей этого вида. В связи с этим полагаем, что необходимо продолжение исследований динамики продукционных показателей кеты и обуславливающих её факторов, что очень важно для рационального использования запасов лососей.

Цель настоящей работы — проанализировать изменения размерно-возрастной структуры и межгодового роста анадырской кеты в зависимости от глобальной температурной аномалии в 2011–2023 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали материалы, собранные в августе–сентябре 2011–2023 гг. в среднем течении р. Анадырь. Рыб отлавливали ставными сетями и закидным неводом на постоянных участках в районе основных нерестилищ кеты. Ежегодно методами биологического анализа исследовали 167–290 рыб, собранных на протяжении всего массового хода лосося (табл. 1).

Обработку материала проводили в полевых и камеральных условиях, используя стандартные ихтиологические методики (Правдин, 1966). У всех рыб определяли длину тела по Смитту (*FL*), массу тела, пол и возраст по чешуе, взятой выше боковой линии на уровне задней части спинного плавника. Для обозначения возраста рыб использовали систему, включающую число полных пресноводных и морских лет жизни. Обработка чешуй, кроме определения возраста, включала измерения наибольшего радиуса чешуи и годовых зон, за окончание которых принимали область сближенных склеритов (рис. 1). Зоной заключительного прироста называли участок на чешуе от последней годовой зоны до края. Измерения проводили в программе AmScope TourView 3.1 по изображениям, полученным с применением микроскопа МБС-10 (“ЛЗОС”, Россия) и цифровой камеры MU 900 (“AmScope”, Китай). Для выяснения темпа морского роста кеты рассчитывали средние значения годовых приростов особей в возрасте 0.3 и 0.4, отловленных в 2016–2023 гг. Анализировали рост по данным обратных расчислений по формуле прямой пропорциональности Леа

¹ Annual mean temperature change for hemispheres. GISS Surface Temperature Analysis (v4) (https://data.giss.nasa.gov/gistemp/graphs_v4/. Version 03/2024).

Таблица 1. Длина и масса анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в 2011–2023 гг.

Год	Возрастная группа, лет										Число рыб, экз.
	0.2		0.3		0.4		0.5		Все		
	FL, см	Масса, кг	FL, см	Масса, кг	FL, см	Масса, кг	FL, см	Масса, кг	FL, см	Масса, кг	
2011	$\overline{56.0}$	$\overline{2.00}$	58.8 ± 0.6 $\overline{63.6 \pm 0.8}$	2.59 ± 0.10 $\overline{3.35 \pm 0.14}$	62.1 ± 0.8 $\overline{69.3 \pm 1.0}$	3.04 ± 0.14 $\overline{4.36 \pm 0.20}$			59.8 ± 0.6 $\overline{65.4 \pm 0.8}$	2.73 ± 0.10 $\overline{3.67 \pm 0.16}$	$\frac{149}{138}$
2012	$\frac{54.0}{57.0}$	$\frac{1.93}{2.31}$	59.5 ± 1.0 $\overline{63.9 \pm 1.6}$	2.63 ± 0.12 $\overline{3.40 \pm 0.24}$	62.5 ± 0.6 $\overline{67.7 \pm 0.6}$	3.06 ± 0.10 $\overline{3.97 \pm 0.14}$	$\overline{66.7 \pm 1.2}$ $\overline{75.5}$	$\overline{3.88 \pm 0.35}$ $\overline{5.55}$	62.2 ± 0.6 $\overline{67.1 \pm 0.6}$	3.04 ± 0.10 $\overline{3.89 \pm 0.14}$	$\frac{153}{126}$
2013	$\overline{59.0}$	$\overline{2.74}$	59.3 ± 0.6 $\overline{64.7 \pm 0.6}$	2.74 ± 0.08 $\overline{3.60 \pm 0.12}$	62.1 ± 1.4 $\overline{68.5 \pm 1.6}$	3.19 ± 0.25 $\overline{4.33 \pm 0.37}$	68.0 $\overline{74.3}$	$\overline{4.43}$ $\overline{5.73}$	59.7 ± 0.6 $\overline{65.0 \pm 0.6}$	2.80 ± 0.08 $\overline{3.66 \pm 0.12}$	$\frac{144}{136}$
2014	$\frac{55.3 \pm 1.2}{59.2 \pm 2.7}$	$\frac{2.05 \pm 0.15}{2.54 \pm 0.33}$	59.0 ± 0.8 $\overline{64.5 \pm 1.0}$	2.68 ± 0.12 $\overline{3.45 \pm 0.16}$	62.7 ± 0.6 $\overline{68.4 \pm 0.8}$	3.11 ± 0.12 $\overline{4.20 \pm 0.18}$			60.6 ± 0.6 $\overline{66.4 \pm 0.8}$	2.86 ± 0.10 $\overline{3.82 \pm 0.14}$	$\frac{160}{117}$
2015	$\frac{56.2 \pm 3.3}{62.7 \pm 1.4}$	$\frac{1.96 \pm 0.39}{3.26 \pm 0.22}$	59.4 ± 0.6 $\overline{65.1 \pm 0.6}$	2.75 ± 0.10 $\overline{3.71 \pm 0.14}$	63.8 ± 1.2 $\overline{70.4 \pm 1.2}$	3.54 ± 0.18 $\overline{4.86 \pm 0.24}$	$\overline{73.2}$	$\overline{5.78}$	60.2 ± 0.6 $\overline{66.1 \pm 0.6}$	2.85 ± 0.10 $\overline{3.93 \pm 0.14}$	$\frac{134}{152}$
2016	$\frac{53.4 \pm 0.8}{57.3 \pm 1.4}$	$\frac{1.83 \pm 0.10}{2.33 \pm 0.18}$	59.3 ± 0.6 $\overline{64.6 \pm 0.8}$	2.61 ± 0.08 $\overline{3.34 \pm 0.12}$	62.4 ± 0.8 $\overline{68.2 \pm 0.8}$	3.06 ± 0.12 $\overline{4.13 \pm 0.16}$	68.5 $\overline{72.1 \pm 2.0}$	$\overline{3.94}$ $\overline{4.95 \pm 0.41}$	59.7 ± 0.6 $\overline{65.5 \pm 0.8}$	2.68 ± 0.08 $\overline{3.60 \pm 0.14}$	$\frac{169}{121}$
2017	$\frac{53.4 \pm 1.4}{54.7 \pm 2.9}$	$\frac{1.88 \pm 0.22}{2.09 \pm 0.33}$	58.7 ± 0.6 $\overline{62.8 \pm 0.8}$	2.60 ± 0.10 $\overline{3.25 \pm 0.16}$	61.6 ± 0.8 $\overline{66.0 \pm 0.8}$	3.16 ± 0.12 $\overline{3.94 \pm 0.16}$	66.0 ± 2.0 $\overline{69.9 \pm 1.2}$	3.86 ± 0.45 $\overline{4.85 \pm 0.35}$	59.7 ± 0.6 $\overline{64.4 \pm 0.8}$	2.79 ± 0.10 $\overline{3.62 \pm 0.14}$	$\frac{132}{105}$
2018	$\frac{53.7}{60.5}$	$\frac{1.79}{2.38}$	58.5 ± 0.6 $\overline{61.6 \pm 1.0}$	2.54 ± 0.08 $\overline{3.04 \pm 0.22}$	61.7 ± 0.6 $\overline{65.2 \pm 0.6}$	3.07 ± 0.12 $\overline{3.74 \pm 0.14}$	65.1 ± 1.2 $\overline{70.6 \pm 1.2}$	3.66 ± 0.20 $\overline{4.87 \pm 0.31}$	60.1 ± 0.6 $\overline{65.4 \pm 0.8}$	2.81 ± 0.08 $\overline{3.79 \pm 0.16}$	$\frac{162}{102}$
2019	$\frac{52.5}{60.0}$	$\frac{1.62}{2.28}$	58.8 ± 0.6 $\overline{63.1 \pm 0.8}$	2.61 ± 0.10 $\overline{3.33 \pm 0.16}$	63.1 ± 0.8 $\overline{67.5 \pm 1.0}$	3.35 ± 0.14 $\overline{4.27 \pm 0.22}$	$\overline{70.6 \pm 2.5}$	$\overline{5.05 \pm 0.45}$	60.3 ± 0.6 $\overline{65.2 \pm 0.8}$	2.88 ± 0.10 $\overline{3.78 \pm 0.16}$	$\frac{160}{107}$
2020	$\frac{53.6 \pm 1.2}{55.5 \pm 1.0}$	$\frac{1.85 \pm 0.14}{2.13 \pm 0.14}$	58.5 ± 0.8 $\overline{63.3 \pm 1.0}$	2.61 ± 0.14 $\overline{3.43 \pm 0.18}$	62.6 ± 1.0 $\overline{65.4 \pm 1.6}$	3.26 ± 0.14 $\overline{3.76 \pm 0.33}$	$\overline{69.3}$	$\overline{4.10}$	59.5 ± 1.0 $\overline{61.0 \pm 1.2}$	2.75 ± 0.14 $\overline{3.04 \pm 0.20}$	$\frac{93}{74}$
2021	$\frac{55.0 \pm 2.1}{59.0}$	$\frac{2.04 \pm 0.30}{2.68}$	57.4 ± 0.6 $\overline{60.6 \pm 0.6}$	2.43 ± 0.08 $\overline{2.94 \pm 0.12}$	61.0 ± 1.4 $\overline{65.0 \pm 1.4}$	2.96 ± 0.22 $\overline{3.66 \pm 0.28}$			57.7 ± 0.6 $\overline{61.3 \pm 0.8}$	2.48 ± 0.08 $\overline{3.05 \pm 0.12}$	$\frac{166}{79}$
2022	$\overline{55.0}$	$\overline{1.82}$	58.8 ± 0.6 $\overline{62.0 \pm 1.0}$	2.58 ± 0.10 $\overline{3.05 \pm 0.16}$	59.2 ± 0.8 $\overline{64.1 \pm 0.8}$	2.62 ± 0.12 $\overline{3.41 \pm 0.14}$			59.0 ± 0.4 $\overline{63.0 \pm 0.6}$	2.60 ± 0.08 $\overline{3.23 \pm 0.12}$	$\frac{123}{102}$
2023			56.9 ± 0.8 $\overline{61.2 \pm 0.6}$	2.38 ± 0.12 $\overline{2.99 \pm 0.10}$	61.5 ± 1.2 $\overline{65.3 \pm 1.4}$	3.12 ± 0.18 $\overline{3.80 \pm 0.25}$	63.5 ± 3.3 $\overline{67.2 \pm 2.2}$	3.60 ± 0.39 $\overline{4.08 \pm 0.51}$	58.2 ± 0.8 $\overline{62.1 \pm 0.6}$	2.59 ± 0.12 $\overline{3.16 \pm 0.10}$	$\frac{101}{181}$

Примечание. Над чертой — показатели ($M \pm 95\%$ -ный доверительный интервал) для самок, под чертой — для самцов. Здесь и в табл. 2: M — среднее значение; здесь и в табл. 3, 4: FL — длина тела по Смитту.

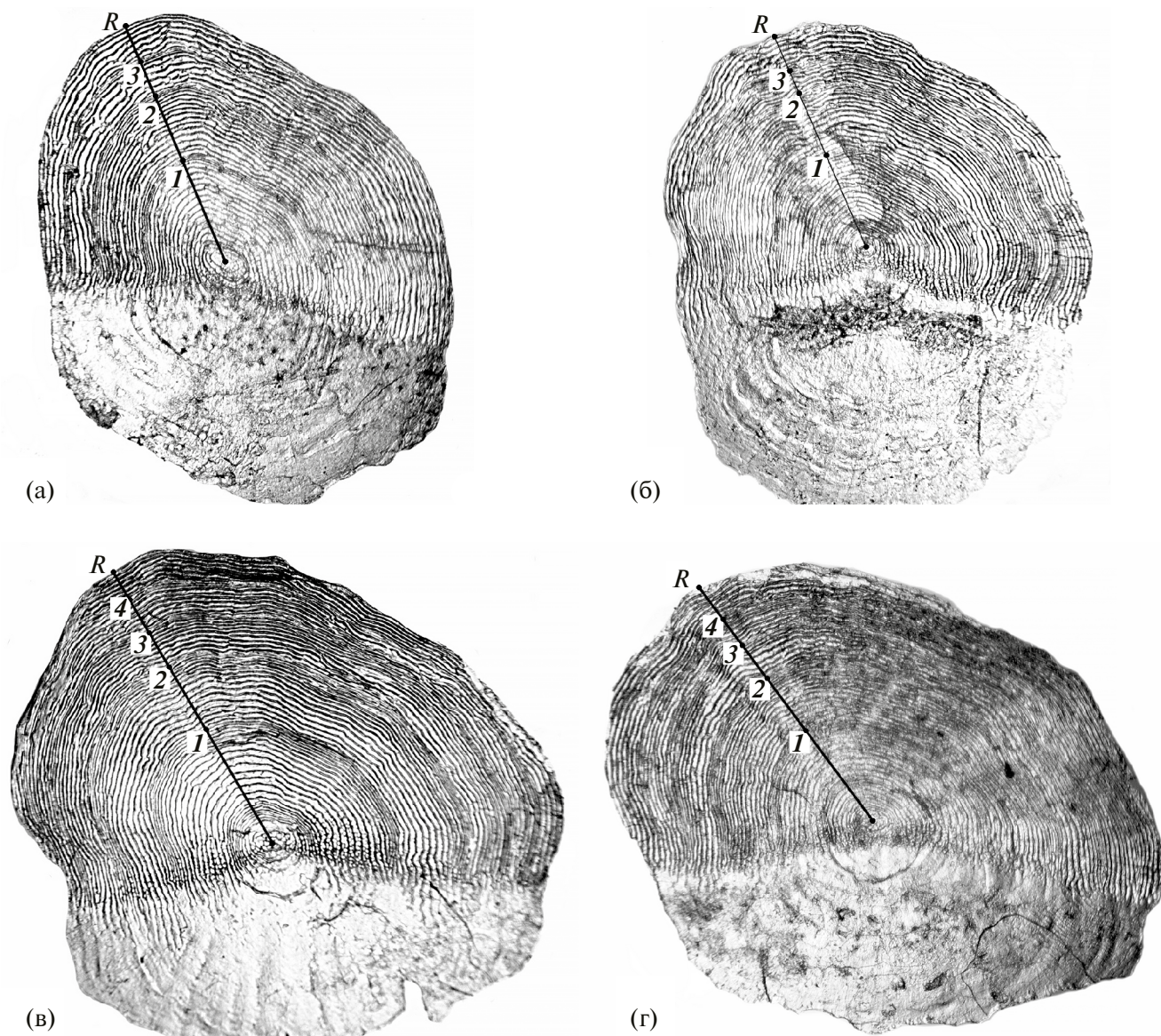


Рис. 1. Чешуи анадырской кеты *Oncorhynchus keta*: а — самка FL 51.0 см, возраст 0.3; б — самец FL 55.5 см, возраст 0.3; в — самка FL 55.4 см, возраст 0.4; г — самец FL 60.0 см, возраст 0.4. R — наибольший радиус чешуи; 1–4 — радиусы соответствующих годовых зон.

(Lea, 1910 — цит. по: Дгебуадзе, Чернова, 2009). Всего исследовано 418 экз. в возрасте 0.3 и 351 экз. в возрасте 0.4. В выборках каждого года самки и самцы присутствовали примерно в равном соотношении.

В качестве показателя обилия лососей в Северной Пацифике использовали доступные на сайте NPAFC (http://www.npafc.org/new/pub_documents.html) данные общего вылова всеми странами северотихоокеанского бассейна.

Влияние климатических факторов на рост кеты оценивали с помощью индекса глобальной температурной аномалии в Северном полуша-

рии Земли ($N.HEMI + dSST$), который рассчитывают по данным всех доступных метеорологических станций, с учётом данных реконструкции температуры поверхности моря как отклонение от среднего значения за 1951–1980 гг. (Hansen et al., 2010; Annual mean temperature change for hemispheres¹).

При оценке ежегодной связи размеров рыб с суммарным выловом лососей в Северной Пацифике учитывали временной сдвиг в 2–4 года для кеты соответствующих возрастных групп. Статистическую обработку проводили в программе Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная структура. Анадырская кета в основном созревает на 3–6-м году жизни (возраст 0.2–0.5). В 2011–2023 гг. особи в возрасте 0.3 и 0.4 традиционно составляли основу численности рыб, вернувшихся на нерест. В большинстве лет доминировали рыбы в возрасте 0.3 (44–90%) и только в 2012, 2014, 2022 гг. преобладала кета в возрасте 0.4 (52–77%). Особи в возрасте 0.2 были довольно многочисленны в 2016 и 2020 гг. (11 и 23%), а в возрасте 0.5 — в 2017 и 2018 гг. (8 и 14%). В 2012 г. отмечен максимальный средний возраст нерестовой части стада — 3.9 лет (в 2018 г. средний возраст тоже был высок — 3.7 лет), что связано с высокой долей рыб в возрасте 0.4 и 0.5, а в 2013, 2020 и 2021 гг. минимальный — 3.1 лет (рис. 2). Значительных различий в динамике возрастной структуры самцов и самок в рассматриваемый период не отмечено.

Длина и масса тела. У анадырской кеты в возрасте 0.3 средняя длина тела с 2011 до 2016 г. незначительно варьировала год от года в пределах 58.8–59.5 (среднегодовая 59.2) см у самок

и в пределах 63.6–65.1 (64.4) см у самцов, а у рыб в возрасте 0.4 — соответственно 62.1–63.8 (62.6) и 67.7–70.4 (68.8) см. Затем началось заметное снижение размеров кеты, и с 2017 по 2023 г. среднегодовая длина тела самок в возрасте 0.3 составила 58.2 см, самцов — 62.1 см, а у рыб в возрасте 0.4 соответственно 61.5 и 65.5 см. В 2021 г. произошло значимое резкое уменьшение средней длины рыб в возрасте 0.3, в 2022 г. — в возрасте 0.4, в 2023 г. — в возрасте 0.5 (табл. 1). Масса тела кеты изменялась сходным образом. В 2011–2016 гг. отмечены наиболее крупные рыбы: средняя масса самок кеты в возрасте 0.3 составила 2.67 кг, самцов — 3.47 кг, а в возрасте 0.4 — соответственно 3.17 и 4.31 кг. В 2021 г. наблюдалась наименьшая масса тела кеты в возрасте 0.3 (у самок 2.43 кг, у самцов 2.94 кг), а в 2022 г. — в возрасте 0.4 (соответственно 2.62 и 3.41 кг). У рыб в возрасте 0.2 наименьшие размеры отмечены в 2016–2017 гг. и в 2020 г. Тренд снижения продукционных показателей кеты в последние годы у самок был выражен менее отчетливо, чем у самцов того же возраста.

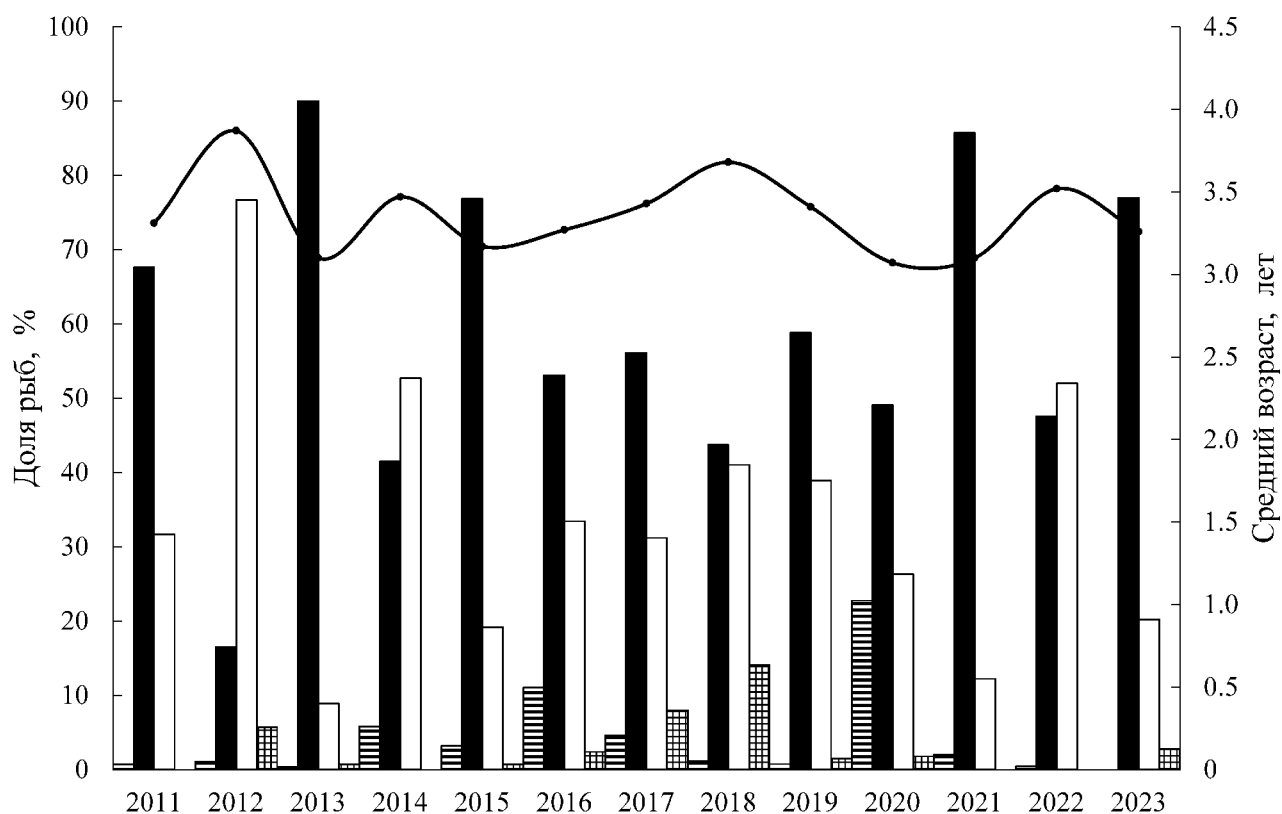


Рис. 2. Возрастной состав анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в уловах 2011–2023 гг.: (▨) — 0.2, (■) — 0.3, (□) — 0.4, (▧) — 0.5. (—•—) — средний возраст.

Расчисленные приросты длины тела кеты в исследуемый период в среднем составили 25.8, 15.7, 8.6, 6.9 см у самок и 26.1, 16.7, 9.2, 7.5 см у самцов. В первый год жизни темп роста рыб разного пола существенно не менялся. В дальнейшем самцы имели более высокий прирост длины тела, особенно значительные достоверные различия отмечены на заключительном этапе морского периода жизни кеты во время активных преднерестовых миграций (апрель—июль) (рис. 3). Так, средний прирост длины тела самок в этот период жизни составил 6.3 см, а самцов почти на 25% больше (8.1 см). Следует также отметить, что межгодовые изменения расчисленных приростов у самок и самцов происходили синхронно для всех годовых зон, поэтому для дальнейшего анализа эти данные по рыбам разного пола были объединены.

В первый год жизни длина тела кеты в возрасте 0.3 и 0.4 существенно не менялась до 2016 г. (в среднем 26.6 см), затем отмечено небольшое снижение до 25.5 см (табл. 2). Расчисленные приросты длины тела в последующие годы жизни в среднем составили 16.6, 9.6 см у рыб в возрасте 0.3 и 15.9; 8.2, 7.1 см у рыб в возрасте 0.4. Во второй год жизни минимальный прирост у рыб обеих возрастных групп наблюдался в 2017 г., а максимальный — в 2018 г. На третьем и четвертом годах жизни наиболее низкие темпы роста отмечены в 2016 и 2020 гг. — годовые приросты длины тела у рыб в возрасте 0.3 значимо снизились соответственно до 8.1 ± 0.4 и 8.7 ± 0.4 см, а у рыб в возрасте 0.4 — до 6.4 ± 0.6 и 6.0 ± 0.8 см. В зоне заключительного прироста тенденций в изменениях темпа роста кеты не отмечено.

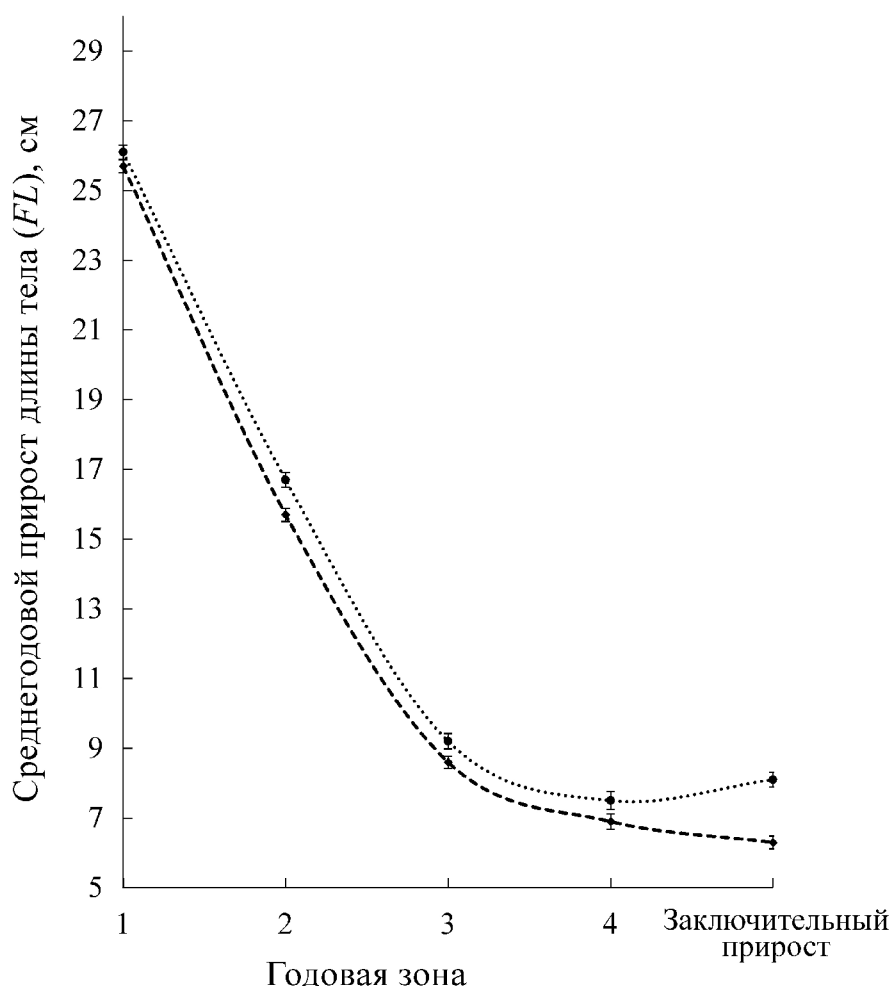


Рис. 3. Темп линейного роста анадырской кеты *Oncorhynchus keta* по расчисленным данным в 2012–2023 гг.: (---♦---) — самки, (·····) — самцы. Здесь и на рис. 4: (I) — 95%-ные доверительные интервалы.

Таблица 2. Расчисленные годовые приросты длины тела ($M \pm 95\%$ -ный доверительный интервал) анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в возрасте 0.3 и 0.4 в разные периоды, см

Период, гг.	Годовая зона					Число рыб, экз
	1-я	2-я	3-я	4-я	Заключительный прирост	
Возраст 0.3						
2013—2016	27.0 ± 0.6	17.9 ± 0.6	9.6 ± 0.6		7.3 ± 0.6	49
2014—2017	26.6 ± 0.6	16.7 ± 0.6	8.1 ± 0.4		8.9 ± 0.8	46
2015—2018	26.4 ± 0.6	16.9 ± 0.6	8.5 ± 0.4		7.9 ± 0.8	38
2016—2019	27.1 ± 0.4	15.5 ± 0.4	11.5 ± 0.4		7.4 ± 0.6	57
2017—2020	25.6 ± 0.6	17.4 ± 0.6	9.8 ± 0.6		8.1 ± 0.8	41
2018—2021	25.4 ± 0.4	17.0 ± 0.4	8.7 ± 0.4		7.9 ± 0.4	80
2019—2022	25.6 ± 0.6	16.1 ± 0.6	10.3 ± 0.4		7.9 ± 0.6	54
2020—2023	25.3 ± 0.4	15.4 ± 0.4	10.2 ± 0.4		7.3 ± 0.6	53
Возраст 0.4						
2012—2016	26.7 ± 0.4	16.3 ± 0.6	8.7 ± 0.4	7.4 ± 0.6	6.2 ± 0.4	46
2013—2017	26.1 ± 0.6	16.6 ± 0.6	7.7 ± 0.6	6.4 ± 0.6	7.3 ± 0.8	42
2014—2018	26.6 ± 0.6	15.9 ± 0.8	7.5 ± 0.6	7.1 ± 0.6	6.3 ± 0.6	37
2015—2019	25.4 ± 0.6	16.6 ± 0.6	8.8 ± 0.6	8.2 ± 0.4	6.3 ± 0.6	47
2016—2020	27.1 ± 0.8	14.6 ± 0.8	8.8 ± 0.6	6.9 ± 0.6	6.2 ± 0.8	30
2017—2021	25.9 ± 0.6	16.9 ± 0.8	8.3 ± 0.8	6.0 ± 0.8	6.2 ± 0.6	26
2018—2022	25.4 ± 0.4	14.7 ± 0.6	7.5 ± 0.4	7.6 ± 0.4	6.4 ± 0.4	74
2019—2023	25.1 ± 0.6	15.6 ± 0.6	8.6 ± 0.4	7.4 ± 0.4	6.5 ± 0.4	49

ОБСУЖДЕНИЕ

Анадырская кета характеризуется кратким пресноводным и длительным морским периодами жизни. Её зимовка, в том числе и молоди, проходит преимущественно в восточном и центральном секторах тихоокеанских вод южнее Алеутских о-вов (Атлас ..., 2002). Летом рыбы мигрируют на нагул в Берингово море, которое также является важнейшим районом нагула многих стад кеты азиатского и американского происхождения (Бирман, 1985; Salo, 1991; Ogura, 1994; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Заволокин, 2015), а осенью они вновь уходят в океан. После достижения половой зрелости (в основном на 4–5-м году жизни) кета возвращается на нерест в р. Анадырь.

По нашим данным, в последние 13 лет продолжился тренд снижения продукционных

показателей анадырской кеты, который прослеживается с 1940-х гг. (Черешнев и др., 2002; Макоедов и др., 2009; Заволокин и др., 2012). По сравнению с 1938–1982 гг. средняя длина самок кеты в настоящее время уменьшилась на 3.0 см, масса — на 0.53 кг, а самцов — соответственно на 1.9 см и 0.59 кг. Особенно резкое снижение значений этих показателей произошло в 2020–2023 гг. Средняя длина тела самок снизилась до 58.6 см (на 6.7%), масса — до 2.60 кг (на 21.2%), а самцов — соответственно до 61.9 см (на 7.1%) и до 3.13 кг (на 25.3%) (табл. 3). Также к началу 2020-х гг. наблюдалась тенденция к росту доли особей младших возрастных групп (0.3 и 0.2) кеты.

Результаты исследований межгодовой динамики размеров и массы тела кеты в 2011–2023 гг. показывают, что с 2016 по 2023 г. у обоих полов

Таблица 3. Биологические показатели анадырской кеты *Oncorhynchus keta* за разные периоды наблюдений

Годы	Пол	<i>FL</i> , см	Масса, кг	Число рыб, экз.	Средний возраст, лет
1938–1982	Самки	$\frac{62.8}{50.0-78.2}$	$\frac{3.30}{1.45-5.85}$	2346	3.1
	Самцы	$\frac{66.6}{53.5-81.0}$	$\frac{4.19}{1.82-7.56}$	1873	
1983–2000	Самки	$\frac{61.1}{47.5-76.0}$	$\frac{2.99}{1.15-6.15}$	3492	3.4
	Самцы	$\frac{66.0}{51.5-82.0}$	$\frac{3.97}{1.38-7.74}$	2570	
2001–2010	Самки	$\frac{60.3}{48.0-72.5}$	$\frac{2.86}{1.18-5.85}$	2249	3.3
	Самцы	$\frac{66.2}{50.0-80.0}$	$\frac{3.94}{1.52-7.18}$	1481	
2011–2019	Самки	$\frac{60.3}{50.0-72.0}$	$\frac{2.83}{1.32-5.09}$	1372	3.4
	Самцы	$\frac{65.7}{48.5-77.5}$	$\frac{3.77}{1.48-7.13}$	1159	
2020–2023	Самки	$\frac{58.6}{49.5-70.0}$	$\frac{2.60}{1.44-4.22}$	483	3.2
	Самцы	$\frac{61.9}{51.5-73.5}$	$\frac{3.13}{1.59-5.01}$	436	

Примечание. Над чертой — среднее значение, под чертой — пределы варьирования показателя. Данные за 1938–2000 гг. взяты из работы Черешнева с соавторами (2002); данные за 2001–2010 гг. — из архивов лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН.

прослеживается тренд снижения средней длины и массы производителей всех возрастных групп, наиболее выраженный в возрасте 0.4. (табл. 1). Кроме того, уменьшение размеров сопровождалось, как правило, снижением возраста достижения половой зрелости кеты. Так, средний возраст рыб понизился с 3.4 в 2011–2019 гг. до 3.2 в 2020–2023 гг. (табл. 3).

Судя по расчисленным приростам длины тела, в 2012–2022 гг. темп роста на первом и втором годах жизни уменьшался, а на третьем и четвертом годах отмечены разнонаправленные тренды. Все межгодовые изменения приростов кеты на 3–4-м гг. жизни происходили синхронно, а наиболее существенно темпы роста снижались в 2016 и 2020 гг. (рис. 4) — во время последних морских волн тепла 2014–2016 и 2019–2021 гг. (Barkhordarian et al., 2022).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что уменьшение размеров анадырской кеты во второй половине 2010-х–

начале 2020-х гг. связано с сильным замедлением морского роста на третьем и четвертом годах жизни рыб.

Последние исследования межгодовой динамики размеров тела кеты выявили, что для большинства популяций этого вида в различных регионах Северной Пацифики отмечали отрицательные тренды многолетней изменчивости длины и массы тела с конца 1970-х и до 2010-х гг. (Fukuwaka et al., 2007, 2009; Kaeriyama et al., 2007; Seo et al., 2009; Темных и др., 2011; Заволокин и др., 2012; Бугаев, 2017; Заварина, 2020). Падение значений продукционных показателей кеты обычно связывают с высокой численностью лососей, которая наблюдается с конца 1990-х гг. Определяющую роль в этом, по мнению многих специалистов, играет так называемый плотностной фактор, выражающийся в нехватке пищи и обострении пищевой конкуренции (Ishida et al., 1993; Kishi et al., 2010; Карпенко и др., 2013; Кловач, Ельников, 2013; Ruggerone, Irvine, 2018; Ruggerone et al., 2023).

