



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



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



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 64, Номер 1, 2024

Сравнительный анализ морфологической диверсификации
крупных африканских усачей рода *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*, Cyprinidae)
и алтайских османов рода *Oreoleuciscus* (Leuciscidae)

М.В. Мина, А.Н. Мироновский, Ю.Ю. Дгебуадзе 3

Морфология внутреннего уха и отолитов анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae)

Д.А. Павлов, А.О. Касумян 12

Географическая изменчивость морфологических признаков нижеамурского хариуса
Thymallus tugarinae (Salmonidae: Thymallinae)

П.Б. Михеев 28

Описание личинок рыбы-лягушки *Aptocycclus ventricosus* (Cyclopteridae)
из бухт юго-восточного побережья Камчатки

С.С. Григорьев, Н.А. Седова, А.М. Токранов 44

Обнаружение европейской мерлузы *Merluccius merluccius*
(Merlucciidae) у черноморских берегов Крыма

Д.Н. Куцын, И.Ю. Тамойкин, И.В. Вдодович, Т.Н. Климова, П.И. Дончик 56

Misgurnus anguillicaudatus (Cobitidae) – новый чужеродный вид,
натурализовавшийся в водоёмах Балхаш-Илийского бассейна Казахстана

Е.Д. Васильева, Г.Б. Кегенова, С.Е. Шарахметов, Н.Ш. Мамилов 66

Особенности биологии *Tonlesapia tsukawakii* (Actinopterygii, Callionymidae)
в дельте реки Меконг, Вьетнам

*Е.П. Карпова, И.И. Чеснокова, И.В. Вдодович, С.В. Куршаков,
Э.Р. Аблязов, Ку Нгуен Динь, Зыонг Тхи Ким Чи* 75

Стадии зрелости гонад тихоокеанского окуня-клювача *Sebastes alutus* (Sebastidae)

К.А. Жукова, А.В. Согрина, Н.Ю. Терпугова 85

Вкусовая привлекательность изомеров аминокислот для цихлидовых рыб (Cichlidae)

А.Д. Левина, А.О. Касумян

94

Орган обоняния у анемоновых рыб рода *Amphiprion* (Amphioninae, Pomacentridae)

Н.И. Пащенко, Л.Т.К. Оань, А.О. Касумян

107

УДК 597.551.2.591.471.4.575.8

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ РОДА *BARBUS* (*LABEOBARBUS* AUCTORUM, CYPRINIDAE) И АЛТАЙСКИХ ОСМАНОВ РОДА *OREOLEUCISCUS* (LEUCISCIDAE)

© 2024 г. М. В. Мина^{1,*}, А. Н. Мироновский², Ю. Ю. Дгебуадзе^{2,3}

¹Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

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

³Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: mvmina@bk.ru

Поступила в редакцию 08.05.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 11.07.2023 г.

Методами многомерного анализа проведено исследование разнообразия признаков черепа генерализованных и специализированных морфотипов крупных африканских усачей *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) Эфиопии. Показано, что в оз. Тана, где наблюдается большое разнообразие морфотипов, у особей генерализованной формы, длина которых превышает 15 см, векторные нагрузки на первую главную компоненту признаков костей, формирующих челюсти, образуют чётко обособленный кластер, тогда как у усачей в других озёрах, где встречается только генерализованная форма, такой кластер отсутствует, но аналогичный по составу кластер образуют векторные нагрузки на вторую главную компоненту. Подобная ситуация обнаружена у алтайских османов (род *Oreoleuciscus*) в оз. Орог Центрально-Азиатского бессточного бассейна (Монголия), однако в этом случае особи генерализованной формы приобретают признаки большеротой формы, переходя на питание рыбой. Потомки же большеротых усачей из оз. Тана обнаруживают признаки родителей даже в аквариумных экспериментах. Мы предполагаем, что у алтайских османов оз. Орог наблюдается ранняя стадия морфоэкологической дивергенции форм, когда она ещё обратима, а у усачей в оз. Тана – более поздняя стадия, на которой дивергенция необратима, что можно рассматривать как пример генетической ассимиляции.

Ключевые слова: крупные африканские усачи *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*), алтайские османы *Oreoleuciscus*, структура различий, морфотипы, генерализованная форма, векторные нагрузки признаков, генетическая ассимиляция.

DOI: 10.31857/S0042875224010014, EDN: AINHAM

Хорошо известно, что для рыб характерен высокий уровень внутривидовой морфологической и экологической изменчивости. Существует множество видов, представленных несколькими морфотипами и экологическими формами. По этой причине реальный уровень локального разнообразия рыб может быть намного больше, чем описываемый только числом видов. Такая внутривидовая диверсификация характерна для многих лососёвых (*Salmonidae*), сиговых (*Coregonidae*) и карпообразных (*Cypriniformes*) рыб. В частности, хорошо известны пучки (флоры) форм мелких азиатских усачей рода *Puntius* из оз. Ланао на о-ве Минданао (Филиппины) (Myers, 1960; Kornfield, Carpenter, 1984), крупных африканских усачей рода *Barbus*

(*Labeobarbus auctorum*) из оз. Тана (Эфиопия) (Nagelkerke et al., 1994; Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001; Mina et al., 2017) и алтайских османов рода *Oreoleuciscus* Центрально-Азиатского бессточного бассейна (Монголия) (Дгебуадзе, 1982; Борисовец и др., 1987). Исследования показали, что возникновение таких форм связано с топической и трофической дифференциацией, часто происходящей в пределах одного водоёма (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001). При этом у крупных африканских усачей и у алтайских османов имеются генерализованные формы без чётко выраженных морфологических признаков специализации и специализированные формы, имеющие такие признаки. Генерализованные формы могут обитать как совместно

со специализированными, так и в водоёмах, где специализированные формы не представлены. У крупных африканских усачей генерализованную форму рассматривают как предковую для специализированных (Mina et al., 1996a, 1996b), причём разные специализированные формы, видимо, могли происходить от генерализованной независимо друг от друга (Мина, Мироновский, 2022).

Для алтайских османов показано, что речные популяции генерализованной формы дают начало озёрным рыбадыным (большеротым) формам при заполнении периодически высыхающих водоёмов и при формировании популяций вновь образованных водохранилищ (Dgebuadze, 1995; Дгебуадзе и др., 2020). В последнем случае формообразование было выявлено путём прямых долгосрочных наблюдений за морфологическими и экологическими изменениями популяций алтайских османов в одних и тех же водоёмах.

Несмотря на некоторые различия в характере диверсификации крупных африканских усачей и алтайских османов, можно предполагать, что образование специализированных форм у них происходит сходным образом.

Цель настоящего исследования — провести сравнительный анализ структуры разнообразия признаков черепа у генерализованных и у большеротых форм крупных африканских усачей и алтайских османов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в ходе работ Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции и Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции Российской (РАН) и Монгольской (МАН) академий наук и хранится в остеологической коллекции ИПЭЭ РАН. Численность выборки крупных африканских усачей генерализованной формы из оз. Тана составила 172 экз. стандартной длиной (*SL*) 10–35 см, отловленных в 1992–2010 гг. В процессе анализа танских усачей делили на размерные группы: мелких — *SL* 10–15 см (30 экз.) и крупных — *SL* 15–35 см (142 экз.). Усачей из визуально практически мономорфных популяций озёр Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) отлавливали соответственно в 1997–2016 и 2007–2011 гг. (Мина и др., 2016). Численность выборки из оз. Аваса — 49 экз. *SL* 17.9–28.3 см, из оз. Лангано — 73 экз. *SL* 12.4–34.7 см. Генерализованная форма алтайского османа *O. humilis* представлена 24 экз. *SL* 7.8–13.6 см из р. Туин,

пойманными в 2008–2013 гг., и 36 экз. *SL* 10.5–15.2 см из оз. Орог (Центрально-Азиатский бессточный бассейн, Монголия), пойманными в 2000 г. Проанализированы 14 промеров костей черепа (рис. 1). В расчётах использовали индексы — отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа. Далее в обсуждении, упоминая тот или иной признак, мы имеем в виду индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений.

Статистическую обработку данных выполняли методами многомерного анализа с помощью пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) и Statistica 6. В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы (СВ) рассчитывали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. Дендрограмму корреляций между признаками строили методом полной связи.

Структуру разнообразия признаков черепа для отдельной выборки характеризовали распределением векторных нагрузок признаков на первую и на вторую главные компоненты (ГК). В отличие от работ, в которых АГК используют для уменьшения числа переменных с последующим анализом распределения объектов в двух- или трёхмерном пространстве первых ГК, мы анализировали сходство главных направлений дисперсии объектов (Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский, 2020, 2021; Мина, Мироновский, 2022). Сходство структуры разнообразия признаков между выборками оценивали по величине корреляции векторных нагрузок признаков, используя коэффициент корреляции рангов Спирмена (r_s), и по форме двумерного распределения (скаттера).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении структуры разнообразия признаков черепа крупных африканских усачей генерализованной формы из оз. Тана (морфотип *intermedius sensu* — Nagelkerke et al., 1994) оказалось, что в распределении векторных нагрузок признаков на первую ГК наблюдается кластер, который включает промеры костей, формирующих челюсти (*praemaxillare*, *maxillare*, *dentale*), и функционально связанной с ними кости жаберной крышки — *interoperculum*. Эти кости отвечают за величину максимального открытия рта (Толмачева и др., 2017). Данный кластер выделяется только при анализе выборки особей, *SL* которых превышает 15 см (рис. 2а), и на дендро-

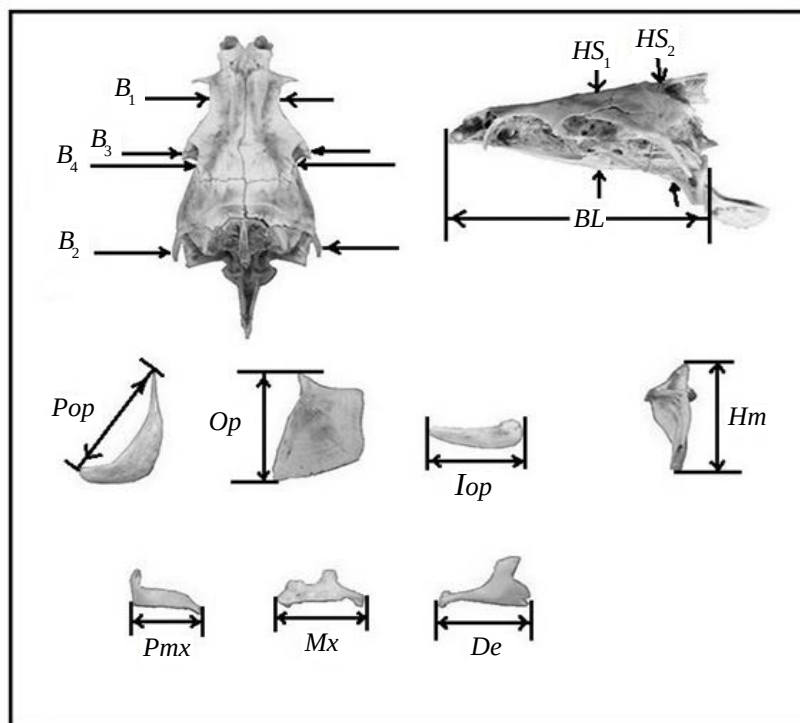


Рис. 1. Схема промеров черепа усачей комплекса *Barbus intermedius*. Параметры осевого черепа: BL – базальная длина черепа; HS_1 , HS_2 – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; B_1 , B_2 , B_3 – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; B_4 – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum. Параметры висцерального черепа: Hm – высота hyomandibulare, Pop – длина праеоперкулум, Op – высота передней части оперкулум; Iop , Pmx , Mx , De – длина соответственно interoperculum, праemaxillare, maxillare и dentale.

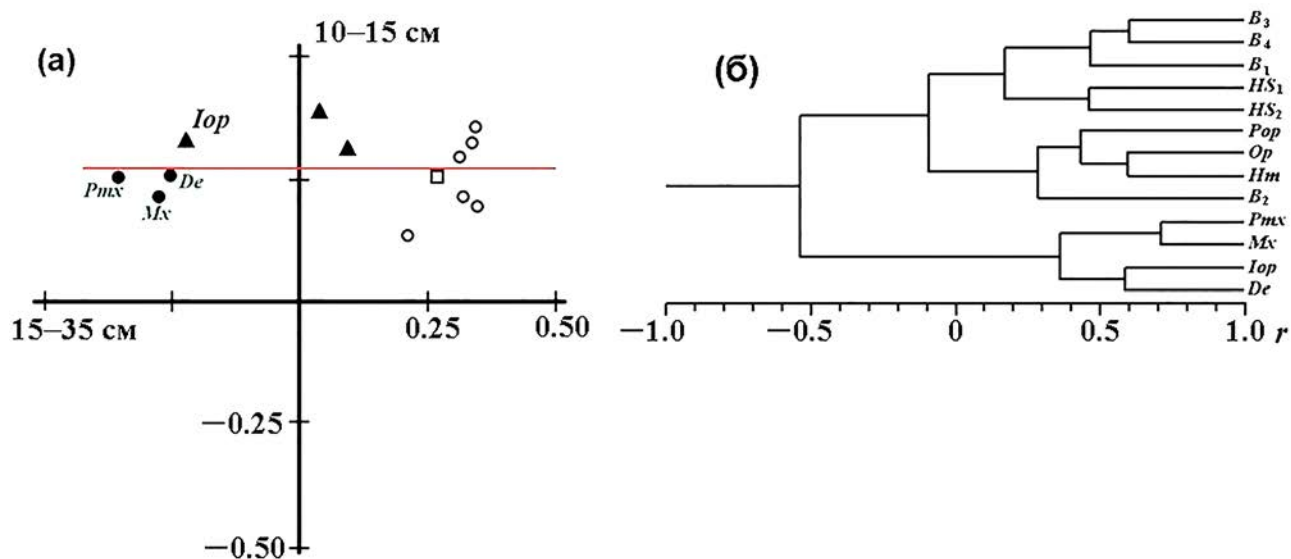


Рис. 2. Особенности изменчивости особей генерализованной формы усачей комплекса *Barbus intermedius* в размерных группах (SL) 10–15 и 15–35 см: а – сравнение собственных векторов (CB1), $r_s = 0.06$, $p = 0.86$; б – дендрограмма сходства признаков в группе особей SL 15–35 см. Параметры челюстной дуги (●): Pmx , Mx , De ; жаберной крышки (▲): Pop , Op , Iop ; нейрокраниума (○): B_1 , B_2 , B_3 , B_4 , HS_1 , HS_2 ; гиоидной дуги (□): Hm . Ост. обозначения см. на рис. 1. Здесь и на рис. 3, 4: параметры обозначены символами и надписями строго в той мере, в какой это необходимо для понимания изложения.

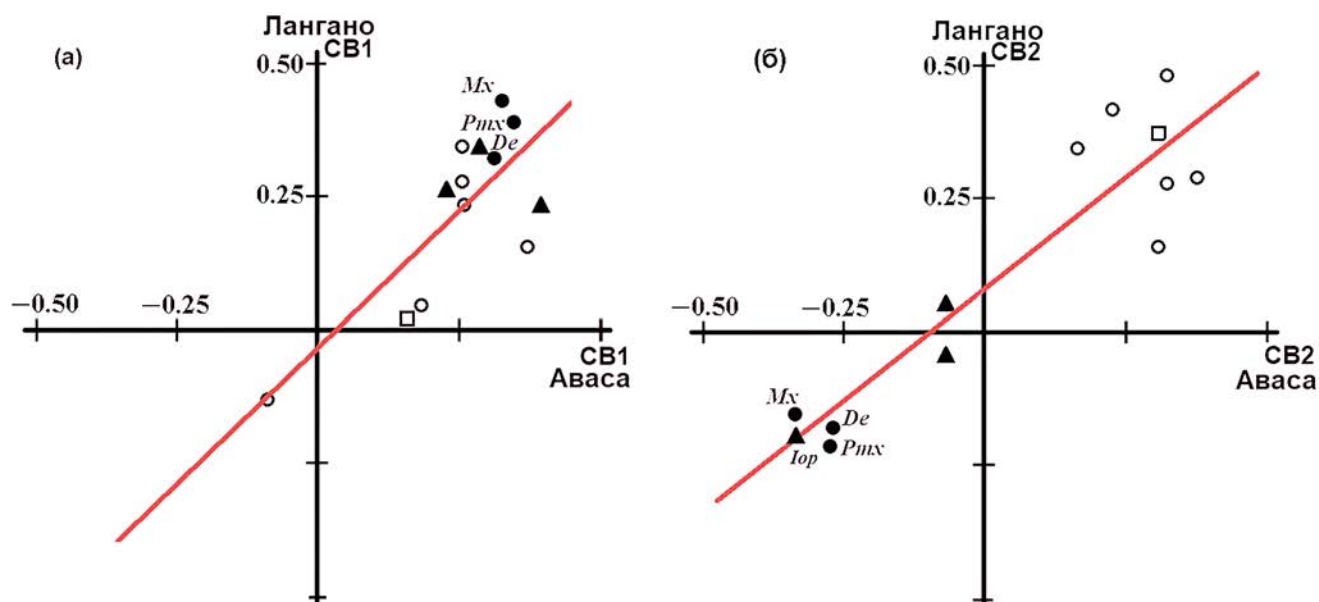


Рис. 3. Сравнение собственных векторов (CB) дисперсии особей генерализованной формы усачей комплекса *Barbus intermedius* из оз. Лангано и Аваса: а – CB1 и CB1, $r_s = 0.47$, $p > 0.05$; б – CB2 и CB2, $r_s = 0.75$, $p < 0.005$. Здесь и на рис. 4: символные обозначения нагрузок параметров идентичны обозначениям параметров на рис. 2, ост. обозначения см. на рис. 1.

грамме он чётко обособлен от кластера, включающего параметры нейрокраниума, гиоидной дуги и жаберной крышки (рис. 2б). Как было установлено ранее (Мироновский, 2020, 2021), между двумя этими кластерами имеется тесная отрицательная корреляция. В изучаемой ситуации это означает: чем длиннее челюсти (и больше рот), тем ниже и уже осевой череп и голова в целом, что хорошо соответствует разнице в облике генерализованных и большеротых особей (Mina et al., 2001). Признаки, вошедшие в разные кластеры дендрограммы, имеют разные знаки (“+” и “–”) факторных нагрузок на CB1 особей SL 15–35 см (рис. 2а). В выборках усачей из эфиопских озёр Аваса и Лангано кластер векторных нагрузок признаков челюстной дуги и interoperculum на первую ГК не обособлен (рис. 3а), но имеется обособленный кластер, включающий векторные нагрузки тех же признаков на вторую ГК (рис. 3б).

В озёрах Лангано и Аваса, где формы, чётко отличающиеся от генерализованной, отсутствуют, наличие этого кластера во второй ГК можно рассматривать как свидетельство потенции к образованию специализированных большеротых форм от генерализованной при изменении внешних условий. Возможно, в оз. Аваса наблюдается начальная стадия образования таких форм

(Мина и др., 2016). Адмассу и Дадебо (Admassu, Dadebo, 1997), исследовавшие питание усачей из оз. Аваса, предположили, что там сосуществуют две формы: одна рыбацкая, а другая – эврифаг, поедающая в основном моллюсков и личинок водных насекомых. Это предположение поддерживали Деста с соавт. (Desta et al., 2006), сочетавшие изучение содержимого кишечника с анализом стабильных изотопов. Примечательно, что рыба в рационе усачей оз. Аваса появлялась по достижении особями общей длины (TL) 22 см, а полная ихтиофагия наблюдалась только у рыб TL > 31 см. При этом, будучи практически неразличимыми внешне, по признакам черепа генерализованные особи популяции оз. Аваса располагаются в двух различных онтогенетических каналах, по всей видимости, в соответствии с упомянутыми выше различиями по характеру питания (Мина и др., 2016). Вероятно, в один из этих каналов попадают рыбацкие особи, а в другой – эврифаги. Надо подчеркнуть, что эти каналы уже разделены при SL особей < 20–22 см, что соответствует TL 23–25 см, т. е. разделение по признакам черепа происходит до того, как у части особей рыба становится основным компонентом пищи, и таким образом морфологические особенности молодых особей определяют состав их пищи в дальнейшем.

Алтайские османы рода *Oreoleuciscus* образуют до четырёх морфоэкологических форм в водоёмах Центрально-Азиатского бессточного бассейна (Монголия). При этом у разных видов этого рода имеются генерализованные формы, способные давать начало рыбадным формам. Для *O. potanini* это, видимо, речная форма с небольшой морфологической дифференциацией, описанная для популяции р. Завхан (Дгебуадзе и др., 2017), а для *O. humilis* — речная форма тоже с небольшой морфологической дифференциацией, описанная для популяции р. Туин (Мироновский др., 2019).

Примечательна ситуация, существующая в Долине Озёр в оз. Орог и впадающей в него р. Туин. Для оз. Орог характерно циклическое (раз в 12–13 лет) высыхание (Дгебуадзе, 2001). В засушливый период, когда озеро пересыхает, алтайские османы сохраняются только в р. Туин, где они представлены речной генерализованной формой, в выборке которой кластер векторных нагрузок признаков костей, формирующих челюсти, локализован во второй ГК, а не в первой, как у усачей оз. Тана (рис. 4). Как отмечено выше, аналогичный кластер располагается во второй ГК также у усачей генерализованной формы из эфиопских озёр Аваса и Лангано (рис. 3б). По внешнему виду генерализованные особи из р. Туин не различаются, но по призна-

кам остеологии можно выделить две группы: T_1 и T_2 (рис. 5) (Мироновский и др., 2019), т. е. и в этом отношении ситуация подобна описанной для усачей оз. Аваса (Мина и др., 2016). Когда оз. Орог во влажный период наполняется водой, от скатившихся в него речных особей довольно скоро появляется именуемая карликовой озёрная генерализованная форма, у которой кластер признаков костей, формирующих челюсти, имеет место в векторных нагрузках уже не второй, а первой ГК, как в оз. Тана (рис. 4). Далее от карликовой формы, для которой характерно питание растениями и беспозвоночными, возникает рыбадная озёрная форма, по внешнему виду сходная с одной из рыбадных форм крупных африканских усачей (рис. 6). Весомые основания полагать, что рыбадная форма оз. Орог происходит именно от озёрной карликовой формы, а не от одной из групп речных генерализованных особей (T_1 или T_2), даёт локализация “челюстного” кластера в первой ГК, свидетельствующая об интенсивной трофической дифференциации алтайских османов этой формы во вновь образовавшемся озере, подобно локализации аналогичного кластера в первой ГК у генерализованных усачей оз. Тана. Трофическая дифференциация алтайского османа карликовой формы, видимо, идёт по известной схеме: при увеличении численности рыб во

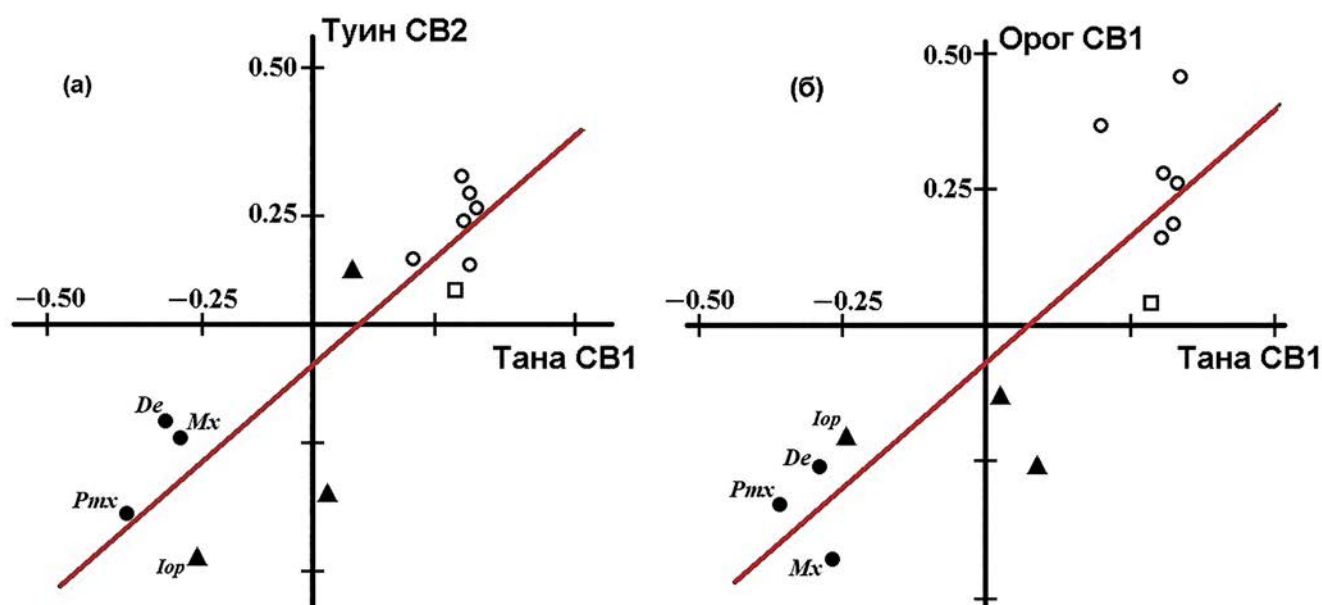


Рис. 4. Сравнение собственных векторов (CB) дисперсии особей генерализованных форм усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана и алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* водной системы р. Туин и оз. Орог: а — засушливый период, CB1 оз. Тана и CB2 р. Туин, $r_s = 0.83$, $p < 0.001$; б — влажный период, CB1 оз. Тана и CB1 оз. Орог, $r_s = 0.85$, $p < 0.0001$.

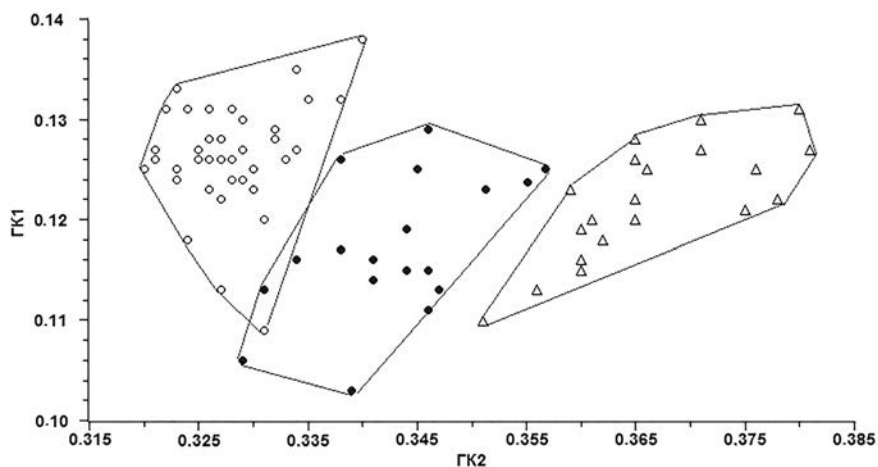


Рис. 5. Результаты анализа изменчивости рассматриваемых признаков особей генерализованной формы алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* водной системы р. Туин и оз. Орог методом главных компонент (ГК). Особи: (●), (△) – формы из р. Туин соответственно Т1 и Т2; (о) – карликовой формы из оз. Орог (по: Мироновский и др., 2019, с изменениями).