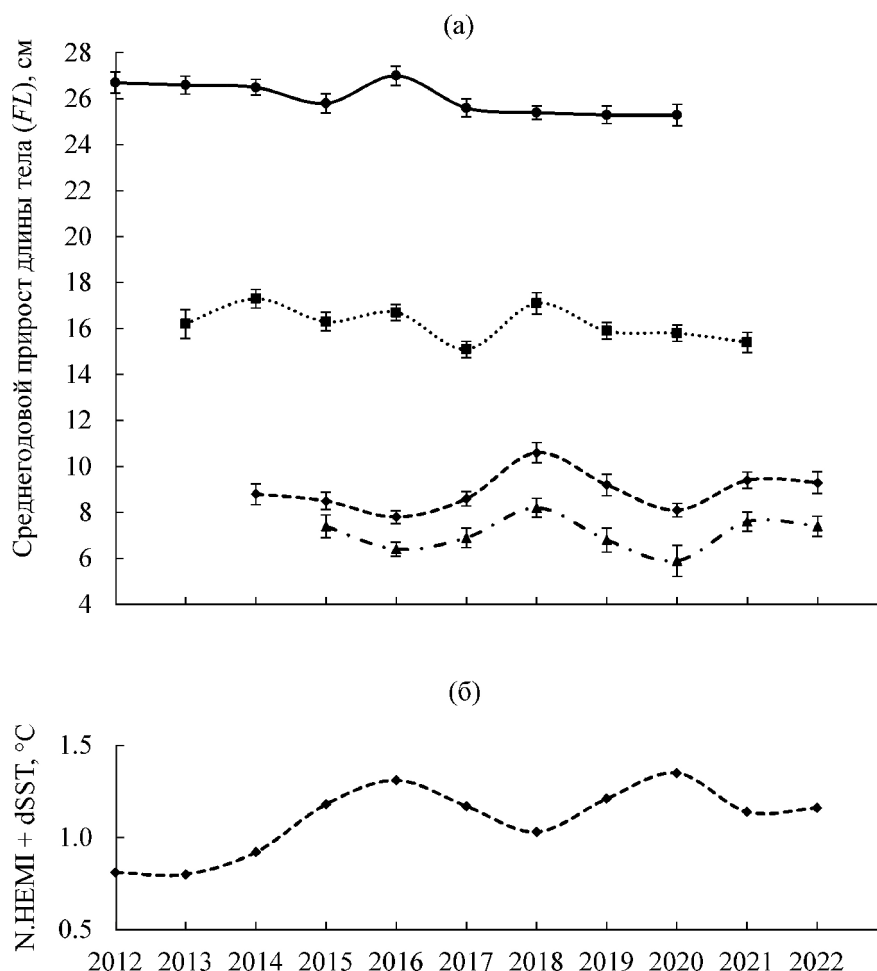


Рис. 4. Межгодовые изменения расчисленных приростов длины тела анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в возрасте 0.3 и 0.4 (а) и индекса глобальной температурной аномалии в Северном полушарии Земли ($N.HEMI + dSST$) (б) в 2012–2022 гг.

По нашим данным, в 2011–2023 гг., наоборот, отмечена положительная связь размеров рыб с суммарным выловом кеты (табл. 4) и слабая отрицательная связь с выловом горбуши в Северной Пацифике ($r = -0.19-0.21$). Кроме того, по данным ЧукотНИО, в начале 2020-х гг. численность этих видов лососей в Анадырском бассейне также значительно уменьшилась. Важно добавить, что азиатская горбуша во всех реках материкового побережья Берингова моря сравнительно малочисленна, а рыбоводное производство лососей в регионе полностью отсутствует. Из этого следует, что плотностной фактор не может быть первопричиной в наблюдаемом снижении продукционных характеристик анадырской кеты.

Влияние на рост лососей климатических факторов, которые во многом определяют гид-

рохимические и температурные характеристики среды обитания рыб, не вызывает сомнений. Современные результаты исследований оценки влияния климатической изменчивости на продуктивность тихоокеанских лососей позволили выделить наиболее значимый температурный параметр — индекс $N.HEMI + dSST$, который является универсальным показателем общего изменения климата относительно среднесезонного тренда (Myers et al., 2007; Заволокин и др., 2012; Бугаев, 2017; Бугаев и др., 2018, 2021). Межгодовая динамика этого индекса показала, что с конца 1980-х гг. наблюдается заметный тренд на его увеличение, а в последние 10 лет произошло два значительных скачка температуры воздуха и поверхностных океанических вод в Северной Пацифике (в 2016 и 2020 гг.), т.е. непосредственно в зоне нагула и зимовки

Таблица 4. Коэффициенты корреляции Пирсона между суммарным выловом кеты *Oncorhynchus keta* в Северной Пацифике и размерами тела анадырской кеты в 2011–2023 гг.

Возраст, лет	FL		Масса	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
0.2	0.39	0.21	0.43	0.17
0.3	0.83	<0.001	0.74	<0.01
0.4	0.76	<0.01	0.65	<0.05

Примечание. Здесь и в табл. 5: *r* — коэффициент корреляции, *p* — значение доверительной вероятности.

тихоокеанских лососей. Для оценки влияния наблюдаемых температурных аномалий на рост рыб мы сравнили расчисленные средние приросты длины анадырской кеты и изменчивость индекса N.NEMI + dSST в 2012–2022 гг. В первый и второй годы жизни рыб происходило небольшое снижение их роста после 2016 г., а на третьем и четвёртом наблюдалась синхронная обратная зависимость годовых приростов от изменений индекса температурной аномалии (рис. 4). Корреляционный анализ показал наличие умеренно-высокой отрицательной связи (табл. 5). Кроме того, установлено, что с данным индексом также отрицательно коррелирует суммарный вылов тихоокеанской кеты ($r = -0.80$, $p < 0.01$).

Таким образом, существенное ускорение темпа глобального потепления за последние семь–восемь лет, идентифицируемое по температурной аномалии в Северном полушарии Земли, оказало заметное негативное влияние на рост анадырской кеты. Отметим, что наибольшие изменения роста совпали с недавними серьёзными морскими волнами тепла 2014–2016 и 2019–2021 гг. в северо-восточной части Тихого океана. Известно, что такие периоды экстремально высоких региональных температур поверхности океана могут изменить структуру

и функционирование целых морских экосистем, вызывая массовую смертность, сдвиги ареалов видов и перестройки сообществ (Smale et al., 2019). В будущем это может вызвать дополнительные проблемы в управлении лососёвым рыболовством, поскольку изменение климата подталкивает виды к полюсам и снижает продуктивность запасов некоторых видов (Cheung, Frölicher, 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возрастной состав анадырской кеты в рассматриваемый период включал в себя особей в возрасте 0.2–0.5. Основу возвращающихся на нерест производителей (>80%) составили рыбы в возрасте 0.3 и 0.4. В начале 2020-х гг. отмечена тенденция к росту доли рыб младших возрастных групп (0.3 и 0.2).

Длина и масса тела самок и самцов кеты всех возрастных групп с 2016 по 2023 г. значительно уменьшились по сравнению с предыдущим периодом, особенно у рыб в возрасте 0.4. В разные годы жизни в 2012–2022 гг. рост анадырской кеты менялся неодинаково. Темпы роста на первом и втором годах жизни немного снижались, а на третьем и четвёртом их существенное замедление отмечено в 2016 и 2020 гг.

Таблица 5. Коэффициенты корреляции Пирсона между расчисленными приростами длины тела анадырской кеты *Oncorhynchus keta* и климатическим индексом глобальной температурной аномалии в Северном полушарии Земли (N.NEMI + dSST) в 2012–2023 гг.

Возраст, лет	Годовая зона									
	1-я		2-я		3-я		4-я		Заключительный прирост	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
0.3	−0.38	0.35	−0.50	0.21	−0.84	<0.01			−0.21	0.65
0.4	−0.21	0.61	−0.40	0.33	−0.78	<0.05	−0.98	<0.001	−0.20	0.67

Снижение продукционных показателей кеты в современный период происходило одновременно с уменьшением численности этого вида лососей на всем его морском ареале в Северной Пацифике и мало зависело от численности остальных видов лососей. Это ставит под сомнение ведущую роль так называемого плотностного фактора в определении продукционных характеристик рыб, выражающегося в нехватке пищи в связи с ростом численности тихоокеанских лососей.

Аномально высокие температуры поверхности северо-восточной части Тихого океана, наблюдавшиеся в последние семь–восемь лет, оказали заметное негативное влияние на рост анадырской кеты. Кроме того, в 2016 и 2020 гг. наблюдалось сокращение сроков морского и океанического нагулов рыб, вызванное более ранним половым созреванием, что, возможно, является определённой реакцией на увеличение температурной аномалии. Недооценка взаимосвязи температурного режима вод и изменений продукционных характеристик региональных популяций кеты может привести к некорректному прогнозированию динамики запасов и дополнительным проблемам в управлении лососёвым рыболовством.

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарны сотруднику ЧукотНИО Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) Е.В. Голубь за предоставленные данные по величине подходов анадырской кеты и помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Научные исследования выполнены в рамках темы государственного задания Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН № 122041900012-6. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка соответствовали международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охра-

не животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций. 2002. М.: Изд-во ВНИРО, 190 с.

Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.

Бугаев А.В. 2017. Оценка влияния численности стад и глобальной температурной аномалии на среднюю массу тела тихоокеанских лососей в бассейне Северной Пацифики // Изв. ТИНРО. Т. 191. С. 3–33. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-191-3-33>

Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. 2018. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 49. С. 5–50. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2018.49.5-50>

Бугаев А.В., Фельдман М.Г., Тепнин О.Б., Коваль М.В. 2021. Аномалии температуры поверхности воды в западной части Северной Пацифики — потенциальный климатический предиктор прогнозирования численности тихоокеанских лососей Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 46–62. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-46-62>

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.

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

Заварина Л.О. 2020. Оценка численности нерестовых подходов, промысла и биологического состояния кеты (*Oncorhynchus keta*) в бассейне реки Большой Воровской (Западная Камчатка) в современный период (2011–2019 гг.) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 58. С. 42–50. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.58.42-50>

Заволокин А.В. 2015. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.

Заволокин А.В., Кулик В.В., Глебов И.И. и др. 2012. Динамика размеров, возраста и внутригодовых темпов

- роста анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в 1962–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 215–233.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 303 с.
- Кловач Н.В., Ельников А.Н. 2013. Структура нерестового стада кеты *Oncorhynchus keta* Олюторского залива Берингова моря (Северо-восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 707–717. <https://doi.org/10.7868/S0042875213060040>
- Макоедов А.Н., Коротяев Ю.А., Антонов Н.П. 2009. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 356 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Путивкин С.В. 1999. Биология и динамика численности анадырской кеты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Темных О.С., Заволокин А.В., Шевляков Е.А. и др. 2011. Особенности межгодовой изменчивости средних размеров и возрастного состава кеты российских стад // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 228–241.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. 2017. Об устойчивости стереотипов в представлениях о морской экологии тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. // Изв. ТИНРО. Т. 188. С. 3–36.
- Barkhordarian A., Nielsen D.M., Baehr J. 2022. Recent marine heatwaves in the North Pacific warming pool can be attributed to rising atmospheric levels of greenhouse gases // Commun. Earth Environ. V. 3. Article 131. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00461-2>
- Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H. 1996. A review of size trends among North Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 2. P. 455–465. <https://doi.org/10.1139/f95-181>
- Cheung W.W.L., Frölicher T.L. 2020. Marine heatwaves exacerbate climate change impacts for fisheries in the northeast Pacific // Sci. Rep. V. 10. Article 6678. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63650-z>
- Debertin A.J., Irvine J.R., Holt C.A. et al. 2017. Marine growth patterns of southern British Columbia chum salmon explained by interactions between density-dependent competition and changing climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 74. № 7. P. 1077–1087. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0265>
- Frölicher T.L., Fischer E.M., Gruber N. 2018. Marine heatwaves under global warming // Nature. V. 560. № 7718. P. 360–364. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0383-9>
- Fukuwaka M., Azumaya T., Nagasawa T. et al. 2007. Trends in abundance and biological characteristics of chum salmon // NPAFC Bull. V. 4. P. 35–43.
- Fukuwaka M., Davis N.D., Azumaya T., Nagasawa T. 2009. Bias-corrected size trends in chum salmon in the central Bering Sea and North Pacific Ocean // Ibid. V. 5. P. 173–176.
- Hansen J., Ruedy R., Sato M., Lo K. 2010. Global surface temperature change // Rev. Geophys. V. 48. № 4. Article RG4004. <https://doi.org/10.1029/2010RG000345>
- Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M. et al. 1993. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 2. P. 290–295. <https://doi.org/10.1139/f93-033>
- Kaeriyama M., Yatsu A., Noto M., Saitoh S. 2007. Spatial and temporal changes in the growth patterns and survival of Hokkaido chum salmon populations in 1970–2001 // NPAFC Bull. V. 4. P. 251–256.
- Kennedy J.J., Rayner N.A., Atkinson C.P., Killick R.E. 2019. An ensemble data set of sea surface temperature change from 1850: the Met Office Hadley Centre HadSST.4.0.0.0 data set // J. Geophys. Res. Atmos. V. 124. № 14. P. 7719–7763. <https://doi.org/10.1029/2018JD029867>
- Kishi M.J., Kaeriyama M., Ueno H., Kamezawa Y. 2010. The effect of climate change on the growth of Japanese chum salmon (*Oncorhynchus keta*) using a bioenergetics model coupled with a three-dimensional lower trophic ecosystem model (NEMURO) // Deep Sea Res. Pt. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 57. № 13–14. P. 1257–1265. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.12.013>
- Laufkotter C., Zscheischler J., Frölicher T.L. 2020. High-impact marine heatwaves attributable to human-induced global warming // Science. V. 369. № 6511. P. 1621–1625. <https://doi.org/10.1126/science.aba0690>
- Myers K.W., Klovach N.V., Gritsenko O.F. et al. 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmon in the open ocean, interannual changes, and oceanographic conditions // NPAFC Bull. V. 4. P. 159–177.
- Ogura M. 1994. Migratory behavior of Pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.) in the open sea // Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish. V. 31. P. 1–141.
- Oliver E.C.J., Donat M.G., Burrows M.T. et al. 2018. Longer and more frequent marine heatwaves over the past century // Nat. Commun. V. 9. Article 1324. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>

Ruggerone G.T., Irvine J.R. 2018. Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015 // *Mar. Coast. Fish.* V. 10. № 2. P. 152–168.
<https://doi.org/10.1002/mcf2.10023>

Ruggerone G.T., Springer A.M., van Vliet G.B. et al. 2023. From diatoms to killer whales: impacts of pink salmon on North Pacific ecosystems // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 719. P. 1–40.
<https://doi.org/10.3354/meps14402>

Salo E.O. 1991. Life history of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) // *Pacific salmon life histories*. Vancouver: UBC Press. P. 231–310.

Seo H., Kudo H., Kaeriyama M. 2009. Spatiotemporal change in growth of two populations of Asian chum salmon in relation to intraspecific interaction // *Fish. Sci.* V. 75. № 4. P. 957–966.

<https://doi.org/10.1007/s12562-009-0126-9>

Smale D.A., Wernberg T., Oliver E.C.J. et al. 2019. Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services // *Nat. Clim. Chang.* V. 9. № 4. P. 306–312.

<https://doi.org/10.1038/s41558-019-0412-1>

CHANGES IN AGE, SIZE AND GROWTH RATE OF THE ANADYR CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) UNDER CONDITIONS OF GLOBAL WARMING

A. V. Shestakov^{1,*} and S. I. Grunin¹

¹*Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

*E-mail: a.v.shestakov@mail.ru

The results of the study of annual variability in age composition, body size and growth rate of the Anadyr chum salmon *Oncorhynchus keta* in 2011–2023 revealed that the length and body weight of individuals of all age groups in 2016–2023 significantly decreased compared to the previous period, especially in fish aged 0.4. The proportion of fish of the younger age groups increased. Based on the calculated data, in 2012–2022, the growth rate of chum salmon decreased in the first to second years of life, and multidirectional trends were observed in the third to fourth years, with the lowest increase in the body length in 2016 and 2020. The decrease in the production characteristics of Anadyr chum salmon in the modern period occurred simultaneously with a decrease in the abundance of this salmon species throughout its entire marine range in the North Pacific and depended little on the abundance of other salmon species. The data obtained cast doubt on the leading role of the so-called density factor in determining the production characteristics of fish, which is expressed in food shortages due to an increase in the abundance of Pacific salmon. The abnormally high surface temperatures in the northeast Pacific Ocean over the past seven to eight years have had a marked negative impact on the growth of Anadyr chum salmon.

Keywords: chum salmon, body length, body weight, age, growth rate, global temperature anomaly, Anadyr River.

УДК 597.552.51:502.175:502.4

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS THYMALLUS* (SALMONIDAE: THYMALLINAE) ТИМАНСКОГО ВОДОТОКА ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНИХ НАБЛЮДЕНИЙ

© 2025 г. Э. И. Бознак^{1,*}, А. Б. Захаров¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН — ИБ Коми НЦ УрО РАН,
Сыктывкар, Россия

*E-mail: boznak@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 03.05.2024 г.

Принята к публикации 03.05.2024 г.

Приведён анализ многолетних данных об относительной численности, половом созревании, линейном росте и возрастной структуре европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), обитающего в одном из водотоков среднего Тимана в районе добычи и транспортировки бокситов. Показано, что в отсутствие заметных нарушений среды обитания динамика численности и структурно-функциональные параметры группировки хариуса в большей степени определяются интенсивностью некоммерческого рыболовства, нежели климатическими условиями. При уменьшении эксплуатационной нагрузки и сохранении качества водной среды можно ожидать восстановления популяции хариуса р. Вымь до уровня, характерного для ненарушенных группировок этого вида рыб.

Ключевые слова: европейский хариус, динамика численности, возрастная структура, линейный рост, половое созревание.

DOI: 10.31857/S0042875225020073, **EDN:** CVGASJ

Хозяйственное освоение новых территорий сопровождается усилением нагрузки на водные экосистемы (Arctic biodiversity..., 2013; Schinegger et al., 2013), на состоянии которых помимо естественных факторов сказываются результаты деятельности человека. Происходящие при этом перестройки рыбного населения водоёмов тесно связаны с изменениями численности, возрастной структуры, плодовитости, темпа роста и скорости полового созревания слагающих его популяций (Решетников и др., 1982; Герасимов и др., 2013; Amundsen et al., 2019).

На территории водосбора р. Вымь (крупный тиманский водоток, приток второго порядка р. Северная Двина) почти три десятилетия (с 1997 г.) разрабатывают крупнейшее в Евразии месторождение бокситов. В этом районе в 1982–2002 гг. мы проводили рекогносциро-

вочные исследования, а с 2005 г. осуществляем мониторинг состояния сообществ беспозвоночных и рыб водотоков, входящих в зону влияния Средне-Тиманского бокситового рудника.

В реках Урала и среднего Тимана европейский хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) — вид-доминант, определяющий облик всего рыбного населения (Захаров, Бознак, 2019; Пономарев, Захаров, 2021). Этот вид испытывает и основное воздействие со стороны рыболовов. Длительные наблюдения предоставляют прекрасную возможность исследовать процессы, происходящие в популяции хариуса под воздействием изменяющихся условий обитания.

Цель работы — на основе многолетних наблюдений проанализировать динамику численности и изменение основных биологических

показателей популяции европейского хариуса, обитающего в типичном водотоке среднего Тимана в районе добычи и транспортировки бокситов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы хариуса выполнены в ходе рекогносцировочных исследований (1982–2002 гг.) и последующего мониторинга (2005–2022 гг.) состояния рыбного населения на контрольном участке верхнего течения р. Вымь ($64^{\circ}13'56''$ с.ш., $51^{\circ}32'19''$ в.д.). Река Вымь — крупнейший правый приток р. Вычегда (приток первого порядка р. Северная Двина) (рис. 1), её длина 499 км, площадь водосбора 25600 км² (Атлас ..., 1997).

В верхнем течении это типичный тиманский водоток полугорного типа с песчано-галечным (местами валунно-галечным) грунтом. Ширина русла не превышает 60 м (обычно 30–40 м), глубина варьирует в пределах 0.2–1.5 м (Шубина, 2006). Скорость течения на плёсах составляет 0.6 м/с, на перекатах — до 1 м/с и более. В летне-осенний период температура воды в верхнем течении р. Вымь не превышает 15°C, содержа-

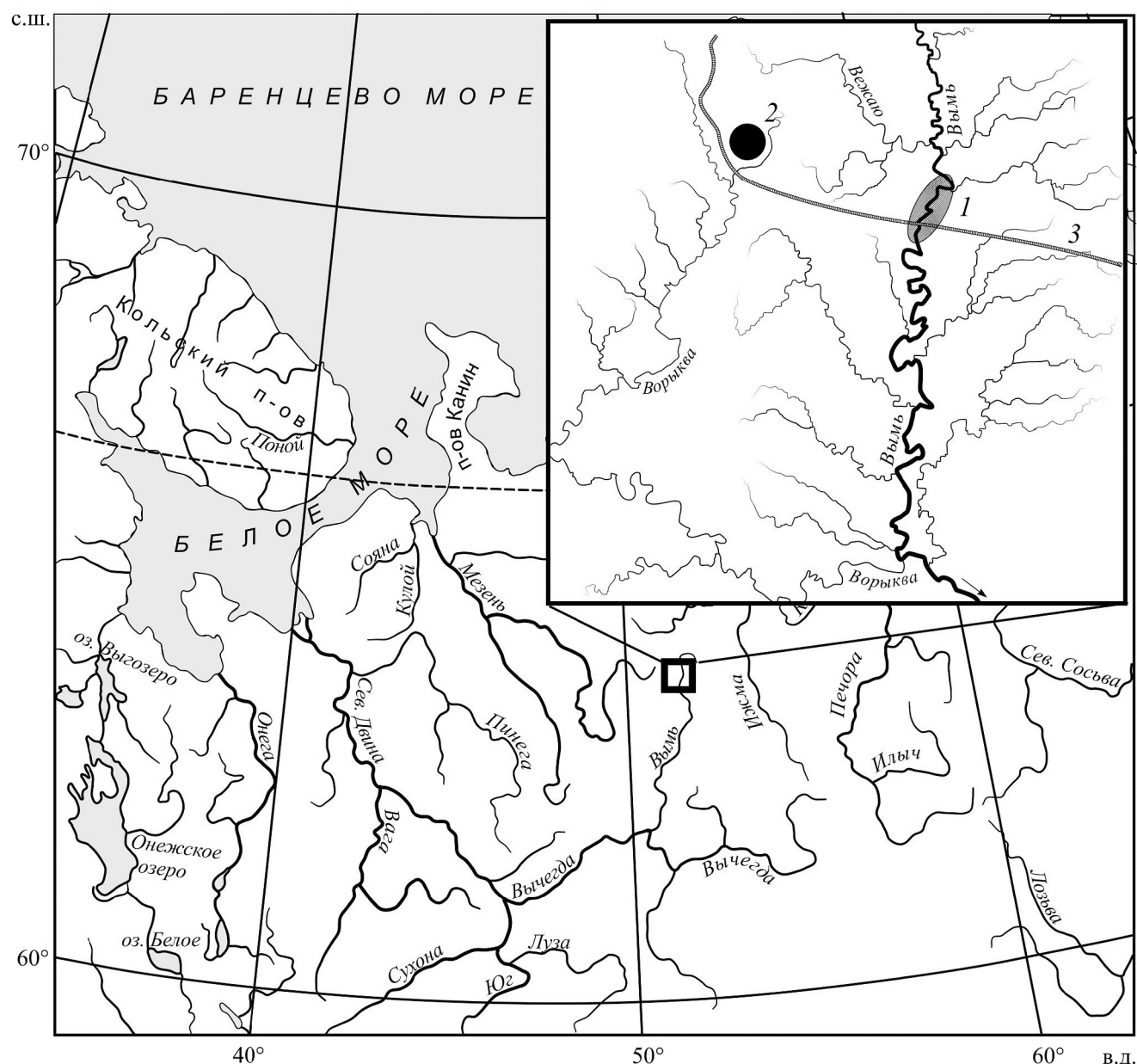


Рис. 1. Карта-схема расположения района работ: 1 — место сбора материала, 2 — Средне-Тиманский бокситовый рудник, 3 — железная дорога и автодорога, (→) — направление течения.

ние растворенного кислорода обычно 6–11 мг/дм³ (в среднем около 9 мг/дм³).

Вылов рыб проводили ежегодно с 17 августа по 05 сентября в течение 5–7 сут. Такие материалы позволяют охарактеризовать относительную численность и биологические показатели хариуса на момент окончания летнего нагула до начала его сезонных перемещений из притоков в магистральное русло реки. Для отлова использовали ставные жаберные сети (материал — монофиламентная леска) общей длиной 100–200 (в среднем 160) м, ячеей 20, 30 и 40 мм, составлявшие соответственно 10, 50 и 40% общей длины орудий лова. Сети устанавливали в прибрежной зоне на участках плёсов с замедленным течением и ямах вдоль течения или под небольшим углом к нему. Глубина в местах постановки сетей составляла 1.2–1.5 м. Конструкция, места постановки и режим проверки сетей в ходе работы оставались постоянными. На мелководных быстротекущих участках реки рыб отлавливали спиннингом. Для оценки биологических показателей хариуса за 1982–2002 гг. использованы сведения по спиннинговым уловам.

У отловленных особей (2959 экз.) измеряли длину тела до конца средних лучей хвостового плавника (*FL*) с точностью до 1 мм и массу тела с точностью до 1 г, при вскрытии отмечали пол и стадию зрелости гонад. Возраст рыб определяли по чешуе, собранной из первых двух чешуйных рядов над боковой линией под спинным плавником (Правдин, 1966). Линейный рост рыб оценивали методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001). Для снижения погрешностей обработку всех проб чешуй выполнял один оператор. По данным о возрастной структуре уловов рассчитывали коэффициент общей смертности (Риккер, 1979) и относительное обилие поколений хариуса (Терещенко, Зуянова, 2006).

Относительную численность рыб определяли как величину улова на единицу рыболовного усилия (экз/усилие в сутки), т.е. число особей, попавших в 30 м сетей в течение 24 ч. Изменение динамики численности анализировали методом построения динамического фазового портрета (Терещенко, Вербицкий, 1997), показавшего свою эффективность при изучении как отдельных популяций рыб (Терещенко и др., 2015, 2016), так и их сообществ (Решетников и др., 2011; Решетников, Терещенко, 2018; Бознак и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Относительная численность хариуса в верхнем течении р. Вымь на протяжении 2005–2017 гг. постепенно снижалась с 5.1 до 2.8 экз/усилие, совершая при этом флуктуации с периодом 3–4 года. Амплитуда таких колебаний также снижалась с 2.4 (в 2005–2007 гг.) до 0.6–0.8 (в 2010–2017 гг.) экз/усилие. После 2017 г. численность популяции хариуса стала возрастать, достигнув максимума в 2022 г. (рис. 2а).

Анализ динамического фазового портрета позволил выделить три разных периода в функ-

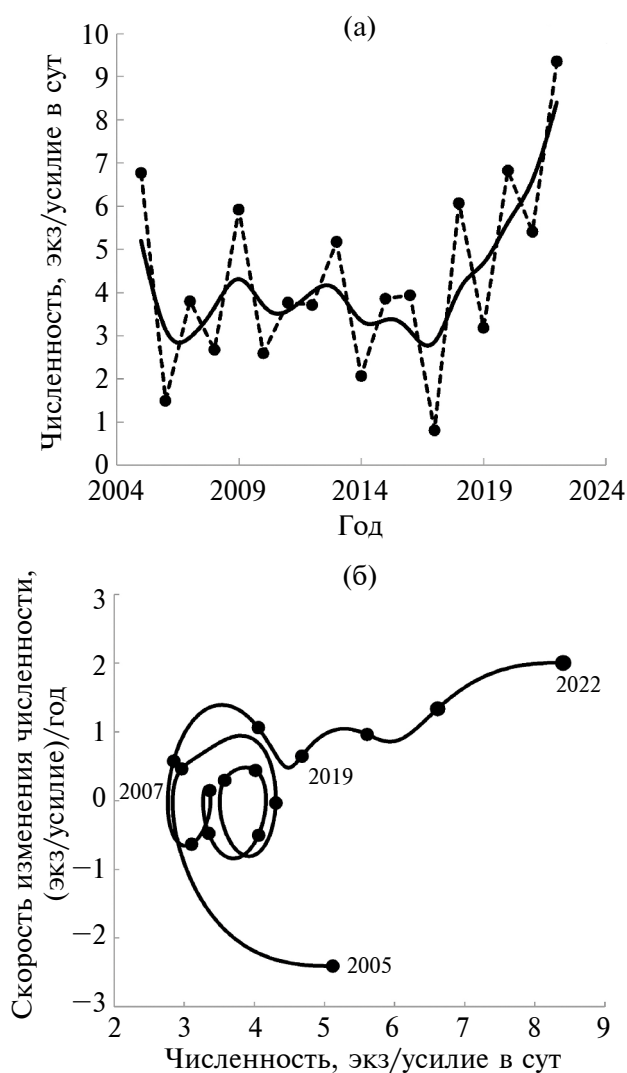


Рис. 2. Динамика относительной численности европейского хариуса *Thymallus thymallus* (а) и динамический фазовый портрет её изменения (б) по данным контрольных сетных уловов в верхнем течении р. Вымь: данные: (---) — исходные, (—) — сглаженные методом кубического сплайна; (●) — состояние в год, указанный рядом.

ционировании популяции верхневымского хариуса. В 2005 г. эта группировка находилась в процессе перехода в новое состояние с меньшим уровнем численности, а скорость снижения численности в это время была наибольшей за весь период наблюдений (-2.4 (экз/усилие)/год). Далее скорость изменения этого показателя снижалась, и с 2007 г. траектория стала приобретать вид закручивающейся спирали, характерной для систем, находящихся в стационарном состоянии. В это время в популяции хариуса наблюдались лишь циклические колебания численности вокруг значения показателя $\sim 3.5-3.8$ экз/усилие. После 2018 г. траектория системы вновь меняется. Кривая на графике приобретает вид выпуклой дуги, свойственной системам, находящимся в процессе перехода в новое состояние с более высоким значением анализируемого параметра (рис. 26). Действительно, к 2022 г. относительная численность хариуса (по сглаженным данным) возросла более чем в 1.6 раза по сравнению с данными 2005 г.

Таким образом, при дальнейшем анализе весь ряд данных может быть разделён на четыре этапа: 1) относительно высокой численности (до 2005 г.); 2) снижения численности (2005–2006 гг.); 3) периодических колебаний численности на низком уровне — состояние динамического равновесия (2007–2018 гг.) и 4) увеличения численности — переход в новое состояние (2019–2022 гг.).

Возрастная структура отловленного в разное время хариуса не оставалась постоянной. В сборах, выполненных до 2005 г. (до снижения численности), преобладали рыбы в возрасте 5+, при этом максимальный возраст достигал 12+. В период низкой численности (2007–2018 гг.) модальный возраст отловленных рыб обычно составлял 4+, а максимальный, как правило, не превышал 9+ лет.

Следует отметить, что уловы спиннингом обычно характеризовались более высокой долей особей младших возрастных групп (3+ и 4+). Однако при сравнении возрастной структуры выборок, собранных при помощи порядковых сетей и спиннинга в 2007–2015 и 2020–2022 гг., достоверные различия ($p < 0.05$ по критерию Пирсона χ^2) были отмечены лишь в пяти случаях из 12. При этом в двух случаях объём собранного материала был невелик (в 2007 г. спиннингом отловлено 23, сетями — 37 экз., в 2008 г. — соответственно 35 и 33 экз.). Таким образом, несмотря на неодинаковую селектив-

ность, сборы, выполненные этими орудиями, дали качественно сходное представление о возрастной структуре хариуса (как правило, совпадали и число возрастных классов, и модальная возрастная группа).

В начале этапа повышения численности (2019 и 2020 гг.) в уловах сохранялась высокая встречаемость возрастной группы 4+, позднее модальный возраст увеличился до 5+ (2021 г.) и 6+ (2022 г.), а максимальный не превышал 8+ (таблица).

Коэффициент общей смертности хариуса за время наблюдений также заметно увеличился. Так, в 1982–2005 гг. его средняя величина составляла 0.63, в 2007–2018 гг. (период стабильно низкой численности) он увеличился почти в 1.5 раза (0.99), а в 2019–2022 гг. — до 1.33. Изменилась и вариабельность этого показателя. Если в начале наблюдений разница между минимальным и максимальным значениями коэффициента смертности не превышала 2.2 раза (0.35–0.78), то в период низкой численности минимум и максимум различались почти в 4.4 раза (0.47–2.06), а на этапе увеличения численности — в 6.7 раза (0.35–2.35).

Данные об относительной численности и возрастной структуре контрольных уловов хариуса (таблица) позволили оценить вклад относящихся к разным поколениям особей в общую численность популяции в период мониторинга (рис. 3).