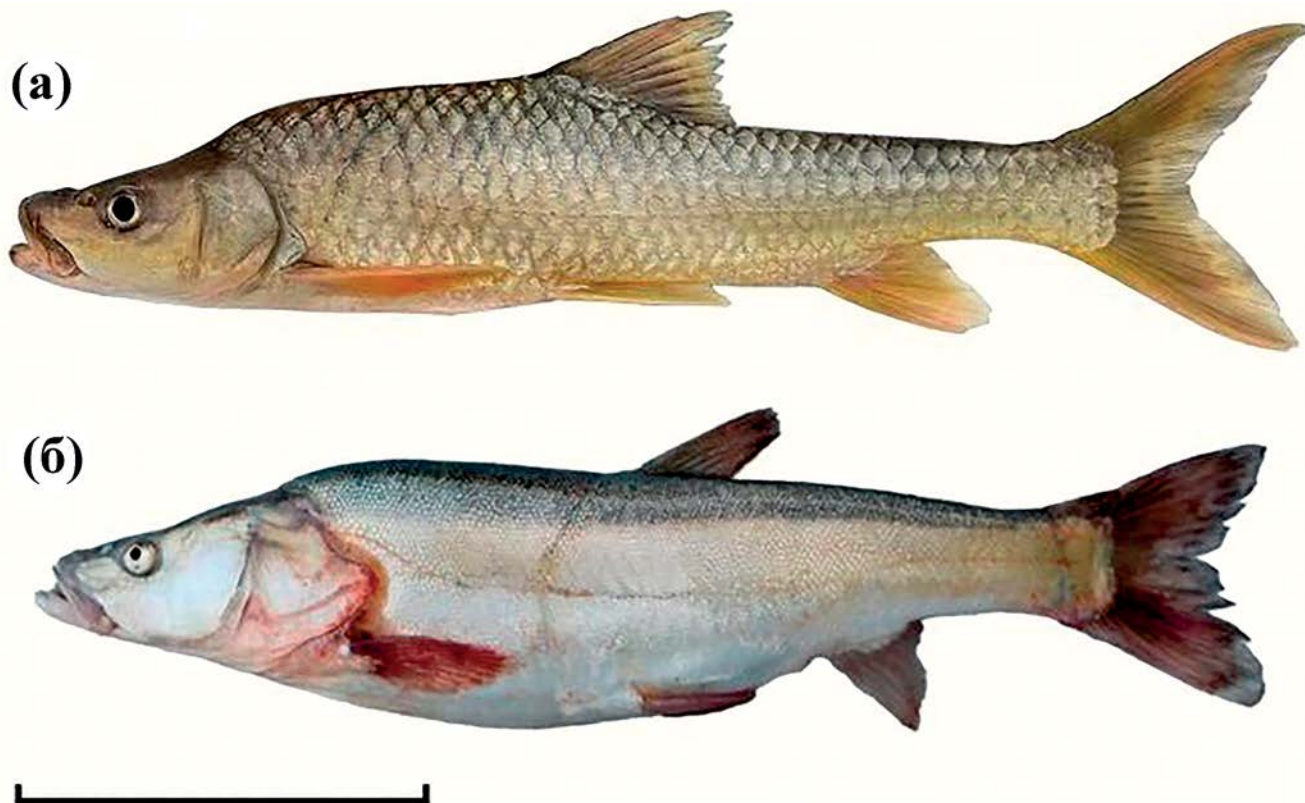


Рис. 6. Представители рыбоядных форм усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана и алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* оз. Орог: а – морфотип bigmouth small-eye (название по: Nagelkerke et al., 1994), б – озёрная форма османа. Масштаб (линейка общая): 10 см.

вновь заполнившемся озере в условиях бедной кормовой базы происходит разделение пищевых ресурсов между особями, различающимися по темпу роста (Дгебуадзе, 2001). Представляется очевидным, что результаты анализа ситуации

в водной системе Туин–Орог свидетельствуют в пользу гипотезы о скрытом потенциале кластера челюстных признаков во второй ГК, перемещающегося в первую ГК при соответствующем изменении условий обитания.

В экспериментах, когда потомство от скрещиваний большеротых усачей из оз. Тана выращивали в аквариумах, было показано, что одни особи сохраняли признаки родительской формы, другие были неотличимы от особей генерализованной формы, в потомстве же от гомомонных скрещиваний усачей генерализованной формы особей с признаками специализированных форм не наблюдалось (Mina et al., 2012). Таким образом, у части потомков усачей специализированной формы сохранялись признаки этой формы, несмотря на то, что условия их обитания в аквариумах, безусловно, резко отличались от естественных.

В оз. Орог причиной возникновения и исчезновения специализированной рыбацкой формы является изменение условий обитания. Возникнув во вновь образовавшемся после засушливого периода озере, специализированные особи существуют 12–13 лет влажного периода до очередного высыхания озера.

Учитывая схожесть процессов формообразования у алтайских османов и крупных африканских усачей, можно предполагать, что подобным образом некогда возникали и специализированные формы в оз. Тана, но с течением времени их существование перестало строго зависеть от условий обитания и, как было показано в упомянутом выше эксперименте, некоторые потомки специализированных особей могут сохранять признаки родителей в условиях обитания, отличных от естественных. В таком случае ситуация в системе Орог–Туин может рассматриваться как ранняя стадия процесса возникновения специализированных форм, на которой переходы от генерализованной формы к специализированной обратимы, а в оз. Тана мы наблюдаем более позднюю стадию процесса, когда изменение условий не приводит к появлению генерализованных особей в потомстве специализированной формы или когда лишь некоторые особи в потомстве специализированных приобретают признаки генерализованной формы. Мы склонны рассматривать это как пример генетической ассимиляции по Уоддингтону (Waddington, 1953, 1961). В пользу этой гипотезы свидетельствует тот факт, что, как было показано в эксперименте с усачами из оз. Тана, устойчивость признаков у потомков рыбацких форм различна как у разных форм, так и у потомков одной и той же формы (Mina et al., 2012). Это создаёт базу для естественного отбора, ведущего к необратимости морфологических признаков рыбацких форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В оз. Тана, где обитают большеротые формы крупных африканских усачей, у особей генерализованной формы $SL \geq 15$ см векторные нагрузки на первую ГК признаков костей, формирующих челюсти, образуют чётко выраженный кластер, тогда как у усачей, обитающих в озёрах Рифтовой Долины, где представлена только генерализованная форма, такой кластер образуют векторные нагрузки на вторую ГК.

Ситуация, подобная описанной у крупных африканских усачей, обнаружена у алтайских османов (род *Oreoleuciscus*) в Центральном-Азиатском бессточном бассейне (Монголия), однако в этом случае особи генерализованной формы приобретают признаки большеротой формы, переходя к питанию рыбой (каннибализму), потомки же танских большеротых усачей обнаруживают признаки родителей, даже обитая в аквариуме, т. е. в условиях, далёких от естественных. Мы полагаем, что у алтайских османов монгольского оз. Орог наблюдается ранняя стадия процесса морфоэкологической дивергенции форм, когда она ещё обратима, а в оз. Тана – более поздняя стадия того же процесса, на которой дивергенция необратима, и видим в этом пример генетической ассимиляции (Waddington, 1953, 1961).

Наличие кластера векторных нагрузок признаков костей, формирующих челюсти, скорее всего, свидетельствует о способности образовывать специализированные большеротые рыбацкие формы, причём в процессе онтогенеза формирование кластера может предшествовать пищевой дивергенции особей, а в случае алтайских османов и дифференциации по темпу роста. Большеротые формы могут быть как аллопатрическими, так и симпатрическими и могут существенно различаться по морфологии. Они могли возникать не последовательно – одна от другой, но каждая непосредственно от генерализованной формы, причём от генерализованной формы как одной и той же, так и разных популяций (Мина, Мироновский, 2022). Это даёт основания полагать, что сходство векторов морфологической диверсификации, которая приводит к возникновению большеротых форм в разных систематических группах рыб, определяется общими закономерностями перехода к ихтиофагии, когда по достижении особями неких критических размеров появляется возможность перехода к питанию крупными пищевыми

объектами. Возникающие при этом биоэнергетические преимущества обеспечивают резкое ускорение роста и дальнейшее увеличение размеров в первую очередь тем особям, у которых в силу **генетических** или **эпигенетических** особенностей челюсти растут относительно быстрее.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и МАН, а также Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции за содействие в организации работ в Монголии и Эфиопии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий ИБР РАН (№ 0108-2018- 0007), ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5 и № FFER-2021-0006) и Института биологии внутренних вод РАН (№ 124032100075-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л. 1980. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 142 с.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ фенотипической изменчивости географически удалённых популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 98–110.
- Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1987. Использование математических методов для определения форм алтайских османов — *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоол. журн. Т. 66. № 12. С. 1850–1863.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 1982. Механизмы формообразования и систематика рыб рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоологические исследования в МНР. М.: Наука. С. 81–92.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus* (Cyprinidae) из трех озёр Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. Вып. 3. С. 315–323.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2017. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке // Докл. АН. Т. 473. № 2. С. 250–253. <https://doi.org/10.7868/S0869565217080266>
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2020. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // Там же. Т. 490. № 1. С. 85–89. <https://doi.org/10.31857/S2686738920010060>
- Мина М.В., Мироновский А.Н. 2022. Сравнительный анализ структуры различий между некоторыми морфотипами крупных африканских усачей рода *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) из оз. Тана, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 272–280. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030134>
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Banister, 1973 (Cyprinidae) из озёр Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Там же. Т. 56. № 4. С. 403–409. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
- Мироновский А.Н. 2020. Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особей генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в оз. Тана, Эфиопия // Там же. Т. 60. № 3. С. 283–294. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030121>
- Мироновский А.Н. 2021. Вектор разделения пищевых ресурсов в изменчивости особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* в озёрах Тана, Лангано и Аваса, Эфиопия // Там же. Т. 61. № 4. С. 455–463. <https://doi.org/10.31857/S0042875221040135>
- Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю., Мэндсайхан Б., Слынько Ю.В. 2019. Морфологическая дифференциация алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae) в реке Туин, Долина Озёр, Монголия. // Там же. Т. 59. № 1. С. 105–109. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010077>
- Толмачева Ю.П., Шматкова А.В., Кузлякова В.В. 2017. Визуализация и тестирование движения костей челюстного аппарата рыб на основе обобщенных структурных модулей // Матем. биология и биоинформатика. Т. 12. № 1. С. 73–82. <https://doi.org/10.17537/2017.12.73>
- Admassu D., Dadebo E. 1997. Diet composition, length-weight relationship and condition factor of *Barbus* species Rüppell, 1836 (Pisces: Cyprinidae) in Lake Awassa, Ethiopia // SINET: Ethiop. J. Sci. V. 20. № 1. P. 13–30. <https://doi.org/10.4314/sinet.v20i1.18089>
- Desta Z., Borgström R., Rosseland B.O., Gebre-Mariam Z. 2006. Major difference in mercury concentrations of the African big barb, *Barbus intermedius* (R.) due to shifts in trophic position // Ecol. Freshw. Fish. V. 15. № 4. P. 532–543. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00193.x>
- Dgebuadze Yu. Yu. 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // Hydrobiologia. V. 303. № 1–3. P. 235–245. <https://doi.org/10.1007/BF00034061>

- Kornfield I., Carpenter K.E. 1984. Cyprinids of Lake Lanao, Philippines: taxonomic validity, evolutionary rates and speciation scenario // Evolution of fish species flocks. Orono: Univ. Maine Press. P. 69–84.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996a. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. № 3. P. 383–404. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01435.x>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996b. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. 2001. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbins (genera *Barbus*, *Varicorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // Environ. Biol. Fish. V. 61. № 3. P. 241–252. <https://doi.org/10.1023/A:1010952108081>
- Mina M.V., Shkil F.N., Dzerzhinskii K.F. et al. 2012. Morphological diversity and age dependent transformations in progeny of the large barbs (*Barbus intermedius* complex sensu Banister) of several morphotypes from Lake Tana (Ethiopia). Results of a long-time experiment // J. Ichthyol. V. 52. № 11. P. 821–837. <https://doi.org/10.1134/S0032945212110070>
- Mina M.V., Golubtsov A.S., Tefera F. et al. 2017. Studies of large and small barbs (genus *Barbus* sensu lato; Cyprinidae; Pisces) carried out by freshwater biology group of joint Ethio-Russian biological expedition (JERBE) // Ethiop. J. Biol. Sci. V. 16 (Suppl.). P. 21–44.
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of Lake Lanao and the evolution of higher taxonomic categories // Evolution. V. 14. № 3. P. 323–333. <https://doi.org/10.2307/2405975>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. V. 39. № 1. P. 1–22. <https://doi.org/10.1007/BF00004751>
- Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. N.Y.: Exeter software, 31 p.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 4. P. 393–437. <https://doi.org/10.1023/A:1012270422092>
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V. 32. № 3. P. 217–227. <https://doi.org/10.1023/A:1009920522235>
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. V. 7. № 2. P. 118–126. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1953.tb00070.x>
- Waddington C.H. 1961. Genetic assimilation // Adv. Genet. V. 10. P. 257–293. [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60119-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60119-4)

УДК 597.556.334.5.591.48

МОРФОЛОГИЯ ВНУТРЕННЕГО УХА И ОТОЛИТОВ АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS* (ANABANTIDAE)

© 2024 г. Д. А. Павлов^{1, *}, А. О. Касумян^{1, 2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.02.2023 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 10.04.2023 г.