В сетных уловах, зависящих от определённой размерной селективности орудий лова, хариус начинал встречаться с возраста 2+ и 3+. Наибольшее количество отлавливаемых особей приходилось на возрастные группы 4+ и 5+. Далее их доля закономерно снижалась, и в большинстве случаев поколение выходило из состава уловов по достижению рыбами возраста 7+ и 8+. В итоге численность промысловой части популяции зависела от обилия особей возрастных классов, относящихся к разным поколениям. Так, высокая численность хариуса в 2005 г. была связана с присутствием в сборах большого количества рыб, родившихся в 2000 г. (возраст 5+), и значительного числа особей, относящихся к генерации 2001 г. (4+). Увеличение уловов в 2009 г. вызвано пиками встречаемости поколений 2004 (5+) и 2005 (4+) гг. рождения, накладывающимися друг на друга на фоне заметного количества рыб, относящихся к генерации 2003 г. (6+). Локальный подъём численности хариуса, наблюдав-

Возрастная структура уловов европейского хариуса *Thymallus thymallus* верхнего течения р. Выдь, %

Год	Число рыб, экз.	Возрастная группа											
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
1982	71		1.4	16.9	1.4	55.0	14.1	4.2	4.2	1.4	1.4		
1989	19	52.5	5.3	26.3	5.3	5.3	5.3						
1996	90			1.1	2.3	6.8	23.9	52.2	8.0	2.3		2.3	1.1
1998	41		2.4	2.4	2.4	36.7	9.8	17.1	7.3	12.2	4.9	2.4	2.4
2000	37			7.5	20.0	37.5	17.5	15.0		2.5			
2002	80			6.3	31.3	27.4	25.0	7.5	2.5				
2005	190		0.5	3.7	22.2	60.4	10.1	1.6	0.5	0.5		0.5	
2006	16			8.0	14.0	32.0	26.0	2.0		18.0			
2007	60	3.3		10.0	43.4	3.3	25.0	13.3	1.7				
2008	68			7.4	42.6	38.2	7.4	2.9	1.5				
2009	212			6.6	32.6	44.7	15.6	0.5					
2010	170		2.1	29.2	18.1	23.5	20.8	5.6		0.7			
2011	215		0.9	7.0	40.5	16.7	20.0	9.8	5.1				
2012	252		1.6	50.6	25.8	12.4	4.8	2.4	1.6	0.4	0.4		
2013	201			10.4	65.2	10.9	10.0	1.5	1.0	0.5	0.5		
2014	189		0.5	11.1	65.1	22.2	1.1						
2015	235			4.7	43.0	40.4	10.6	0.9	0.4				
2016	125		0.8	27.2	35.2	24.8	10.4	1.6					
2017	26			11.5	61.6	19.2	7.7						
2018	123		0.8	49.6	29.3	17.9	1.6	0.8					
2019	61			11.5	42.6	24.6	21.3						
2020	151		0.7	2.7	52.0	37.3	5.3	2.0					
2021	164			8.0	10.4	68.1	12.9	0.6					
2022	231		0.9	1.7	31.1	19.0	39.0	6.1	2.2				

Примечание. В 1982–2002 гг. материалы собраны спиннингом, в последующие годы — ставными сетями и спиннингом.

шийся в 2013 г., связан с преобладанием в уловах рыб поколения 2009 г. (4+) рождения. Высокая встречаемость хариуса поколений 2015–2016 гг. рождения обусловила повышение численности вида в р. Выдь, наблюдавшееся (с некоторыми колебаниями) после 2018 г. (рис. 3).

Анализ данных о доле разных поколений в контрольных уловах на основе модифицированного биостатистического метода позволяет оценить поколения хариуса 2004, 2009, 2010,

2013, 2015 и 2016 гг. рождения как многочисленные. В их составе суммарная доля рыб в возрасте 3+... 6+ значительно превышала таковую в обобщённой возрастной структуре уловов выдского хариуса (относительное обилие значительно превышает 100%). Поколения 2003, 2005, 2007 и 2011 гг. рождения характеризуются средним обилием, а поколения 2006, 2008, 2012, 2014 и 2017 гг. рождения относятся к малочисленным. При этом наблюдается статистически значимая положительная корреляция (по Спир-

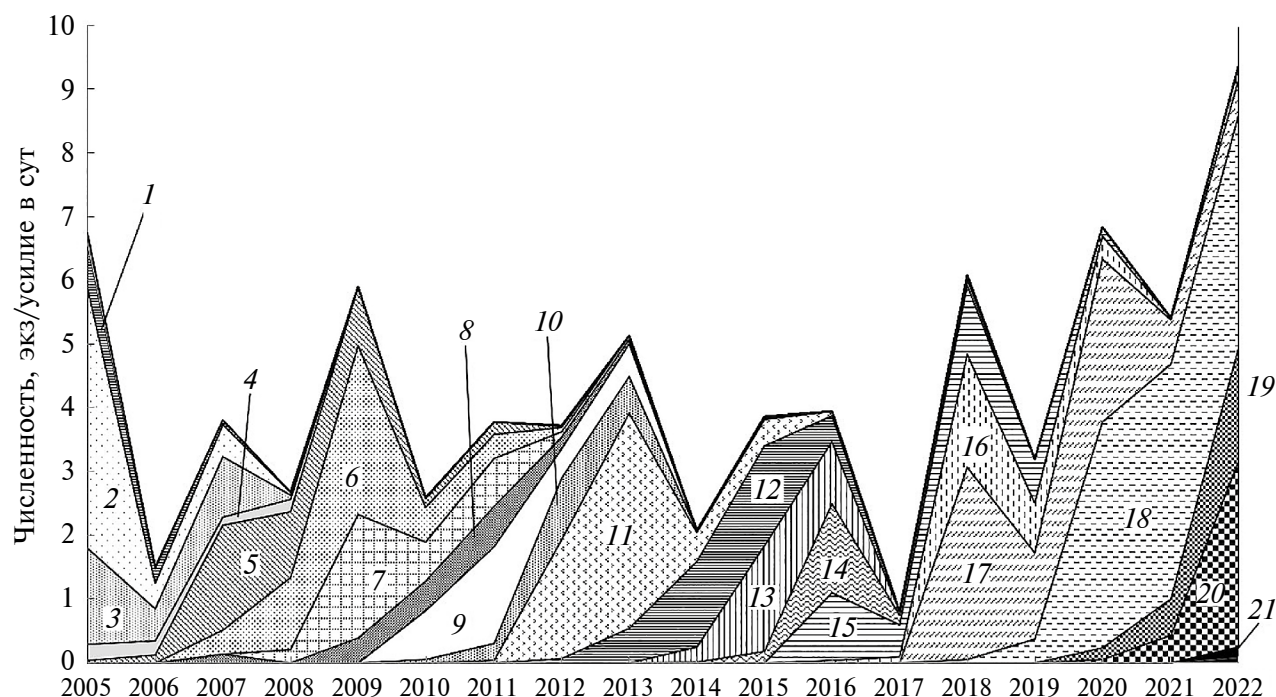


Рис. 3. Относительная численность европейского хариуса *Thymallus thymallus* р. Вымь поколений разных годов рождения: 1 — 1996–1999, 2 — 2000, 3 — 2001, 4 — 2002, 5 — 2003, 6 — 2004, 7 — 2005, 8 — 2006, 9 — 2007, 10 — 2008, 11 — 2009, 12 — 2010, 13 — 2011, 14 — 2012, 15 — 2013, 16 — 2013, 17 — 2014, 18 — 2015, 19 — 2016, 20 — 2017, 21 — 2018.

мену: $\rho_s = 0.75$, $p = 0.03$) между относительным обилием поколения и уровнем воды в тёплый период (май–октябрь) года, предшествовавшего его появлению (рис. 4).

Линейный рост особей из поколений, формировавших популяцию хариуса на разных этапах её функционирования, имел свои особенности. До возраста 6+ включительно рост рыб в целом был довольно сходен, а различия средней длины (5–13 мм) и массы тела (5–12 г) незначительны и, как правило, недостоверны. Далее у рыб, отловленных после 2007 г. (генерации 2003–2018 гг.), наблюдалось заметное снижение темпа линейного роста. В итоге особи в возрасте 7+ и старше из поколений, сформировавшихся после 2003 г., в период низкой численности заметно уступали по средней длине рыбам, отловленным до 2000 г. (в период высокой численности). Так, в возрастной группе 9+ это отставание превышало 40 мм (рис. 5).

Первые случаи полового созревания у хариуса р. Вымь из поколений, сформировавшихся в период труднодоступности верховьев реки для рыболовов (1972–1993 гг.), отмечены в возрасте 3+. Доля половозрелых рыб в этой возрастной группе не превышала 6%. Основная

масса особей в этот период созревала на шестом (5+) году жизни. В генерациях 2003–2018 гг. в период низкой численности созревание заметно ускорилось: в возрастной группе 3+ половозрелость отмечена у более половины особей (56%), а в группе 4+ — почти у 85% рыб. При этом скорость полового созревания рыб из генераций 2015–2018 гг., обеспечивших увеличение численности в 2018–2022 гг., в целом соответствует таковой рыб, обитавших в период стабильно низкой численности (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведённые выше данные позволяют охарактеризовать изменения, происходившие на разных этапах функционирования популяции хариуса р. Вымь. Процесс снижения численности (2005–2006 гг.) и переход этой группировки в новое состояние динамического равновесия (2007–2018 гг.) сопровождался изменением ряда популяционных показателей: возросла доля рыб младших возрастных групп, в уловах преобладали впервые созревающие и неполовозрелые особи, а экземпляры в возрасте 10+ и старше полностью выпали из состава сборов. При этом у хариуса р. Вымь наблюдалось ускорение полового созревания.

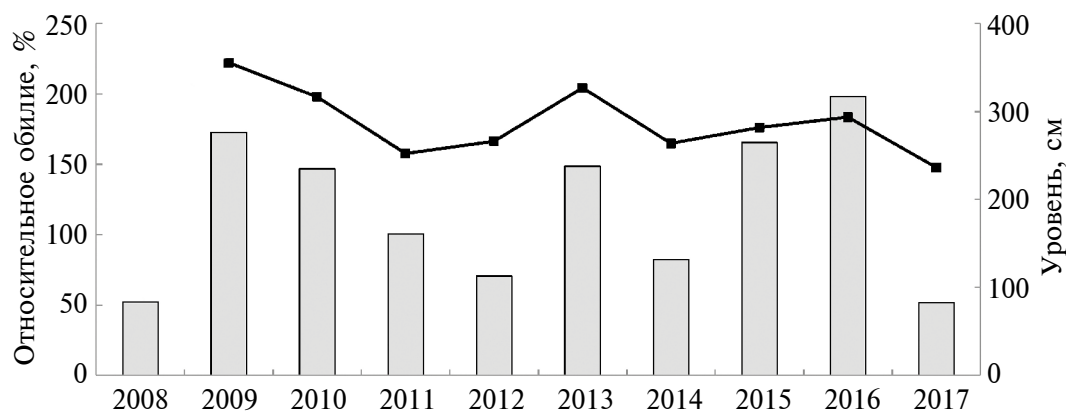


Рис. 4. Относительное обилие европейского хариуса *Thymallus thymallus* поколений 2008–2017 гг. рождения (□) и средний уровень воды с мая по октябрь предыдущего года (—■—) в р. Вымь. Данные по уровню воды приведены по гидропосту с. Весляна (<https://allrivers.info/gauge/vym-veslyana>. Version 03/2024).

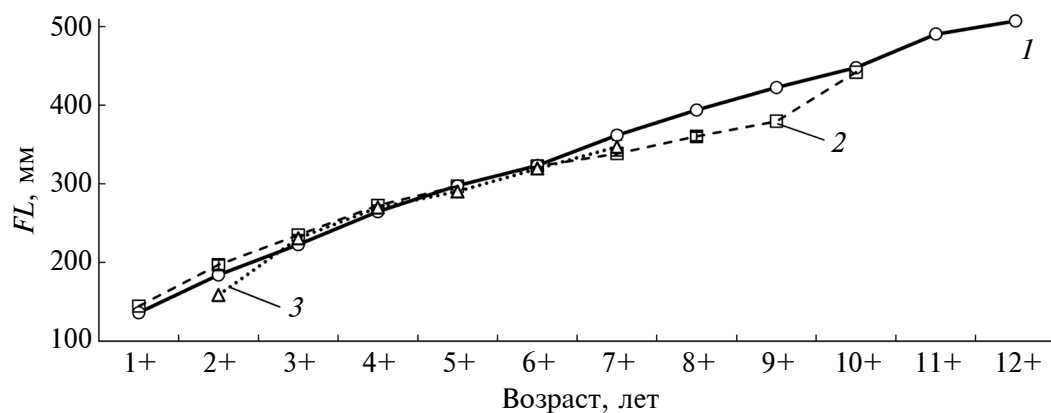


Рис. 5. Линейный рост (FL — длина тела по Смитту) европейского хариуса *Thymallus thymallus* р. Вымь поколений, сформировавшихся в годы разных этапов функционирования популяции: 1 — 1972–1993, 2 — 2008–2012, 3 — 2015–2018.

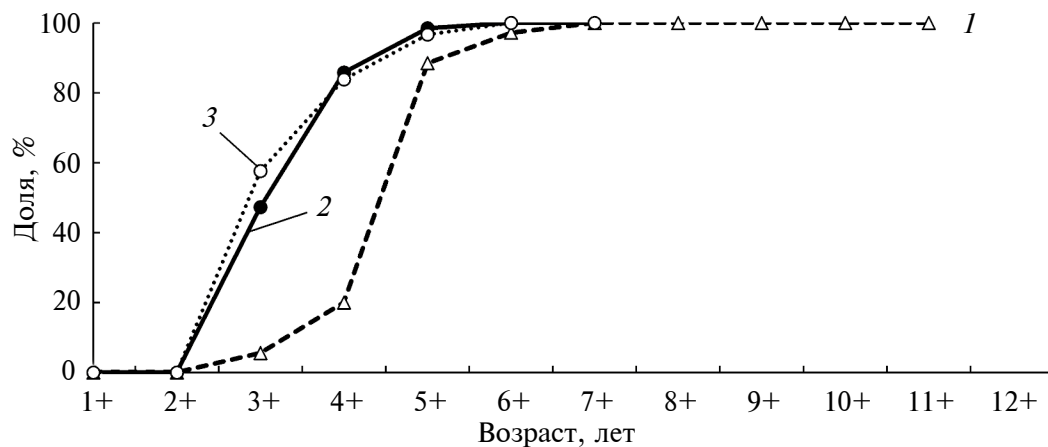


Рис. 6. Доля половозрелых рыб в возрастных группах европейского хариуса *Thymallus thymallus* р. Вымь из поколений, сформировавшихся в годы разных этапов функционирования популяции: 1 — 1972–1993, 2 — 2008–2012, 3 — 2015–2018.

Повышение численности хариуса, начавшееся после 2019 г., происходило без значительных изменений популяционных параметров. В этот период наблюдалось увеличение доли рыб, уже принимавших участие в нересте (5+ и 6+), однако в уловах сохранялось значительное количество неполовозрелых и впервые созревающих особей, максимальный возраст не превышал 8+, а величина коэффициента общей смертности даже возросла. Прежними оставались характер роста и темп полового созревания рыб. Таким образом, подъём численности, наблюдавшийся с 2019 г., произошёл вследствие наложения друг на друга пиков обилия двух многочисленных поколений хариуса (2015 и 2016 гг. рождения) и присутствия в уловах значительного числа особей 2017 и 2018 гг. рождения.

По-видимому, природные факторы не оказывают прямого воздействия на наблюдаемые изменения численности и структурно-функциональных показателей группировок вымского хариуса. Проведённый ранее анализ показал отсутствие статистически значимой корреляции (по Спирмену) между численностью хариуса р. Вымь и среднегодовой температурой воздуха, определяющей продолжительность периода нагула, и количеством осадков (Бознак и др., 2019), а также среднегодовыми температурами и размерами одновозрастных рыб, отловленных в разное время (Бознак, Захаров, 2021). Стабильными оставались и основные показатели, характеризующие качество воды в р. Вымь. Температура воды в августе здесь в течение всего мониторинга (в зависимости от погодных условий) составляла 7–12°C, количество взвешенных веществ — в среднем 7.7 мг/л, а прозрачность воды, как правило, превышала 3.5 м. Лишь в многоводные годы за счёт поступления в реку большого количества болотных стоков количество взвешенных частиц в воде возрастало до 29.0 мг/л, а прозрачность воды снижалась до 1.5 м.

Техногенные нарушения и зоны эрозионного загрязнения (сезонные смывы с дороги) в верхнем течении р. Вымь, отмеченные в местах её пересечения транспортными коммуникациями, носят локальный характер (Афанасенко и др., 2010; Захаров, Бознак, 2019) и, по-видимому, не оказывают заметного влияния на состояние основных участков нагула рыб. Действительно, в период наблюдений концентрация взвешенных веществ в воде магистрального русла реки варьировала от <0.5 (в 2022 г.) до 29.0 мг/дм³ (в 2009 г.), что соответствует их содержанию

(19.5 мг/дм³) на условно фоновом участке реки, расположенном на 16 км выше по течению, заметного осадконакопления и заиления грунта не отмечено. Содержание в воде основных ионов (мг/дм³): HCO₃⁻ (170.0), SO₄²⁻ (27.0), Cl⁻ (1.5), Ca²⁺ (41.0), Mg²⁺ (14.0), Na⁺ + K⁺ (4.0) — близко к таковому, отмеченному в верхнем течении р. Вымь в июне 1979 г. (Шубина, 2006).

Средняя биомасса зообентоса на контрольном участке русла р. Вымь в разные годы (2000–2022) варьировала в широких пределах (от 1 до 52 г/м²), закономерного её снижения не отмечено (М.А. Батурина, ИБ Коми НЦ УрО РАН, личное сообщение). Не наблюдается и какой-либо выраженной связи между биомассой бентоса и обилием поколения хариуса, сформировавшегося в этот период. Так, в августе 2007 и 2008 гг. средняя биомасса бентоса в контрольном створе р. Вымь составляла соответственно 0.8 и 3.5 г/м² (Захаров, Бознак, 2019). При этом поколение хариуса, сформировавшееся в 2007 г., характеризовалось средним обилием (107%), в 2008 г. — низким (52%).

По-видимому, основным антропогенным фактором, оказывающим влияние на рыбное население верхнего течения р. Вымь, является интенсивное некоммерческое (рекреационное) рыболовство. Промышленная разработка Средне-Тиманского бокситового месторождения (1997 г.) сопровождалась строительством автодороги, сделавшей верховья р. Вымь доступной для рыболовов, что резко увеличило оказываемую неконтролируемым выловом нагрузку на ихтиофауну. В начале 2000-х гг. здесь была построена первая охотничье-рыболовная база. На сегодняшний день в верхнем течении реки расположены шесть рыбопромысловых участков общей протяжённостью 85 км, используемых для организации любительского рыболовства. Оценить возросшую при этом рыболовную нагрузку довольно сложно. Однако по нашим наблюдениям на контрольном участке русла р. Вымь протяжённостью 10 км может одновременно присутствовать от двух до пяти рыбаков, деятельность которых не контролируется. Контрольные обловы спиннингом и поплавочной удочкой, проведённые в августе 2007–2022 гг., показали, что улов одного рыболова за сутки в зависимости от погодных условий может составить от 0.4 до 15.6 кг хариуса (в среднем 4.3 кг). При допущении, что такой вылов производится 10 сут в месяц, изъятие рыбы с 1 км реки в течение тёплого сезона (июнь–сентябрь) может составить от 34 до 86 кг, что значительно превосходит

средние показатели годовой рыбопродуктивности тиманских рек (5–8 кг/га или 15–24 кг/км русла реки) (Соловкина, 1975).

Показательно, что с начала 2000-х годов численность хариуса заметно снизилась, а произошедшее омоложение возрастной структуры и сокращение числа возрастных классов свидетельствовали о перестройке его популяции с длиннопериодического на среднечисловой тип (Зиновьев, 2005).

Несмотря на многочисленные примеры снижения численности лососеобразных (*Salmoniformes*) видов рыб (Мартынов, 2007; Попов, 2007; Сидоров, Решетников, 2014), известны случаи, когда популяции в благоприятных условиях быстро восстанавливали свою численность за счёт повторного заселения с соседних участков (Kennedy et al., 2012), эффективного размножения в годы с оптимальным уровнем воды (Lobón-Cervía, 2009) или вследствие снижения промысловой нагрузки (Sarvala et al., 2020; Бознак и др., 2023).

Отмеченная выше связь уровня воды в р. Вымь с обилием поколения хариуса, формирующегося на следующий год (рис. 4), можно объяснить снижением пресса рыболовства в многоводные годы. Повышение уровня воды в реке с мая по октябрь снижает эффективность вылова хариуса, что в свою очередь положительно сказывается на численности репродуктивной части популяции и способствует появлению многочисленной генерации текущего года.

Воздействие рыболовства можно рассматривать и как основной фактор, влияющий на изменение характера роста (рис. 5) и ускорение полового созревания (рис. 6) вымского хариуса. Считается, что в условиях интенсивного рыболовства быстро созревающие рыбы получают селективное преимущество (Борисов, 1978; Enberg et al., 2012), с большей вероятностью участвуя в размножении (Naish, Hard, 2008). Свой вклад в ускорение созревания может вносить и повышение обеспеченности пищей, происходящее при разрежении облавливаемой популяции (Никольский, 1974; Котенев и др., 2009).

После наступления половой зрелости рост быстро созревающих особей обычно замедляется (Дгебуадзе, 2001). Кроме того, в результате изъятия из популяции быстрорастущих рыб, раньше достигающих промысловых размеров, в старших возрастных группах могут преобладать особи с относительно низкой скоростью роста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день разработка Средне-Тиманского бокситового месторождения не привела к существенным техногенным нарушениям р. Вымь. Гидрологический и гидрохимический режимы этого водотока остались в состоянии, близком к естественному. Основное влияние на численность промысловых видов рыб в р. Вымь оказывает интенсивное некоммерческое (любительское) рыболовство, резко усилившееся вследствие развития системы транспортных коммуникаций и повышения доступности данного района. Под воздействием неконтролируемого любительского рыболовства популяция хариуса к началу 2010-х гг. перешла в относительно устойчивое состояние с низким уровнем численности и изменённой возрастной структурой. При этом наблюдались ускорение полового созревания и изменение характера линейного роста рыб.

Несмотря на произошедшие изменения, популяция хариуса р. Вымь сохранила свой репродуктивный потенциал. При наступлении благоприятных условий и/или сокращении интенсивности рыболовства эта группировка демонстрирует способность довольно быстро наращивать свою численность. При сохранении низкой промысловой нагрузки можно ожидать восстановления структурно-функциональных показателей, характерных для ненарушенных группировок хариуса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды” № 125013101229-9 и финансовой поддержке проекта “Мониторинг водных биологических ресурсов р. Вымь в районе разработки бокситового месторождения” (договор между ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН и АО “Боксит Тимана” № БТ-Д-21-127 от 09.06.2021 г.).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утверждённым правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и одобрены решением

Комиссии по соблюдению норм ответственного обращения с животными (соблюдению норм биоэтики) Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (заключение № 7/2024 от 23.04.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. 1997. М.: Дрофа; ДиК, 116 с.
- Афанасенко О.В., Бармин А.В., Потапова М.А., Землянский В.Н. 2010. Исследования экологической безопасности и мониторинг воздействия источников загрязнения на территории Средне-Тиманского бокситового рудника ОАО "Боксит Тимана" // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 2 (2). С. 44–47.
- Бознак Э.И., Захаров А.Б. 2021. Изменение ростовых процессов европейского хариуса тиманского водотока в условиях неконтролируемой эксплуатации // Теор. и приклад. экология. № 2. С. 222–228. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2021-2-222-228>
- Бознак Э.И., Захаров А.Б., Терещенко В.Г. 2019. Влияние усиления интенсивности любительского лова на рыбное население водотока зоны хозяйственного освоения // Биология внутр. вод. № 1. С. 56–64. <https://doi.org/10.1134/s0320965219010054>
- Бознак Э.И., Захаров А.Б., Пономарев В.И. 2023. Оценка состояния популяции европейского хариуса в условиях ограниченной информации // Экология. № 1. С. 58–65. <https://doi.org/10.31857/S0367059723010043>
- Борисов В.М. 1978. Селекционное влияние промысла на структуру популяции длинноцикловых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 3. С. 1010–1019.
- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. 2013. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Там же. Т. 53. № 1. С. 57–68. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>
- Дегбугдзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2019. Рыбное население водотоков Тимана. Сыктывкар: Изд-во ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 184 с.
- Зиновьев Е.А. 2005. Экотипы у хариусовых рыб (Thymallidae, Salmoniformes) // Экология. № 5. С. 385–389.
- Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В. 2009. Исследование возрастного состава и роста трески *Gadus morhua morhua* Баренцева моря в связи с оценкой состояния её запасов // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 52–60.
- Мартынов В.Г. 2007. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 414 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Пономарев В.И., Захаров А.Б. 2021. Распространение и биологические особенности хариуса *Thymallus thymallus* (Thymallidae) на Европейском Северо-Востоке России // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 153–166. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010136>
- Попов П.А. 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во НГУ, 526 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2018. Анализ равновесного состояния рыбного населения озер на основе его динамического фазового портрета // Успехи соврем. биологии. Т. 138. № 6. С. 538–548. <https://doi.org/10.7868/S0042132418060029>
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема М.: Наука, 248 с.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. 2011. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях среды обитания (на примере озера Имандра) // Рыб. хоз-во. № 6. С. 48–52.
- Риккер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.
- Терещенко В.Г., Вербицкий В.Г. 1997. Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутр. вод. № 1. С. 23–31.
- Терещенко В.Г., Зуянова О.В. 2006. Метод оценки относительной численности поколений основных промысловых видов рыб при неполной исходной информации // Там же. № 1. С. 93–98.
- Терещенко В.Г., Бузевич И.Ю., Христенко Д.С., Терещенко Л.И. 2015. Удельная скорость изменения численности популяций тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) Днепродзержинского и Кременчугского водохранилищ на разных фазах ее натурализации // Там же. № 3. С. 72–79. <https://doi.org/10.7868/S0320965215030146>

- Терещенко В.Г., Христенко Д.С., Котовская А.А., Терещенко Л.И. 2016. Динамические показатели популяций амурского чебака на различных фазах его натурализации в озеровидном и русловом водохранилищах Днепра // Экология. № 4. С. 270–276.
<https://doi.org/10.7868/S0367059716030148>
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Тимана и Урала. СПб.: Наука, 401 с.
- Amundsen P.-A., Primicerio R., Smalås A. et al. 2019. Long-term ecological studies in northern lakes — challenges, experiences, and accomplishments // Limnol. Oceanogr. V. 64. № S1. P. S11–S21.
<https://doi.org/10.1002/lno.10951>
- Arctic biodiversity assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. 2013. Akureyri: CAFF, 674 p.
- Enberg K., Jørgensen C., Dunlop E.S. et al. 2012. Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence // Mar. Ecol. V. 33. № 1. P. 1–25.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00460.x>
- Kennedy R.J., Rosell R., Hayes J. 2012. Recovery patterns of salmonid populations following a fish kill event on the River Blackwater, Northern Ireland // Fish. Manag. Ecol. V. 19. № 3. P. 214–223.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00819.x>
- Lobón-Cerviá J. 2009. Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain) // Freshw. Biol. V. 54. № 6. P. 1149–1162.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02159.x>
- Naish K.A., Hard J.J. 2008. Bridging the gap between the genotype and the phenotype: linking genetic variation, selection and adaptation in fishes // Fish Fish. V. 9. № 4. P. 396–422.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00302.x>
- Sarvala J., Helminen H.I., Ventelä A.-M. 2020. Overfishing of a small planktivorous freshwater fish, vendace (*Coregonus albula*), in the boreal lake Pyhäjärvi (SW Finland), and the recovery of the population // Fish. Res. V. 230. Article 105664.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105664>
- Schinegger R., Trautwein C., Schmutz S. 2013. Pressure-specific and multiple pressure response of fish assemblages in European running waters // Limnologica. V. 43. № 5. P. 348–361.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.05.008>

DYNAMICS OF ABUNDANCE AND BIOLOGICAL PARAMETERS OF THE EUROPEAN GRAYLING *THYMALLUS THYMALLUS* (SALMONIDAE: THYMALLINAE) OF THE TIMAN WATERCOURSE ACCORDING TO LONG-TERM OBSERVATIONS

E. I. Boznak^{1,*} and A. B. Zakharov¹

¹*Institute of Biology, Komi Research Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

*E-mail: boznak@ib.komisc.ru

An analysis of long-term data on the relative abundance, sexual maturation, linear growth and age structure of the European grayling *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) living in one of the watercourses of the middle Timan in the area of bauxite mining and transportation, is presented. It is shown that in the absence of significant disturbances to habitats, the dynamics of abundance and structural and functional parameters of the grayling aggregations are determined to a greater extent by the intensity of non-commercial fishing than by climatic conditions. If the exploitation load is reduced and the quality of the aquatic environment is maintained, the grayling population in the Vym River can be expected to restore to the level characteristic of undisturbed aggregations of this fish species.

Keywords: European grayling, dynamics of abundance, age structure, linear growth, sexual maturation.

УДК 597.552.1:576.895

ЗАРАЖЁННОСТЬ МОЛОДИ ЩУКИ *ESOX LUCIUS* (ESOCIDAE) МАКРОПАРАЗИТАМИ НА РАЗНЫХ УЧАСТКАХ РЕЧНОГО КОНТИНУУМА

© 2025 г. А. Е. Жохов^{1,*}, В. Н. Михеев²

¹Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

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

*E-mail: zhokhov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 21.08.2024 г.

После доработки 28.09.2024 г.

Принята к публикации 30.09.2024 г.

В малой реке Ильдь (приток Рыбинского водохранилища второго порядка) исследован состав инфрасообществ и количественные характеристики заражённости макропаразитами сеголеток щуки *Esox lucius* из разных частей речного континуума (от верховья до устья). Число видов паразитов, индекс обилия и экстенсивность заражения были существенно выше в низовье по сравнению с верховьем реки. Выборки щук из разных участков значительно различались по изменчивости заражённости между особями. Самый высокий коэффициент вариации числа паразитов в одной рыбе наблюдался в выборке из верхнего участка — 162%, у особей из среднего и нижнего участков он значительно снижался соответственно до 89 и 57%. Среди разнообразных паразитов нижнего участка реки обнаружены манипуляторы поведением хозяев, повышающие доступность рыб для хищников. К ним относятся несколько видов трематод (Trematoda) семейства Diplostomidae. Наиболее изменчивыми по размерам с преобладанием мелких особей были сеголетки в выборке из верховья. Рыбы из низовья характеризовались минимальной изменчивостью по длине тела. Наиболее крупные (в среднем) особи составляли выборку из среднего течения. Паразиты предположительно могут быть значительным фактором, влияющим на структуру популяции и миграционную активность щуки, которую обычно считают оседлым видом.

Ключевые слова: макропаразиты, сеголетки щуки *Esox lucius*, речной континуум, гетерогенность среды, внутривидовой полиморфизм.

DOI: 10.31857/S0042875225020081, **EDN:** CVLLVM

Пресс хищников и доступность корма считаются основными факторами, определяющими приспособленность, численность популяций и миграционную активность рыб (Northcote, 1978; Павлов, 1979; Gliwicz et al., 2006; Giam, Olden, 2016). Сравнительно недавно к числу таких факторов стали относить заражённость паразитами, рассматривая их наряду с хищниками как влиятельных естественных врагов (Poulin, FitzGerald, 1989; Raffel et al., 2008; Hulthén et al., 2015; Koprivnikar, Penalva, 2015). Способы защиты рыб от хищников, как индивидуальные, так и групповые, довольно хорошо изучены, чего нельзя сказать о способах защиты от паразитов

(Mikheev, Pasternak, 2006). Основную защиту от них обеспечивают врождённый и приобретённый иммунитет, а также локальные адаптации (Ebert, 1994; Kalbe, Kurtz, 2006). Однако иммунная защита не гарантирует полной безопасности, особенно в тех биотопах, в которых высока продуктивность и разнообразие как паразитов, так и промежуточных хозяев, служащих также объектами питания рыб.

Балансируя между доступностью ресурсов и угрозами, рыбы могут выбирать разные тактики: 1) оставаться в высокопродуктивном биотопе, вкладывая много ресурсов в защиту; 2) перемещаться в поисках более безопасного, но менее

кормного биотопа. Основные исследования в рамках этой дилеммы выполнены с учётом взаимодействий хищник—жертва (Brabrand, Faafeng, 1993; Skov et al., 2011; Muška et al., 2013). По системе рыбы—паразиты такие работы немногочисленны и носят преимущественно описательный характер. Чтобы глубже понять роль паразитов как экологического фактора, влияющего на популяционные характеристики рыб и их пространственное распределение, необходимо исследовать не только количественные параметры их заражённости и структуру сообществ паразитов, но и выявить категории паразитов, наиболее влиятельных с точки зрения их воздействия на приспособленность хозяина. Для сравнительного исследования в этом направлении лучше всего подходят гетерогенные участки среды с широким спектром изменчивости ресурсов и рисков. Таким участком может служить речной континуум/градиент, в котором разные зоны существенно различаются по основным абиотическим и биотическим параметрам, но при этом не теряют связности, обеспечивая гидробионтам возможность миграций и кочёвок (Vannote et al., 1980; Rosi-Marshall, Wallace, 2002; Statzner, Higler, 2011; Humphries et al., 2014; Curtis et al., 2018).

С высокопродуктивными биотопами (участками среды), обеспечивающими рыбам интенсивное питание и рост, нередко связан высокий уровень угроз: гибель от хищников и риск заражения паразитами. В речном континууме это могут быть низовья рек с разнообразными биотопами, высокой численностью и разнообразием беспозвоночных и позвоночных животных (Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013). Экологически пластичные виды рыб, например плотва *Rutilus rutilus* и окунь *Perca fluviatilis*, обладающие широким спектром питания, фенотипической изменчивостью (полиморфизмом), высокой миграционной активностью, могут избегать опасных участков, жертвуя интенсивным питанием и ростом (Brabrand, Faafeng, 1993; Muška et al., 2013). Это достигается за счёт горизонтальных миграций из прибрежной зоны на открытые участки (Bohl, 1980; Brodersen et al., 2011), вертикальных миграций (Zaret, Suffern, 1976; Mehner, Kasprzak, 2011) или перемещения вдоль речного континуума (Skov et al., 2013). В отличие от этих сравнительно мелких всеядных рыб крупные хищники, такие как щука *Esox lucius*, гораздо сильнее привязаны к биотопам, обеспечивающим их обильным кормом, необходимым для быстрого роста на ранних этапах раз-

вития, а также укрытиями от хищников (Miller et al., 2001). При этом щука может подвергаться высокому риску заражения паразитами, которые могут снижать приспособленность — отбирать ресурсы, ухудшать эффективность охоты, а также манипулировать поведением хозяина, делая его более доступным для хищников (Moore, 1995; Barber et al., 2000; Poulin, 2010).

Адаптации, связанные с защитой от паразитов, в значительной степени зависят от вреда, приносимого паразитами. Этот вред определяется не только количественными параметрами заражённости, но также характером воздействия на хозяина. На молоди окуня было показано, что наиболее влиятельными оказываются немногие и далеко не самые многочисленные макропаразиты (Сливко и др., 2021).

Цель нашего исследования — изучить паразитарную нагрузку (интенсивность и экстенсивность заражения) на сеголеток щуки и их размерный состав в разных биотопах речного континуума от верховья до устья реки, а также выявить паразитов, обладающих наибольшей вирулентностью, т.е. оказывающих максимальное отрицательное воздействие на приспособленность хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на небольшой р. Ильдь (протяжённость 46 км) — притоке Рыбинского водохранилища второго порядка. Сеголеток щуки отлавливали 15–30.07.2020 г. мальковой волокушей на трёх участках реки: в верхнем (57°90' с.ш., 38°05' в.д. — 57°89' с.ш., 38°05' в.д.), среднем (57°95' с.ш., 38°06' в.д. — 57°96' с.ш., 38°07' в.д.) и нижнем (58°02' с.ш., 38°24' в.д. — 58°01' с.ш., 38°25' в.д. — в месте впадения р. Ильдь в р. Сутка) течении. Нижнее течение р. Ильдь — довольно протяжённая, ~ 5 км, зона подпора водохранилища. Расстояние по руслу между местами отбора проб в верхнем и среднем течении составляет ~ 11 км, в среднем и нижнем течении — 28 км. В верхнем течении река представляет собой чередование узких протоков и плёсов, густо заросших водной растительностью с сильно заиленным дном, в ширину от 3 до 10 м на плёсах. В среднем течении реки плёсы чередовались с протяжёнными каменистыми перекатами, сильно заросшими водной растительностью; ширина реки была от 5 до 13 м на плёсах. В нижнем течении с растительностью вдоль берегов в месте отбора проб ширина реки достигает 150–400 м. В верхнем и среднем тече-

нии реки из-за присутствия родников температура воды была ниже (16–18°C), чем в зоне подпора водохранилища (21–24°C). У рыб измеряли стандартную длину тела (*SL*). Всего исследовано 49 сеголеток щуки: 15 экз. *SL* 92.5 мм из верховья реки, 14 экз. *SL* 167 мм из среднего течения и 20 экз. *SL* 107.8 мм из нижнего течения.

Пойманных сеголеток подвергали полному паразитологическому анализу в отношении макропаразитов (Быховская-Павловская, 1985; Определитель ..., 1987). Для характеристики заражённости рыб использовали следующие параметры: экстенсивность инвазии — доля заражённых особей в выборке, %; индекс обилия (ИО) — среднее во всей выборке (включая незаражённых рыб) число паразитов в одной особи хозяина, экз.; интенсивность инвазии (ИИ) — число паразитов (минимальное и максимальное), приходящихся на одну заражённую особь хозяина, экз. (Bush et al., 1997; Margolis et al., 1982). Если паразит был обнаружен только у одного малька щуки в выборке, минимальное значение ИИ принимали за 0.

Для статистического анализа данных использовали однофакторный дисперсионный анализ и тест Тьюки, коэффициент корреляции Спирмена, коэффициент вариации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее число видов макропаразитов, обнаруженных в сеголетках щуки, и экстенсивность инвазии заметно возрастали от верховья к нижнему (устьевому) участку реки. Среднее число паразитов, приходящихся на одну рыбу, меняется не однонаправленно — максимальное значение (78.6 экз.) наблюдается у особей из среднего участка реки. Основную численность при этом даёт всего один вид трематод (Trematoda) — *Phyllodistomum folium*, без него этот показатель почти одинаков у сеголеток из верхнего (7.5 ± 3.2) и среднего (6.5 ± 2.4) участков реки. Различия по среднему числу паразитов в одной рыбе между разными участками реки высоко достоверны (однофакторный дисперсионный анализ, $p = 0.0001$), самый низкий показатель у выборки из верхнего участка отличался от показателей у выборок как из среднего, так и нижнего участков (тест Тьюки, соответственно $p = 0.0002$ и 0.0300). Выборки щук из разных участков значительно различались по изменчивости интенсивности инвазии между особями (коэффициент вариации числа паразитов в одной рыбе, %). Самая высокая изменчивость наблюдалась

в выборке из верхнего участка — 162%, у особей из среднего и нижнего участков она значительно снижалась соответственно до 89 и 57%.

Длина тела сеголеток щуки из разных участков речного континуума достоверно различалась (дисперсионный анализ: $p < 0.0001$; тест Тьюки: длина рыб из верховья отличалась от длины особей из среднего участка, $p = 0.0001$; такой же уровень достоверности различий наблюдался между средним и нижним участками). Самая высокая средняя длина сеголеток щуки была в средней части реки; в верховье и низовье она была значительно ниже и достоверно не различалась. Для выборки из верховья характерна самая высокая изменчивость по длине рыб (коэффициент вариации 52.4%), в низовье она была самой низкой (16.9%), в средней части — 21.0%.

Заражённость рыб (ИО) достоверно не зависела от их размера (коэффициент корреляции Спирмена: $p > 0.05$). Также не наблюдалось связи между численностью самого многочисленного паразита *P. folium* и размером рыб (коэффициент корреляции Спирмена: $p = 0.51$). Следует отметить, что структура компонентных сообществ паразитов в нижнем участке реки существенно отличалась от их структур в расположенных выше участках. У сеголеток щуки в верховье (четыре вида макропаразитов) и средней части реки (пять видов) по численности преобладал всего один вид трематод — *P. folium*: соответственно 87 и 92%. В нижнем участке в гораздо более богатом видами макропаразитов компонентном сообществе (15 видов) не было столь выраженных доминантов (табл. 1). Только у сеголеток из нижнего участка реки встречались семь видов трематод на личиночных стадиях, полностью отсутствовавших в других зонах. Обращает на себя внимание различное соотношение взрослых и личиночных форм паразитов у мальков щуки из разных зон реки (табл. 2). В верховье и в среднем течении реки у мальков преобладали паразиты взрослых стадий развития, тогда как в низовье реки половина всех видов паразитов представлена личинками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Река — гетерогенная среда, в которой границы между биотопами могут быть резкими (горизонтальные поперечные, вертикальные градиенты) или размытыми/плавными (вдоль реки — континуум) (Vannote et al., 1980; Крылов и др., 2007; Statzner, Higler, 2011; Pavlov, Mikheev, 2017). Как взрослые рыбы, так и молодь могут перемещаться вдоль континуума в поисках оп-

Таблица 1. Паразиты сеголеток щуки *Esox lucius* из разных зон (участков) реки Ильдъ

Таксон	Стадия жизненно- го цикла	Локализа- ция	Верховье		Среднее течение		Нижнее течение	
			ЭИ, %	ИО (ИИ), экз.	ЭИ, %	ИО (ИИ), экз.	ЭИ, %	ИО (ИИ), экз.
Monogenea								
<i>Dactylogyrus</i> sp.	Взрослая особь	Жабры			7.1	0.07 (0–1)		
<i>Tetraonchus monenteron</i>	То же	То же	20.0	0.33 (1–2)	21.4	1.07 (0–5)	45.0	2.60 (1–17)
<i>Gyrodactylus lucii</i>	»	Кожа					80.0	6.80 (1–30)
Digenea								
<i>Azygia lucii</i>	»	Желудок					30.0	1.50 (1–12)
<i>Phyllodistomum folium</i>	»	Мочевой пузырь	40.0	6.50 (3–32)	78.6	72.10 (11–187)	20.0	0.25 (1–2)
<i>Bunodera luciopercae</i>	»	Кишечник					10.0	0.15 (1–2)
<i>Ichthyocotylurus</i> sp.	Личинка	Мезентерий					10.0	0.15 (1–2)
<i>Bucephalus polymorphus</i>	То же	Мышцы					15.0	0.30 (1–3)
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	»	То же					90.0	24.60 (1–90)
<i>Tylodelphys clavata</i>	»	Стекловидное тело					25.0	0.75 (1–5)
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	»	Ретина					20.0	0.35 (0–1)
<i>Diplostomum</i> sp. 1	»	Хрусталик					30.0	0.45 (1–2)
<i>Diplostomum</i> sp. 2	»	Стекловидное тело					20.0	0.60 (1–5)
Acanthocephala								
<i>Acanthocephalus lucii</i>	Взрослая особь	Кишечник	6.7	0.27 (0–4)	28.6	3.30 (3–20)		
Chromadorea								
<i>Raphidascaris acus</i>	Личинка	Печень	26.7	0.33 (1–2)	50.0	2.07 (2–9)	5.0	0.05 (0–1)
Copepoda								
<i>Ergasilus sieboldi</i>	Взрослая особь	Жабры					90.0	6.10 (1–27)
Branchiura								
<i>Argulus foliaceus</i>	Взрослая особь	Кожа					45.0	0.70 (1–3)

Примечание. ЭИ — экстенсивность инвазии; ИО — индекс обилия, ИИ — интенсивность инвазии (min–max).

Таблица 2. Параметры структуры сообщества паразитов и размеры сеголеток щуки *Esox lucius* в разных зонах реки Ильдъ

Параметр	Верховье (<i>n</i> = 15)	Среднее течение (<i>n</i> = 14)	Нижнее течение (<i>n</i> = 20)
Стандартная длина тела сеголеток, мм*	$\frac{92.5 (48.0)}{60-210}$	$\frac{167.1 (24.0)}{109-207}$	$\frac{107.8 (18.0)}{74-148}$
Число видов паразитов:			
личинки	1	1	8
взрослых особей	3	4	7
всего	4	5	15
Среднее число личинок паразитов в одной рыбе, экз.	0.13	2.07	27.20
Общая экстенсивность инвазии, %	66.7	92.9	100
Общий индекс обилия, экз.	7.5	78.6	44.8

Примечание. *n* — число исследованных сеголеток, экз.; * над чертой — среднее значение и среднеквадратическое отклонение (в скобках), под чертой — пределы варьирования показателя.

тимального биотопа. Основными факторами, определяющими пригодность биотопа, принято считать соотношение доступности ресурсов и пресса хищников (Kramer et al., 1997; Giam, Olden, 2016). Паразиты редко наносят сравнимый с хищниками прямой урон популяции рыбы-хозяина, но могут быть влиятельными регуляторами отношений хищник–жертва через манипулирование фенотипом хозяина (Moore, 1995; Barber et al., 2000; Poulin, 2010). Паразиты как “экологические катализаторы” меняют доступность хозяев хищникам, открывают путь для инфекций, влияют на разные аспекты поведения — оборонительное, пищевое, социальное, миграционное (Moore, 1995; Poulin, 2010; Михеев, 2011).

Мы обнаружили, что в речном континууме разнообразие макропаразитов и заражённость ими сеголеток щуки возрастает от верховьев к низовьям, что может определять значение паразитов как регуляторов биотических взаимодействий. Из разнообразного набора паразитов в низовьях реки выявлены (например, трематоды семейства Diplostomidae) повышающие уязвимость хозяев перед хищниками (птиц, крупных рыб-ихтиофагов), выбирающими, вероятно, наиболее крупных сеголеток (Seppälä et al., 2004). Другие паразиты (*Azygia lucii*) могут повышать доступность для хищников наиболее мелких сеголеток, которые становятся уязвимыми для более крупных конспецификов, склонных к каннибализму (Odening, Bockhardt,

1976; Жохов, Пугачева, 2023). Таким образом, в низовьях реки пресс хищников может быть высоким как на самых крупных, так и самых мелких сеголеток. По-видимому, с этим связана обнаруженная в нашем исследовании низкая изменчивость (коэффициент вариации) по длине тела среди мальков щуки в низовье реки.

В верховье, где заражённость и разнообразие паразитов самые низкие, а также, вероятно, невелико и обилие хищников (Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013), изменчивость сеголеток щуки по размерам самая высокая. Там же наблюдалась и самая высокая изменчивость по заражённости. Экстенсивность заражения небольшим числом видов паразитов (не более четырёх) в верховье не превышала 66.7%, тогда как в низовье достигала 100%. Очевидно, что при низкой средней численности паразитов в верховье их пространственное распределение очень неоднородно, что даёт возможность многим сеголеткам избегать высокой заражённости. Даже если в целом верховья менее продуктивны, чем низовья, в них могут формироваться локальные скопления корма (крупные беспозвоночные, молодь рыб из отряда карпообразных (Cypriniformes)), привлекающие отдельных сеголеток щуки (Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013). В таких условиях немногие, но самые активные особи могут поедать мелких конспецификов. Каннибализм резко ускоряет рост молоди щуки (Иванова, Свирская, 2013). Поэтому наряду с мелкими особями там встре-

чаются и очень крупные, сравнимые с самыми крупными сеголетками в низовьях. Вероятно, верховья служат убежищем от основных угроз (врагов: хищников и паразитов), что даёт молодым рыбам преимущество даже при более низкой средней обеспеченности ресурсами. По мере увеличения размеров тела и снижения доступности для хищников (Fuiman, Magurran, 1994), а также укрепления иммунной системы (Magnadottir et al., 2005; Zapata et al., 2006) молодь щуки может перемещаться в более продуктивные биотопы в низовьях реки (Dodson, 1997; Kramer et al., 1997; Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013).

В работах по экологии щуки в речных условиях подчёркивается её склонность к оседлой жизни и тяготение к богатым зарослями макрофитов низовьям рек (с обильными ресурсами и биотопическим разнообразием), в которых взрослые особи-засадчики находят условия для охоты, а молодь — обильную и разнообразную пищу и убежища от хищников (Miller et al., 2001; Vehanen et al., 2006). В исследованиях перемещений меченых щук установлено, что её оседлость нередко преувеличивают, а при ухудшении условий обитания щуки активно перемещаются между биотопами (Vehanen et al., 2006). Обнаруженная в нашем исследовании высокая заражённость сеголеток щуки макропаразитами в низовьях реки позволяет предполагать, что на самых ранних стадиях онтогенеза, когда молодь рыб особенно уязвима как для хищников, так и для паразитов, преимущество может давать перемещение в малопродуктивные, но менее опасные биотопы. В небольших реках такие биотопы могут быть связаны с верховьями, куда ранняя молодь может мигрировать вдоль берега против течения или сразу оказываться в верховье, если часть популяции щуки находит там пригодные места для нереста. Эти предположения требуют специальной проверки.

По всем основным показателям компонентные сообщества макропаразитов у сеголеток щуки из разных участков р. Ильдь существенно различались. От верхнего участка к нижнему возрастали число видов паразитов и экстенсивность заражения, но заражённость (ИО) достигала максимума на среднем участке, а на нижнем вновь снижалась. Следует отметить, что этот максимум был связан только с одним видом (трематода *P. folium* составляла более 90% численности паразитов). Без учёта этой трематоды индекс обилия, как и остальные количественные показатели заражённости, постепенно возрастал

от верховья к низовью. Отсутствие связи между численностью *P. folium* и длиной сеголеток щуки позволяет предполагать, что прямого отрицательного влияния на питание и рост последних эти паразиты не оказывают. Максимум обилия *P. folium* в среднем течении реки, вероятно, связан с высокой численностью их хозяина — моллюска *Pisidium amnicum*. Крупных церкарий этой трематоды с диксенным жизненным циклом охотно поедает молодь щуки.

Важно отметить, что наблюдаемое различие в соотношениях взрослых и личиночных форм паразитов у сеголеток щук в разных зонах реки указывает на различные стратегии использования хозяина паразитами. Взрослые стадии гетероксенных паразитов не проявляют ярко выраженных патогенных воздействий на хозяина, стараясь сохранить его как биотоп обитания (Михеев, 2011). Паразиты на личиночных стадиях развития имеют противоположную стратегию, манипулируют фенотипом промежуточного хозяина, добиваясь, чтобы он стал добычей окончательного хозяина.

Негативное влияние паразитирующих у рыб личинок трематод особенно заметно проявляется в мальковом возрасте. Известны примеры, когда у заражённой личинками трематод молоди рыб снижался темп роста, происходили физиологические нарушения, повышалась смертность (Harrison, Hadley, 1982; Lemly, Esch, 1984; Coleman, Travis, 1998; Johnson, Dick, 2001). Среди семи видов метацеркарий трематод, заражающих сеголеток щук в низовье реки, есть представители семейства Diplostomidae (*Posthodiplostomum*, *Diplostomum*). Личинки трематод этих и близких к ним видов способны изменять поведение хозяев, снижать общий уровень липидов, стимулировать потребление кислорода (Lemly, Esch, 1984). Паразитирующие в мышцах щуки личинки трематод *Bucephalus polymorphus* и *Paracoenogonimus ovatus*, как и другие виды с подобной локализацией, повышали содержание гликогена в мышцах, замедляли рост сеголеток и вызывали их смертность (Coleman, Travis, 1998; Johnson, Dick, 2001; Тютин, Извекова, 2013). Характерно, что трематода *P. ovatus* в устье реки была у щуки доминирующим по численности видом. Малоподвижность щуки как хищника-засадчика повышает вероятность её заражения церкариями трематод в биотопах, насыщенных разнообразными моллюсками — промежуточными хозяевами трематод. Именно такие биотопы преобладают в низовье реки.

Характерной чертой паразитофауны сеголеток щуки в низовье реки было наличие двух видов рачков (*Ergasilus sieboldi*, *Argulus foliaceus*), питающихся кровью рыб и причиняющих им значительный вред (Kabata, 1981). Почти половина мальков щук носила на коже крупных рачков *A. foliaceus* с интенсивностью инвазии 1–3 экз. Реальная интенсивность инвазии могла быть значительно выше, так как рачки легко сходят с рыбы при её вылове. Размеры этих рачков (длина до 7 мм) показывают, что наносимый ими вред довольно существенный и может приводить к гибели рыб в раннем ювенильном возрасте, так как рачки предпочитают нападать именно на мальков. В целом же с благоприятными условиями обитания сеголеток щук в высокопродуктивных биотопах в низовье реки с повышенной температурой и обилием пищи могут быть связаны — высокий риск заражения паразитами и большее паразитарное давление с выраженными негативными последствиями.

Всё больше свидетельств накапливается в пользу гипотезы о влиянии паразитов как одного из ведущих факторов, инициирующих и модифицирующих миграционную активность животных (Altizer et al., 2011; Poulin et al., 2012; Poulin, de Angeli Dutra, 2021; Wille, Klaassen, 2022). Полученные данные о вариативности размерной структуры сеголеток щуки и их заражённости макропаразитами в разных частях речного континуума позволяют предполагать, что роль паразитов как регуляторов оборонительного, пищевого и миграционного поведения этих рыб может быть значительной. Проверка этого предположения потребует комплексных полевых и экспериментальных исследований питания и миграционной активности рыб в условиях разной заражённости паразитами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неоднородное размещение ресурсов и угроз в пространстве ярко выражено в экосистемах малых рек, в которых на сравнительно небольших расстояниях рыбы могут населять как высокопродуктивные участки (биотопы) с высоким прессом хищников, так и малокормные, где хищников немного. Размещение таких участков вдоль реки (речной континуум) даёт возможность рыбам перемещаться и делать выбор между разными тактиками — держаться в богатом биотопе, вкладывая больше ресурсов

в оборонительное поведение в условиях высокой обеспеченности пищей, или перемещаться в более безопасные, но менее продуктивные биотопы. Разделение популяции по этим тактикам может приводить к формированию внутривидовых группировок, в частности, к миграционному полиморфизму. Наши результаты по изменчивости заражённости рыб в пределах речного континуума показали, что влияние паразитов может быть не менее важным фактором, вызывающим полиморфизм, чем трофические взаимодействия.

Даже склонные к оседлой жизни щуки (Vehanen et al., 2006) могут покидать богатые кормом биотопы и мигрировать туда, где меньше риск заразиться паразитами и погибнуть от хищников. Такую тактику могут использовать молодые особи, которым трудно противостоять как паразитам, так и хищникам (Fuiman, Magurran, 1994; Zapata et al., 2006). Гетерогенная среда небольших рек позволяет рыбам свободно перемещаться и выбирать биотопы с разным сочетанием биотических факторов. Миграции как вверх, так и вниз по течению может совершать даже молодь рыб с их небольшими энергетическими запасами. Биотопы в верховьях реки, где ниже риск заражения паразитами, могут быть доступны как молоди рыб, так и взрослым особям в период нерестовой миграции.

Среди факторов, формирующих биотическую гетерогенность в речном континууме и условия для возникновения внутривидового полиморфизма, паразитарная нагрузка может быть не менее важна, чем условия питания и пресс хищников. Кроме прямого влияния на метаболизм, морфологию и поведение рыб паразиты могут модифицировать характер внутри- и межвидовых взаимодействий, меняя доступность жертв для рыб, манипулируя их оборонительным, социальным и миграционным поведением. Сведений о роли тех или иных паразитов как экологических регуляторов немного, следовательно, продолжение полевых и экспериментальных исследований в этом направлении весьма актуально. Малые реки, играющие важную роль нерестовых и нагульных биотопов для многих видов рыб, особенно привлекательны как гетерогенные, но при этом “проницаемые” экосистемы с широким спектром биотических и абиотических условий. Как объект исследований малые реки сравнительно доступны и удобны для комплекса полевых и экспериментальных работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-14-00111.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследования проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Работа одобрена комиссией по биоэтике ИБВВ РАН, протокол № 13 от 30.01.2024 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 121 с.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. 2023. Факторы, влияющие на распределение *Azygia lucii* в популяции дефинитивного хозяина // Биология внутр. вод. № 1. С. 115–124. <https://doi.org/10.31857/S0320965223010205>
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2013. О размерной иерархии у молоди щуки *Esox lucius* // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 327–340. <https://doi.org/10.7868/S0042875213030041>
- Крылов А.В., Папченков В.Г., Цельмович О.Л. и др. 2007. Развитие основных элементов биоты на разнотипных биотопах реки и ее распределение по продольному профилю // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 329–345.
- Михеев В.Н. 2011. Моноксенные и гетероксенные паразиты рыб по-разному манипулируют поведением хозяев // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 3. С. 183–197.
- Михеев В.Н., Жохов А.Е., Сливко В.М. 2013. Может ли риск заражения паразитами служить причиной экологической дифференциации в популяции плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)? // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 613–620. <https://doi.org/10.7868/S004287521305007X>
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука, 583 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М: Наука, 319 с.
- Сливко В.М., Жохов А.Е., Гонко М.В., Михеев В.Н. 2021. Агонистическое поведение молоди окуня *Perca fluviatilis*: влияние размеров рыб и заражённости макропаразитами // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 3. С. 356–361. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030164>
- Тютин А.В., Извекова Г.И. 2013. Заражённость моллюсков и рыб трематодой *Aporhynchus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) и особенности ее взаимоотношений с промежуточными хозяевами // Биология внутр. вод. № 1. С. 61–66. <https://doi.org/10.7868/S0320965212030151>
- Altizer S., Bartel R., Han B.A. 2011. Animal migration and infectious disease risk // Science. V. 331. № 6015. P. 296–302. <https://doi.org/10.1126/science.1194694>
- Barber I., Hoare D., Krause J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 2. P. 131–165. <https://doi.org/10.1023/A:1016658224470>
- Bohl E. 1980. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish // Oecologia V. 44. № 3. P. 368–375. <https://doi.org/10.1007/BF00545241>
- Brabrand Å., Faafeng B. 1993. Habitat shift in roach (*Rutilus rutilus*) induced by pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) introduction: predation risk versus pelagic behavior // Ibid. V. 95. № 1. P. 38–46. <https://doi.org/10.1007/BF00649504>
- Brodersen J., Nicolle A., Nilsson P.A. et al. 2011. Interplay between temperature, fish partial migration and trophic dynamics // Oikos. V. 120. № 12. P. 1838–1846. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19433.x>
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Coleman F.C., Travis J. 1998. Phenology of recruitment and infection patterns of *Ascocotyle pachycystis*, a digenean parasite in the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus* // Environ. Biol. Fish. V. 51. № 1. P. 87–96. <https://doi.org/10.1023/A:1007341322937>
- Curtis W.J., Gebhard A.E., Perkin J.S. 2018. The river continuum concept predicts prey assemblage structure for an insectivorous fish along a temperate riverscape // Freshw. Sci. V. 37. № 3. P. 618–630. <https://doi.org/10.1086/699013>
- Dodson J.J. 1997. Fish migration: an evolutionary perspective // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 10–36. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198547846.003.0002>
- Ebert D. 1994. Virulence and local adaptation of a horizontally transmitted parasite // Science. V. 265. № 5175. P. 1084–1086. <https://doi.org/10.1126/science.265.5175.1084>
- Giam X., Olden J.D. 2016. Environment and predation govern fish community assembly in temperate streams // Glob. Ecol. Biogeogr. V. 25. № 10. P. 1194–1205. <https://doi.org/10.1111/geb.12475>
- Fuiman L.A., Magurran A.E. 1994. Development of predator defences in fishes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 4. № 2. P. 145–183. <https://doi.org/10.1007/BF00044127>

- Gliwicz Z.M., Slon J., Szykarczyk I.* 2006. Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge // *Freshw. Biol.* V. 51. № 5. P. 823–839. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01530.x>
- Johnson M.W., Dick T.A.* 2001. Parasite effects on the survival, growth, and reproductive potential of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchell) in Canadian Shield lakes // *Can. J. Zool.* V. 79. № 11. P. 1980–1992. <https://doi.org/10.1139/z01-155>
- Harrison E.J., Hadley W.F.* 1982. Possible effects of black-spot disease on northern pike // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 11. № 1. P. 106–109. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1982\)111%3C106:P EOBDO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1982)111%3C106:P EOBDO%3E2.0.CO;2)
- Hulthén K., Chapman B.B., Nilsson P.A. et al.* 2015. Escaping peril: perceived predation risk affects migratory propensity // *Biol. Lett.* V. 11. № 8. Article 20150466. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0466>
- Humphries P., Keckeis H., Finlayson B.* 2014. The river wave concept: integrating river ecosystem models // *BioScience.* V. 64. № 10. P. 870–882. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu130>
- Kabata Z.* 1981. Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes: problems and perspectives // *Advances in parasitology.* V. 19. London: Acad. Press, 71 p. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60265-1](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60265-1)
- Kalbe M., Kurtz J.* 2006. Local differences in immunocompetence reflect resistance of sticklebacks against the eye fluke *Diplostomum pseudospathaceum* // *Parasitology.* V. 132. № 1. P. 105–116. <https://doi.org/10.1017/S0031182005008681>
- Koprivnikar J., Penalva L.* 2015. Lesser of two evils? Foraging choices in response to threats of predation and parasitism // *PLoS One.* V. 10. № 1. Article e0116569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116569>
- Kramer D.L., Rangeley R.W., Chapman L.J.* 1997. Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions // *Behavioural ecology of teleost fishes.* Oxford: Oxford Univ. Press. P. 37–80. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198547846.003.0003>
- Lemly A.D., Esch G.W.* 1984. Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: ecological implications // *J. Parasitol.* V. 70. № 4. P. 475–492. <https://doi.org/10.2307/3281395>
- Magnadottir B., Lange S., Gudmundsdottir S. et al.* 2005. Ontogeny of humoral immune parameters in fish // *Fish Shellfish Immunol.* V. 19. № 5. P. 429–439. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.03.010>
- Margolis L., Esch G.W., Holmes J.C. et al.* 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists) // *J. Parasitol.* V. 68. № 1. P. 131–133. <https://doi.org/10.2307/3281335>
- Mehner T., Kasprzak P.* 2011. Partial diel vertical migrations in pelagic fish // *J. Anim. Ecol.* V. 80. № 4. P. 761–770. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01823.x>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F.* 2006. Defense behavior of fish against predators and parasites // *J. Ichthyol.* V. 46. Suppl. 2. P. S173–S179. <https://doi.org/10.1134/S0032945206110063>
- Muška M., Tušer M., Frouzová J. et al.* 2013. To migrate, or not to migrate: partial diel horizontal migration of fish in a temperate freshwater reservoir // *Hydrobiologia.* V. 707. № 1. P. 17–28. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1401-9>
- Miller L.M., Kallemeyn L., Senanan W.* 2001. Spawning-site and natal-site fidelity by northern pike in a large lake: mark-recapture and genetic evidence // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 130. № 2. P. 307–316. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130%3C0307:S SANSF%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130%3C0307:S SANSF%3E2.0.CO;2)
- Moore J.* 1995. The behaviour of parasitized animals: when an ant ... is not an ant // *BioScience.* V. 45. № 2. P. 89–96. <https://doi.org/10.2307/1312610>
- Northcote T.G.* 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes // *Ecology of freshwater fish production.* N.Y.: John Wiley and Sons. P. 326–359.
- Odening K., Bockhardt I.* 1976. On the seasonal occurrence of *Azygia lucii* (Trematoda) in *Esox lucius* (Pisces) // *Zool. Anz.* V. 196. № 3/4. P. 182–188.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N.* 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 74. № 8. P. 1312–1323. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
- Poulin R.* 2010. Parasite manipulation of host behaviour: an update and frequently asked questions // *Adv. Stud. Behav.* V. 41. P. 151–186. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41005-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41005-0)
- Poulin R., FitzGerald G.J.* 1989. Risk of parasitism and microhabitat selection in juvenile sticklebacks // *Can. J. Zool.* V. 67. № 1. P. 14–18. <https://doi.org/10.1139/z89-003>
- Poulin R., de Angeli Dutra D.* 2021. Animal migrations and parasitism: reciprocal effects within a unified framework // *Biol. Rev.* V. 96. № 4. P. 1331–1348. <https://doi.org/10.1111/brv.12704>
- Poulin R., Closs G.P., Lill A.W.T. et al.* 2012. Migration as an escape from parasitism in New Zealand galaxiid fishes // *Oecologia.* V. 169. № 4. P. 955–963. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2251-x>
- Raffel T.R., Martin L.B., Rohr J.R.* 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology // *Trends Ecol. Evol.* V. 23. № 11. P. 610–618. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.015>
- Rosi-Marshall E.J., Wallace J.B.* 2002. Invertebrate food webs along a stream resource gradient // *Freshw. Biol.* V. 47. № 1. P. 129–141. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00786.x>

- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke–fish interaction // *Anim. Behav.* V. 68. № 2. P. 257–263.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.10.021>
- Skov C., Banktoft H., Brodersen J. et al. 2011. Sizing up your enemy: individual predation vulnerability predicts migratory probability // *Proc. R. Soc. B.* V. 278. № 1710. P. 1414–1418.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2035>
- Skov C., Chapman B.B., Banktoft H. et al. 2013. Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory freshwater fish // *Biol. Lett.* V. 9. № 2. Article 20121178.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1178>
- Statzner B., Higler B. 2011. Questions and comments on the river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. № 5. P. 1038–1044.
<https://doi.org/10.1139/f85-129>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // *Ibid.* V. 37. № 1. P. 130–137.
<https://doi.org/10.1139/f80-017>
- Vehanen T., Hyvärinen P., Johansson K., Laaksonen T. 2006. Patterns of movement of adult northern pike (*Esox lucius* L.) in a regulated river // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 15. № 2. P. 154–160.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00151.x>
- Wille M., Klaassen M. 2022. Should I stay, should I go, or something in between? The potential for parasite-mediated and age-related differential migration strategies // *Evol. Ecol.* V. 37. № 1. P. 189–202.
<https://doi.org/10.1007/s10682-022-10190-9>
- Zapata A., Diez B., Cejalvo T. et al. 2006. Ontogeny of the immune system of fish // *Fish Shellfish Immunol.* V. 20. № 2. P. 126–136.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2004.09.005>
- Zaret T.M., Suffern J.S. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism // *Limnol. Oceanogr.* V. 21. № 6. P. 804–813.
<https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.6.0804>

INFESTATION OF YOUNG NORTHERN PIKE *ESOX LUCIUS* (ESOCIDAE) WITH MACROPARASITES IN DIFFERENT REACHES OF THE RIVER CONTINUUM

A. E. Zhokhov^{1, *} and V. N. Mikheev²

¹*Papanin Institute of Biology for Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*E-mail: zhokhov@ibiw.ru

The composition of infracommunities and quantitative characteristics of infestation of underyearlings of northern pike *Esox lucius* with macroparasites have been studied in the small Ild River (a second-order tributary of the Rybinsk Reservoir) from different reaches of the river continuum (from the upper reaches to the mouth). The number of parasite species, mean abundance, and prevalence were significantly higher in the lower reaches than in the upper reaches of the river. Pike samples from different reaches significantly differed in the infection variability between the individuals. The highest coefficient of variation in the number of parasites in one fish individual was observed in the sample from the upper reaches (162%), while it was significantly lower in individuals from the middle and lower reaches (89 and 57%, respectively). Among various parasites from the lower part of the river, we have recorded manipulators of host behavior, which increase the fish availability for predators. These include several trematode species (Trematoda) of the family Diplostomidae. Underyearlings from the sample from the upper reaches were most variable in size, dominated by small individuals. The specimens from the lower reaches were characterized by a minimum variability in body length. The largest (on average) individuals were recorded in the sample from the middle reaches. Parasites are presumably a significant factor influencing the pike population structure and migratory activity, which is usually considered a sedentary species.

Keywords: macroparasites, underyearlings of northern pike *Esox lucius*, river continuum, heterogeneity of the environment, intrapopulation polymorphism.

УДК 597.554.3.591.185.31.591.53

ВКУСОВЫЕ ОТВЕТЫ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE) НА КАРБОНОВЫЕ КИСЛОТЫ. 1. ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ

© 2025 г. А. О. Касумян^{1, *}, Е. С. Михайлова¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 02.05.2024 г.

После доработки 27.05.2024 г.

Принята к публикации 28.05.2024 г.

Оценена вкусовая привлекательность карбоновых и некоторых других органических кислот (10^{-1} М) для ельца *Leuciscus leuciscus*, плотвы *Rutilus rutilus* и карпа *Cyprinus carpio*. Подтверждён вывод о видовой специфичности вкусовых предпочтений у рыб. У ельца потребление гранул стимулируют четыре карбоновые кислоты из 17, из них муравьиная кислота наиболее сильная по действию. Достоверное снижение потребления вызывают 10 кислот. Для плотвы привлекательные по вкусу карбоновые кислоты не обнаружены, большинство их (13 из 15) имеют отталкивающий вкус. Для карпа привлекательным вкусом обладают четыре кислоты, отталкивающим — одна (малоновая), остальные 11 кислот влияния на потребление гранул не оказывают. Стимулирующее действие кислот сохраняется до концентраций 10^{-4} и 10^{-3} М. Среди карбоновых кислот нет ни одной, обладающей одинаковыми свойствами для исследованных рыб. Значимого сходства между ельцом, плотвой, карпом и другими видами рыб по вкусовой привлекательности карбоновых кислот не обнаружено. У плотвы и ельца наблюдается прямая зависимость потребления гранул от pH растворов карбоновых кислот, у карпа она отсутствует. Зависимость вкусовой привлекательности карбоновых кислот от размера их молекулы выражена слабо. Структурные преобразования молекулы кислот не всегда приводят к сдвигам вкусовых свойств, причём у разных видов они могут не совпадать или быть противоположными. Аскорбиновая кислота (витамин С) обладает отталкивающим вкусом для плотвы, индифферентным для ельца и привлекательным для карпа, что подтверждает отсутствие связи между физиологическими потребностями в незаменимых микронутриентах и их вкусовой привлекательностью, показанное ранее на примере аминокислот.