Описаны расположение и структура внутреннего уха, прилегающих отделов головного мозга и нейрокраниума, а также морфология лапиллуса, сагитты и астерискуса у анабаса *Anabas testudineus* — облигатно воздуходыхающей рыбы, способной к наземным перемещениям. Обонятельные луковицы и передний мозг у особей вида хорошо развиты. Обнаружен выступ на задней дорсальной поверхности переднего мозга, включающий две симметричные доли. Почти треугольная задняя часть мозговой капсулы и узкая задняя часть нейрокраниума граничат с наджаберной камерой. Верхняя передняя часть внутреннего уха (pars superior) проходит вдоль внутренней треугольной части мозговой капсулы, а общий канал (crus communis) и задний полукружный канал (ductus semicircularis posterior) сближены и лежат в наиболее узкой задней части мозговой капсулы. Саккулюс заключён в овальную костную оболочку; отношение длины крупной сагитты к общей длине рыбы составляет в среднем 0.06. Линейный рост лапиллуса и сагитты характеризуется отрицательной аллометрией по отношению к длине рыбы. Несмотря на низкий темп роста лапиллуса, его форма значительно меняется в процессе развития у особей длиной 36–205 мм, что, по-видимому, связано с усложнением двигательной активности. Обсуждены возможные адаптации анабаса к перемещению по суше.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, внутреннее ухо, головной мозг, лапиллус, сагитта, астерискус, морфология, индексы формы отолита.

DOI: 10.31857/S0042875224010029, **EDN:** AIESCW

Анабас *Anabas testudineus* — облигатно воздуходыхающая рыба. Обитает в пресной или солоноватой, преимущественно стоячей воде от Индии до Китая, включая Юго-Восточную Азию, и интродуцирован на Филиппинах, в Австралии и Папуа-Новой Гвинее (Johansen, 1970; Liem, 1987; Froese, Pauly, 2022). Несмотря на небольшой размер, достигающий в среднем ~110 мм общей длины (TL) (Kumar et al., 2013) и максимально 250 мм (Talwar, Jhingran, 1991), анабас считается ценным пищевым объектом, его отлавливают в природе и выращивают в искусственных условиях. В связи с наличием наджаберного органа, служащего для дыхания атмосферным воздухом, особи могут выживать без воды несколько дней и способны находиться в заиленном грунте на протяжении сухого сезона в ожидании дождей (Liem, 1987; Davenport, Abdul Matin, 1990). Тем не менее такая способность остаётся сомнительной (Зворыкин, 2020).

Интересная особенность жизненного цикла анабаса — наземные миграции. Среди представителей отряда Anabantiformes и валидных видов рода *Anabas* (*A. oligolepis* и *A. testudineus* (Seshagiri, Raju, 2001; Srinu et al., 2019)) информация о выходе на сушу имеется исключительно для последнего вида. Англоязычное название вида (climbing perch) ведёт своё начало от древней легенды, согласно которой анабас забирается на пальмы и питается их соком, но возможность такого поведения не подтверждена (Davenport, Abdul Matin, 1990). Кроме этого, сам термин “миграция” как особенность поведения, проявляющаяся через регулярные интервалы на протяжении жизненного цикла животного и сопровождающаяся сменой биотопов, по-видимому, не подходит для анабаса (Зворыкин, 2020). Более правильными являются термины “перемещения” или “экскурсии” (Liem, 1987). Анабас — в основном оседлая рыба, выход на сушу которой наблюдается

только в некоторых биотопах и на сравнительно короткие расстояния. Причины наземных перемещений пока не очень ясны. Считается, что наземные перемещения рыб между водоёмами происходят по влажной почве после сильных дождей; они способствуют проникновению особей в новые водоёмы и снижают конкурентные отношения в перенаселённых биотопах. Выход на сушу не является ответом на низкое содержание кислорода или высокую температуру, но может представлять собой ответ на голодание или высокую плотность популяции (Liem, 1987). Кроме того, экспериментально выявлено, что голодание и понижение уровня воды также стимулируют выход особей на сушу (Павлов и др., 2018, 2021). Дистанции наземных перемещений могут достигать 90 или даже 200 м, но особенности ориентации рыб в этих условиях остаются неясными. В частности, в экспериментах не наблюдали направленное перемещение рыб к водоёму (Павлов и др., 2021), а контроль ориентации с помощью зрения или обоняния остаётся неподтверждённым (Касумян и др., 2021).

Наземные перемещения анабаса довольно сложны, включая преодоление естественных барьеров и прыжки (Davenport, Abdul Matin, 1990). Такое поведение может сопровождаться специальными адаптациями, связанными с модификацией вестибулярной системы. Как известно, скорость распространения звука намного больше в воде, чем в воздухе, вследствие различий плотности среды (Urick, 1983; Putland et al., 2019). Поэтому у способных к наземным перемещениям рыб структуры, обеспечивающие слух, могут быть модифицированы. Органом, обеспечивающим вестибулярную функцию и слух, является внутреннее ухо. Вместе с тем информация о морфологии внутреннего уха анабаса, а также других представителей отряда Anabantiformes весьма ограничена. Морфология внутреннего уха описана у макропода *Macropodus viridiauratus* (= *M. opercularis*) (Schneider, 1942) и ворчащего гурами *Trichopsis vittata* (Ladich, Popper, 2001). Отолиты (лапиллус, сагитта и астерискус) 12 видов Anabantiformes проиллюстрированы в работе Лиема (Liem, 1963), но рисунки чрезвычайно схематичны и лишены морфологического описания. Кроме того, морфология сагитты описана у карликового гурами *Trichogaster lalius* (= *T. lalia*) (Bano, Serajuddin, 2021) и анабаса (Bardhan et al., 2021). В последней статье отоциты измерены у четырёх размерных групп рыб, но аллометрические зависимости не прослежены,

а форма отолитов описана без использования количественных показателей.

Отолиты левой и правой сторон тела — билатерально симметричные структуры, но точная симметрия никогда не достигается. Различают три случая асимметрии, исходя из частотного распределения разности между параметрами правой (*R*) и левой (*L*) сторон: флуктуирующая асимметрия (FA) — билатеральная изменчивость в выборке, при которой среднее значение $R - L$ равно нулю, а сами значения характеризуются нормальным распределением; направленная асимметрия (DA) — статистически значимое различие между сторонами, при котором среднее значение $R - L$ отлично от нуля; анти-симметрия (AS) — бимодальное распределение значений $R - L$, при котором значения признака на левой и правой сторонах могут быть как меньшими, так и большими, но редко равными, при этом среднее значение $R - L$ обычно близко к нулю. Наличие и выраженность указанных модусов билатеральной асимметрии может зависеть от особенностей жизненного цикла рыбы, а FA обычно используют как индикатор приспособленности и стабильности развития в пределах популяции (VanValen, 1962; Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Palmer, 1994). В нашей статье проведена предварительная оценка билатеральной асимметрии отолитов анабаса.

Цель работы — описать структуру внутреннего уха, а также морфологию лапиллуса, сагитты и астерискуса анабаса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в водоёмах вблизи г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама, провинция Кханьхоá (Khánh Hòa)) и приобретали на местных рынках в 2020 и 2021 гг. Живых рыб обездвигивали с помощью анестетика (MS-222) и фиксировали в 70%-ном этаноле или 4%-ном растворе формальдегида. Рыб, фиксированных в формальдегиде, через 1–5 сут переводили в 70%-ный этанол. Биологический анализ проводили на свежих особях перед их фиксацией; он включал измерение общей длины тела и (у части рыб) определение пола и стадии зрелости гонад в соответствии со шкалой Макеевой (1992). Общее число особей TL 36–205 мм (в среднем 81, стандартное отклонение 40), использованных для анализа, составило 101 экз.

Для препарирования под бинокулярным микроскопом использовали головы рыб, фиксиро-

ванные в пластилине на чашке Петри. Отолиты извлекали с обеих сторон головы и помещали в 10%-ный раствор гипохлорита натрия на 10 мин для отделения окружающих тканей (Secor et al., 1991). Часть лапиллусов была потеряна во время препарирования, несколько сагитт были повреждены и только три астерискуса удалось извлечь и использовать для анализа. Отолиты просматривали и фотографировали в отражённом свете с использованием микроскопа YEGREN TXB2-D7-DG (Китай) с цифровой камерой и программы QPlayCap (Silicon Motion, Тайвань). Для описания формы отолитов лапиллус (вентральная сторона обращена к наблюдателю), сагитту и астерискус (медиальная сторона обращена к наблюдателю) фотографировали при одинаковом разрешении (1600 × 1200 пикселей). Сагитты хранили в 95%-ном этаноле в пипетках Eppendorf. Более мелкие лапиллусы и астерискусы наклеивали на предметные стёкла с помощью бесцветного лака для ногтей. Измерения объектов по их изображениям проведены с использованием программы ImageJ (<https://imagej.net/ij/index.html>).

Определяли следующие параметры отолитов: OL — длина (в переднезаднем направлении у лапиллуса и сагитты), OW — ширина (в медиолатеральном направлении у лапиллуса и в дорсовентральном направлении у сагитты), A — площадь, P — периметр. Следующие индексы рассчитывали для количественного описания формы лапиллуса и сагитты: фактор формы: $FF = 4\pi A/P^2$; округлость: $RO = 4A/\pi OL^2$; соотношение между квадратом периметра и площадью: $PA = P^2/A$; отношение длины к ширине: $AR = OL/OW$; прямоугольность: $RE = A/(OL \times OW)$; эллиптичность: $EL = (OL - OW)/(OL + OW)$. Относительную длину сагитты оценивали по формуле: OL/TL , а относительную площадь сулкуса (sulcus acusticus) — по формуле: SA/A , где SA — площадь сулкуса. Несколько отолитов взвешивали с точностью до 0.001 г, используя цифровые мини-весы KA67/K1918B (AMIR, Китай).

Для морфологического описания элементов внутреннего уха использовали известную терминологию (Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). Для описания отолитов применяли следующую терминологию: для сагитты — по: Gaemers, 1984; Lin, Chang, 2012; для лапиллуса и астерискуса — по: Assis, 2003, 2005.

Для описания линейного роста отолитов (на основе аллометрического уравнения: $y = aTL^b$) и определения показателей линейной регрессии

между индексами формы отолитов и TL использовали средние параметры левого и правого отолитов каждой особи.

Билатеральную асимметрию отолитов оценивали исходя из различий (со знаком) между параметрами правого и левого отолитов (индекс $F4$ — по: Palmer, 1994). Этот индекс не зависит от величины DA , но чувствителен к отклонению от нормального распределения значений. В связи с этим проводили оценку отклонения распределения значений от нормального с помощью критерия Д'Агостино—Пирсона. Показатели, характеризующиеся значимым отклонением значений от нормального распределения, исключены из оценки FA или DA . Статистическую обработку данных проводили с использованием программы GraphPad Prism 5.03 (GraphPad Software, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Расположение и морфология внутреннего уха. После отделения носовых и лобных костей под ними обнаруживается мозговая капсула. Она имеет полигональную форму с почти треугольной задней частью (рис. 1а). Задняя часть мозговой капсулы переходит в узкую заднюю часть нейрокраниума. Обе структуры граничат с объёмными наджаберными камерами, расположенными на обеих сторонах дорсальной части головы. Хорошо развитые обонятельные луковицы примыкают к переднему мозгу. На поверхности задней дорсальной части переднего мозга обнаружена специфическая структура — дорсальный выступ, включающий две симметричные продолговатые доли. Полушария среднего мозга (оптический тектум) составляют наибольший отдел мозга и расположены в наиболее широкой части мозговой капсулы. Мозжечок контактирует с узкой задней частью мозговой капсулы.

На каждой стороне головы верхняя передняя часть внутреннего уха (pars superior) лежит вдоль внутренней задней треугольной части мозговой капсулы. Утрикулус находится в углублении стенки капсулы на уровне заднего края оптического тектума. В связи с уплощённой головой анабаса и небольшим расстоянием между мозговой капсулой и крышей черепа передний полукружный канал (ductus semicircularis anterior), по-видимому, находится в контакте с frontale. Передняя часть бокового полукружного канала (ductus semicircularis lateralis) лежит за пределами мозговой капсулы, этот канал проходит через от-

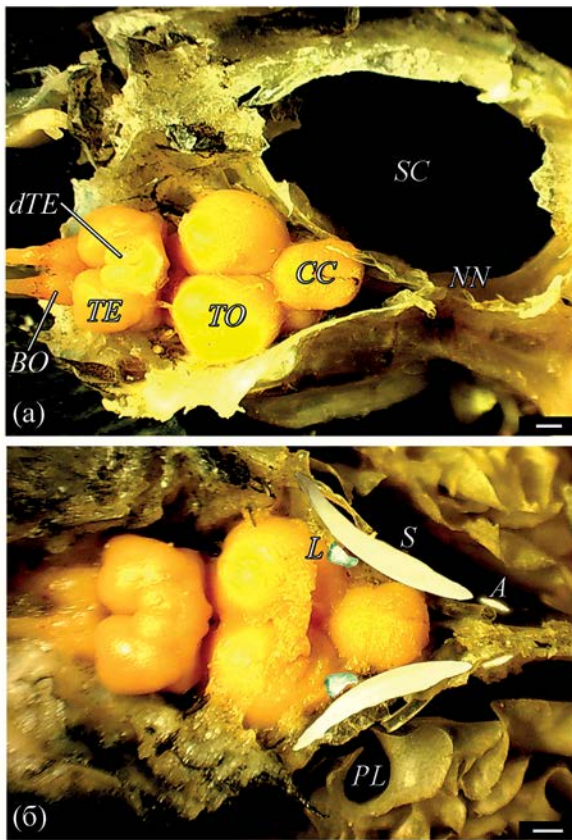


Рис. 1. Мозг анабаса *Anabas testudineus*, вид сверху: а — общий вид, наджаберный орган удалён, самка TL 127 мм; б — предполагаемое взаимное расположение отолитов (в разных горизонтальных плоскостях), самец TL 118 мм. А — астерискус, BO — обонятельная луковица, dTE — дорсальный выступ переднего мозга, CC — мозжечок, L — лапиллус, NN — узкая задняя часть нейрокраниума, PL — пластинки лабиринта, S — сагитта, SC — наджаберная камера, TE — передний мозг, TO — оптический тектум. Масштаб: 1 мм.