Ключевые слова: карповые рыбы, Cyprinidae, вкусовая система, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения, вкусовая привлекательность, карбоновые кислоты, елец *Leuciscus leuciscus*, плотва *Rutilus rutilus*, карп *Cyprinus carpio*.

DOI: 10.31857/S0042875225020096, EDN: CWCXHG

Карбоновые кислоты и их производные участвуют в основных метаболических процессах животных и растений и широко представлены, в том числе, в объектах питания рыб (Sterry et al., 1985; Daldorph, Thomas, 1991; Liu et al., 2018; Nelson, Cox, 2021). Однако эти вещества редко используют в качестве раздражителей для изучения вкусовой системы, несмотря на то, что их эффективность для вкусовых рецепторов рыб, хоть и на небольшом числе примеров, установлена в электрофизиологических экспериментах. Показано, что капроновая, масляная, пропио-

новая и некоторые другие карбоновые кислоты вызывают значимые ответы во вкусовых нервах у молоди атлантического лосося *Salmo salar* при стимуляции вкусовых почек на нёбе (Sutterlin, Sutterlin, 1970). Для внутриротовых вкусовых рецепторов японского угря *Anguilla japonica* эффективны все шесть использованных карбоновых кислот (Yoshii et al., 1979), для вкусовых рецепторов карпа *Cyprinus carpio* — большинство из 14 кислот (Marui, Caprio, 1992).

Сведения о вкусовых свойствах карбоновых кислот, определяемые с помощью поведенче-

ских тестов, столь же немногочисленны. Известно, что для линя *Tinca tinca* и мраморного элеотриса *Oxyeleotris marmorata* привлекательным вкусом обладают все карбоновые кислоты, использованные для экспериментов, — соответственно 17 и 12 (Касумян, Прокопова, 2001; Lim et al., 2017). Для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* все 17 использованных карбоновых кислот имеют отталкивающий вкус, а для горчака *Rhodeus sericeus* (= *Rhodeus sericeus amarus*) среди тех же кислот 12 обладают отталкивающим вкусом, а оставшиеся пять, безразличным (Михайлова, Касумян, 2018; Касумян, Исаева, 2023). Контрастно различающиеся вкусовые свойства карбоновых кислот и ограниченное число исследованных видов не позволяют понять, справедливы ли в отношении этой группы веществ сформулированные на примере аминокислот выводы о видовой специфичности вкусовых предпочтений (Касумян, 1997; Kasumyan, Døving, 2003; Morais, 2017). По этой же причине отсутствует возможность выяснить, определяются ли вкусовые свойства карбоновых кислот таксономическим положением, образом жизни и питанием рыб и насколько универсальной может быть связь между вкусовой привлекательностью карбоновых кислот и их молекулярной массой, уровнем pH водных растворов и особенностями строения молекулы.

Цель настоящей работы — сравнить вкусовую привлекательность карбоновых кислот для нескольких ранее не исследованных видов карповых рыб (*Cyprinidae sensu lato* — по: Tan, Armbruster, 2018), различающихся питанием и другими особенностями биологии, а также оценить связь между вкусовыми свойствами карбоновых кислот и некоторыми их физико-химическими характеристиками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты выполнены на плотве *Rutilus rutilus* (средняя абсолютная длина 7.0 см, средняя масса 4.8 г, 16 экз.), ельце *Leuciscus leuciscus* (12.5 см, 11.5 г, 11 экз.) и карпе (13.2 см, 24.8 г, 16 экз.). Молодь плотвы отловлена в р. Воря (приток р. Клязьма, г. Красноармейск, Московская обл.), елец — в небольшом притоке р. Москва (вблизи от г. Тучково, Московская обл.), карп получен в Филиале по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (г. Дмитров, Московская обл.). После доставки в лабораторию рыб разных видов

до начала опытов содержали отдельно в общих 200-литровых аквариумах не менее 20 сут при температуре воды 19–23°C и ежедневном кормлении живыми или свежемороженными личинками Chironomidae.

За 2–5 сут до начала опытов рыб рассаживали по индивидуальным аквариумам объемом 10 л с непрозрачными боковыми и задней стенками. Грунт в аквариумах отсутствовал, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Для аэрации использовали микрокомпрессоры. Частичную замену воды в аквариумах проводили еженедельно. Рыб кормили живыми или свежемороженными личинками Chironomidae до насыщения в конце каждого дня.

Для обучения рыб схватывать подаваемый корм использовали личинок Chironomidae, а затем агар-агаровые гранулы, содержащие водный экстракт личинок (75 г/л). Гранулы вносили поштучно через отверстие в крышке аквариума. Для опытов использовали гранулы, в составе которых присутствовала одна из карбоновых кислот либо аскорбиновая или борная кислота. Все тестируемые вещества в гранулах присутствовали в концентрации 10^{-1} М. Вместе с тестируемым веществом гранулы содержали пищевой красный краситель (Ponseau 4R, 5 мкМ). Гранулы, содержащие только краситель, использовали в качестве контроля. Все гранулы имели цилиндрическую форму; диаметр 1.35 мм (плотва), 1.50 мм (елец, карп) и длину 4 мм. Гранулы вырезали из агар-агарового геля непосредственно перед каждым опытом.

Для приготовления геля суспензию агар-агара (“Reanal”, Венгрия, 2%) подогревали на водяной бане до полного растворения. В горячий раствор агар-агара (60–70°C) вносили раствор тестируемого вещества или экстракта личинок Chironomidae и раствор красителя, перемешивали и выливали в чашку Петри. Гель с химическими веществами хранили при температуре 4°C не более 2 нед., с экстрактом Chironomidae — не более 3 сут.

В опыте в аквариум вносили одну агар-агаровую гранулу и регистрировали её заглатывание или отказ от потребления после схватывания рыбой. О проглатывании гранулы судили по завершению характерных движений челюстями и восстановлению у рыбы обычного ритма дыхательных движений жаберными крышками. Об окончательном отказе от потребления судили по потере интереса и уходу рыбы от отвергнутой гранулы или ориентации рыбы в другую, часто противополо-

ложную от гранулы, сторону. Длительность опыта не превышала 1–2 мин. Если рыба не схватывала гранулу в течение 1 мин, гранулу из аквариума удаляли, а опыт не засчитывали. Опыты, в которых рыбы разрушали, но не заглатывали гранулу, или заглатывали менее половины разрушенной гранулы, относили к таким, в которых потребления не происходило. Подачу контрольных гранул и гранул с тестируемыми веществами чередовали с подачей гранул, содержащих экстракт личинок Chironomidae. Гранулы всех типов подавали одной и той же особи в случайной последовательности с интервалом 10–15 мин.

Общее число выполненных опытов на ельце — 2200, на плотве — 1316, на карпе — 3095. Статистическую оценку результатов проводили с применением критерия χ^2 , U -критерия Манна–Уитни и рангового коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Вычисляли также индекс вкусовой привлекательности по формуле: $Ind_{pal} = (R - C) / (R + C) \times 100$, где R — потребление гранул с веществом, %; C — потребление контрольных гранул, %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У ельца потребление гранул стимулируют четыре карбоновые кислоты из 17, из них муравьиная кислота оказывает наиболее сильное действие и повышает потребление в 1.5 раза по сравнению с контролем. Достоверное снижение потребления вызывают 10 кислот, остальные три карбоновые кислоты (уксусная, масляная и α -кетоглутаровая), а также аскорбиновая кислота, не относящаяся к карбоновым кислотам, влияния на потребление гранул не оказывают (табл. 1).

У плотвы большинство карбоновых кислот — 13 из 15 — вызывают достоверное снижение потребления гранул. Наиболее сильным отталкивающим вкусом обладают малоновая и гликолевая кислоты, снижающие потребление гранул соответственно в 2.8 и 3.3 раза по сравнению с контролем. Отталкивающим вкусом обладает также аскорбиновая кислота. Муравьиная и уксусная кислоты, а также борная кислота, не принадлежащая к группе карбоновых кислот, влияния на потребление гранул не оказывают (табл. 1).

Для карпа привлекательными по вкусу являются лимонная, винная и адипиновая кислоты, вызывающие достоверное повышение потребления. Такой же эффект производит аскорбиновая кислота, уступающая по стимулирующему действию лишь лимонной. Противоположным действием обладает малоновая кислота. Остальные

11 карбоновых кислот и борная кислота влияния на потребление гранул не оказывают (табл. 1). В дополнительной серии опытов на карпе установлено, что стимулирующее действие лимонной и аскорбиновой кислот при уменьшении их содержания в гранулах сохраняется до концентрации соответственно 10^{-4} и 10^{-3} М (рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование, выполненное на ельце, плотве и карпе, увеличило число видов, для которых оценена вкусовая привлекательность широкого набора карбоновых кислот, почти вдвое — с четырёх видов (линь, мраморный элеотрис, девятииглая колюшка, горчак) (Касумян, Прокопова, 2001; Lim et al., 2017; Михайлова, Касумян, 2018; Касумян, Исаева, 2023) до семи. Об отношении ко вкусу карбоновых кислот известно и для некоторых других рыб, но эти сведения касаются лишь отдельных веществ данного класса. Для молоди атлантического лосося из шести подвергшихся тестированию кислот привлекательными по вкусу были капроновая кислота и, возможно, валериановая (Sutterlin, Sutterlin, 1970). Для тилипии *Coptodon zillii* таким вкусом обладает лимонная кислота, а вкус яблочной кислоты, другой из двух использованных, безразличен (Adams et al., 1988). Лимонная, молочная и метациетоновая кислоты стимулируют схватывания пищи у нильской тилипии *Oreochromis niloticus* (Xie et al., 2003). Лимонная кислота обладает сильным вкусом для многих рыб, усиливая потребление пищи у одних из них и вызывая обратную по знаку реакцию у других (Kasumyan, Døving, 2003).

Межвидовые сравнения. Большое число карбоновых кислот, использованных для исследований разных видов рыб, даёт возможность проводить корректные межвидовые сравнения вкусовой привлекательности и другие виды анализа. Общая характеристика вкусовых спектров исследованных рыб показывает, что отношение ко вкусу карбоновых кислот у рыб разных видов различается, это позволяет легко выделить среди них две группы. Более крупную группу образуют рыбы, для которых многие или все карбоновые кислоты обладают отталкивающим вкусом — плотва, елец, девятииглая колюшка, горчак (Михайлова, Касумян, 2018; Касумян, Исаева, 2023). Другая группа объединяет рыб, для которых все кислоты имеют привлекательный вкус, и их присутствие в пище стимулирует потребление — линь и мраморный элеотрис (Касумян, Прокопова, 2001; Lim et al., 2017). Для карпа большинство кислот оказались

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) ельца *Leuciscus leuciscus*, плотвы *Rutilus rutilus* и карпа *Cyprinus carpio* на гранулы с карбоновыми кислотами и другими веществами

Раздражитель	Елец		Плотва			Карп		
	Потребление гранул, %	ИВП	Потребление гранул, %	ИВП	Число опытов	Потребление гранул, %	ИВП	Число опытов
Карбоновые кислоты								
Адипиновая кислота	$34.5 \pm 4.6^{***}$	–25.5	$31.5 \pm 5.5^{**}$	–26.7	73	$42.4 \pm 3.9^*$	15.2	157
Валериановая кислота	$70.9 \pm 4.4^{**}$	9.9	$28.2 \pm 5.1^{**}$	–31.7	78			
Винная кислота	$40.9 \pm 4.7^{***}$	–17.4	$33.8 \pm 5.5^*$	–23.4	74	$48.1 \pm 4.0^{**}$	21.3	158
Гликолевая кислота	$44.5 \pm 4.8^*$	–13.3	$16.4 \pm 4.4^{***}$	–53.7	73			
Глутаровая кислота						33.5 ± 3.8	3.6	157
Капроновая кислота	$72.7 \pm 4.3^{***}$	11.2	$23.6 \pm 5.0^{***}$	–39.5	72			
α –Кетоглутаровая кислота	52.7 ± 4.8	–4.9	$25.3 \pm 5.1^{***}$	–36.5	75	41.1 ± 3.9	13.7	157
Лимонная кислота	$32.7 \pm 4.5^{***}$	–28.0	$30.7 \pm 5.4^{**}$	–27.9	75	$70.3 \pm 3.6^{***}$	38.5	157
Малеиновая кислота	$43.6 \pm 4.8^*$	–14.3	$26.7 \pm 5.1^{**}$	–34.2	75	27.2 ± 3.6	–6.9	158
Малоновая кислота	$33.6 \pm 4.5^{***}$	–26.7	$19.4 \pm 4.7^{***}$	–47.4	72	$21.0 \pm 3.3^*$	–19.5	156
Масляная кислота	69.1 ± 4.4	8.7				35.0 ± 3.7	5.7	160
Муравьиная кислота	$86.4 \pm 3.3^{***}$	19.6	57.3 ± 5.7	2.6	75	31.3 ± 3.7	0.3	150
Пропионовая кислота	$70.9 \pm 4.4^{**}$	9.9				36.3 ± 3.8	7.6	160
Уксусная кислота	66.3 ± 4.5	6.6	37.8 ± 5.7	–18.0	74	31.3 ± 3.7	0.3	150
Фумаровая кислота	$41.8 \pm 4.7^{***}$	–16.3	$27.0 \pm 5.2^{**}$	–33.7	74	22.8 ± 3.3	–15.6	157
Шавелевая кислота	$45.5 \pm 4.8^*$	–12.2	$29.3 \pm 5.3^{**}$	–30.0	75	29.9 ± 3.7	–2.1	156
Янтарная кислота	$41.8 \pm 4.7^{***}$	–16.3	$22.5 \pm 5.0^{***}$	–41.5	71	28.6 ± 3.6	–4.4	157
Яблочная кислота	$36.4 \pm 4.6^{***}$	–23.0	$23.3 \pm 5.0^{***}$	–40.0	73	36.3 ± 3.9	7.6	156
Другие вещества								
Аскорбиновая кислота	53.6 ± 4.8	–4.0	$23.3 \pm 4.9^{***}$	–40.0	74	$57.3 \pm 3.9^{***}$	29.5	156
Борная кислота			56.6 ± 5.7	2.0	76	36.9 ± 3.8	8.4	160
Экстракт Chironomidae						$92.4 \pm 1.6^{***}$	49.5	277
Контроль	58.1 ± 3.3		54.4 ± 6.7		57	31.2 ± 3.7		156

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка, ИВП — индекс вкусовой привлекательности; концентрация экстракта Chironomidae — 75 г/л; число контрольных опытов с ельцом — 220, с каждой кислотой — 110; отличия от контроля достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001. Здесь и в табл. 3: концентрации кислот — 10^{-1} М.

безразличными по вкусу (табл. 2). Вполне вероятно, что по мере дальнейшего расширения списка исследованных рыб изменится не только соотношение этих групп по численности, но и будут выявлены виды с промежуточным положением, как это наблюдается при сравнении аминокислотных спектров (Касумян, 2016).

Среди карбоновых кислот нет ни одной с одинаковыми свойствами для исследованных нами рыб, но много примеров, когда одни и те же кислоты вызывают противоположные по знаку ответы, например, адипиновая, винная, гликоле-

вая, малоновая, лимонная и другие. Необходимо отметить хорошую воспроизводимость этих оценок — вкусовые ответы карпа на лимонную кислоту в настоящей работе и в ранее выполненном исследовании (Касумян, Морси, 1996) полностью совпадают. Несмотря на относительно небольшое общее число исследованных видов — семь, данные сравнительного анализа подтверждают справедливость сформулированного ранее на примере аминокислот вывода о видовой специфичности вкусовых предпочтений рыб (Касумян, 1997; Kasumyan, Döving, 2003; Morais, 2017). Как и в случае с аминокис-

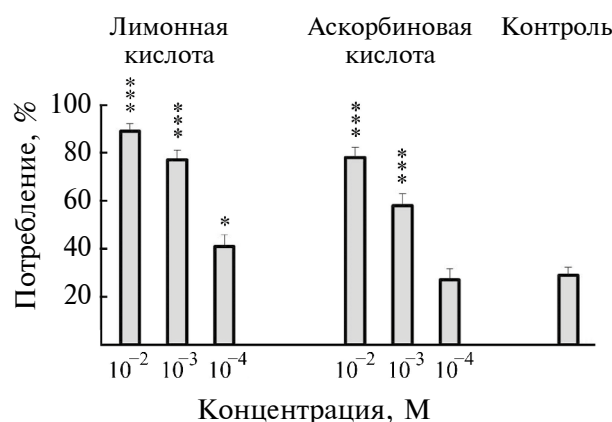


Рис. 1. Потребление карпом *Cyprinus carpio* агар-агаровых гранул, содержащих низкие концентрации лимонной и аскорбиновой кислот; отличие от контроля значимо при p : * < 0.05 , *** < 0.001 . (Т) — ошибка среднего значения.

кислотами, вкусовые спектры карбоновых кислот у разных видов рыб не обнаруживают значимого сходства (табл. 3).

Среди 21 возможного варианта попарного сравнения видов достоверная корреляция обнаружена только между линём и горчаком — -0.89 ($p < 0.001$). Отрицательная корреляция означает, что в ранжированных по вкусовой привлекательности рядах карбоновых кислот их последовательность у линя и горчака обратная. У этих рыб не коррелируют вкусовые предпочтения аминокислот (Касумян, Исаева, 2023). Различие вкусовых спектров у линя и горчака вряд ли носит адаптивный характер, по-

скольку в водоёмах эти рыбы предпочитают разные биотопы, различаются образом жизни, и поэтому не могут рассматриваться в качестве конкурентов за пищу (Giles et al., 1990; Lammens, Hoogenboezem, 1991; Froese, Pauly, 2025). Отсутствует сходство вкусовых предпочтений к карбоновым кислотам и к аминокислотам также у плотвы и ельца и у линя и карпа — у рыб, ареалы и экологические ниши которых в значительной мере совпадают (Lammens, Hoogenboezem, 1991; Froese, Pauly, 2025). Вполне вероятно, что несовпадение вкусовых свойств этих веществ, наиболее распространённых в живых организмах, в том числе в различных объектах питания рыб (Daldorph, Thomas, 1991; Liu et al., 2018; Nelson, Cox, 2021), направлено на снижение пищевой конкуренции между экологически близкими рыбами при симпатрии.

Пороги. При изучении любых вкусовых раздражителей важным является определение их пороговых концентраций. Лимонная кислота — наиболее привлекательная по вкусу для карпа — сохраняет своё стимулирующее действие вплоть до концентрации 10^{-4} М. В ранее выполненных опытах пороговая концентрация лимонной кислоты для карпа составила 5×10^{-3} М, т.е. была в 50 раз выше, что, по-видимому, вызвано существенными различиями размеров гранул, использованных для тестирования, а также размеров опытных рыб (Касумян, Морси, 1996). Стимулирующее действие аскорбиновой кислоты, уступающей по эффективности лимонной кислоте, теряется после снижения концентрации ниже 10^{-3} М (рис. 1).

Таблица 2. Число карбоновых кислот с разными вкусовыми свойствами для рыб

Вид	Кислоты												Общее число кислот
	монокарбоновые			дикарбоновые			трикарбоновые			все			
	“+”	“+/-”	“-”	“+”	“+/-”	“-”	“+”	“+/-”	“-”	“+”	“+/-”	“-”	
Елец <i>Leuciscus leuciscus</i>	4	2	1	0	1	8	0	0	1	4	3	10	17
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	0	2	3	0	0	9	0	0	1	0	2	13	15
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	0	4	0	2	7	1	1	0	0	3	11	1	15
Горчак <i>Rhodeus sericeus</i> ¹	0	5	2	0	0	9	0	0	1	0	5	12	17
Линь <i>Tinca tinca</i> ²	6	1	0	9	0	0	1	0	0	16	1	0	17
Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> ³	0	0	7	0	0	9	0	0	1	0	0	17	17
Мраморный элеотрис <i>Oxyeleotris marmorata</i> ⁴	4	0	0	7	0	0	1	0	0	12	0	0	12
Суммарное число случаев	14	14	13	18	8	36	3	0	4	35	22	53	

Примечание. Вкусовые свойства (вкус): “+” — привлекательный, “+/-” — безразличный, “-” — отталкивающий. Кислоты монокарбоновые: валериановая, гликолевая, капроновая, масляная, муравьиная, пропионовая, уксусная; дикарбоновые: адипиновая, винная, глутаровая, α -кетоглутаровая, малеиновая, малоновая, фумаровая, щавелевая, яблочная, янтарная; трикарбоновая — лимонная. Здесь и в табл. 3: по: ¹ Касумян, Исаева, 2023; ² Касумян, Прокопова, 2001; ³ Михайлова, Касумян, 2018; ⁴ Lim et al., 2017.

Таблица 3. Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена вкусовой привлекательности карбоновых и некоторых других органических кислот между разными видами рыб

Вид	2	3	4	5	6	7
1. Елец <i>Leuciscus leuciscus</i>	0.08	0.02	0.37	−0.25	−0.22	0.33
2. Плотва <i>Rutilus rutilus</i>		0.27	0.39	−0.37	0.26	0.22
3. Карп <i>Cyprinus carpio</i>			0.08	0.01	0.14	−0.52
4. Горчак <i>Rhodeus sericeus</i> ¹				−0.89***	0.10	−0.36
5. Линь <i>Tinca tinca</i> ²					0.09	0.32
6. Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> ³						−0.03
7. Мраморный элеотрис <i>Oxyleotris marmorata</i> ⁴						

Примечание. Для всех видов, за исключением карпа и мраморного элеотриса, коэффициенты корреляции рассчитаны по вкусовым ответам на 17 типов гранул (контрольные и содержащие адипиновую, валериановую, винную, гликолевую, α-кетоглутаровую, капроновую, лимонную, малеиновую, малоновую, муравьиную, уксусную, фумаровую, щавелевую, яблочную, янтарную и аскорбиновую кислоты). Для карпа коэффициент корреляции с плотвой рассчитан по вкусовым ответам на 15 типов гранул (без гранул с валериановой, гликолевой и капроновой кислотами, но с гранулами, содержащими борную кислоту); с ельцом, горчаком, линём и девятииглой колюшкой — по вкусовым ответам на 16 типов гранул (без гранул с валериановой, гликолевой и капроновой кислотами, но с гранулами, содержащими, пропионовую и масляную кислоты). Для мраморного элеотриса коэффициенты корреляции с ельцом, горчаком, линём и девятииглой колюшкой рассчитаны по вкусовым ответам на 13 типов гранул (с адипиновой, винной, гликолевой, лимонной, малеиновой, муравьиной, пропионовой, уксусной, фумаровой, щавелевой, яблочной, янтарной и аскорбиновой кислотами); с плотвой и карпом — по 12 типам гранул (из указанных выше 13, без гранул, содержащих соответственно пропионовую и гликолевую кислоты); *** связь достоверна при $p < 0.001$.

Сходные результаты для лимонной и аскорбиновой кислот получены для мраморного элеотриса — при концентрации 10^{-1} М; обе кислоты равны по действию, но при концентрации 10^{-3} М лимонная кислота намного эффективнее стимулирует потребление гранул, чем аскорбиновая. Важно и то, что при концентрации 10^{-1} М все 13 органических кислот для мраморного элеотриса одинаково эффективны и различия между кислотами проявляются только при снижении концентрации (Lim et al., 2017). У ельца и плотвы и, в меньшей степени, у карпа разнообразие реакций на кислоты проявляется уже при концентрации 10^{-1} М (табл. 1), что указывает на разную зависимость доза—эффект у рыб. В целом полученные результаты свидетельствуют о том, что уровень вкусовой чувствительности рыб к карбоновым кислотам соответствует тому, что было установлено с применением таких же методов для аминокислот, в том числе для карповых рыб (Kasumyan, Døving, 2003; Касумян, Исаева, 2023).

Вкус и pH растворов. Зависимость интенсивности вкуса кислот от величины pH их водных растворов давно привлекает внимание исследователей. Органические и неорганические кислоты и их производные относятся к традиционно используемым веществам для таких работ. У плотвы, ельца и исследованного ранее горчака наблюдается прямая зависимость потребления гранул от pH растворов содержащихся в них карбоновых кислот (Касумян, Исаева, 2023). У карпа и девятииглой колюшки эта зависимость

отсутствует, у линя она обратная — с повышением pH растворов потребление гранул снижается (рис. 2) (Касумян, Прокопова, 2001; Михайлова, Касумян, 2018). У всех рыб, кроме линя и горчака, коэффициент детерминации линейной регрессионной аппроксимации небольшой или, как у карпа и девятииглой колюшки, близкий к нулю, что указывает на слабую связь между рассматриваемыми переменными, либо её отсутствие. Достоверная, но противоположная по характеру корреляционная связь между потреблением гранул и величиной pH карбоновых кислот наблюдается лишь у горчака ($r_s = 0.81$, $p < 0.001$) и линя ($r_s = -0.84$, $p < 0.001$), что подтверждают результаты регрессионного анализа. Полученные данные указывают на то, что зависимость вкусовой привлекательности от pH карбоновых кислот, если она проявляется, выражена у рыб разным образом, что, несомненно, обусловлено видовыми различиями вкусовых предпочтений. Такой же вывод получен при анализе связи между pH растворов аминокислот и их вкусовой привлекательностью для рыб (Касумян, 2016).

У человека связь между pH растворов кислот и интенсивностью вызываемого ими кислого вкуса хорошо проявляется при использовании полностью диссоциируемых в воде неорганических кислот, например, соляной кислоты. Вкус же неорганических кислот определяется не только образующимися при диссоциации ионами H^+ , но и протонированными недиссоциированными молекулами кислоты. Поэтому при

одном и том же значении pH растворы органических кислот ощущаются более кислыми, чем растворы неорганических (Ganzevles, Kroeze, 1987; Da Conceicao Neta et al., 2007; Frank et al., 2022). Поскольку одна и та же карбоновая кислота может иметь противоположные вкусовые свойства для разных рыб, представляется очевидным, что вкусовые ощущения, вызываемые органическими кислотами, в частности карбоновыми, определяются не только способностью к диссоциации и протонированию, но и другими особенностями, в том числе строением молекулы кислоты и тех рецепторных белков, которые обеспечивают чувствительность животных к кислотам (Tu et al., 2018).

Нельзя также исключать и того, что сенсорной основой ответа рыб на гранулы с кислотами может быть не только вкусовая система, но и общее химическое чувство, рецепторы которого — одиночные хемосенсорные клетки и хемочувствительные свободные нервные окончания — присутствуют в ротовой полости рыб вместе со вкусовыми почками (Whitaker, 1992). Как предполагают, при таком бимодальном участии в рецепции кислот вкусовая система обеспечивает усиление позитивных ответов в диапазоне относительно низких концентраций.

Но после достижения кислотой определённой концентрации, в формировании ответа начинает доминировать вклад общего химического чувства, а характер ответа меняется на негативный (защитный), усиливающийся по мере дальнейшего повышения концентрации. Полагают, что у разных животных точка перегиба (bliss point) инвертированной U-образной зависимости соответствует разным концентрациям кислот (Roper, 2014; Frank et al., 2022).

Вкус, строение и размер молекулы. Поиск связи между строением молекулы и хемосенсорной эффективностью веществ, обонятельной или вкусовой, по-прежнему остаётся актуальной проблемой в изучении хеморецепции. Большинство исследований выполняют с применением аминокислот и их производных (Hara, 2006). Перенесение, удаление или появление функциональных групп, или двойных связей и другие модификации молекулы обычно сопровождаются изменениями вкусовых свойств аминокислот для рыб (Caprio, 1975; Marui et al., 1983; Kasumyan, Mourumtsev, 2020). Полученные нами данные по вкусовой привлекательности карбоновых кислот, структурное разнообразие которых не менее велико, чем у аминокислот, подтверждают эти выводы.

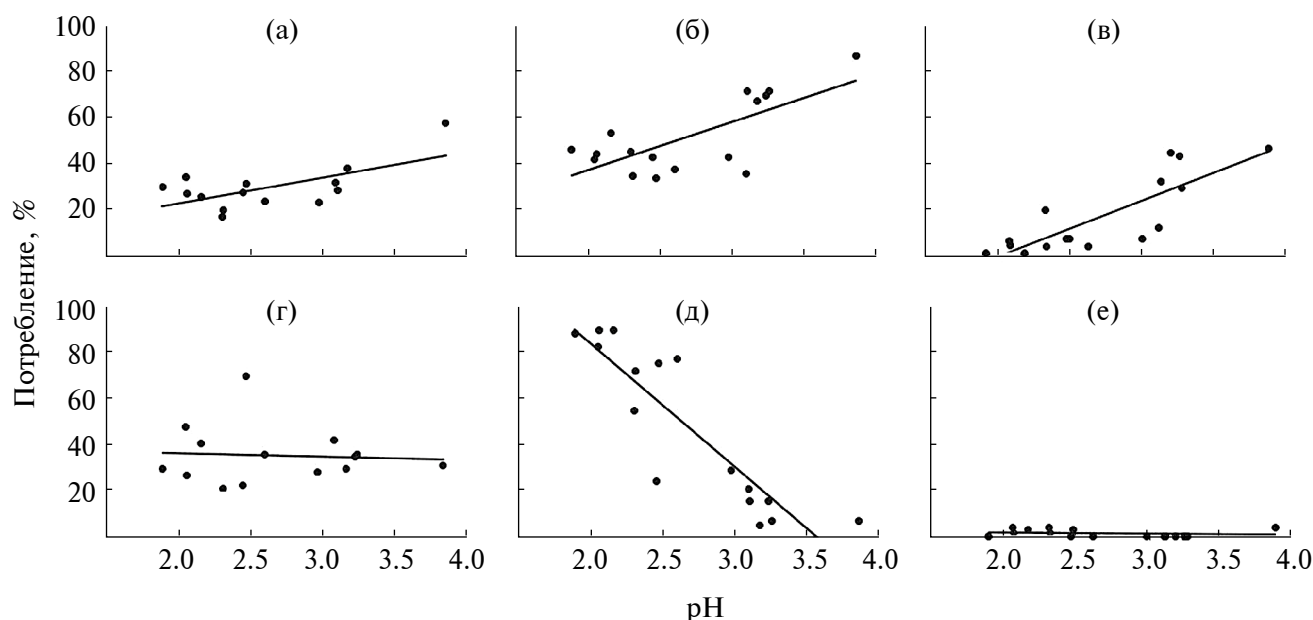


Рис. 2. Зависимость потребления рыбами агар-агаровых гранул от величины pH содержащихся в них карбоновых кислот (10^{-1} M): а — плотва *Rutilus rutilus* ($y = 11.31x - 0.23$, $R^2 = 0.41$), б — елец *Leuciscus leuciscus* ($y = 21.08x - 5.86$, $R^2 = 0.51$), в — горчак *Rhodeus sericeus* ($y = 24.67x - 50.26$, $R^2 = 0.68$), г — карп *Cyprinus carpio* ($y = -1.59x + 40.00$, $R^2 = 0.01$), д — линь *Tinca tinca* ($y = -54.46x + 193.87$, $R^2 = 0.79$), е — девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* ($y = -0.57x + 2.79$, $R^2 = 0.04$). Источники информации по горчаку, линю и девятииглой колюшке здесь и на рис. 3—6 соответственно: Касумян, Исаева, 2023; Касумян, Прокопова, 2001; Михайлова, Касумян, 2018.

Так, нейтральный вкус уксусной кислоты при появлении в молекуле гидроксильной группы ($-\text{OH}$) и образовании гликолевой кислоты меняется на отталкивающий у ельца, плотвы и горчака и на привлекательный у линя. Но янтарная кислота у ельца, плотвы, горчака и девятииглой колюшки близка по вкусовой привлекательности к яблочной и винной кислотам, имеющим соответственно одну и две гидроксильные группы. Однако для карпа и линя эти изменения в молекуле оказываются существенными, и появление гидроксильных групп значительно усиливает вкусовую привлекательность. Сходная вкусовая привлекательность у глутаровой и у α -кетоглутаровой кислот, у последней один из атомов водорода замещён на кетогруппу ($=\text{O}$). Замена в молекуле янтарной кислоты одной из одинарных связей между атомами углерода на двойную не изменяет вкусовых свойств малеиновой кислоты — она сохраняет отталкивающий вкус для ельца, плотвы, карпа, горчака и девятииглой колюшки. Но для линя такие же преобразования молекулы резко повышают вкусовую привлекательность — непредельная малеиновая кислота более чем в три раза привлекательнее по вкусу, чем предельная янтарная. Вкусовые свойства малеиновой и фумаровой кислот, представляющих собой *цис*- и *транс*-изомеры бутендиовой кислоты, сходные для большинства исследованных рыб, за исключением линя, для которого эти стереоизомеры различаются ещё сильнее, чем янтарная и малеиновая кислоты (рис. 3).

Таким образом, структурные преобразования молекул далеко не всегда приводят к сдвигам их вкусовых свойств, причём, если эти изменения происходят, то у разных видов они могут не совпадать или быть противоположными по характеру. Аналогичные результаты получены при сравнении вкусовой привлекательности изомеров аминокислот (Левина, Касумян, 2024). Следует подчеркнуть, что сдвиги вкусовой привлекательности в ответ на структурные преобразования кислот совпадают у плотвы, ельца и горчака, у которых зависимость потребления гранул от pH карбоновых кислот проявляется сходным образом. У линя изменения вкусовой привлекательности в ответ на те же структурные преобразования кислот и зависимость от pH носят противоположный характер (рис. 2). Объективна ли взаимосвязь между рассматриваемыми признаками или случайна, станет понятнее при пополнении имеющихся данных исследованиями новых видов рыб.

Интерес представляет сравнение вкусовых свойств карбоновых кислот, различающихся

основностью — числом карбоксильных групп в молекуле. Согласно электрофизиологическим экспериментам, монокарбоновые кислоты в среднем менее сильные раздражители для вкусовых рецепторов карпа, чем дикарбоновые, а последние уступают по эффективности трикарбоновым кислотам (Marui, Caprio, 1992). Наши результаты по карпу в некоторой мере соответствуют этому выводу: все четыре монокарбоновые кислоты обладают для карпа безразличным вкусом, среди 10 дикарбоновых кислот имеются две привлекательные, такой же вкус имеет единственная трикарбоновая кислота — лимонная. Однако есть и обратные примеры (елец, плотва, горчак) (табл. 2). У человека интенсивность кислого вкуса, вызываемого раствором кислот, снижается с увеличением в их молекуле числа карбоксильных групп (CoSeteng et al., 1989).