верстие в переднем отделе треугольной части мозговой капсулы. Общий канал (crus communis) и задний полукружный канал (ductus semicircularis posterior) сближены и лежат в узкой задней части мозговой капсулы. На левой и правой сторонах головы эти структуры находятся на небольшом расстоянии друг от друга. Нижняя часть внутреннего уха (pars inferior) включает саккулюс, заключённый в крупную овальную костную капсулу (saccular swelling), и лагену. Задняя часть костной капсулы саккулюса примыкает снизу к наиболее узкой задней части мозговой капсулы. В связи с этим канал, соединяющий утрикулус и саккулюс (ductus utriculus-sacculus) и проходящий через отверстие в костной капсуле саккулюса, чрезвычайно короткий. Приблизительное расположение отолитов в горизонтальных плоскостях (вид сверху) изображено на рис. 1б. Схема внутреннего уха анабаса приведена на рис. 2.

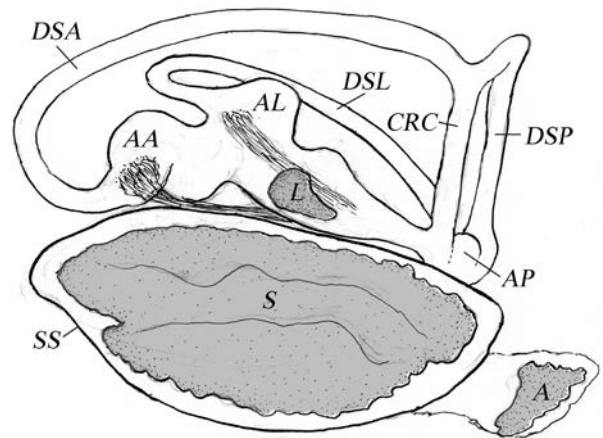


Рис. 2. Схема внутреннего уха анабаса *Anabas testudineus*, вид с медиальной стороны: AA — ampulla anterior, AL — ampulla lateralis, AP — ampulla posterior, CRC — crus communis, DSA — ductus semicircularis anterior, DSL — ductus semicircularis lateralis, DSP — ductus semicircularis posterior, SS — костная капсула саккулюса. Ост. обозначения см. на рис. 1.

Морфология отолитов. Лапиллус находится в центральной части утрикулуса, его передний край — на уровне вертикали через медиальную часть ampulla lateralis (рис. 2, 3а). Взаимное расположение сагитты и астериска проиллюстрировано на рис. 2 и 3б. Лапиллус уплощён в дорсо-вентральном направлении, а его передняя часть является наиболее утолщённой. Дорсальная поверхность почти плоская, вентральная — выпуклая вследствие хорошо выраженного продолговатого утолщения gibbus maculae, расширенного на переднем крае отолита (рис. 3в–3д). Регион отолита prominentia marginalis представлен краевым утолщением на латеральном крае передней дорсальной стороны отолита (рис. 3в). Передний латеральный вентральный край лапиллуса обычно имеет от двух до пяти нечётких лопастей (рис. 3г).

В костной капсуле саккулюса сагитта контактирует с медиальной стенкой капсулы и располагается вертикально. В горизонтальном сечении она находится под углом ~ 23° к медиальной оси нейрокраниума. Её медиальная поверхность выпуклая, латеральная — слегка вогнутая (рис. 1б). Сагитта имеет овальную форму, её дорсальный край слегка выпуклый или почти прямой в средней части, вентральный край — округлый (рис. 3е). Многочисленные мелкие лопасти заметно более выражены на вентральном крае, чем на дорсальном. Рострум, антирострум и вырезка (excisura major), отделяющая рострум от антирострума, заметны у сагитт большинства

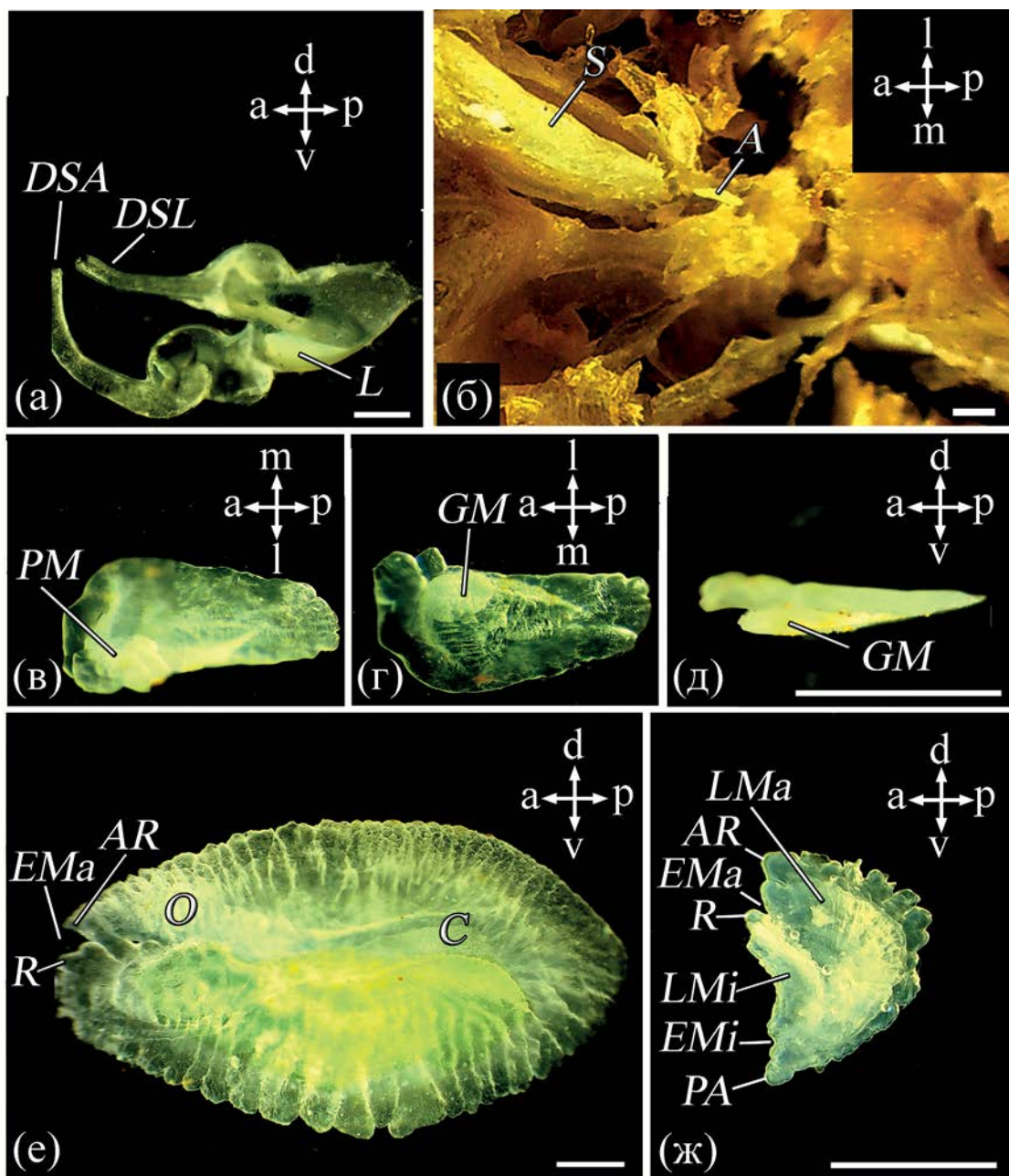


Рис. 3. Положение и морфология отолитов анабаса *Anabas testudineus*: а – вентральная часть pars superior внутреннего уха с медиальной стороны, самка TL 133 мм; б – часть левой сагитты и астерискус, вид сверху, правые отолиты удалены, самка TL 116 мм; в–д – левый лапиллус, самка TL 103 мм, вид: сверху (в), снизу (г), с латеральной стороны (д); е – правая сагитта, вид с медиальной стороны, самец TL 200 мм; ж – правый астерискус с медиальной стороны, самка TL 133 мм. AR – antirostrum, EMa – excisura major, EMi – excisura minor, C – cauda, GM – gibbus maculae, LMa – lobus major, LMi – lobus minor, O – ostium, PA – pseudoantirostrum, PM – prominentia marginalis, R – rostrum; а, р, d, v, l, m – соответственно передняя, задняя, дорсальная, вентральная, латеральная и медиальная стороны. Ост. обозначения см. на рис. 1, 2. Масштаб: 1 мм (для в–д линейка общая).

особей. На медиальной стороне сагитты находится сулкус (sulcus acusticus) синусоидальной формы с вентральной выемкой в передней части (ostium), перетяжкой (neck), представляющей собой сужение сулкуса, и задней частью (cauda).

Сулкус не имеет collum (выступающей части поверхности сулкуса в области перетяжки), но хорошо заметная перетяжка отделяет остиум от удлинённой кауды. Остиум широко открывается на переднем крае отолита, а кауда расширяется в

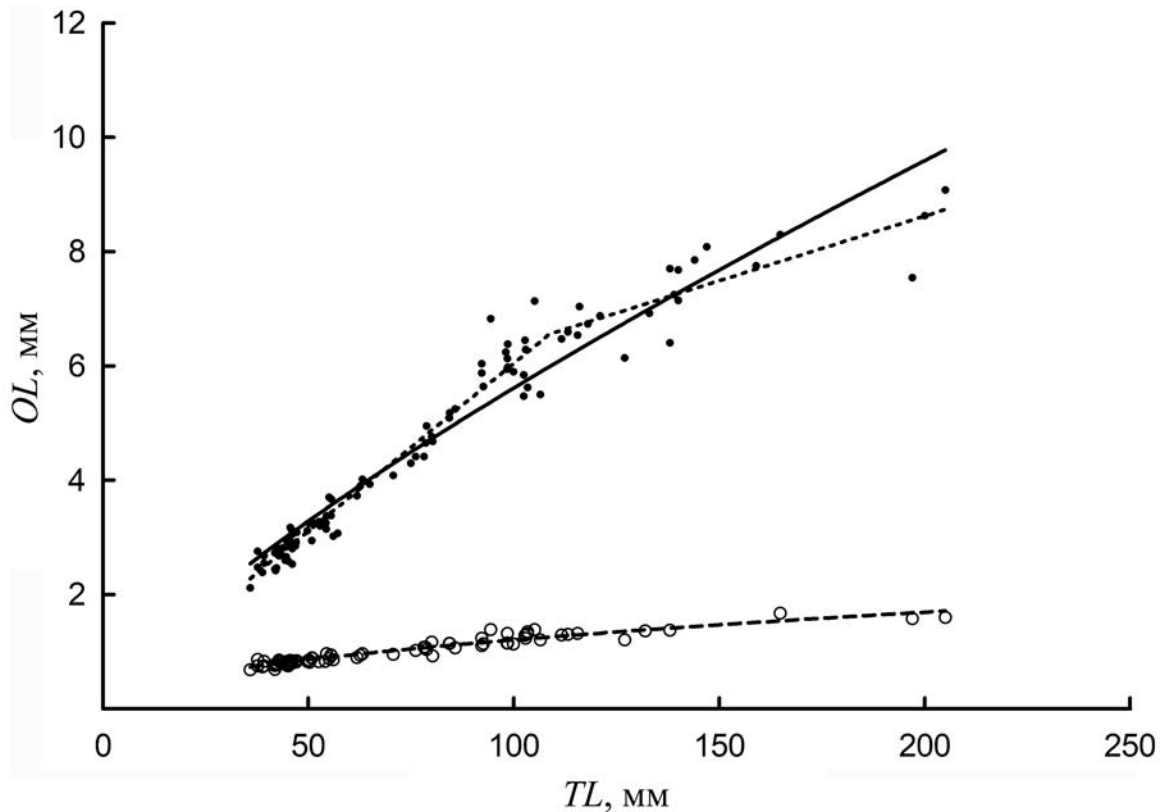


Рис. 4. Линейный рост (длина — OL) лапиллуса ($\circ$) и сагитты ($\bullet$) у анабаса *Anabas testudineus* в зависимости от общей длины тела (TL) рыбы. Лапиллус: $OL = 0.1235 TL^{0.4954}$, $R^2 = 0.93$, $n = 76$; сагитта: $OL = 0.1128 TL^{0.8504}$, $R^2 = 0.94$, $n = 98$. Линейный рост сагитты может быть интерпретирован сегментной линией (две линии пересекаются в точке, соответствующей TL 109 мм, $R^2 = 0.97$).

задней части и более или менее плавно переходит на заднюю область отолита. Таким образом, сулккус может быть охарактеризован как *ostio-pseudocaudal*. Относительная длина сагитты (OL/TL) рыб TL 36–205 мм составляет 0.038–0.072 (в среднем 0.060, стандартное отклонение 0.006, $n = 93$). У особей TL 50 и 205 мм масса сагитты составляет соответственно 7 и 56 мг, масса лапиллуса и астериска не превышает 1 мг у всех экземпляров.

Лагена обособлена от костной капсулы саккулюса, а астерискус расположен непосредственно позади этой капсулы (рис. 3б). Вместе с тем астерискус сложно идентифицировать и извлечь в связи с его малым размером и неопределённым расположением в трёхмерном пространстве. Астерискус относится к вертикальному типу (рис. 3ж). Его малая доля (*lobus minor*) хорошо выражена; имеется чёткая большая вырезка (*excisura major*), а малая вырезка (*excisura minor*) менее заметна. Дорсальный задний край большой доли (*lobus major*) астериска имеет

несколько лопастей, которые особенно выражены в задней выступающей части отолита.

Рост отолитов и изменчивость их формы в онтогенезе. Сравнение промеров сагитт (OL , OW , A , P) самок и самцов показало, что половые различия отсутствуют (критерий Стьюдента: $p > 0.05$ для значений с нормальным распределением; левые отолиты: 20 самок и 12 самцов; правые отолиты: 24 самки и 10 самцов). В связи с этим проведён анализ всех отолитов, независимо от пола рыб.