Более строгим является использование для анализа данных по моно-, ди- и трикарбоновым кислотам с равной длиной углеродной цепи и не имеющим дополнительных функциональных групп или двойных связей. При сравнении таких монокарбоновых кислот, уксусной ($\text{C}=2$), пропионовой ($\text{C}=3$) и масляной ($\text{C}=4$), с соответствующими им по строению дикарбоновыми кислотами, щавелевой ($\text{C}=2$), малоновой ($\text{C}=3$) и янтарной ($\text{C}=4$), видно, что у ельца и горчака последние значительно уступают монокарбоновым кислотам по вкусовой привлекательности. У карпа достоверные различия между потреблением гранул с моно- и дикарбоновыми кислотами выявлены только в одном случае, и тоже в сторону снижения. У линя увеличение основности кислот во всех случаях сопряжено со значительным усилением их вкусовой привлекательности, у девятииглой колюшки это наблюдается только при сравнении монокарбоновой валериановой и трикарбоновой лимонной кислот (обе $\text{C}=5$). Для плотвы различия не выявлены (рис. 4).

Зависимость вкусовой привлекательности карбоновых кислот от размера молекулы у одних рыб слабая и различается по характеру (елец, горчак, карп, линь), у других видов она отсутствует (плотва, девятииглая колюшка) (рис. 5). Это подтверждает и корреляционный анализ, не выявивший достоверную связь у плотвы, девятииглой колюшки и карпа ($p > 0.05$). Таким образом, сравнение не позволяет прийти к заключению о существовании общего правила или тенденции, характеризующих связь между вкусовыми свойствами карбоновых кислот и их структурой, основностью или размером молекулы.

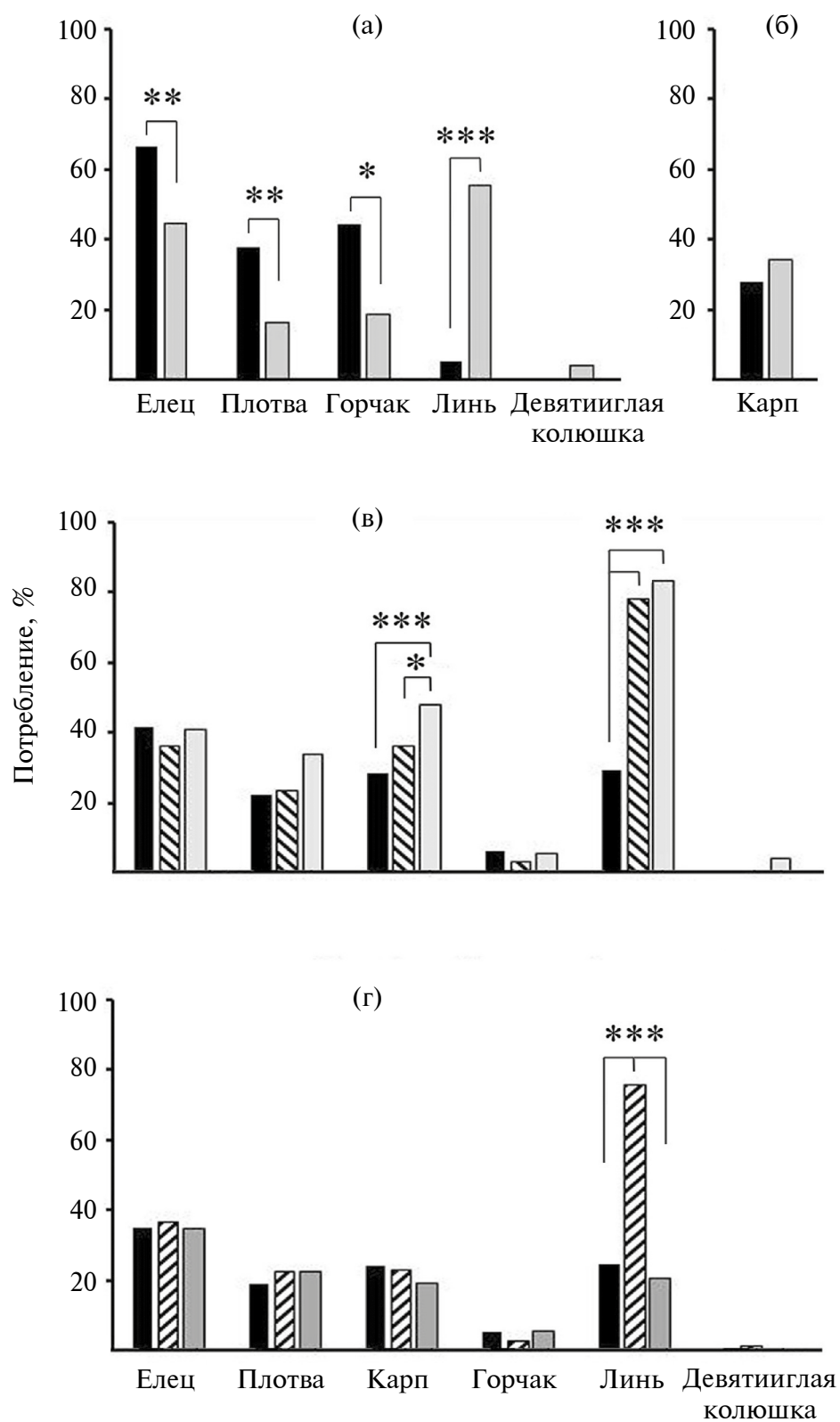


Рис. 3. Потребление рыбами агар-агаровых гранул, содержащих карбоновые кислоты (10^{-1} М), различающиеся структурой молекулы: а – уксусная (■) и гликолевая (□); б – глутаровая (■) и α-кетоглутаровая (□); в – янтарная (■), яблочная (▨) и винная (□); г – янтарная (■), малеиновая (▨) и фумаровая (□). Различия достоверны при p : * < 0.05 , ** < 0.01 , *** < 0.001 .

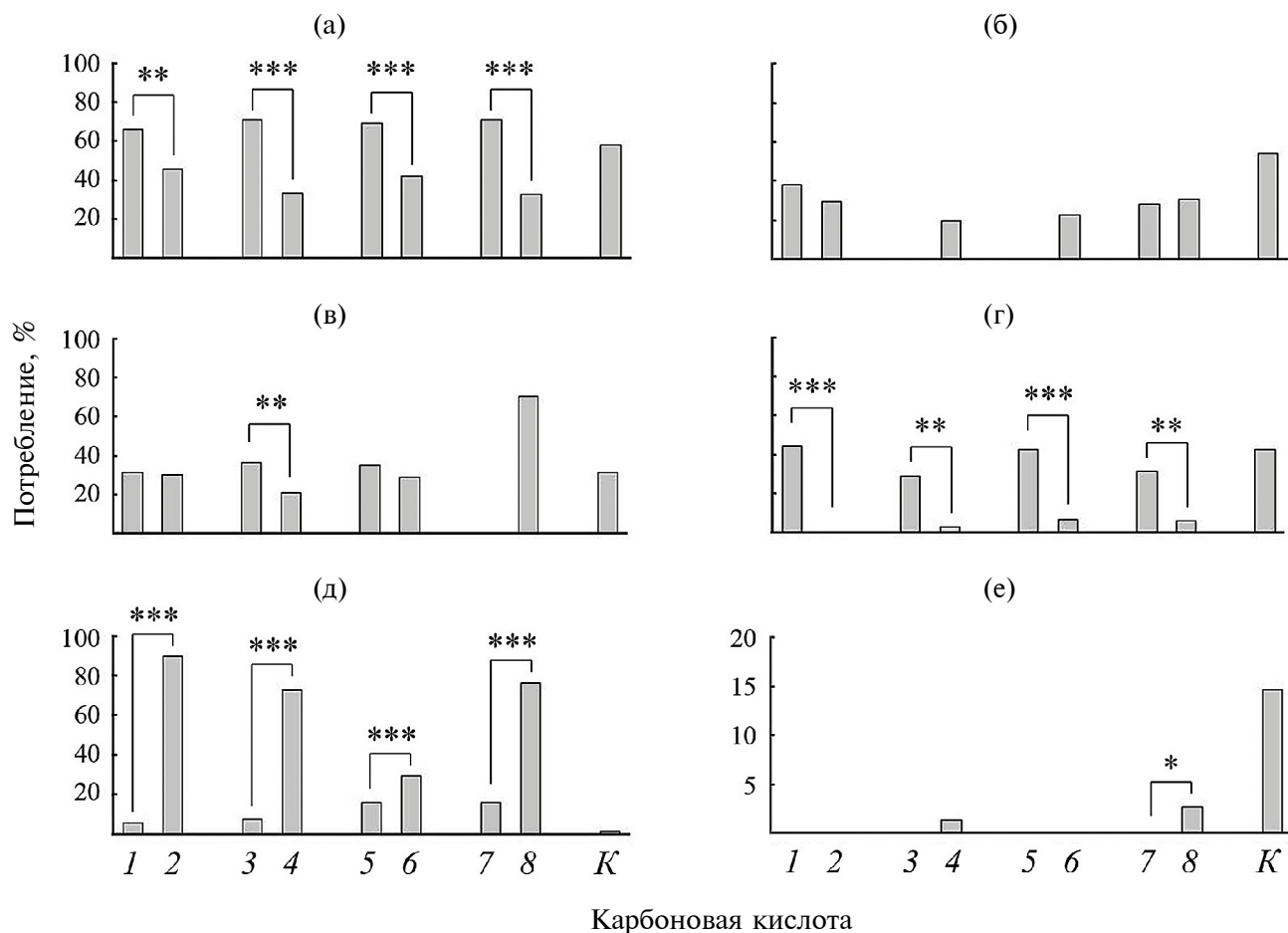


Рис. 4. Потребление рыбами агар-агаровых гранул, содержащих моно-, ди- и трикарбоновые кислоты (10^{-1} М) с разным числом атомов углерода (С) в углеродной цепи: а — елец *Leuciscus leuciscus*, б — плотва *Rutilus rutilus*, в — карп *Cyprinus carpio*, г — горчак *Rhodeus sericeus*, д — линь *Tinca tinca*, е — девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. Кислоты: монокарбоновые: 1 — уксусная (C2), 3 — пропионовая (C3), 5 — масляная (C4), 7 — валериановая (C5); дикарбоновые: 2 — щавелевая (C2), 4 — малоновая (C3), 6 — янтарная (C4); трикарбоновые: 8 — лимонная (C5); К — контроль; различия достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Аскорбиновая кислота, или витамин С, является важным регулятором метаболических процессов в организме рыб и других животных (Dabrowski, 2000). У костистых рыб (Teleostei) в отличие от более древних представителей Actinopterygii (Cladistia, Chondrostei, Amiiformes), а также от Мухини, Petromyzontida, Chondrichthyes и Dipnoi способность синтезировать аскорбиновую кислоту утрачена (Drouin et al., 2011). Потребности в витамине С большие, а дефицит этого незаменимого для рыб вещества в потребляемой пище приводит к различным физиологическим нарушениям и морфологическим отклонениям — потере аппетита и снижению темпа роста, анемии и геморрагическим проявлениям, функциональным и морфологическим патологиям внутренних органов, снижению устойчивости

к заболеваниям и другим (Nutrient requirements ..., 2011; Mai et al., 2022).

У карпа, плотвы и других рыб, испытывающих дефицит витамина С, развиваются деформации позвоночника (сколиоз, лордоз) (Dabrowski et al., 1988, 1989), однако важное значение витамина С в поддержании функционального состояния и здоровья не согласуется со вкусовыми свойствами аскорбиновой кислоты для рыб. У плотвы включение аскорбиновой кислоты в гранулы снижает их потребление более чем в два раза, у горчак — почти в четыре раза, девятииглая колюшка отказывается от таких гранул полностью, для ельца она индифферентна (Михайлова, Касумян, 2018; Касумян, Исаева, 2023). У мраморного элетриса аскорбиновая кислота

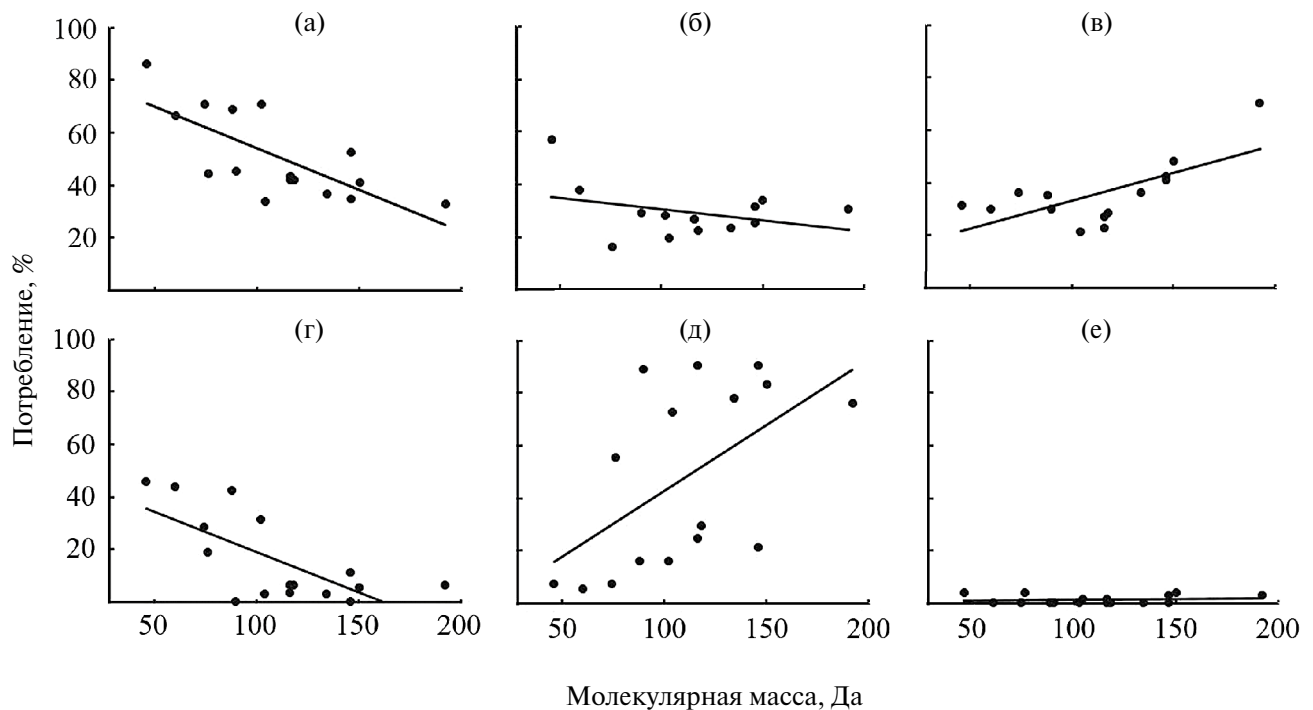


Рис. 5. Зависимость потребления рыбами агар-агаровых гранул от молекулярной массы содержащихся в них карбоновых кислот (10^{-1} M): а — елец *Leuciscus leuciscus* ($y = -0.32x + 85.37$, $R^2 = 0.52$), б — плотва *Rutilus rutilus* ($y = -0.09x + 39.11$, $R^2 = 0.12$), в — карп *Cyprinus carpio* ($y = 0.21x + 11.48$, $R^2 = 0.47$), г — горчак *Rhodeus sericeus* ($y = -0.31x + 49.75$, $R^2 = 0.49$), д — линь *Tinca tinca* ($y = 0.50x - 7.63$, $R^2 = 0.31$), е — девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* ($y = 0.004x + 0.80$, $R^2 = 0.01$).

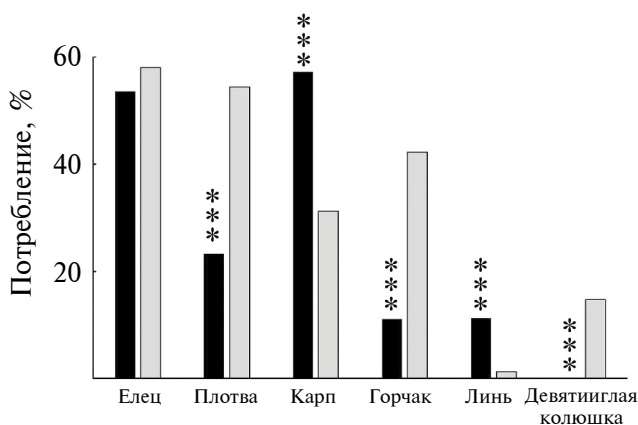


Рис. 6. Потребление ельцом *Leuciscus leuciscus*, плотвой *Rutilus rutilus*, карпом *Cyprinus carpio*, горчаком *Rhodeus sericeus*, линем *Tinca tinca* и девятииглой колюшкой *Pungitius pungitius* агар-агаровых гранул, содержащих аскорбиновую кислоту (10^{-1} M) (■), и контрольных гранул (□); ***отличие от контроля значимо при $p < 0.001$.

по вкусовой привлекательности уступает восьми из 13 испытанных кислот (Lim et al., 2017). И лишь для карпа и линя вкус аскорбиновой кислоты оказался высоко привлекательным (рис. 6).

Эти данные указывают на то, что между физиологическими потребностями в таком важном микронутриенте как витамин С и его вкусовой привлекательностью очевидная связь не прослеживается. По-видимому, вкусовая привлекательность для рыб аскорбиновой кислоты и других веществ определяется не физиологической ценностью или ролью в метаболических процессах, а прежде всего, прямо или опосредованно, пищей, к потреблению которой рыбы эволюционно адаптированы, как это предполагается в отношении приматов и некоторых других животных (Laska et al., 2008, 2009; Breslin, 2013). Отсутствие связи между физиологической потребностью и вкусовыми свойствами веществ подтверждает и то, что число привлекательных и непривлекательных по вкусу аминокислот среди заменимых и незаменимых примерно равно (Касумян, 2016; Levina et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широкое распространение среди живых организмов и структурное многообразие карбоновых кислот позволяет считать их наряду с аминокислотами наиболее подходящими веществами

для исследования хеморецепции у рыб и других животных. Наше исследование демонстрирует большое разнообразие вкусовых предпочтений, проявляемых рыбами разных видов к карбоновым кислотам. Несмотря на то, что число исследованных рыб невелико, полученные сведения соответствуют представлению о специфичности вкусовых спектров у рыб, сформулированному ранее на основе более многочисленных данных по вкусовым свойствам аминокислот. Получены новые подтверждения отсутствия прямой связи между физиологическими потребностями в веществах и их вкусовой привлекательностью для рыб (Kasumyan, 2024). Данные по карбоновым кислотам, безусловно, важны для верификации этих и других базовых положений о вкусовой рецепции.

Считается, что чувствительность к веществам, вызывающим у человека ощущение кислого вкуса, является эволюционно наиболее древней по сравнению с восприятием веществ, вызывающих другие вкусовые ощущения (Frank et al., 2022). Белковые рецепторы, обеспечивающие реагирование на кислоты, имелись, как полагают, уже у самых ранних предковых форм позвоночных животных (Tu et al., 2018). Примеры потери животными рецепции кислого вкуса в ходе эволюции в отличие от способности реагировать на другие типы вкусовых веществ (сахара, умами) неизвестны (Li et al., 2005; Zhao et al., 2010; Jiang et al., 2012; Zhu et al., 2014). Сведения об отношении рыб ко вкусу карбоновых и других органических кислот важны для выяснения эволюционных путей и закономерностей формирования рецепции кислого вкуса у животных в целом (Frank et al., 2022). Результаты настоящей работы показывают, что из-за внутривидового разнообразия вкусовых ответов на эти вещества, построение эволюционных схем возникновения и развития восприимчивости позвоночных животных к кислому вкусу на основании данных по отдельным (избранным, модельным) кислотам с несомненной вероятностью приведёт к ошибочным утверждениям.

По количеству видов, для которых уже известна вкусовая привлекательность карбоновых кислот, рыбы опережают многие группы позвоночных животных (Kasumyan, Døving, 2003). Однако число исследованных рыб всё ещё остаётся недостаточным для понимания не только эволюционных преобразований чувствительности к кислотам, но и многих других аспектов рецепции этих веществ, прежде всего, взаимосвязей между их вкусовой привлекательностью и питанием рыб, особенностями пищеварения и метаболизма.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Е.А. Марусову и А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в отлове и содержании рыб, Т.В. Тиньковой (МГУ) за участие в проведении опытов, П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за внимательное и конструктивное редактирование текста и иллюстраций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-24-00009.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Авторы подтверждают, что все эксперименты проведены в соответствии с действующими принципами и правилами обращения с животными и не причиняли вред рыбам, участвовавшим в исследованиях. Используемый в настоящем исследовании метод одобрен Комиссией по биоэтике МГУ (заявка № 170-ж на экспертизу исследования рассмотрена и одобрена Комиссией по биоэтике МГУ 15.02.2024 г., заседание № 159-д-з).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Касумян А.О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 37. № 1. С. 78–93.
- Касумян А.О. 2016. Вкусовая привлекательность и физико-химические и биологические свойства свободных аминокислот (на примере рыб) // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*. Т. 52. № 4. С. 245–254.
- Касумян А.О., Исаева О.М. 2023. Вкусовые предпочтения карповых рыб (Cyprinidae). Сравнительное исследование // *Вопр. ихтиологии*. Т. 63. № 1. С. 81–109. <https://doi.org/10.31857/S0042875223010071>
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // *Там же*. Т. 36. Вып. 3. С. 386–399.
- Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // *Там же*. Т. 41. № 5. С. 670–685.
- Левина А.Д., Касумян А.О. 2024. Вкусовая привлекательность изомеров аминокислот для цихлидовых рыб (Cichlidae) // *Там же*. Т. 64. № 1. С. 94–106. <https://doi.org/10.31857/S0042875224010095>
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // *Там же*. Т. 58. № 4. С. 496–502. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040124>

- Adams M.A., Johnsen P.B., Zhou H.-Q. 1988. Chemical enhancement of feeding for the herbivorous fish *Tilapia zillii* // *Aquaculture*. V. 72. № 1–2. P. 95–107. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90150-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90150-0)
- Breslin P.A.S. 2013. An evolutionary perspective on food and human taste // *Curr. Biol.* V. 23. № 9. P. R409–R418. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.04.010>
- Caprio J. 1975. High sensitivity of catfish taste receptors to amino acids // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Physiol.* V. 52. № 1. P. 247–251. [https://doi.org/10.1016/s0300-9629\(75\)80160-5](https://doi.org/10.1016/s0300-9629(75)80160-5)
- CoSeteng M.Y., McLellan M.R., Downing D.L. 1989. Influence of titratable acidity and pH on intensity of sourness of citric, malic, tartaric, lactic and acetic acid solutions on the overall acceptability of imitation apple juice // *Can. Inst. Food Sci. Technol. J.* V. 22. № 1. P. 46–51. [https://doi.org/10.1016/S0315-5463\(89\)70300-X](https://doi.org/10.1016/S0315-5463(89)70300-X)
- Da Conceicao Neta E.R., Johanningsmeier S.D., Drake M.A., McFeeters R.F. 2007. A chemical basis for sour taste perception of acid solutions and fresh-pack dill pickles // *J. Food. Sci.* V. 72. № 6. P. S352–S359. <https://doi.org/10.1111/j.1750-3841.2007.00400.x>
- Dabrowski K. 2000. Ascorbic acid in aquatic organisms: status and perspectives. Boca Raton: CRC Press, 280 p. <https://doi.org/10.1201/9781420036312>
- Dabrowski K., Hinterleitner S., Sturmbauer C. et al. 1988. Do carp larvae require vitamin C? // *Aquaculture*. V. 72. № 3–4. P. 295–306. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90218-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90218-9)
- Dabrowski K., Segner H., Dallinger R. et al. 1989. Rearing of cyprinid fish larvae: the vitamin C–minerals interrelationship and nutrition-related histology of the liver and intestine of roach (*Rutilus rutilus* L.) // *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* № 62. № 1–5. P. 188–202. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.1989.tb00834.x>
- Daldorph P.W.G., Thomas J.D. 1991. Snail cadavers as sources of short-chain carboxylic acids to scavenging freshwater invertebrates // *Hydrobiologia*. V. 209. № 2. P. 133–140. <https://doi.org/10.1007/bf00006925>
- Drouin G., Godin J.-R., Pagé B. 2011. The genetics of vitamin C loss in vertebrates // *Curr. Genomics*. V. 12. № 5. P. 371–378. <https://doi.org/10.2174/138920211796429736>
- Frank H.E.R., Amato K., Trautwein M. et al. 2022. The evolution of sour taste // *Proc. R. Soc. B.* V. 289. № 1968. Article 20211918. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1918>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2025. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 02/2025).
- Ganzevles P.G.J., Kroeze J.H.A. 1987. The sour taste of acids. The hydrogen ion and the undissociated acid as sour agents // *Chem. Senses*. V. 12. № 4. P. 563–576. <https://doi.org/10.1093/CHEMSE/12.4.563>
- Giles N., Street M., Wright R.M. 1990. Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* L. and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl // *J. Fish Biol.* V. 37. № 6. P. 945–957. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03598.x>
- Hara T.J. 2006. Gustation // *Fish physiology: Sensory systems neuroscience*. San Diego; London: Acad. Press. P. 45–96. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(06\)25002-7](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(06)25002-7)
- Jiang P., Josue J., Li X. et al. 2012. Major taste loss in carnivorous mammals // *PNAS*. V. 109. № 13. P. 4956–4961. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118360109>
- Kasumyan A. 2024. The taste system in fish // *Encyclopedia of fish physiology* (Second edition). Amsterdam et al.: Acad. Press. P. 106–123. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90801-6.00118-X>
- Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // *Fish Fish.* V. 4. № 4. P. 289–347. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00121.x>
- Kasumyan A.O., Mouromtsev G.E. 2020. The teleost fish, blue gourami *Trichopodus trichopterus*, distinguishes the taste of chemically similar substances // *Sci. Rep.* V. 10. Article 7487. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64556-6>
- Lammens E.H.R.R., Hoogenboezem W. 1991. Diets and feeding behavior // *Cyprinid fishes*. Dordrecht: Springer. P. 353–376. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_12
- Laska M., Persson Suorra J., Rivas Bautista R.M., Hernandez Salazar L.T. 2008. Taste difference thresholds for monosodium glutamate and sodium chloride in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) // *Am. J. Primatol.* V. 70. № 9. P. 839–847. <https://doi.org/10.1002/ajp.20558>
- Laska M., Rivas Bautista R.M., Hernandez Salazar L.T. 2009. Gustatory responsiveness to six bitter tastants in three species of nonhuman primates // *J. Chem. Ecol.* V. 35. № 5. P. 560–571. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9630-8>
- Levina A.D., Mikhailova E.S., Kasumyan A.O. 2021. Taste preferences and feeding behavior in the facultative herbivore fish, Nile tilapia *Oreochromis niloticus* // *J. Fish Biol.* V. 98. № 1. P. 1385–1400. <https://doi.org/10.1111/jfb.14675>
- Li X., Li W., Wang H. et al. 2005. Pseudogenization of a sweet-receptor gene accounts for cats' indifference toward sugar // *PLoS Genet.* V. 1. № 1. Article e3. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0010003>
- Lim L.-S., Lai S.-K.J., Yong A.S.-K. et al. 2017. Feeding response of marble goby (*Oxyeleotris marmorata*) to organic acids, amino acids, sugars and some classical taste substances // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 196. P. 113–118. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.06.014>
- Liu C., Meng F., Tang X. et al. 2018. Comparison of nonvolatile taste active compounds of wild and cultured mud crab *Scylla paramamosain* // *Fish. Sci.* V. 84. № 5. P. 897–907. <https://doi.org/10.1007/s12562-018-1227-0>
- Mai K., Waagbø R., Zhou X.Q. et al. 2022. Vitamins // *Fish nutrition* (Fourth edition). London: Acad. Press. P. 57–179. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819587-1.00014-8>

- Marui T., Caprio J. 1992. Teleost gustation // Fish chemoreception. Dordrecht: Springer. P. 171–198.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_9
- Marui T., Harada S., Kasahara Y. 1983. Gustatory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio* L // J. Comp. Physiol. V. 153. № 3. P. 299–308.
<https://doi.org/10.1007/BF00612584>
- Morais S. 2017. The physiology of taste in fish: potential implications for feeding stimulation and gut chemical sensing // Rev. Fish. Sci. Aquac. V. 25. № 2. P. 133–149.
<https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1249279>
- Nelson D.L., Cox M.M. 2021. Lehninger Principles of biochemistry. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 4381 p.
- Nutrient requirements of fish and shrimp. 2011. Washington: Natl. Acad. Press, 376 p.
<https://doi.org/10.17226/13039>
- Roper S.D. 2014. TRPs in taste and chemesthesis // Mammalian transient receptor potential (TRP) cation channels. Cham: Springer. P. 827–871.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-05161-1_5
- Sterry P.R., Thomas J.D., Patience R.L. 1985. Changes in the concentrations of short-chain carboxylic acids and gases during decomposition of the aquatic macrophytes *Lemna paucicostata* and *Ceratophyllum demersum* // Freshw. Biol. V. 15. № 2. P. 139–153.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1985.tb00188.x>
- Sutterlin A.M., Sutterlin N. 1970. Taste responses in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // J. Fish. Res. Board Can. V. 27. № 11. P. 1927–1942.
<https://doi.org/10.1139/f70-218>
- Tan M., Armbruster J.W. 2018. Phylogenetic classification of extant genera of fishes of the order Cypriniformes (Teleostei: Ostariophysi) // Zootaxa. V. 4476. № 1. P. 6–39.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4476.1.4>
- Tu Y.-H., Cooper A.J., Teng B. et al. 2018. An evolutionarily conserved gene family encodes proton-selective ion channels // Science. V. 359. № 6379. P. 1047–1050.
<https://doi.org/10.1126/science.aao3264>
- Whitear M. 1992. Solitary chemosensory cells // Fish chemoreception. Dordrecht: Springer. P. 103–125.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_6
- Xie S., Zhang L., Wang D. 2003. Effects of several organic acids on the feeding behavior of *Tilapia nilotica* // J. Appl. Ichthyol. V. 19. № 4. P. 255–257.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00451.x>
- Yoshii K., Kamo N., Kurihara K., Kobatake Y. 1979. Gustatory responses of eel palatine receptors to amino acids and carboxylic acids // J. Gen. Physiol. V. 74. № 3. P. 301–317.
<https://doi.org/10.1085/jgp.74.3.301>
- Zhao H., Yang J.-R., Xu H., Zhang J. 2010. Pseudogenization of the umami taste receptor gene *Tas1r1* in the giant panda coincided with its dietary switch to bamboo // Mol. Biol. Evol. V. 27. № 12. P. 2669–2673.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msq153>
- Zhu K., Zhou X., Xu S. et al. 2014. The loss of taste genes in cetaceans // BMC Evol. Biol. V. 14. Article 218.
<https://doi.org/10.1186/s12862-014-0218-8>

TASTE RESPONSES OF CARP FISHES (CYPRINIDAE) TO CARBOXYLIC ACIDS. 1. TASTE PREFERENCES

A. O. Kasumyan^{1,*} and E. S. Mikhailova¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

The palatability of carboxylic and some other organic acids (10^{-1} M) for dace *Leuciscus leuciscus*, roach *Rutilus rutilus*, and common carp *Cyprinus carpio* was assessed. The conclusion about species specificity of taste preferences in fishes was confirmed. Four out of 17 carboxylic acids stimulate consumption of pellets in dace, of which formic acid has the strongest effect. A significant decrease in consumption is caused by ten acids. For roach, no palatable carboxylic acids were found; most of them (13 out of 15) have a repulsive taste. For common carp, four acids have attractive taste, one (malonic acid) has repulsive taste, and the remaining 11 acids have no effect on pellet consumption. The stimulating effect of the acids persists up to concentrations of 10^{-4} and 10^{-3} M. Among the carboxylic acids, there is not one with the same taste properties for the studied fish. No significant similarity was found between dace, roach, common carp, and other fish species in terms of palatability of carboxylic acids. A direct dependence of pellet consumption on pH of carboxylic acid solutions was observed in roach and dace, while it was absent in common carp. The dependence of the palatability of carboxylic acids on the size of their molecule is weakly expressed. Structural transformations of the acid molecule do not always lead to shifts in taste properties, and in different species, they may not coincide or be opposite. Ascorbic acid (vitamin C) has a repulsive taste for roach, indifferent for dace, and attractive for common carp, which confirms the lack of relationship between physiological needs in essential micronutrients and their palatability, shown earlier on the example of amino acids.

Keywords: carp fishes, Cyprinidae, gustatory system, taste reception, taste preferences, taste attractiveness, carboxylic acids, dace *Leuciscus leuciscus*, roach *Rutilus rutilus*, common carp *Cyprinus carpio*.

УДК 502.74:597.2/.5

МИНОГИ (PETROMYZONTI) И ЛУЧЕПЁРЫЕ РЫБЫ (ACTINOPTERYGII) В ИЗДАНИЯХ КРАСНОЙ КНИГИ РОССИИ 1983–2021 ГГ.

© 2025 г. Д. С. Павлов¹, Н. И. Шилин^{2, *}

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

²Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды — ВНИИ Экология, Москва, Россия

*E-mail: nshilin50@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 12.08.2024 г.

Принята к публикации 14.08.2024 г.

Проанализированы разделы по миногам и рыбам в трёх изданиях Красной книги России — 1983, 2001 и 2021 гг. Рассмотрены изменения видового состава и вызвавшие их причины. Показаны история формирования категорий статусов редкости и статусов угрозы исчезновения объектов животного мира в отечественных красных книгах и их связь с Красной книгой и Красным списком Международного Союза охраны природы. Рассмотрена необходимость наличия категорий природоохранного статуса (I, II и III приоритеты природоохранных мер). Проанализированы изменения подходов к занесению объектов в разных изданиях. Отмечен ряд проблемных вопросов ведения Красной книги России. Выдвинуты предложения по формированию перечня заносимых таксонов миног и рыб и выбору категорий статусов в следующем её издании.