Линейный рост лапиллуса и сагитты характеризуется отрицательной аллометрией по отношению к длине тела рыбы; при этом коэффициент аллометрии существенно больше у сагитты, чем у лапиллуса (рис. 4). Соотношение между длиной сагитты и TL , выраженное в логарифмических параметрах, показало, что наклон прямой (коэффициент аллометрии 0.8504) значимо отличается от 1 ($F = 79.07$, $p < 0.0001$). Таким образом, наблюдаются значимые отличия от изометрического роста отолита. Темп роста

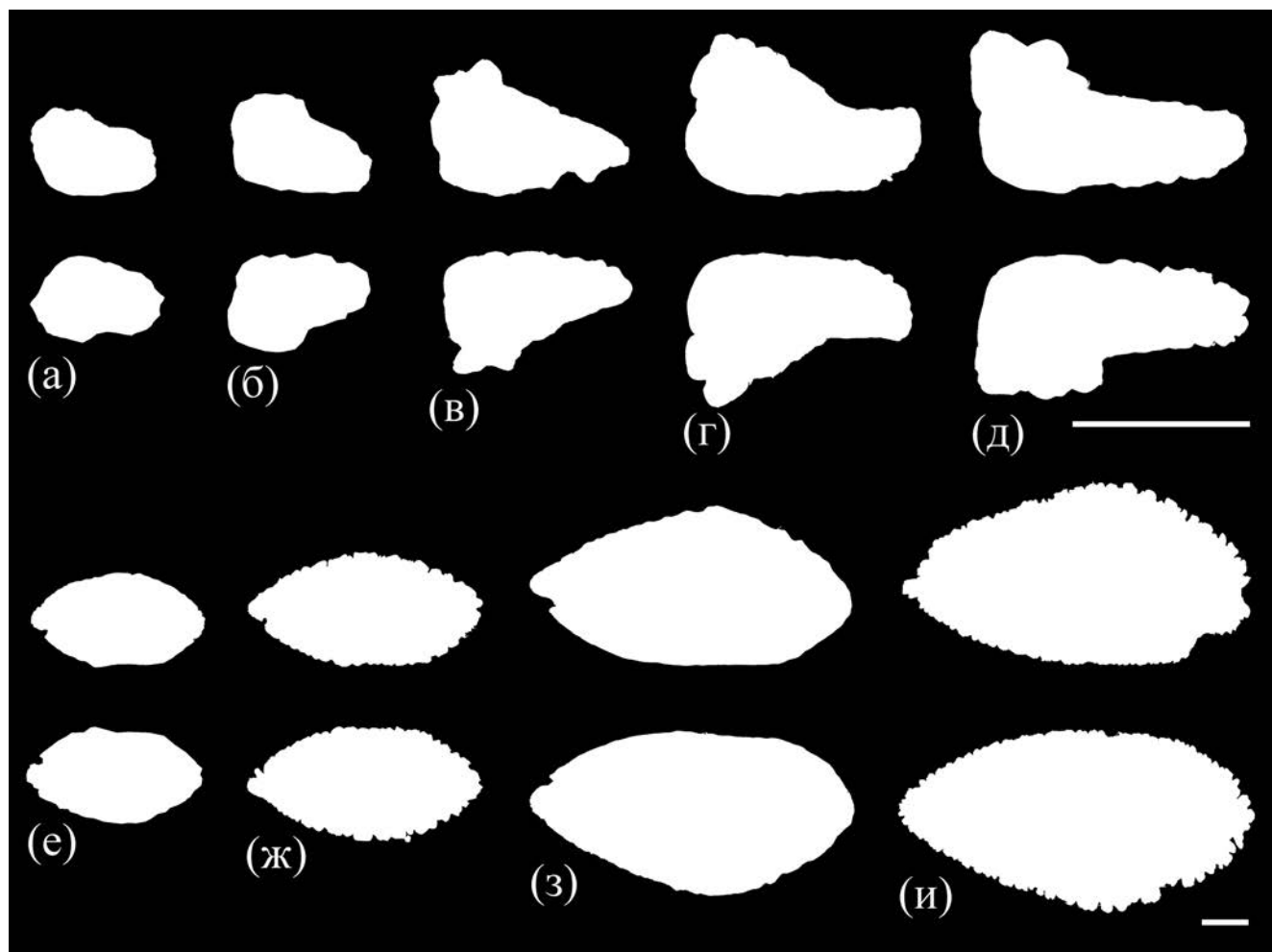


Рис. 5. Онтогенетическая изменчивость формы лапиллуса и сагитты анабаса *Anabas testudineus*. а–д – левые (верхний ряд) и правые (нижний ряд) лапиллусы, вид с вентральной стороны; TL , мм: а – 39, б – 53, в – 98, г – 116, д – 197; е–и – левые (верхний ряд) и правые (нижний ряд) сагитты, вид с медиальной стороны; TL , мм: е – 63; ж – 84; з – 105; и – 159. Масштаб: 1 мм (для а–д, е–и линейка общая).

сагитты значительно снижается у крупных особей, в связи с чем её линейный рост (помимо аллометрического уравнивания) может быть описан двухсегментной линией с пересечением в точке, соответствующей TL 109 мм.

По мере роста рыбы форма лапиллуса значительно меняется: от овальной до отолитов с хорошо выраженными лопастями неправильной формы на латеральном и медиальном краях (рис. 5а–5д). Изменение формы сагитты в онтогенезе менее выражено и заключается в увеличении изрезанности вентрального и частично дорсального краёв (рис. 5е–5и). Выраженность рострума и антирострума значительно варьирует у разных особей и даже у левых и правых отолитов отдельных экземпляров: от выраженных выступов до их полного отсутствия и исчезновения

вырезки (*excisura major*). В основном рострум и антирострум менее выражены у крупных отолитов, где хорошо развитые краевые лопасти маскируют *excisura major*.

Индексы формы отолита теоретически не зависят от длины тела рыбы, но регрессии между шестью индексами формы отолитов и TL являются значимыми вследствие аллометрических изменений формы сагитты и лапиллуса (табл. 1). Анализ изменения индексов формы лапиллуса в зависимости от TL показал, что форма отолита резко меняется в процессе развития, о чём свидетельствуют изменения значений пяти индексов ($R^2 > 0.50$) за исключением индекса прямоугольности (RE). В то же время онтогенетические изменения формы сагитты выражены в значительно меньшей степени ($R^2 < 0.20$).

Таблица 1. Параметры линейной регрессии между индексами формы отолитов и общей длиной тела (*TL*) анабаса *Anabas testudineus*

Индекс	<i>M (SD)</i>	<i>m</i>	<i>k</i>	<i>R</i> ²	<i>p</i>
Лапиллус, <i>n</i> = 75					
<i>FF</i>	0.64 (0.09)	−0.0022	0.7972	0.72	< 0.0001
<i>RO</i>	0.57 (0.06)	−0.0013	0.6548	0.54	< 0.0001
<i>PA</i>	19.97 (2.86)	0.0753	14.6300	0.77	< 0.0001
<i>AR</i>	1.58 (0.13)	0.0029	1.3710	0.57	< 0.0001
<i>RE</i>	0.70 (0.03)	−0.0003	0.7202	0.13	0.0012
<i>EL</i>	0.22 (0.04)	0.0009	0.1621	0.55	< 0.0001
Сагитта, <i>n</i> = 98					
<i>FF</i>	0.63 (0.07)	−0.0007	0.6791	0.17	< 0.0001
<i>RO</i>	0.48 (0.03)	−0.0002	0.4916	0.05	0.0279
<i>PA</i>	20.37 (2.70)	0.0284	18.1000	0.18	< 0.0001
<i>AR</i>	1.88 (0.11)	0.0010	1.8050	0.13	0.0002
<i>RE</i>	0.70 (0.02)	0.0001	0.6954	0.06	0.0157
<i>EL</i>	0.31 (0.03)	0.0002	0.2865	0.13	0.0003

Примечание. Здесь и в табл. 2: *FF* – фактор формы, *RO* – округлость, *PA* – отношение квадрата периметра к площади, *AR* – отношение длины к ширине, *RE* – прямоугольность, *EL* – эллиптичность, *n* – число рыб, экз.; *M (SD)* – среднее значение индекса и (в скобках) среднее квадратичное отклонение; *m* – наклон; *k* – интерсепт; *R*² – коэффициент детерминации; *p* – значимость отличия наклона прямой от нуля.

Билатеральная асимметрия отолитов. Различие между правым (*R*) и левым (*L*) лапиллусом (*R* – *L*), оценённое с использованием промеров отолитов и индексов их формы, значимо коррелирует с *TL* в четырёх случаях, но подобная корреляция отсутствует у сагитты (табл. 2). Для оценки величины билатеральной асимметрии использовали параметры, не коррелирующие с *TL* и характеризующиеся нормальным распределением значений. Среди этих параметров *R* – *L* значимо отличается от нуля у индексов формы лапиллуса *FF* и *PA*, что свидетельствует о возможной ДА. Наличие ФА выявлено для трёх индексов формы сагитты (*AR*, *RE*, *EL*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Взаимоотношение между структурой мозговой капсулы, морфологией мозга и локализацией внутреннего уха свойственно всем рыбам. Несмотря на мнение о слабо развитых полушариях переднего мозга и низкую обонятельную чувствительность у анабаса (Bersa, 1997 – цит. по: Bino et al., 2015), представители этого вида имеют хорошо развитый передний мозг (Hilal, Hilal, 2019; наши данные). Обонятельные луковицы анабаса сидячие; они значительно крупнее, чем у сиамского петушка *Betta splendens* (Horn,

Rasia-Filho, 2018. Fig. 1). Обонятельные луковицы, как и передний мозг, принимают участие в обеспечении функции обоняния (Schroeder, 1980; Satou, 1992; Hamdani, Døving, 2007), в связи с этим прежняя точка зрения о слабо развитой системе обоняния и его незначительной роли у анабаса (Datta et al., 1976; Rahmani, Khan, 1981) не подтверждается. На важную роль обоняния в жизни анабаса указывает сложная морфология этого органа (Касумян и др., 2021).

Мы обнаружили уникальную структуру (дорсальный выступ) в составе переднего мозга анабаса. До настоящего времени подобная структура не описана у лабиринтовых рыб, включая анабаса (Hilal, Hilal, 2019) и сиамского петушка (Horn, Rasia-Filho, 2018), а также у других видов рыб (Schroeder, 1980; Hussein, Cao, 2018). Тем не менее похожее образование (особое подразделение мозга) заметно на иллюстрациях мозга барабулевых рыб (Mullidae) (Kiyohara et al., 2002. Fig. 3a; Ito et al., 2007. Fig. 4B), но его описание не приведено. Обонятельные тракты входят в латеральные и вентральные регионы переднего мозга, не затрагивая его центральных и медиальных областей (Schroeder, 1980). Поэтому дорсальный выступ, по-видимому, не связан с обонятельной функцией. В соответствии с современными

Таблица 2. Различия (со знаком) между параметрами правого (*R*) и левого (*L*) отолитов анабаса *Anabas testudineus*

Параметр	$M(SD)$	Корреляция с TL		p (diff. 0)*
		r	p	
Лапиллус, $n = 42$				
OL , мм	−0.0009 (0.0902)	− 0.318^S	0.040	0.020
OW , мм	−0.0217 (0.0579)	−0.002 ^S	0.989	
A , мм ²	−0.0193 (0.0530)	−0.255 ^S	0.104	
P , мм	−0.1115 (0.2494)	0.120 ^S	0.451	
FF	0.0243 (0.0652)	−0.198 ^P	0.208	
RO	−0.0312 (0.0484)	0.522^S	< 0.001	0.027
PA	−0.7016 (1.9800)	0.124 ^P	0.435	
AR	0.0506 (0.1754)	− 0.366^S	0.018	
RE	−0.0087 (0.0594)	0.218 ^S	0.166	
EL	0.0198 (0.0402)	− 0.412^S	0.007	
Сагитта, $n = 85$				
OL , мм	−0.0113 (0.1373)	−0.126 ^S	0.252	
OW , мм	0.0088 (0.0749)	0.096 ^S	0.384	
A , мм ²	−0.0023 (0.3709)	−0.098 ^S	0.370	
P , мм	−0.0845 (0.7997)	−0.066 ^S	0.548	
FF	0.0121 (0.0540)	−0.084 ^S	0.447	
RO	0.0033 (0.0025)	0.037 ^S	0.739	0.141
PA	−0.4198 (2.3790)	0.071 ^S	0.518	
AR	−0.0120 (0.0746)	−0.014 ^P	0.900	
RE	0.0002 (0.0166)	−0.040 ^P	0.717	
EL	−0.0030 (0.0182)	0.006 ^P	0.957	

Примечание. *OL*, *OW*, *A*, *P* – соответственно длина, ширина, площадь и периметр отолита; *r* – коэффициент корреляции: ^PПирсона или ^SСпирмена для соответственно нормального или отличного от нормального распределения значений; полужирным шрифтом выделены коэффициенты значимых корреляций; *p* – достоверность корреляции, *p* (diff. 0) – достоверность отличия среднего значения *R* – *L* (со знаком) от нуля; * значения не приведены для распределения признака, отличного от нормального.

представлениями распределение обонятельных структур в переднем мозге видоспецифично: компоненты обонятельного тракта оканчиваются в разных регионах переднего мозга, включая паллиум (дорсальный слой) (Huesa et al., 2009; Nieuwenhuys, 2009; Lastein et al., 2015). В паллиуме костистых рыб сходятся многочисленные сенсорные пути (Briscoe, Ragsdale, 2019), в связи с чем передний мозг является не только вторичным центром обоняния, но и центром анализа зрительной информации и контроля поведения (De Bruin, 1980; Никоноров, 1982). Увеличенный передний мозг (с дорсальной выпуклостью) обнаружен у акул (Sphyrnidae) и скатов (Mobulidae), но в паллиуме этих рыб отсутствуют обонятельные пути (Agi, 2011). Предполагают, что увеличенный передний мозг у этих пластиножабер-

ных рыб (Elasmobranchii) связан со сложным социальным поведением и обитанием в структурированных биотопах – адаптацией, наблюдаемой у многих позвоночных (Barton et al., 1995; Demski, Northcutt, 1996; Huber et al., 1997). Таким образом, наличие дорсального выступа переднего мозга анабаса может быть связано с функцией зрительной системы и контролем группового поведения (Davenport, Abdul Matin, 1990; Binoy et al., 2015; Павлов и др., 2018, 2021).

В целом морфология внутреннего уха анабаса близка к таковой, описанной у других представителей отряда Anabantiformes – макропода (Schneider, 1942) и ворчащего гурами (Ladich, Popper, 2001). В частности, общий канал и задний полукружный канал смещены к задней части внутреннего уха и проходят вблизи друг от

друга, *pars inferior* прилегает к *pars superior*, а саккулюс и лагена представлены двумя относительно независимыми структурами. Подобная морфология внутреннего уха, по-видимому, типична для представителей отряда *Anabantiformes* (Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). Особенность анабаса (а возможно, и остальных представителей лабиринтовых) — расположение общего канала в задней, наиболее узкой части мозговой капсулы на границе с наджаберной камерой. При этом левые и правые структуры *pars superior* находятся на чрезвычайно малом расстоянии друг от друга, хотя соединение между ними не прослеживается. Такое соединение между элементами внутреннего уха на обеих сторонах головы имеется у представителей *Otophysi* и *Latimeria*, но, по-видимому, отсутствует у костистых рыб продвинутых групп (Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). Различия морфологии внутреннего уха анабаса и ворчащего гурами (Ladich, Popper, 2001. Fig. 1) проявляется в следующем: у первого вида передний и задний полукружные каналы более узкие и уплощённые в дорсовентральном направлении (из-за широкой и плоской головы и малого расстояния между мозговой капсулой и *frontale*), а костная капсула саккулюса чрезвычайно велика и лежит почти под всеми элементами *pars superior*. В горизонтальной плоскости эта капсула расположена под углом $\sim 23^\circ$ к средней оси нейрокраниума; при этом расстояние между задними окончаниями левой и правой костных капсул минимально (Pavlov, 2023).

Полукружные каналы ответственны за восприятие угловых ускорений и контроль перемещений рыбы по сложной траектории. Функция отолитовых органов внутреннего уха — рецепция линейных ускорений и контроль стабильного положения рыбы в трёхмерном пространстве (Kasumyan, 2004). Наличие узких и уплощённых переднего и заднего полукружных каналов, а также расположение наибольшего отолита (сагитты) в прочной костной капсуле саккулюса, возможно, являются адаптациями к перемещению анабаса на суше. Эти особенности внутреннего уха анабаса могут быть связаны с контролем положения тела вне воды. На суше после случайного или вынужденного поворота на бок анабас сразу восстанавливает вертикальное положение тела, что подтверждается видеозаписью¹

и нашими наблюдениями. В целом тело анабаса довольно высокое и уплощённое с боков, в связи с этим обеспечение вертикального положения тела во время наземных перемещений гораздо сложнее, чем в водной среде.

Другая возможная адаптация, которая может иметь отношение к поведению анабаса на суше (обеспечение вертикального положения тела при ползании, прыжках и остановках), — существенное различие в размере между отолитами. У крупных особей, способных к выходу на сушу, сагитта существенно превышает по размеру лапиллус и астерискус (рис. 4). Данные о массе лапиллуса и астерискуса анабаса в литературе отсутствуют. Вместе с тем массу астерискуса можно приблизительно оценить, исходя из (выраженного в логарифмах) соотношения между массой и площадью этого отолита у мексиканской пецилии *Poecilia mexicana* (Poeciliidae) (Schulz-Mirbach et al., 2010. Fig. 4A). У этого вида астерискус имеет форму, близкую к таковой у анабаса, и подсчёты, проведённые по данным для двух популяций, показали, что астерискус у анабаса *TL* 115, 118 и 133 мм может иметь массу соответственно 0.47, 0.47 и 0.55 мг. У этих особей масса сагитты, согласно расчётам, по меньшей мере в 50 раз больше. Масса отолита определяет функциональные свойства отолитового органа: органы с крупными отолитами обладают наибольшей абсолютной и дифференциальной чувствительностью, а органы с мелкими отолитами характеризуются более широким спектром воспринимаемых ускорений и быстрой ответной реакцией (Лычаков, 1994). В целом существенное различие по массе между отолитами внутреннего уха обеспечивает надёжную адаптацию рыбы к разнообразным и структурированным биотопам, в которых особи вынуждены перемещаться по сложным траекториям в процессе питания или избегания опасности. Различия в размере отолитов внутреннего уха особенно выражены у видов, обитающих в прибрежной зоне и в мелководных водоёмах с большим числом препятствий и укрытий. У пелагических рыб отолиты более близки по размерам (Лычаков, 1994; Kasumyan, 2004).

Можно предположить, что захватываемые рыбой пузырьки воздуха располагаются в верхней части наджаберной камеры, окружая костную капсулу саккулюса. Таким образом, как и у других представителей отряда *Anabantiformes*, усиление слуховой чувствительности у анабаса достигается вследствие заполненной воздухом

¹ Перемещения анабаса *Anabas testudineus* вне воды (https://disk.yandex.ru/i/T2OL5xXp_EA92Q). Видеосъёмка 2021 г., автор Е.Д. Павлов.

наджаберной камеры, непосредственно граничащей с внутренним ухом (Ladich, Schulz-Mirbach, 2016). Аналогичные адаптации у некоторых других рыб (Веберов аппарат у Otophysi, выросты плавательного пузыря у представителей семейств Clupeidae, Gadidae и Notopteridae, а также тимпанические пузырьки у клюворылых рыб (Mormyridae)) способствуют расширению спектра воспринимаемых звуковых частот и повышению слуховой чувствительности. Такая адаптация оказывается полезной в мелководных водоёмах (Kasumyan, 2005; Putland et al., 2019). Удаление воздуха из наджаберной камеры у лабиринтовых рыб ведёт к резкому снижению слуха (Ladich, Schulz-Mirbach, 2016).

У рыб отолитовые органы выполняют функции равновесия и слуха. Саккулус и лагена представляют собой биологические акселерометры, способные воспринимать линейные ускорения, в то время как утрикулус обеспечивает главным образом вестибулярную функцию (Popper et al., 2003, 2005; Kasumyan, 2004; Popper, Fay, 2011; Putland et al., 2019). Относительная величина сагитты зависит от образа жизни рыб. Как полагают, у представителей семейства Sciaenidae сагитта особенно велика, что обусловлено способностью рыб издавать звуки и акустической внутривидовой коммуникацией (Ramcharitar et al., 2004, 2006; Cruz, Lombarte, 2004; Horodysky et al., 2008; Kasumyan, 2008). Тем не менее измерение сагитты у американского серебряного окуня *Bairdiella chrysoura* и серого горбыля *Cynoscion regalis* по имеющимся иллюстрациям (Ramcharitar et al., 2004. Fig. 3) показало, что относительная длина сагитты (OL/TL) составляет соответственно 0.041 и 0.044. Эти значения в целом меньше, чем значения индекса (0.04–0.06), известные (Павлов, 2021) для представителей подотряда Scorpaenoidei. Эти рыбы ведут уединённый образ жизни, не сопровождающийся выраженной слуховой коммуникацией. Сагитта анабаса особенно велика — OL/TL составляет в среднем 0.060. У карликового гурами величина сагитты, по-видимому, ещё больше: $OL/TL = \sim 0.072$ по измерениям, проведённым по рисунку соответствующей статьи (Vano, Serajuddin, 2021. Fig. 4). Среди представителей отряда Anabantiformes звукогенерация описана у гурами родов *Trichopsis* и *Trichogaster*. Ворчащий гурами издаёт звуки с помощью грудных плавников при агрессии (Ladich et al., 1992; Ladich, Popper, 2001; Kasumyan, 2008). Мраморный гурами *Trichopodus trichopterus* и жемчужный гурами

T. leerii генерируют звуки во время питания (Виноградская и др., 2017; Касумян, Михайлова, 2022). Издавание специфических звуков анабасом также вполне возможно при размножении, питании и заглатывании пузырьков воздуха. Сравнительно крупная сагитта, по-видимому, имеется у большинства видов отряда Anabantiformes, имеющих объёмную костную капсулу саккулуса (соответствующие иллюстрации в статье Лиема (Liem, 1963)), что, по-видимому, является приспособлением к восприятию звуков от особей своего вида и других звуков. Тем не менее в целом размер и форма сагитты могут определяться филогенетической историей каждой таксономической группы.

Лапиллус анабаса относится к несельдевому (non-clupeiform) типу и имеет обычную структуру с хорошо выраженным выступом (gibbus maculae) на вентральной стороне и краевым утолщением (prominentia marginalis) латерального края отолита на его дорсальной стороне (Assis, 2005). Морфология сагитты анабаса в целом близка к таковой, описанной с использованием сканирующей электронной микроскопии (Bardhan et al., 2021). Но некоторые структуры, проиллюстрированные в цитированной статье, мы не наблюдали. В сагиттах из нашего материала остиум более узкий, бобовидная структура (bean-shaped impression) не прослеживается, а отметки роста (growth stripes) в кауде, очевидно, представляют собой продолжение лопастевидной структуры отолита. Отмеченная ранее тенденция к формированию менее выраженного рострума и уменьшению excisura major с ростом отолита (Bardhan et al., 2021) выявлена и в нашей работе. Тем не менее данный признак чрезвычайно изменчив, вплоть до полного отсутствия excisura major даже у наиболее мелких из исследованных нами особей. Значительная вариабельность формы отолитов анабаса не является неожиданной, учитывая чрезвычайную экологическую пластичность и морфологическую вариабельность вида (Ara, Nabi, 2018a, 2018b; Самойлов, Чан Дык Зьен, 2022).

Лапиллус имеет низкий темп роста и характеризуется значительной отрицательной аллометрией по отношению к длине рыбы (TL) и длине сагитты (рис. 4). Рост сагитты существенно замедляется по достижении $TL \sim 109$ мм. Это замедление (очевидно, отражающее уменьшение темпа роста рыбы), по-видимому, связано с началом полового созревания. В нашей выборке несколько самок и самцов имели гонады заключительных стадий зрелости (III и IV) при TL 75–

116 мм ($n = 19$). Самки анабаса (50 и 100% особей популяции) в заболоченной местности Бангладеш достигали половой зрелости, соответственно, при TL 115 и 145 мм (Mawa et al., 2022), в то время как культивируемые в Индии рыбы обоих полов становятся половозрелыми при достижении $TL \sim 80$ мм (Priyatha, Chitra, 2022).

В онтогенезе форма лапиллуса меняется быстрее, по сравнению с изменением формы сагитты, что подтверждается более выраженным наклоном прямых, описывающих линейную регрессию между индексами формы отолита и TL и соответственно большими коэффициентами детерминации (табл. 1). Утрикулус, в состав которого входит лапиллус, воспринимает линейные ускорения, связанные с перемещением рыбы, и контролирует ориентацию тела в пространстве (Boyle et al., 2018). В связи с этим отмеченные нами значительные изменения формы лапиллуса в онтогенезе могут быть связаны с приобретением способности к сложным перемещениям, включая наземные. Как известно, направленные перемещения анабаса на суше при вертикальном положении тела обеспечиваются за счёт хвостового стебля, поочерёдных движений широко расставленных жаберных крышек с колючими подкрышками (subopercula) и грудных плавников. Рыбы могут преодолевать подъёмы (до 25°) и вертикальные препятствия, демонстрируя сложное поведение, включая прыжки (Davenport, Abdul Matin, 1990; Павлов и др., 2021). В экспериментальной установке средняя скорость сухопутных перемещений анабаса $TL \sim 71$ мм составила 4.3 см/с (Павлов и др., 2021), максимальная скорость ползания рыб TL 143 мм равна 25.6 см/с (Davenport, Abdul Matin, 1990).

Лапиллус и сагитта являются билатерально симметричными структурами (рис. 5). Наличие DA, зарегистрированной для двух индексов формы лапиллуса (табл. 2), можно объяснить несколькими причинами: 1) сравнительно небольшой величиной выборки; 2) быстрыми изменениями формы лапиллуса в процессе развития, ведущими к временному изменению формы отолита на одной стороне тела; 3) реальной DA вследствие латерализации, связанной с периодическими сухопутными перемещениями рыб и преодолением препятствий с преимущественным использованием одной стороны тела. Случаи DA формы отолитов известны как для камбаловых рыб, так и для рыб, обладающих билатерально симметричным те-

лом (Mille et al., 2015; Mahé et al., 2019, 2021), но её оценку следует проводить с особой тщательностью (Palmer, 1994; Palmer et al., 2010).

Представляется очевидным, что адаптации анабаса к специфической ориентации и поведению в процессе ограниченных выходов на сушу должны отражаться на структуре отолитов. Тем не менее выяснение межвидовых различий у Anabantiformes представляет сложность, в связи с полным отсутствием сведений о морфологии лапиллуса и весьма ограниченными данными о структуре сагитты у лабиринтовых рыб. Схематичные иллюстрации формы сагитты у 12 видов рыб семейств Anabantidae, Helostomatidae и Osphronemidae (Liem, 1963, Figs. 88–90) свидетельствуют, что анабас обладает удлинённой сагиттой ($AR \sim 1.88$), в то время как сагитты остальных видов (за исключением *Sandelia capensis*) имеют большую высоту (ширину). Сагитта макропода, изображённая Шнейдером (Schneider, 1942, Fig. 3a, 3b), также сравнительно высока ($AR = 1.21–1.24$), с хорошо выраженными роостромом, антироостромом и широким сулкусом. Сагитта карликового гурами имеет похожую форму ($AR = 1.22–1.33$ по измерениям отолитов на рисунке: Bano, Serajuddin, 2021, Fig. 4), короткий и широкий остиум, расположенный под углом $\sim 126^\circ$ к кауде, хорошо заметный collum и удлинённую кауду. Высокая сагитта свойственна придонным рыбам, приуроченным к мягким субстратам (Jaramillo et al., 2014). В связи с этим удлинённая сагитта анабаса может быть связана с его обитанием преимущественно в толще воды и со способностью к активным направленным перемещениям на суше.