Ключевые слова: Красная книга России, миноги, Petromyzonti, лучепёрые рыбы, Actinopterygii, угрожаемое состояние, сохранение видов, категории статусов.

DOI: 10.31857/S0042875225020106, **EDN:** CWGNRI

Основная цель учреждения красных книг — сохранить находящиеся под угрозой исчезновения таксоны и популяции животных, растений и грибов. Это в полной мере относится и к таким группам, как миноги и рыбы, которых традиционно исследуют одни и те же специалисты. В нашей стране было выпущено три издания Красной книги России — в 1983, 2001 и 2021 гг. В первом издании (Красная книга ..., 1983) в названии раздела был применён термин “Рыбы”, миног в этом издании не было. Во втором издании (Красная книга ..., 2001) для названия раздела по рыбам использован термин “Костные рыбы” (Osteichthyes), а для раздела по миногам — термин “Круглоротые” (Cyclostomata). Большинство специалистов эти названия в настоящее время считают устаревшими. В издани-

ях Красной книги России разделы по позвоночным животным приведены на уровне классов. Термин круглоротые (или бесчелюстные — Agnatha) не является таксономическим рангом, он условно объединяет в одну группу класс Миног (Petromyzonti) и класс Миксин (Myxini). Рыбы (Pisces) также являются сборной группой, включающей не менее трёх классов. В Красной книге России круглоротые представлены только классом Миноги, а рыбы — пока только классом Лучепёрые рыбы (Actinopterygii). Поэтому в названии разделов в третьем издании были внесены изменения: “Круглоротые — Cyclostomata” заменены на “Миноги — Petromyzontes”, а “Костные рыбы — Osteichthyes” на “Лучепёрые рыбы — Actinopterygii” (Красная книга ..., 2021). Нужно отметить, что по систематике ряда так-

сонов рыб и миног составители Красной книги России ориентируются на мнение большинства исследователей на момент подготовки очередного издания. Современное латинское название класса миног, которое мы использовали выше, в частности в названии статьи, отличается от приведённого в третьем издании книги, но далее в нашей публикации номенклатурные названия таксонов приведены в соответствии с использованными в рассматриваемых изданиях Красной книги.

Первыми появились Красные книги Международного Союза охраны природы (МСОП). Их издавали в 1960–1970-х гг. в виде отдельных томов, посвящённых конкретным систематическим таксонам: млекопитающим (Mammalia), птицам (Aves), совместно амфибиям (Amphibia) и рептилиям (Reptilia), рыбам. По рыбам первое издание вышло в 1969 г., второе — в 1977 г. (Miller, 1969, 1977). Обзор видов рыб, занесённых в первое издание Красной книги МСОП, приведён в работе Павлова с соавторами (1994). С 1986 г. Красную книгу МСОП реформировали в Красные списки МСОП, которые сначала выходили в бумажном виде, а с 2000 г. — в электронном. В отличие от наших красных книг, имеющих статус официальных документов, Красная книга и Красные списки МСОП носят только рекомендательный характер. Легитимность Красной книги России, как официального документа, базируется на Законе РСФСР “Об охране и использовании животного мира” от 14.07.1982 г. и федеральных законах “О животном мире” от 24.04.1995 г. № 52 и “Об охране окружающей среды” от 10.01.2002 г. № 7 с последующими редакциями. Другое важное отличие заключается в том, что МСОП оценивает только вероятность исчезновения видов, не затрагивая вопросы охраны, а российские красные книги определяют не только риск угрозы исчезновения, но и предлагают необходимые меры охраны.

В первом издании Красной книги СССР (1978) отсутствовали миноги и рыбы. Оно было представлено одним томом, включающим животных и растений. Во второе издание 1984 г. было занесено девять таксонов рыб, из них три (атлантический *Acipenser sturio* и сахалинский *A. mikadoi* осетры, волховский сиг — волховская популяция обыкновенного сига *Coregonus lavaretus*) встречаются, в частности, в водах современной России. Это издание было представлено двумя томами: Т. 1 “Животные” и Т. 2 “Растения” (Красная книга СССР, 1984а, 1984б). Нужно отметить,

что в следующее издание Красной книги СССР предлагалось включить от 26 до 31 таксона миног и рыб (Павлов и др., 1985; Шилин, 1985), из которых 16 встречались и в водах современной России. Но прекращение существования СССР не позволило реализовать эти планы.

Одновременно с Красной книгой СССР (1984а, 1984б), но более быстрыми темпами, подготавливали первое издание Красной книги РСФСР (Животные). В связи с этим его издали раньше — в 1983 г., а в 1985 г. напечатали дополнительный тираж. В Красную книгу РСФСР (1983) было занесено девять таксонов рыб (сахалинский и байкальский *A. baeri baicalensis* осетры, проходная форма микижи *Salmo mykiss* (камчатская сёмга), даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus*, волховский сиг, белый байкальский хариус *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis*, чёрный амур *Mylopharyngodon piceus*, ауха *Siniperca chuatsi* и обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio*). Красная книга РСФСР была представлена двумя томами, но том “Животные” был издан в 1983 г., а том “Растения” — в 1988 г. Таким образом, в советский период было два издания Красной книги СССР и одно издание Красной книги РСФСР.

В следующее издание Красной книги России предлагалось включить 30 видов рыб и два вида миног (Соколов, Шилин, 1989). Эти предложения были реализованы в 1997 г. в новом Перечне (списке) объектов животного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации и исключённых из Красной книги Российской Федерации (далее — Перечень) (Приказ ..., 1997¹), а в 2001 г. вышел том “Животные” (2-е издание) (Красная книга ..., 2001). Нужно отметить, что правила охраны и использования видов, занесённых в Красную книгу, начинают действовать не с момента издания книги, а с даты утверждения Перечня. Следующее утверждение Перечня Министерством природных ресурсов и экологии Российской Федерации (Минприроды России) произошло в 2020 г., и в 2021 г. был издан том “Животные” (3-е издание) (Красная книга ..., 2021). Во второе издание тома “Животные” было занесено три вида миног и 39 видов рыб. В третьем издании также было три вида ми-

¹ Приказ Государственного комитета РФ по охране окружающей среды от 19.12.1997 г. № 569 “Об утверждении перечней (списков) объектов животного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации и исключённых из Красной книги Российской Федерации” (<https://docs.cntd.ru/document/901702704>. Version 05/2024).

ног и 39 видов рыб (табл. 1), но видовой состав рыб был частично изменён — часть видов была исключена, но список был пополнен новыми видами, находящимися в угрожаемом состоянии (табл. 2). Нужно учитывать, что многие виды были занесены не полностью, а только отдельными популяциями или группами популяций.

Цель нашей работы — проанализировать изменение видowego состава миног и рыб в изданиях Красной книги России, рассмотреть системы категорий статусов в Красной книге России и их связь с категориями Красного списка МСОП, осветить некоторые проблемные вопросы ведения Красной книги России, дать предложения по подходам к формированию перечня заносимых таксонов миног и рыб и выбору категорий статусов в её следующем издании.

Сравнение и анализ видowego состава миног и рыб в изданиях Красной книги России

Наличие в Красной книге РСФСР (1983) только девяти таксонов рыб (табл. 3) и отсутствие миног, конечно, не отражало реальной ситуации на тот момент и может рассматриваться только как первый опыт в этом направлении. В следующем издании 2001 г. было уже три вида миног и 39 таксонов рыб. Не попал в следующее издание только белый байкальский хариус, возможно, из-за трудностей его идентификации и практической охраны, так как в бассейне оз. Байкал обитают и другие формы хариусов. Не был занесён этот хариус и в последние три издания Красной книги Республики Бурятия (2005, 2013, 2023).

Таблица 1. Изменение числа видов миног и рыб в изданиях Красной книги России

Год издания	Число видов (миноги + рыбы)		
	Всего занесено	Исключено	Включено новых
1983	0 + 9	0 + 1	0
2001	3 + 39	0 + 11	3 + 31
2021	3 + 39	0	0 + 11

Таблица 2. Красная книга России (2021), исключённые и вновь включённые виды рыб

Исключённые	Включённые
Атлантическая финта	Балтийский осётр
Русская быстрянка	Острорылый ленок (популяции русла р. Ангара и бассейна оз. Байкал)
Предкавказская щиповка	Баунтовский сиг
Желтощёк	Муксун (популяции п-ова Ямал)
Чёрный амур	Усач булат-маи
Чёрный амурский лещ	Колхидский горчак
Мелкочешуйный желтопёр	Крымский короткоусый пескарь
Ауха (китайский окунь)	Крымская щиповка
Берш (популяция бассейна р. Урал)	Рыбец (популяции бассейна р. Кубань и рек Черноморского побережья Краснодарского края)
Сом Солдатова	Речной угорь (бассейны Баренцева, Белого, Чёрного и Азовского морей)
Обыкновенный подкаменщик	Морской конёк

Примечание. Латинские названия см. в табл. 3.

Таблица 3. Сравнение видового состава и категорий миног и лучепёрых рыб в изданиях Красной книги России

Вид, подвид, популяции	Год издания		
	1983	2001	2021
Класс Миноги — Petromyzontes			
Отряд Миногообразные — Petromyzontiformes			
Морская минога <i>Petromyzon marinus</i>		1	4, НД, III
Каспийская минога <i>Caspiomyzon wagneri</i>		2	2, У, III
Украинская минога <i>Eudontomyzon mariae</i>		2	2, У, III (только популяции рек черноморского побережья Краснодарского края)
Класс Лучепёрые рыбы — Actinopterygii			
Отряд Осетрообразные — Acipenseriformes			
Сахалинский осётр <i>Acipenser mikadoi</i>	4 (занесён как <i>A. medirostris</i>)	1 (занесён как <i>A. medirostris</i>)	1, КР, I
Шип <i>Acipenser nudiventris</i>		1	1, КР, I
Амурский осётр <i>Acipenser schrenckii</i> (зейско-буреинская популяция)		2	2, И, II
Сибирский осётр <i>Acipenser baerii</i>	2 (только байкальские популяции)	2 (только западносибирские и байкальские популяции)	2, И, II (все популяции за исключением популяций бассейна р. Лена)
Балтийский осётр <i>Acipenser oxyrinchus</i> (аборигенная популяция)		0 (занесён как <i>A. sturio</i>)	0, ИР, I
Европейский осётр <i>Acipenser sturio</i>		0 (ранее назывался атлантическим)	0, ИР, I
Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i> , популяции бассейнов:			
р. Днепр		1	1, КР, II
р. Дон		1	2, И, II
верхней и средней Камы (Пермский край, Кировская обл.)		1	5, БУ, II
р. Сура		1	2, И, II
р. Урал		1	2, И, II
р. Ангара			1, И, II
р. Кубань		1	
Калуга <i>Huso dauricus</i> (зейско-буреинская популяция)		1	1, И, II
Азовская белуга <i>Huso huso maeoticus</i>		1	1, КР, I
Отряд Сельдеобразные — Clupeiformes			
Волжская сельдь <i>Alosa volgensis</i>		2	2, И, III
Абрауская тюлька <i>Clupeonella abrau</i>		1	3, У, III
Атлантическая финта <i>Alosa fallax fallax</i> (бассейн Балтийского моря)		4 (исключена в 2011 г.)	

Таблица 3. Продолжение

Вид, подвид, популяции	Год издания		
	1983	2001	2021
Отряд Лососеобразные — Salmoniformes			
Тупорылый ленок <i>Brachymystax tumensis</i> (популяции бассейна р. Обь)		1 (занесён как <i>B. lenok</i>)	1, КР, II
Острорылый ленок <i>Brachymystax lenok</i> (популяции русла р. Ангара и бассейна оз. Байкал)			2, У, III
Обыкновенный таймень <i>Hucho taimen</i> (популяции европейской части России; Западной Сибири (за исключением Республики Алтай и р. Томь в границах Кемеровской обл.); бассейна р. Ангара, включая бассейн оз. Байкал; о-ва Сахалин)		1 (только популяции европейской части России, Полярного и Среднего Урала)	1, И, II
Сахалинский таймень <i>Parahucho perryi</i> (популяции Приморского края и Сахалинской обл.)		2 (только популяции о-ва Сахалин)	1, И, I
Микижа <i>Parasalmo mykiss</i> : проходная форма = камчатская сёмга	3 (занесена как <i>Salmo mykiss</i>)	3	2, У, II
популяция Шантарских о-вов		3	3, И, II
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i> (пресноводная форма = озёрный лосось)		2 (за исключением популяции р. Шуя бассейна Онежского озера)	2, И, II
Кумжа <i>Salmo trutta</i> : обыкновенная (балтийская) кумжа <i>S. t. trutta</i>		2 (все популяции и формы бассейна Балтийского моря)	2, У, II (только бассейны Ладожского и Онежского озёр)
каспийская кумжа <i>S. t. caspius</i> : проходная форма бассейна Каспийского моря		1	2, И, II
ручьевая форель бассейна рек Волга и Урал		4	1, И, II
черноморская кумжа <i>S. t. labrax</i>		1 (только проходная форма)	1, И, II (проходная форма бассейна Чёрного моря, озёрная и ручьевая формы п-ова Крым)
эйзенамская форель <i>S. t. eizenami</i>		2	1, КР, I
Арктический голец <i>Salvelinus alpinus</i> : популяции Полярного Урала			3, У, III (популяция озера Большое Щучье)

Таблица 3. Продолжение

Вид, подвид, популяции	Год издания		
	1983	2001	2021
популяции Забайкалья (= Даватчан)	2	2	2, И, III (только популяции озёр Фролиха, Большое и Малое Леприндо, Леприндокан, Даватчан, Ирбо, Токко, Усу, Камканда, Огиендо)
Малоротая паия <i>Salvelinus elgyticus</i>		3	3, БУ, III
Длиннопёрая паия Световидова <i>Salvethymus svetovidovi</i>		3	3, БУ, III
Обыкновенный сиг <i>Coregonus lavaretus</i> : волховская популяция = волховский сиг	1 (занесён как <i>C. l. baeri</i>)	2 (занесён как <i>C. l. baeri</i>)	1, И, II
свирская популяция			1, И, II
Баунтовский сиг <i>Coregonus baunti</i> (популяции многотычинкового сига озёр Большое и Малое Капылюши)		3 (занесён как <i>C. l. baunti</i>)	3, БУ, III
Муксун <i>Coregonus muksun</i> (популяции п-ова Ямал)			2, И, III
Европейская ряпушка <i>Coregonus albula</i> (популяция оз. Плещеево = переславская ряпушка)		2 (занесена как <i>C. albula pereslavicus</i>)	2, У, III
Карликовый валёк <i>Prosopium coulteri</i>		3	3, БУ, III
Нельма <i>Stenodus leucichthys</i> : белорыбица <i>S. l. leucichthys</i>		1 (только популяция бассейна р. Урал)	1, КР, I
нельма <i>S. l. nelma</i>		1 (популяции европейской части России)	2, У, II (популяции европейской части России, за исключением популяции бассейна р. Печора)
Белый байкальский хариус <i>Thymallus arcticus baicalensis</i> infrasubspecies <i>brevipinnis</i>	2		
Европейский хариус <i>Thymallus thymallus</i>		2 (популяции бассейнов верхней Волги и р. Урал)	2, У, III (популяции бассейна р. Урал)
Отряд Карпообразные — Cypriniformes			
Азово-черноморская шемая <i>Alburnus mento</i>		2 (занесена как <i>Chalcalburnus chalcoides mento</i>)	2, У, III (за исключением проходной формы бассейна р. Дон)

Таблица 3. Окончание

Вид, подвид, популяции	Год издания		
	1983	2001	2021
Русская быстрянка <i>Alburnoides bipunctatus rossicus</i>		2	
Обыкновенный усач <i>Barbus barbus</i> : популяции рек бассейна Балтийского моря популяции бассейна р. Днепр = дне- провский усач		1	2, У, III 1, И, II
Усач булат-маи <i>Luciobarbus capito</i>			2, У, II
Крымский короткоусый пескарь <i>Gobio tauricus</i>			2, КР, III
Колхидский горчак <i>Rhodeus colchicus</i>			1, И, III
Вырезуб <i>Rutilus frisii</i> : номинативный п/вид <i>R. f. frisii</i> кутум <i>R. f. kutum</i>		4 2 (исключён в 2004 г.)	2, У, II
Рыбец <i>Vimba vimba</i> (популяции бассейнов р. Кубань и рек Черноморского побережья Краснодарского края)			2, И, II
Чёрный амур <i>Mylopharyngodon piceus</i> (абори- генная популяция)	1	1	
Желтощёк <i>Elopichthys bambusa</i>		1	
Чёрный амурский лещ <i>Megalobrama terminalis</i>		1	
Мелкочешуйный желтопёр <i>Plagiognathops microlepis</i>		1	
Крымская щиповка <i>Cobitis taurica</i>			2, КР, III
Предкавказская щиповка <i>Sabanejewia caucasica</i>		3	
Отряд Сомообразные — Siluriformes			
Сом Солдатова <i>Silurus soldatovi</i>		2	
Отряд Окунеобразные — Perciformes			
Берш <i>Stizostedion volgensis</i> (бассейн р. Урал)		3	
Китайский окунь, ауха <i>Siniperca chuatsi</i>	1	2	
Отряд Скорпенообразные — Scorpaeniformes			
Обыкновенный подкаменщик <i>Cottus gobio</i>	2	2	
Отряд Угреобразные — Anguilliformes			
Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i> (бассейны Ба- ренцева, Белого, Чёрного и Азовского морей)			1, И, III
Отряд Трескообразные — Gadiformes			
Кильдинская треска <i>Gadus morhua kildinensis</i>		1	1, КР, II
Отряд Колюшкообразные — Gasterosteiformes			
Морской конёк <i>Hippocampus hippocampus</i>			2, У, III

Примечание. Номенклатурные названия таксонов приведены в соответствии с использованными в рассматриваемых Красных книгах. Категории статуса редкости видов: 0 — вероятно исчезнувшие, 1 — находящиеся под угрозой исчезновения, 2 — сокращающиеся в численности и/или распространении, 3 — редкие, 4 — неопределённые по статусу, 5 — восстанавливаемые и восстанавливающиеся. Категории статуса угрозы исчезновения видов: ИР — исчезнувшие в Российской Федерации, КР — находящиеся под критической угрозой исчезновения, И — исчезающие, У — уязвимые, БУ — находящиеся в состоянии близком к угрожаемому, НД — недостаточно данных. Категории степени и первоочёрдности принимаемых и планируемых к принятию природоохранных мер (приоритеты): I — требуется незамедлительное принятие комплексных мер, включая разработку и реализацию стратегии по сохранению и/или программы по восстановлению (реинтродукции) объекта и планов действий; II — необходима реализация одного или нескольких специальных мероприятий по сохранению объекта, III — достаточно общих мер, предусмотренных нормативными правовыми актами Российской Федерации в области охраны окружающей среды.

Считается, что в водах России обитает от семи до девяти видов миног (Богущкая, Насека, 2004; Рыбы ..., 2010; Парин и др., 2014). Включение трёх видов миног во второе издание Красной книги России было важным шагом в сохранении представителей этого недостаточно изученного класса. Отдельные популяции других видов миног вошли в красные книги ряда субъектов РФ. Анализ и обобщение этих данных поможет в дальнейшем выявить новых представителей этого класса для занесения в Красную книгу России. Из рыб во втором издании наиболее представлен отряд осетрообразных (Acipenseriformes) — восемь видов, исходя из их доли к общему числу в России (12 видов). Осетровые (Acipenseridae) являются наиболее уязвимой группой — шесть видов включены в категорию “находящиеся под угрозой исчезновения”, а атлантический осётр, вероятно, уже исчез. Только один вид — сибирский осётр *A. baerii* находился в категории с менее угрожаемым статусом “сокращающиеся в численности”. На самом деле осетровых во втором издании оказалось девять видов, так как в настоящее время установлено, что под названием “атлантический осётр” было два вида — балтийский *A. oxyrinchus* и европейский *A. sturio* осетры, о чём подробнее будет сказано ниже. Нужно учитывать, что пять видов осетровых занесены не полностью, а только подвидами или отдельными популяциями, остальные три — на уровне вида (табл. 3). Отряд сельдеобразных (Clupeiformes) вначале был представлен тремя таксонами, но затем для атлантической финты *Alosa fallax fallax* появились данные о том, что по естественным причинам она стала быстро восстанавливать численность, и в 2011 г. подвид был исключён из Красной книги России. Отряд лососеобразных (Salmoniformes) наиболее представлен по числу видов. В него вошли девять представителей семейства лососёвых (Salmonidae), четыре — семейства сиговых (Coregonidae) и один — семейства хариусовых (Thymallidae). У озёрного лосося (в следующем издании имеет название “атлантический лосось *Salmo salar* (пресноводная форма = озёрный лосось)”) на основании результатов эффективного искусственного воспроизводства в 2004 г. была исключена шуйская популяция бассейна Онежского озера. Из лососеобразных пять видов занесены отдельными подвидами, семь видов — отдельными популяциями и только три вида — полностью (табл. 3). Отряд карпообразных (Cypriniformes) представлен двумя семействами: карповыми (Cyprinidae) — восемь

видов и вьюновыми (Cobitidae) — один вид. Из карповых пять видов занесены полностью и три вида на уровне подвидов; из вьюновых предкавказская щиповка *Sabanejewia caucasica* занесена на уровне вида. Если проанализировать представителей данного отряда по категориям, то пять видов занесены в категорию “находящийся под угрозой исчезновения”, два — в категорию “сокращающиеся”, один — в категорию “редкие” и один в категорию “неопределённого статуса”. В 2004 г. из издания 2001 г. был исключён кутум *Rutilus frisii kutum*. Основанием для этого послужили данные о тенденции роста его численности благодаря большим масштабам искусственного воспроизводства. В настоящее время, несмотря на выпуски большого количества молоди этого подвида (в 2022 г. было выпущено 11 млн экз.), наблюдается снижение его численности. Если это снижение не получится остановить, то целесообразно рассмотреть вопрос о его занесении в Красную книгу Республики Дагестан, так как основные запасы этого подвида сосредоточены в дагестанских водах бассейна Каспийского моря. Из отряда окунеобразных (Perciformes) занесено два вида: берш *Stizostedion volgensis* на уровне популяции и ауха на уровне вида. В остальные три отряда — сомообразных (Siluriformes), скорпенообразных (Scorpaeniformes) и трескообразных (Gadiformes) — занесено по одному виду: сом Солдатова *Silurus soldatovi* и обыкновенный подкаменщик на уровне вида, кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis* на уровне подвида (табл. 3). В связи с изменением таксономии необходимо отметить, что в водах России обитает не подкаменщик обыкновенный, а подкаменщик русский *C. koshewnikowi* (Сиделева и др., 2015). Это нужно учитывать в новых изданиях красных книг субъектов РФ.

При переходе от второго к третьему изданию число видов не изменилось (табл. 1), но видовой состав рыб обновился на 25% (табл. 2). Исключение видов было проведено по разным причинам. Русская быстрянка *Alburnoides bipunctatus rossicus*, берш и подкаменщик относятся к широкоареальным видам, состояние которых в разных частях ареала различается и не везде угрожаемое. В таких случаях целесообразно занесение видов в красные книги тех субъектов РФ, которые считают это необходимым. Предкавказская щиповка была признана недостаточно изученной, чтобы считать её на федеральном уровне видом в угрожаемом состоянии. У атлантической финты по естественным причинам произошёл быстрый подъём численности. При согласовании

проекта Перечня с Министерством сельского хозяйства Российской Федерации (Минсельхоз России) по комплексу амурских рыб (желтощёк *Elopichthys bambusa*, чёрный амурский лещ *Megalobrama terminalis*, чёрный амур, мелкочешуйный желтопёр *Plagiognathops microlepis*, сом Солдатова, ауха) Федеральное агентство по рыболовству (Росрыболовство) представило данные о росте численности этих видов в связи с благоприятным гидрологическим режимом р. Амур в настоящий период, поэтому было принято решение об их исключении. На наш взгляд, в отношении мелкочешуйного желтопера и сома Солдатова это решение, скорее всего, было поспешным.

Занесение 11 новых видов было проведено, прежде всего, на основании неуклонного сокращения их численности. Это было основной причиной для популяций муксуна *C. muksun*, рыбца *Vimba vimba*, усача булат-маи *Luciobarbus capito*, колхидского горчача *Rhodeus colchicus*, крымского короткоусого пескаря *Gobio tauricus*, крымской щиповки *Cobitis taurica*, речного угря *Anguilla anguilla*, морского конька *Hippocampus hippocampus*. Изменения в таксономии также были причиной включения новых видов. Пересмотрена таксономия осетра, обитавшего в Балтийском море, а также ленка *Brachymystax lenok* и баунтовского сига *C. baunti*. Ранее считалось, что в бассейнах Балтийского и Чёрного морей обитает один вид осетров — *A. sturio*, который имел русское название “атлантический осётр”. Современные исследования показали, что в Балтийском море последние столетия обитает близкородственный вид — *A. oxyrinchus*, которого в настоящее время принято называть атлантическим (в третьем издании он назван балтийским) осетром, а *A. sturio* называют европейским осетром. Леннок ранее считался одним видом, представленным двумя формами: острорылой и тупорылой. В настоящее время каждая форма считается самостоятельным видом — соответственно *B. lenok* и *B. tumensis*. В издание 2001 г. ленок занесён как один вид и представлен только тупорылой формой (Алексеев, 2001). В издание 2021 г. ленок включён как два вида; острорылый ленок занесён впервые (табл. 2). Баунтовский сиг также считается сейчас самостоятельным видом (Пронин и др., 2011). В издание 2001 г. он был занесён как подвид обыкновенного сига, в издание 2021 г. — как самостоятельный вид (табл. 3).

Кроме рассмотренных выше, изменения также коснулись состава популяций ряда ранее

занесённых в издание видов (табл. 3). У украинской миноги *Eudontomyzon mariae* оставлены только популяции рек черноморского побережья Краснодарского края. В настоящее время среди специалистов нет единого мнения о видовой принадлежности этих популяций. Часть специалистов считает, что они относятся к турецкой миноге (*E. lanceolate*), другие — что это новый вид — минога Нины (*Lampetra ninae* = *Lethenteron ninae*). Независимо от систематической принадлежности эти популяции находятся в угрожаемом состоянии и требуют срочных мер охраны. Для сибирского осетра добавили почти все популяции, которые не были включены в предыдущее издание, за исключением сравнительно благополучных популяций бассейна р. Лена. У стерляди *A. ruthenus* исключили исчезнувшую аборигенную популяцию бассейна р. Кубань и добавили резко сократившуюся в численности популяцию бассейна р. Ангара. Из-за чрезмерной эксплуатации, как популярного объекта платного лицензионного лова, шуйская популяция атлантического лосося снова резко сократилась в численности и была опять занесена в третье издание. Теперь пресноводная форма атлантического лосося полностью находится в Красной книге России. Область распространения занесённых популяций обыкновенной (балтийской) кумжи *S. trutta trutta* сократили до бассейнов Ладожского и Онежского озёр. У черноморской кумжи *S. t. labrax* к проходной форме добавили озёрную и ручьевую формы п-ова Крым. У арктического гольца *S. alpinus* число включённых в издание популяций Забайкалья сократили до 10, оставив находящихся в наиболее угрожаемом состоянии; также была добавлена популяция оз. Большое Щучье на Полярном Урале. Это озеро очень популярно у туристов и, несмотря на то, что оно находится на особо охраняемой природной территории, тут происходит постоянный вылов гольца. Для обыкновенного тайменя *Hucho taimen* добавили ряд западносибирских популяций, а также популяции бассейнов р. Ангара, оз. Байкал и о-ва Сахалин. У сахалинского тайменя *Parahucho perryi* добавили популяции Приморского края, которые уже находились в региональной красной книге. Белорыбицу *Stenodus leucichthys leucichthys*, как подвид, теперь занесли полностью. У нельмы *S. l. nelma* на основании данных Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) исключена популяция бассейна р. Печора. У европейского хариуса на основании но-

вых данных по численности и распространению исключены популяции бассейна верхней Волги. У азово-черноморской шемаи *Alburnus mento* вследствие роста её численности, благодаря эффективному искусственному воспроизводству, исключена проходная форма бассейна р. Дон. У обыкновенного усача *Barbus barbus* добавлены популяции бассейна Балтийского моря, и теперь вид занесён полностью.

Системы категорий в изданиях Красной книги России и их сопоставление с категориями Красной книги и Красного списка МСОП

В томах Красной книги МСОП использовалась система оценки степени угрозы исчезновения объектов, состоящая из пяти категорий: E — находящиеся под угрозой исчезновения, V — сокращающиеся в численности, R — редкие, J — неопределённые, O — восстановленные. Данная система послужила основой для категорий в Красной книге СССР (1984а, 1984б) и трёх изданиях Красной книги России (1983, 2001, 2021). В наших красных книгах эту систему принято называть системой категорий статусов редкости. Прописные латинские буквы E, V, R, J, O, дублирующие названия категорий в Красном списке МСОП, у нас были заменены цифрами: в издании 1983 г. — римскими (I–V), в изданиях 2001 и 2021 гг. — арабскими (0–5). В издании 1983 г. к категории I (находящиеся под угрозой исчезновения) в том числе относили виды (подвиды), которые, возможно, уже исчезли. В изданиях 2001 и 2021 гг. из категории I была выделена категория 0 — вероятно исчезнувшие (таксоны, которые долго не встречаются, но убедительных исследований, чтобы подтвердить их исчезновение, не проводилось) и число категорий статусов редкости в этих изданиях равно шести. Категория “сокращающиеся в численности” (издания 1983 и 2001 гг.) в третьем издании названа “сокращающиеся в численности и/или распространении”. Кроме этого, категория V, “восстановленные” (издание 1983 г.), в последующих изданиях была заменена категорией “восстанавливаемые и восстанавливающиеся”, поскольку восстановленные виды уже не должны находиться в основном списке Красной книги России.

С 1991 г. эксперты МСОП стали разрабатывать новую систему категорий (Mace, Lande, 1991), которая впервые была применена в Красном списке МСОП в 1996 г. Предыдущая система категорий при определении степени угрозы исчезновения основывалась в основном

на субъективной оценке экспертов, что часто приводило к различным результатам. Новая система (окончательная версия 3.1 была принята в 2001 г.) основывалась на использовании количественных критериев, что позволяло более точно оценивать состояние видов (IUCN Red List ..., 2001, 2012). В интернете имеется перевод этой версии на русский язык (Категории и критерии ..., 2001). Отметим только, что главная группа “находящиеся в угрожаемом состоянии виды” (Threatened) включает три категории: “находящиеся в критическом состоянии” — Critically Endangered (CR), “находящиеся в опасном состоянии” — Endangered (EN) и “уязвимые” — Vulnerable (VU). Остальные категории не входят в эту группу. В Красном списке МСОП они являются дополнительной информацией, характеризующей состояние всех оценённых видов. Это категории: “исчезнувшие” — Extinct (EX), “исчезнувшие в дикой природе” — Extinct in the Wild (EW), “вызывающие наименьшие опасения” — Least Concern (LC), в которую на практике относят относительно благополучные виды, и промежуточная между VU и LC категория “находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому” — Near Threatened (NT), а также категория “недостаток данных” — Data Deficient (DD). Для национальных и региональных красных книг рекомендованы ещё две категории: “исчезнувшие в регионе” — Regionally Extinct (RE) и “определение статуса неприменимо” — Not Applicable (NA) (Guidelines ..., 2012). В категорию NA включают виды, которые изредка нерегулярно появляются в регионе (“блуждающие таксоны”), поэтому оценить степень угрозы их исчезновения в регионе не представляется возможным. Количественные критерии разработаны только для группы видов, находящихся в угрожаемом состоянии, но в Красные списки МСОП заносятся по категориям все виды, которые прошли оценку, в том числе и LC. Это позволяет МСОП вести контроль за количеством оценённых видов.

Поскольку вначале новая система категорий, в частности, количественные критерии, вызвала критическую реакцию у ряда отечественных специалистов (Кузьмин и др., 1998), её не использовали в издании Красной книги России 2001 г. Основным доводом было то, что одни и те же критерии не могут применяться для всех групп животных и растений (в руководстве же МСОП было сказано, что данная система количественных критериев подходит для всех организмов за исключением микроорганизмов). На самом

деле при более глубоком изучении система критериев оказалась гибкой и вполне могла быть использована для оценки угрозы исчезновения широкого круга организмов (Ильяшенко и др., 2018; Ушаков, 2019). Поэтому было решено использовать в третьем издании как прежнюю, так и новую системы категорий. Первую, как уже говорилось выше, назвали категориями статусов редкости, вторую — категориями статусов угрозы исчезновения. Но юристы Минприроды России ввели определённые ограничения. По их заключению, утверждаемый Минприроды России Перечень, являясь официальным государственным документом, должен содержать только российскую символику, поэтому русские переводы названий категорий МСОП допускаются, а аббревиатура латинскими буквами нет. Компромиссным решением стала замена в Перечне латинских букв в аббревиатурах прописными русскими буквами, а количественные критерии в Перечне решено не указывать. Аббревиатуры RE, CR, EN, VU, NT, LC, DD были заменены соответственно на ИР (исчезнувшие в России), КР (находящиеся под критической угрозой исчезновения), И (исчезающие), У (уязвимые), БУ (находящиеся в состоянии близком к угрожаемому), НО (вызывающие наименьшие опасения), НД (недостаточно данных) (Порядок ..., 2016²; Приказ ..., 2020³).

Тем не менее, в тексте очерков в рубрике “Категория и статус” дополнительно допускается применение категорий МСОП с критериями в истинном виде, поэтому данная рубрика в третьем издании имеет довольно сложный вид: категория статуса редкости + российская категория статуса угрозы исчезновения + в скобках соответствующая ей категория угрозы исчезновения МСОП с критериями, по которым она была определена + категория с критериями этого вида в Красном списке МСОП, если он был там оценён + категория природоохранного статуса (приоритета природоохранных мер).

Кроме категорий статусов редкости и угрозы исчезновения в третье издание была добавлена ещё одна группа категорий — категории степени

и первоочерёдности принимаемых и планируемых к принятию природоохранных мер (I, II и III приоритеты природоохранных мер). Их необходимость обусловлена тем, что для разных таксонов с одной и той же категорией редкости или угрозы исчезновения требуется разная степень и срочность принятия специальных мер охраны. Кроме этого, учитываются и реальные возможности осуществления охранных мер (ГОСТ Р 59783-2021⁴). Для таксонов I приоритета требуется незамедлительное принятие комплексных мер, включая разработку и реализацию стратегии по сохранению и/или программы по восстановлению (реинтродукции) с планами действий; для таксонов II приоритета необходима реализация одного или нескольких специальных мероприятий для их сохранения; для таксонов III приоритета достаточно общих мер, предусмотренных нормативными и правовыми актами Российской Федерации для сохранения объектов животного и растительного мира, занесённых в Красную книгу России (Приказ ..., 2020³). У миног всем видам присвоен III приоритет. У рыб I приоритет присвоен восьми таксонам (табл. 3). Это означает, что для всех них должны быть подготовлены и утверждены Минприроды России стратегии сохранения или программы восстановления (реинтродукции). Пока подготовлен только проект программы восстановления эйзенамской форели *S. t. eizenami*. Приоритеты II и III оставшимся таксонам рыб присвоены в соотношении соответственно 26 : 19.

Некоторые проблемные вопросы ведения Красной книги России

Название рубрики “Категория и статус”, на наш взгляд, спорно. Во-первых, в третьем издании в ней представлено несколько категорий и статусов, поэтому больше подходит её название во множественном числе. Во-вторых, в публикациях МСОП (IUCN Red List ..., 2001, 2012) считается, что в понятие “категория” входят аббревиатура (в МСОП — буквы, в России — цифра и буквы) и название категории. Получается, что во втором и третьем изданиях разделяются понятия “категория” и “статус”:

² Порядок ведения Красной книги Российской Федерации. Приложение к приказу Минприроды России от 23.05.2016 г. № 306. С изменениями по состоянию на 05.07.2021 г. (<https://docs.cntd.ru/document/420359269?marker=6560IO>. Version 05/2024).

³ Приказ Минприроды России от 24.03.2020 г. № 162 “Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесённых в Красную книгу Российской Федерации” (<https://docs.cntd.ru/document/564578614>. Version 05/2024).

⁴ ГОСТ Р 59783-2021 “Охрана окружающей среды. Биологическое разнообразие. Критерии оценки редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов”. Утверждён и введён в действие Приказом Федерального агентства по техническому регулированию и метрологии от 21.10.2021 г. № 1236-ст (<https://docs.cntd.ru/document/1200181382>. Version 05/2024).

под категорией подразумевается только цифра, а под статусом — название. Нужно принимать во внимание, что в утверждённом Минприроды России “Порядке ведения Красной книги Российской Федерации” (Порядок ..., 2016²) используется выражение “категория статуса”, т.е. категория входит в понятие “статус”. Вероятно, более правильным было бы название рубрики “Категории статусов”.

Рассмотрим, насколько могут соответствовать категории статусов редкости категориям статусов угрозы исчезновения. Сразу можно сказать, что в своей основе они соответствуют друг другу, но не полностью. Категория 1 (находящиеся под угрозой исчезновения) полностью включает в себя всю категорию КР (CR) (находящиеся под критической угрозой исчезновения) и основную часть категории И (EN) (исчезающие). Категория 2 (сокращающиеся в численности и/или распространении) включает небольшую часть категории И (EN) и основную часть категории У (VU) (уязвимые). Категория 3 (редкие), включает оставшуюся часть категории У (VU) и часть категории БУ (NT) (находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому). Категория 4 (неопределённые по статусу) включает основную часть категории НД (DD) (недостаточно данных). Категория 5 (восстанавливаемые и восстанавливающиеся) соответствует части категории НО (LC) (вызывающие наименьшие опасения). Категория 0 (вероятно исчезнувшие) формально не имеет соответствия в категориях МСОП, поскольку только предполагает вероятность исчезновения видов (а не точно установленное), но на практике, особенно в наших региональных книгах, её часто считают синонимом ИР (RE) (регионально исчезнувшие). Неполное соответствие категорий затрудняет их точное сопоставление и может вызывать вопросы, когда одна и та же категория статусов редкости в одном очерке соответствует одной категории статусов угрозы исчезновения, а в другом очерке — другой. Возникает вопрос: так ли необходима устаревшая система категорий статусов редкости? Мы предполагаем, что в следующих изданиях целесообразно использовать одну более прогрессивную систему категорий статусов угрозы исчезновения. Есть и другое предложение, представляющее интерес, — объединить обе системы в одну (Ушаков, 2019).

Во втором издании кроме основного официального Перечня, ещё было три Приложения: 1) Аннотированный перечень таксонов и по-

пуляций животных, исключённых из Красной книги Российской Федерации (утверждался Государственным комитетом РФ по охране окружающей среды одновременно с основным Перечнем); 2) Аннотированный перечень таксонов и популяций мировой фауны, исчезнувших в Российской Федерации; 3) Аннотированный перечень таксонов и популяций животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде. В третьем издании эти приложения были упразднены, хотя содержали много полезной дополнительной информации. Благодаря Приложению 1, можно было быстро узнать, какие именно таксоны были исключены и по каким причинам; благодаря Приложению 2, мы помним о таксонах, окончательно исчезнувших, в противном случае они могут полностью исчезнуть из нашей памяти; в Приложение 3 попали таксоны, состояние которых по разным причинам вызывает тревогу и многие из которых в будущем могут попасть в основной Перечень. В отношении рыб это приложение играло важную дополнительную роль. По законодательству проект Перечня перед его окончательным утверждением должен согласовываться с рядом министерств и ведомств, в частности по рыбам и другим видам водных биологических ресурсов (ВБР) — с Росрыболовством, входящим в Минсельхоз России. Занесение ВБР в Красную книгу России означает переход ряда видов из-под контроля Минсельхоза России (на практике из-под контроля Росрыболовства) под контроль Минприроды России. При согласовании выявляются спорные виды, некоторых из которых приходится исключать из проекта Перечня. В этом случае их включали в Приложение 3, и они не выпадали из поля зрения экологов. Кроме этого, ряд видов рыб попали в Приложение 3 как возможные кандидаты в следующее издание Красной книги России, по которым необходимо собрать дополнительные данные. Данное приложение, играя рекомендательную роль, не имеет юридической силы, поэтому виды, включаемые в него, не требуют согласования с Росрыболовством и отражают мнение экологов во всей полноте. С решением Минприроды России упразднить все эти Приложения трудно согласиться.

Дискуссионный вопрос — насколько полно в Красную книгу России следует заносить отдельные находящиеся в угрожаемом состоянии популяции. Генетическое разнообразие каждого вида обусловлено совокупностью генофондов входящих в его состав популяций.

Поэтому в идеале следует сохранять все находящиеся под угрозой исчезновения популяции. Но в федеральной красной книге всех их невозможно зарегистрировать. Более доступна эта задача для красных книг субъектов РФ. В то же время практика показала, что отдельные находящиеся в угрожаемом состоянии популяции или группы популяций, например, особо ценных или эндемичных видов, целесообразно заносить в Красную книгу России, особенно в тех случаях, когда состав всего вида не удаётся согласовать с Росрыболовством, или когда популяция обитает в пределах нескольких субъектов РФ и для её сохранения нужны согласованные действия. Вопрос в том, чтобы правильно выбрать заслуживающие этого популяции, выделив их среди тех, которых достаточно занести только в красные книги субъектов РФ.

Другим до конца не разрешённым вопросом является проблема искусственного воспроизводства видов рыб, занесённых в Красную книгу России. Исторически этим занималось Главное бассейновое управление по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов (Главрыбвод — одно из важных подразделений Росрыболовства), которое имеет сеть государственных рыболовных заводов. Главной задачей этих заводов является искусственное разведение ценных с хозяйственной точки зрения рыб для пополнения их запасов в водоёмах. Виды, занесённые в Красную книгу России, полностью переходят в ведение (управление) Минприроды России, которое не имеет своих рыболовных заводов, но несёт ответственность за сохранение “своих” видов. По традиции Главрыбвод продолжает искусственное разведение “краснокнижных” видов, но не решён вопрос о финансировании этих работ. Дополнительно к этому филиалы Главрыбвода на местах должны получать в Федеральной службе по надзору в сфере природопользования (Росприроднадзор — ведомство Минприроды) специальные разрешения на содержание маточных стад, на отлов производителей в природе для пополнения (обновления) маточных стад, а также разрешения на выпуск выращенной молоди в природные водные объекты. Без бюрократических осложнений здесь не обходится. Случается, что чиновники Росприроднадзора по нескольку раз “заворачивают” пакеты документов, поданных для получения разрешений. Задержка по времени оборачивается для рыбзаводов большими издержками. Наглядным примером отсутствия межведомственного взаимопонимания является

судьба программы восстановления балтийского осетра, разработанной под руководством ВНИРО наиболее компетентными специалистами страны по осетровым. Эту программу одобрило руководство Росрыболовства и выделило финансы. Комиссия Росприроднадзора два раза отклоняла заявку ВНИРО на отлов особей осетра для осуществления этой программы, вероятно, не сумев в ней разобраться. В результате программа не была реализована. На наш взгляд, вышеизложенное подталкивает Главрыбвод и Росрыболовство избавляться от воспроизводства “краснокнижных” видов рыб, что в ряде случаев может негативно сказаться на их сохранении, поскольку некоторые виды в настоящее время полностью лишены возможности естественного нереста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ведение красных книг подразумевает не только периодическое их издание (не реже одного раза в 10 лет), но и позволяет при необходимости заносить новые виды или исключать отдельные, включённые ранее, а также совершенствовать порядок ведения и структуру самих книг. Наибольший опыт ведения Красной книги, а затем Красного списка, накоплен в Международном союзе охраны природы. Этот опыт был использован при создании и ведении отечественных красных книг. Система категорий, применявшаяся МСОП до 1996 г., была положена в основу отечественной системы категорий статусов редкости, которая представлена во всех трёх изданиях Красной книги России. С 1996 г. МСОП использовал новую более прогрессивную систему категорий с применением количественных критериев, которая в издании Красной книги России 2021 г. также была положена в основу второй российской системы категорий — статусов угрозы исчезновения. В отличие от списков МСОП наши красные книги, точнее утверждённые Перечни, являются официальными документами, и действия по сохранению занесённых таксонов и популяций обязаны выполнять исполнительные органы.

В России было три издания Красной книги (Том “Животные”). Изменения в рассматриваемых разделах наблюдали в каждом издании. Первое издание в 1983 г. включало всего девять таксонов рыб, что, конечно, не отражало реальной ситуации с находящимися в угрожаемом состоянии видами. Выход второго издания в 2001 г. пришёлся на трудный переходный пе-

риод в нашей стране. Тем не менее, издание было осуществлено и по сравнению с первым в нём были представлены миноги (три вида), а также 39 видов рыб. Положительным моментом во втором издании было появление Приложений. Приложения 2 и 3 не имели юридической силы, но содержали много полезной дополнительной информации, а в Приложении 3, в частности, были представлены таксоны, которые не удалось согласовать с Росрыболовством, но которые по критериям МСОП попадали в категории с угрожаемым статусом. Поэтому, находясь в этом Приложении, они не выпадали из поля зрения экологов. В третьем издании, вышедшем в 2021 г., список занесённых таксонов количественно не изменился, но обновился. Также добавились две новые системы категорий: категории угрозы исчезновения и категории приоритетов природоохранных мер, что явилось важным шагом в направлении совершенствования оценки состояния таксонов и их охраны. К сожалению, Приложения, которые были во втором издании, в третьем упразднены.

Предполагается, что следующее издание должно быть подготовлено в 2030 г. или в ближайшие последующие годы. Вероятно, в нём отпадёт необходимость системы категорий статусов редкости, и её полностью заменят более совершенная система категорий статусов угрозы исчезновения с набором количественных критериев и категории приоритетов природоохранных мер. Представляется целесообразным следующий вариант подготовки нового Перечня. Используя систему количественных критериев, провести оценку степени угрозы исчезновения всех видов рыб и миног, встречающихся в пресных водах России, а также в Каспийском и Азовском морях, выявить находящиеся в угрожаемом состоянии виды, присвоить им категории статусов угрозы исчезновения и приоритетов природоохранных мер и включить в проект нового Перечня. Восстановить Приложения к Красной книге России, как это было во втором издании, и те виды из проекта Перечня, которые не удастся согласовать с Росрыболовством, включить в Приложение 3 наряду с некоторыми другими находящимися в угрожаемом состоянии таксонами, которые по разным причинам не попали в основной список. Также следует откорректировать название рубрики “Категория и статус” на более правильное — “Категории статусов”. Межведомственная проблема искусственного воспроизводства ряда видов рыб, занесённых в Красную книгу России, на наш

взгляд, должна решаться на правительственном уровне через централизованное финансирование за счёт компенсационных средств.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны А.О. Касумяну (МГУ) за ценные советы при подготовке данной статьи, П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) и рецензентам за полезные замечания и предложения по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджетов ИПЭЭ РАН и ВНИИ Экология. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Авторы заявляют, что настоящая работа носит обзорный характер и не была связана с непосредственным выполнением исследований рыб или других животных, поэтому не требует получения разрешения комиссии по биоэтике.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2001. Ленок *Brachymystax lenok* (бассейн р. Оби) // Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: АСТ: Астрель. С. 281–282.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Ильяшенко В.Ю., Шаталкин А.И., Кузнецов А.В. и др. 2018. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения животные России. Материалы к Красной книге Российской Федерации. М.: Т-во науч. изд. КМК, 69 с.
- Категории и критерии Красного списка МСОП. 2001. Версия 3.1. (<https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-2001-001-Ru.pdf>. Version 05/2024).
- Красная книга Республики Бурятия. 2005. Редкие и исчезающие виды животных. Улан-Удэ: Информполис, 328 с.
- Красная книга Республики Бурятия. 2013. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды жи-

- вотных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 688 с.
- Красная книга Республики Бурятия. Животные. 2023. Белгород: Константа, 300 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). 2001. М.: АСТ: Астрель, 862 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2021. М.: Изд-во ВНИИ Экология, 1128 с.
- Красная книга РСФСР (Животные). 1983. М.: Рос-сельхозиздат, 454 с.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 1978. М.: Лес. пром-сть, 460 с.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 1. 1984а. М.: Лесн. пром-сть, 392 с.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. 1984б. М.: Лес. пром-сть, 480 с.
- Кузьмин С.Л., Павлов Д.С., Степанян Л.С. и др. 1998. Состояние и перспективы развития Красной книги животных Международного союза охраны природы // Зоол. журн. Т. 77. № 10. С. 1093–1102.
- Павлов Д.С., Решетников Ю.С., Шатуновский М.И., Шилин Н.И. 1985. Редкие и исчезающие виды рыб и принципы их включения в “Красную книгу” // Вопр. ихтиологии. Т. 25. № 1. С. 16–25.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Алексеев С.С. 1994. Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Высш. шк., 334 с.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пронин Н.М., Матвеев А.Н., Самусенок В.П. и др. 2011. Новые знания о биологических и паразитологических особенностях баунтовского сига *Coregonus baunti* (Mukhomedjarov, 1948) // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 4. № 4. С. 30–38.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Сиделева В.Г., Природина В.П., Решетников Ю.С., Жидков З.В. 2015. Переописание *Cottus koshewnikowi* (Cottidae) и его морфологическая изменчивость в притоках верхней Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 32–42.
<https://doi.org/10.7868/S004287521501021X>
- Соколов Л.И., Шилин Н.И. 1989. О проекте списка круглоротых и рыб во второе издание Красной книги РСФСР // Аннотированные списки животных для Красной книги. Рекомендации. М.: Изд-во ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 77–92.
- Ушаков М.В. 2019. О необходимости пересмотра категорий, используемых в Красной книге Российской Федерации и Красных книгах ее субъектов // Успехи соврем. биологии. Т. 139. № 4. С. 391–401.
<https://doi.org/10.1134/S0042132419040094>
- Шилин Н.И. 1985. О необходимости включения ряда форм круглоротых и рыб в Красную книгу СССР // Экологические особенности охраны животного мира. М.: Изд-во ВНИИприроды. С. 35–44.
- Guidelines for application of IUCN Red List criteria at regional and national levels. 2012. Version 4.0. Gland; Cambridge: IUCN, iii + 41 p.
- IUCN Red List categories and criteria. 2001. Version 3.1. Gland; Cambridge: IUCN, ii + 30 p.
- IUCN Red List categories and criteria. 2012. Version 3.1. Gland; Cambridge: IUCN, iv + 32 p.
- Mace G.M., Lande R. 1991. Assessing extinction threats; toward a reevaluation of IUCN threatened species categories // Conserv. Biol. V. 5. № 2. P. 148–157.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00119.x>
- Miller R.R. 1969. Freshwater fishes. Red Data Book. V. 4. Pisces. Morges: IUCN, n. p.
- Miller R.R. 1977. Red Data Book. V. 4. Pisces. Morges: IUCN, n. p.

LAMPREYS (PETROMYZONTI) AND RAY-FINNED FISHES (ACTINOPTERYGII) IN THE EDITIONS OF THE RED DATA BOOK OF RUSSIA OF 1983–2021

D. S. Pavlov¹ and N. I. Shilin^{2, *}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

²*All-Russian Research Institute for Environmental Protection, Moscow, Russia*

**E-mail: nshilin50@mail.ru*

The sections on lampreys and fishes in three editions of the Red Data Book of Russia (1983, 2001, and 2021) have been analyzed. Changes in species composition and the reasons that caused them are considered. The history of the formation of categories of rarity and endangerment statuses in the Russian Red Data Books and their close connection with the Red Data Book and the International Union for Conservation of Nature Red List is shown. The need for categories of conservation status (I, II, and III priorities of conservation measures) is considered. Changes in approaches to listing species in different editions are analyzed. A number of problematic issues in maintaining the Red Data Book of Russia are noted. Proposals are put forward for the formation of a list of lamprey and fish taxa to be listed in the next edition of the Red Data Book of Russian Federation and the selection of status categories for them.

Keywords: Red Data Book of Russia, lampreys, Petromyzonti, ray-finned fish, Actinopterygii, threatened species, species conservation, status categories.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.331.7:591.9

**О НАХОДКЕ НОВОГО ДЛЯ ФАУНЫ РОССИИ ВИДА
СТИХЕЕВЫХ РЫБ (STICHAEIDAE) — ПАВЛИНЬЕЙ МОХОГОЛОВОЙ
СОБАЧКИ *CHIROLOPHIS NUGATOR* — В ПРИЛИВНО-ОТЛИВНОЙ ЗОНЕ
ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА)**

© 2025 г. А. М. Токранов^{1,*}, М. С. Вакуров²

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

²Национальный парк “Командорские острова”, с. Никольское, Алеутский район,
Камчатский край, Россия

*E-mail: tok_50@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2024 г.

После доработки 20.06.2024 г.

Принята к публикации 21.06.2024 г.

Приведены сведения о первой находке в приливно-отливной зоне о-ва Беринга (Командорские о-ва) нового для фауны России вида стихеевых рыб (Stichaeidae) — павлиньей мохоголовой собачки *Chirolophus nugator* (Jordan et Williams, 1895). Её особь общей длиной 47 мм, скорее всего, была занесена сюда на стадии пелагической личинки с близлежащих Алеутских о-вов идущим на запад Алеутским течением.

Ключевые слова: стихеевые, павлинья мохоголовая собачка *Chirolophus nugator*, приливно-отливная зона, остров Беринга, Командорские острова.

DOI: 10.31857/S0042875225020114, EDN: CWGUPU

Павлинья мохоголовая собачка *Chirolophus nugator* (Jordan et Williams, 1895) — представитель подсемейства Chirolophinae семейства стихеевых (Stichaeidae), впервые описанный Джорданом и Уильямсом в сводке Джордана и Старкса (Jordan, Starks, 1895) по 5 экз., два из которых пойманы в прибрежных водах тихоокеанского побережья Северной Америки вблизи г. Ситл, а ещё три — в скалистых лужах в районе Чаннел Рокс Южной Калифорнии. Согласно имеющимся в настоящее время литературным данным (Hubbard, Reeder 1965; Quast, 1968; Miller, Lea, 1972; Hart, 1973; Mecklenburg et al., 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Love et al., 2005; Парин и др., 2014), этот вид стихеевых рыб, максимальная длина особей которого достигает 146 мм, распространён в прибрежных водах северо-восточной части Тихого океана от Алеутских о-вов до Южной Калифорнии. Хотя в одной из последних отечественных сводок по рыбам морей России (Парин и др., 2014) имеется указа-

ние на то, что он может быть найден в прибрежье Командорских о-вов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

12.04.2024 г. при обследовании обнажившегося во время большого отлива (высота воды +0.2 м) участка литорали вблизи м. Входной риф, который расположен недалеко от с. Никольское на северо-западной стороне о-ва Беринга (Командорские о-ва), в приливно-отливной луже (координаты 55°11'24" с.ш., 165°59'30" в.д.), находящейся в ~43 м выше границы максимального отлива, один из авторов данного сообщения обнаружил и поймал руками экземпляр неизвестного ранее у Командорских о-вов вида стихеевых рыб. Особь при идентификации оказалась павлиньей мохоголовой собачкой — впервые обнаруженным в российских водах типичным представителем сублиторальной ихтиофауны вод у Алеутских о-вов (рис. 1). Выловленный

экземпляр в настоящее время находится на хранении в коллекционном фонде Национального парка “Командорские острова” в с. Никольское на о-ве Беринга.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Глубина расположенной на базальтовой плите и ограниченной по краям крупными валунами диаметром ~80 см лужи, в которой выловили павлинью мохоголовую собачку, не превышала 14.5 см. Температура воды в ней в момент поимки составляла 2.2°C. За исключением покрывающих дно и валуны кораллиновых водорослей (Corallinaceae), какая-либо другая водная растительность в луже отсутствовала. Помимо выловленного экземпляра в ней находились крупные колонии брюхоногого моллюска *Littorina sitkana*, особи равноногих раков *Idotea aleutica* и раки-отшельники *Pagurus* sp.

Общая длина (TL) пойманного экземпляра павлиньей мохоголовой собачки составила 47 мм. Поскольку это первый случай поимки в российских водах перешедшей к донному образу жизни особи данного вида, ниже приводим некоторые её диагностические признаки. Число лучей в спинном (LVII), анальном (I 42), грудных (12) и брюшных (I 4) плавниках и жаберных тычинок (7) на первой жаберной дуге почти соответствует их значениям у представителей вида из Северо-Восточной Пацифики (Mecklenburg et al., 2002). Жаберные мембраны соединены вместе и не прикреплены к межжаберному промежутку. Зубы на челюстях расположены в виде двух плотно сомкнутых рядов с единым режущим краем. На спинном плавнике хорошо заметны столь характерные для этого вида 12 тёмных глазчатых пятен, а на верхней части головы и рыле — многочисленные кожные выросты, небольшое количество которых имеется

и на верхней части щёк (рис. 1). В связи с этим использованное в аннотированном каталоге “Рыбы морей России” (Парин и др., 2014) русскоязычное название этого вида — банальная мохоголовая собачка, на наш взгляд, выглядит явно неудачным, поскольку данная собачка повсеместно в Северо-Восточной Пацифике немногочисленна (Mecklenburg et al., 2002) и отличается довольно яркой окраской. Принимая во внимание характерные глазчатые пятна на спинном плавнике этого вида, чем-то напоминающие таковые на хвостах самцов павлинов (*Pavo* sp.), а также то, что его видовое название с латинского языка переводится как щёголь, с учётом рекомендации одного из рецензентов предлагаем дать ему русскоязычное название — павлинья мохоголовая собачка.

Согласно имеющимся в литературе данным, взрослые особи павлиньей мохоголовой собачки, как и представители других видов подсемейства *Chirolophinae*, не являются хорошими пловцами, поэтому им не свойственны значительные горизонтальные перемещения. Обычно они ведут типично донный, малоподвижный образ жизни в батиметрическом диапазоне от приливо-отливной зоны до глубины 80 м (но чаще всего встречаются на глубинах < 20 м), скрываясь под камнями, в расщелинах скал и в пустых раковинах моллюсков (Mecklenburg et al., 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Love et al., 2005). В связи с этим очень маловероятно, что перешедшие к донному образу жизни особи этого вида могут совершать миграции через разделяющий Командорские и Алеутские о-ва пролив Ближний, ширина которого составляет 363 км, а средняя глубина 650 м (Зонн и др., 2012). Поскольку павлинья мохоголовая собачка, как и другие представители стихеевых рыб, в своём развитии проходит пелагическую



Рис. 1. Павлинья мохоголовая собачка *Chirolophis nugator* TL 47 мм, пойманная 12.04.2024 г. в приливо-отливной зоне о-ва Беринга (Командорские о-ва) (фото М.С. Вакурова).



Рис. 2. Направление (←) возможного переноса пелагических личинок павлиньей мохоголовой собачки *Chirolophis nugator* Алеутским течением в западном направлении из района Ближних или Крысьих о-вов Алеутского архипелага к побережью о-ва Беринга: (●) — место поимки особи этого вида.

стадию (Matarese et al., 1989), более вероятно предположить перенос её личинок в прибрежье Командорских о-вов от близлежащих групп Алеутских о-вов — Ближних или Крысьих (поимки этого вида здесь известны в прибрежной зоне островов соответственно Агатту и Амчитка) — водами идущего вдоль них от американского побережья в западном направлении Алеутского течения (рис. 2). Именно последний вариант некоторые исследователи (Кодолов и др., 1991; Дудник и др., 1998; Орлов, 2000; Токранов, Орлов, 2015) рассматривают в качестве основного пути проникновения представителей американской ихтиофауны на ранних этапах развития (в виде икры, пелагических личинок и сеголеток) к азиатскому побережью. Это подтверждают, в том числе, участвовавшие случаи появления с конца 1990-х гг. в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов такого типичного представителя ванкуверо-орегонского комплекса камбал, как длиннопёрый малорот *Glyptocephalus zachirus* (Токранов, Винников, 2000; Orlov et al., 2002; Orlov, 2004). Однако не исключено, что павлинья мохоголовая собачка в водах Командорских о-вов является аборигенным, но редким, обитающим у западной границы своего ареала представителем прибрежной ихтиофауны, который в связи со скрытым образом жизни и довольно слабой степенью изученности рыб сублиторали этих островов оставался здесь до настоящего времени не известным.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджетов Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН и Национального парка «Командорские острова». Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данное исследование одобрено Комиссией по биоэтике Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН, на заседании которой было подтверждено соблюдение авторами всех международных, национальных и/или институциональных принципов использования животных (протокол № 02 от 30.05.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дудник Ю.И., Кодолов Л.С., Полотов В.И. 1998. К вопросу о распространении и воспроизводстве угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* у Курильских островов и Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 16–21.
- Зонн И.С., Костяной А.Г., Куманцов М.И. 2012. Берингово море. Энциклопедия. М.: Междунар. отношения, 264 с.

Кодолов Л.С., Куликов М.Ю., Сюсина Т.И. 1991. Особенности распространения и распределения рыб материкового склона и подводных поднятий северной Пацифики // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 21–38.

Орлов А.М. 2000. Представители оregonской ихтиофауны у азиатских берегов // 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. 187–214.

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

Токранов А.М., Винников А.В. 2000. О находке длиннопёрого малоротца *Glyptocephalus zachirus* (Pleuronectidae) в водах Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 397–398.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2015. Теплолюбивые и восточнотихоокеанские мигранты в ихтиофауне тихоокеанских вод северных Курильских островов и Камчатки в XX–XXI веках // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 50–70.

Hart J.L. 1973. Pacific fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. № 180. 740 p.

Hubbard J.D., Reeder W.C. 1965. New locality records for Alaskan fishes // Copeia. V. 1965. № 4. P. 506–508. <https://doi.org/10.2307/1441000>

Jordan D.S., Starks E.S. 1895. Fishes of Puget Sound // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 2. V. 5. P. 785–855. Pls. 76–104. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14765>

Love M.S., Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2005. Resource inventory of marine and estuarine fishes of the West Coast and Alaska: a checklist of North Pacific and Arctic Ocean species from Baja California to the Alaska — Yukon border. Seattle: US Dept. Interior, US Geol. Survey, Biol. Res. Division, 276 p.

<https://doi.org/10.3133/70179564>

Matarese A.C., Kendall A.W. Jr., Blood D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes // US Dept. Comm. NOAA Tech. Rept. NMFS. № 80. 652 p.

Mecklenburg C.W., Sheiko B.A. 2004. Family Stichaeidae Gill 1864 — pricklebacks // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fishes. № 35. 36 p.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, MD: Am. Fish. Soc., XXXVII + 1037 p. + 40 Pl.

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

Orlov A.M. 2004. Migrations of various fish species between Asian and American waters in the North Pacific Ocean // Aqua J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 8. № 3. P. 109–124.

Orlov A.M., Tokranov A.M., Biryukov I.A. 2002. New records of rex sole *Glyptocephalus zachirus* Lockington, 1879 (Teleostei: Pleuronectidae) from the north-western Pacific // Ibid. V. 5. № 3. P. 89–98.

Quast J.C. 1968. New records of thirteen cottoid and blennioid fishes for southeastern Alaska // Pac. Sci. V. 22. № 4. P. 482–487.

ON THE FINDING OF A NEW PRICKLEBACK SPECIES FOR THE FAUNA OF RUSSIA, THE MOSSHEAD WARBONNET *CHIROLOPHIS NUGATOR* (STICHAETIDAE), IN THE INTERTIDAL ZONE OF BERING ISLAND (COMMANDER ISLANDS)

A. M. Tokranov^{1,*} and M. S. Vakurov²

¹Kamchatka Branch, Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

²Nature and Biosphere Reserve Commander Islands, Nikolskoye, Aleutian District, Kamchatka Krai, Russia

*E-mail: tok_50@mail.ru

The article presents data on the first discovery of a new species of pricklebacks (Stichaeidae) for the fauna of Russia in the intertidal zone of Bering Island (Commander Islands), the mosshead warbonnet *Chirolophis nugator* (Jordan et Williams, 1895). Its specimen, with a total length of 47 mm, was most likely brought to the waters off Bering Island at the pelagic larval stage from the nearby Aleutian Islands by the westward-flowing Aleutian Current.

Keywords: pricklebacks, Stichaeidae, mosshead warbonnet *Chirolophis nugator*, intertidal zone, Bering Island, Commander Islands.

Дата выхода в свет	Тираж	Формат 60 × 88% Зак.	Усл. печ. л. Цена свободная	Уч.-изд. л.
Учредители: Российская академия наук, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ №ФС77-80520 от 23 марта 2021 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)				

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель: ФГБУ «Издательство «Наука»: 121099, г. Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1.
Отпечатано в ФГБУ «Издательство «Наука»: 121099, г. Москва, Шубинский пер., д. 6, стр. 1.



Журналы РАН, выходящие в свет на русском языке

- Автоматика и телемеханика
 Агрохимия
 Азия и Африка сегодня
 Акустический журнал
 Астрономический вестник. Исследования Солнечной системы
 Астрономический журнал
 Биологические мембраны
 Биология внутренних вод
 Биология моря
 Биоорганическая химия
 Биофизика
 Биохимия
 Ботанический журнал
 Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук
 Вестник древней истории
 Вестник Российской академии наук
 Вестник российской сельскохозяйственной науки
 Водные ресурсы
 Вопросы истории естествознания и техники
 Вопросы ихтиологии
 Вопросы языкознания
 Вулканология и сейсмология
 Высокомолекулярные соединения. Серия А
 Высокомолекулярные соединения. Серия Б
 Высокомолекулярные соединения. Серия С
 Генетика
 Геология рудных месторождений
 Геомагнетизм и аэрономия
 Геоморфология и палеогеография
 Геотектоника
 Геохимия
 Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология
 Государство и право
 Дефектоскопия
 Дифференциальные уравнения
 Доклады Российской академии наук. Математика, информатика, процессы управления
 Доклады Российской академии наук. Науки о жизни
 Доклады Российской академии наук. Науки о Земле
 Доклады Российской академии наук. Физика, технические науки
 Доклады Российской академии наук. Химия, науки о материалах
 Журнал аналитической химии
 Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова
 Журнал вычислительной математики и математической физики
 Журнал неорганической химии
 Журнал общей биологии
 Журнал общей химии
 Журнал органической химии
 Журнал прикладной химии
 Журнал физической химии
 Журнал эволюционной биохимии и физиологии
 Журнал экспериментальной и теоретической физики
 Записки Российского минералогического общества
 Зоологический журнал
 Известия Российской академии наук. Механика жидкости и газа
 Известия Российской академии наук. Механика твердого тела
 Известия Российской академии наук. Серия биологическая
 Известия Российской академии наук. Серия географическая
 Известия Российской академии наук. Серия литературы и языка
 Известия Российской академии наук. Серия физическая
 Известия Российской академии наук. Теория и системы управления
 Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана
 Известия Российской академии наук. Энергетика
 Известия Русского географического общества
 Исследование Земли из космоса
 Кинетика и катализ
 Коллоидный журнал
 Координационная химия
 Космические исследования
 Кристаллография
 Латинская Америка
 Лёд и Снег
 Лесоведение
 Литология и полезные ископаемые
 Мембраны и мембранные технологии
 Металлы
 Микология и фитопатология
 Микробиология
 Микроэлектроника / Russian Microelectronics
 Молекулярная биология
 Нейрохимия
 Неорганические материалы
 Нефтехимия
 Новая и новейшая история
 Общественные науки и современность
 Общество и экономика
 Океанология
 Онтогенез
 Палеонтологический журнал
 Паразитология
 Петрология
 Письма в Астрономический журнал
 Письма в Журнал экспериментальной и теоретической физики
 Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования
 Почвоведение
 Приборы и техника эксперимента
 Прикладная биохимия и микробиология
 Прикладная математика и механика
 Проблемы Дальнего Востока
 Проблемы машиностроения и надежности машин
 Проблемы передачи информации
 Программирование
 Психологический журнал
 Радиационная биология. Радиоэкология
 Радиотехника и электроника
 Радиохимия
 Расплавы
 Растительные ресурсы
 Российская археология
 Российская история
 Российская сельскохозяйственная наука
 Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова
 Русская литература
 Русская речь
 Сенсорные системы
 Славяноведение
 Современная Европа
 Социологические исследования
 Стратиграфия. Геологическая корреляция
 США & Канада: экономика, политика, культура
 Теоретические основы химической технологии
 Теплофизика высоких температур
 Успехи современной биологии
 Успехи физиологических наук
 Физика Земли
 Физика и химия стекла
 Физика металлов и металловедение
 Физика плазмы
 Физикохимия поверхности и защита материалов
 Физиология растений
 Физиология человека
 Химическая физика
 Химия высоких энергий
 Химия твердого топлива
 Цитология
 Человек
 Экология
 Экономика и математические методы
 Электрохимия
 Энтомологическое обозрение
 Этнографическое обозрение
 Ядерная физика