Структура сулкуса, непосредственно контактирующего с макулой, особенно существенна для различения звуков и обеспечения ориентации в пространстве (Popper et al., 2003, 2005). Отношение площади сулкуса к площади сагитты (SA/A) является близким у анабаса и карликового гурами: соответственно 0.181 (0.139–0.233, $n = 4$) и ~ 0.180 (по измерениям отолита на рисунке: Bano, Serajuddin, 2021, Fig. 2). Вместе с тем ориентация волосковых клеток в зонах макулы у этих видов может быть различной. Например, она различается у трёх видов рыб семейства Cichlidae с разной морфологией плавательного пузыря (Schulz-Mirbach et al., 2014). Как известно, распространение и свойства звука различаются в воде и на суше (Putland et al., 2019), в связи с чем особенность восприятия анабасом

звуковых колебаний в этих средах представляет предмет для дальнейших исследований.

Таким образом, морфологические адаптации внутреннего уха анабаса к наземным перемещениям этой рыбы остаются в значительной степени неясными. Роль многих других факторов, включая специальные адаптации к среде, особенности акустической коммуникации и филогенетическую историю каждого вида, может отражаться на морфологии полукружных каналов, отолитовых органов и отолитов. К аналогичному выводу пришли авторы, исследовавшие структуру отолитов у трёх видов отряда Gobiiformes с разной степенью адаптации к амфибийному образу жизни: форма сагитты и сулкуса различна, но непосредственная связь с образом жизни остаётся под вопросом (Ghanbarifardi et al., 2020). Строение внутреннего уха и структура отолитов у разных видов отряда Anabantiformes, у анабаса из популяций с потенциально разной способностью к выходу на сушу, а также особенности акустической коммуникации и звуковой чувствительности являются возможными направлениями последующих работ. Такие исследования позволят прояснить связь между морфологическими особенностями внутреннего уха и параметрами среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим Л.Т.К. Оань (Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, г. Нячанг, Вьетнам) за помощь в сборе материала. Благодарим трёх анонимных рецензентов за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ CITIS № 121032300100-5 и при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, проект “Эколан Э3.2, задача 2”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* (Osphronemidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.
https://doi.org/10.7868/S004287521703016X

Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 215 с.

Зворыкин Д.Д. 2020. Являются ли сухопутные перемещения амфибийных рыб латеральными миграциями? // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 6. С. 444–457.
https://doi.org/10.31857/S0044459620060081

Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2022. Звукогенерация у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae) при питании // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 5. С. 645–652.
https://doi.org/10.31857/S0042875222050101

Касумян А.О., Пашенко Н.И., Оань Л.Т.К. 2021. Морфология органа обоняния анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae, Perciformes) // Зоол. журн. Т. 100. № 1. С. 40–56.
https://doi.org/10.31857/S0044513420110045

Лычаков Д.В. 1994. Отолиты круглоротых и рыб: эволюция и некоторые количественные соотношения // Сенсор. системы. Т. 8. № 3–4. С. 7–15.

Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.

Никонов С.И. 1982. Передний мозг и поведение рыб. М.: Наука, 208 с.

Павлов Д.А. 2021. Морфология отолитов и родственные отношения некоторых видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 20–34.
https://doi.org/10.31857/S0042875221010124

Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В. и др. 2018. Влияние тиомочевины на поведение анабаса *Anabas testudineus* в потоке воды // Там же. Т. 58. № 5. С. 584–588.
https://doi.org/10.1134/S0042875218050181

Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В. и др. 2021. Влияние уровня воды на выход анабаса *Anabas testudineus* на сушу и особенности его перемещений // Там же. Т. 61. № 5. С. 584–589.
https://doi.org/10.31857/S0042875221050143

Самойлов К.Ю., Чан Дык Зьен. 2022. Морфологическая изменчивость и особенности биологии анабаса *Anabas testudineus* в водных объектах разного типа // Биология внутр. вод. № 3. С. 212–221.
https://doi.org/10.31857/S0320965222020127

Ara I., Nabi M.R. 2018a. Morphometric and meristic comparison of local and Thai *Anabas testudineus* // J. Fish. V. 6. № 2. P. 599–604.
https://doi.org/10.17017/j.fish.26

Ara I., Nabi M.R. 2018b. Osteological comparison between local and Thai climbing perch in terms of neurocranium, vertebral column and accessory respiratory organ // Int. J. Fish. Aquat. Stud. V. 6. № 4. P. 484–491.

Ari C. 2011. Encephalization and brain organization of mobulid rays (Myliobatiformes, Elasmobranchii) with ecological perspectives // Open Anat. J. V. 3. P. 1–13.
https://doi.org/10.2174/1877609401103010001

Assis C.A. 2003. The lagenar otoliths of teleosts: their morphology and its application in species identification,

- phylogeny and systematics // J. Fish Biol. V. 62. № 6. P. 1268–1295.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00106.x>
- Assis C.A. 2005. The utricular otoliths, lapilli, of teleosts: their morphology and relevance for species identification and systematics studies // Sci. Mar. V. 69. № 2. P. 259–273.
<https://doi.org/10.3989/SCIMAR.2005.69N2259>
- Bano F., Serajuddin M. 2021. Sulcus and outline morphometrics of sagittal otolith variability in freshwater fragmented populations of dwarf gourami, *Trichogaster lalia* (Hamilton, 1822) // Limnologia. V. 86. Article 125842.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125842>
- Bardhan I., Roy S., Mukhopadhyay A., Tripathy B. 2021. Ultrastructure of the sagitta otolith in different body size groups of climbing perch *Anabas testudineus* (Anabantidae) // J. Ichthyol. V. 61. № 1. P. 166–174.
<https://doi.org/10.1134/S0032945221010033>
- Barton R.A., Purvis A., Harvey P.H. 1995. Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores // Phil. Trans. Res. Soc. Lond. B. V. 348. № 1326. P. 381–392.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0076>
- Binoy V.V., Kasturirangan R., Sinha A. 2015. Sensory cues employed for the acquisition of familiarity-dependent recognition of a shoal of conspecifics by climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch) // J. Biosci. V. 40. № 2. P. 225–232.
<https://doi.org/10.1007/s12038-015-9529-1>
- Boyle R., Ehsanian R., Mofrad A. et al. 2018. Morphology of the utricular otolith organ in the toadfish (*Opsanus tau*) // J. Comp. Neurol. V. 526. № 9. P. 1571–1588.
<https://doi.org/10.1002/cne.24429>
- Briscoe S.D., Ragsdale S.W. 2019. Evolution of the chordate telencephalon // Curr. Biol. V. 29. № 13. P. R647–R662.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.026>
- Cruz A., Lombarte A. 2004. Otolith size and its relationship with color patterns and sound production // J. Fish Biol. V. 65. № 6. P. 1512–1525.
<https://doi.org/10.1111/J.0022-1112.2004.00558.X>
- Datta N.C., Saha A.K., Das A. 1976. Investigation on the morphology of the olfactory apparatus of *Anabas testudineus* (Bloch) // J. Inland Fish. Soc. India. V. 8. P. 13–18.
- Davenport J., Abdul Matin A.K.M. 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidae, Pisces) // J. Fish Biol. V. 37. № 1. P. 175–184.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05938.x>
- De Bruin J.P.C. 1980. Telencephalon and behavior in teleost fish // Comparative neurology of the telencephalon. Boston: Springer. P. 175–201.
https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2988-6_7
- Demski L.S., Northcutt R.G. 1996. The brain and cranial nerves of the white shark: an evolutionary perspective // Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*. San Diego: Acad. Press. P. 121–130.
<https://doi.org/10.1016/B978-012415031-7/50013-6>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 06/2022).
- Gaemers P.A.M. 1984. Taxonomic position of Cichlidae (Pisces, Perciformes) as demonstrated by the morphology of their otoliths // Neth. J. Zool. V. 34. № 4. P. 566–595.
<https://doi.org/10.1163/002829684X00290>
- Ghanbarifardi M., Gut C., Gholami Z. et al. 2020. Possible link between the structure of otoliths and amphibious mode of life of three mudskipper species (Teleostei: Gobioidae) from the Persian Gulf // Zool. Middle East. V. 66. № 4. P. 311–320.
<https://doi.org/10.1080/09397140.2020.1805140>
- Hamdani E.H., Døving K.B. 2007. The functional organization of the fish olfactory system // Prog. Neurobiol. V. 82. № 2. P. 80–86.
<https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2007.02.007>
- Hilal S., Hilal F. 2019. Morphological variations in the brain of some selected Teleosts // J. Pharm. Innov. V. 8. № 6. P. 316–320.
- Horn Â.C.M., Rasia-Filho A.A. 2018. The cytoarchitecture of the telencephalon of *Betta splendens* Regan 1910 (Perciformes: Anabantoidei) with a stereological approach to the supracommissural and postcommissural nuclei // Anat. Rec. V. 301. № 1. P. 88–110.
<https://doi.org/10.1002/ar.23699>
- Horodysky A.Z., Brill R.W., Fine M.L. et al. 2008. Acoustic pressure and particle motion thresholds in six sciaenid fishes // J. Exp. Biol. V. 211. № 9. P. 1504–1511.
<https://doi.org/10.1242/jeb.016196>
- Huber R., van Staaden M.J., Kaufman L.S., Liem K.F. 1997. Microhabitat use, trophic patterns and the evolution of brain structure in African cichlids // Brain Behav. Evol. V. 50. № 3. P. 167–182.
<https://doi.org/10.1159/000113330>
- Huesa G., Anadón R., Folgueira M., Yáñez J. 2009. Evolution of the pallium in fishes // Encyclopedia of Neuroscience. Berlin: Springer. P. 1400–1404.
https://doi.org/10.1007/978-3-540-29678-2_3166
- Hussein M.N.A., Cao X. 2018. Brain anatomy and histology // Benha Vet. Med. J. V. 35. № 2. P. 446–463.
<https://doi.org/10.21608/bvmj.2018.96440>
- Ito H., Ishikawa Y., Yoshimoto M., Yamamoto N. 2007. Diversity of brain morphology in Teleosts: brain and ecological niche // Brain Behav. Evol. V. 69. № 2. P. 76–86.
<https://doi.org/10.1159/000095196>
- Jaramillo A.M., Tombari A.D., Dura V.B. et al. 2014. Otolith eco-morphological patterns of benthic fishes from the coast of Valencia (Spain) // Thalassas. V. 30. № 1. P. 57–66.

- Johansen K. 1970. Air breathing in fishes // *Fish Physiology*. V. IV. N.Y.: Acad. Press. P. 361–411.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60134-X](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60134-X)
- Kasumyan A.O. 2004. The vestibular system and sense of equilibrium in fish // *J. Ichthyol.* V. 44. Suppl. 2. P. S224–S268.
- Kasumyan A.O. 2005. Structure and function of auditory system in fish // *Ibid.* V. 45. Suppl. 2. P. S223–S270.
- Kasumyan A.O. 2008. Sounds and sound production in fishes // *Ibid.* V. 48. № 11. P. 981–1030.
<https://doi.org/10.1134/S0032945208110039>
- Kiyohara S., Sakata Y., Yoshitomi T., Tsukahara J. 2002. The ‘goatee’ of goatfish: innervation of taste buds in the barbels and their representation in the brain // *Proc. R. Lond. Soc. B.* V. 269. № 1502. P. 1773–1780.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2086>
- Kumar K., Lalrinsanga P., Sahoo M. et al. 2013. Length-weight relationship and condition factor of *Anabas testudineus* and *Channa* species under different culture systems // *World J. Fish Mar. Sci.* V. 5. № 1. P. 74–78.
<https://doi.org/10.5829/idosi.wjfm.2013.05.01.64201>
- Ladich F., Popper A.N. 2001. Comparison of the inner ear ultrastructure between teleost fishes using different channels for communication // *Hear. Res.* V. 154. № 1–2. P. 62–72.
[https://doi.org/10.1016/S0378-5955\(01\)00217-9](https://doi.org/10.1016/S0378-5955(01)00217-9)
- Ladich F., Schulz-Mirbach T. 2016. Diversity in fish auditory systems: one of the riddles of sensory biology // *Front. Ecol. Evol.* V. 4. Article 28.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00028>
- Ladich F., Bischof C., Schleinz G., Fuchs A. 1992. Intra- and interspecific differences in agonistic vocalizations in croaking gouramis (genus: *Trichopsis*, Anabantidae, Teleostei) // *Bioacoustics*. V. 4. № 2. P. 131–141.
<https://doi.org/10.1080/09524622.1992.9753212>
- Lastein S., Hamdani A.H., Døving K.B. 2015. Olfactory discrimination of pheromones // *Fish pheromones and related cues*. Oxford: John Wiley and Sons. P. 159–195.
<https://doi.org/10.1002/9781118794739.ch8>
- Liem K.F. 1963. The comparative osteology and phylogeny of the Anabantidae (Teleostei, Pisces). Urbana: Univ. Illinois Press, 149 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.50281>
- Liem K.F. 1987. Functional design of the air ventilation apparatus and overland excursions by teleosts // *Fieldiana. Zool. New Ser.* № 37. P. 1–29.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.2823>
- Lin C.-H., Chang C.-W. 2012. Otolith atlas of Taiwan fishes. NMMBA Atlas Series. V. 12. Pingtung: Natl. Mus. Mar. Biol. Aquarium, 415 p.
- Mahé K., Ider D., Massaro A. et al. 2019. Directional bilateral asymmetry in otolith morphology may affect fish stock discrimination based on otolith shape analysis // *ICES J. Mar. Sci.* V. 76. № 1. P. 232–243.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy163>
- Mahé K., MacKenzie K., Ider D. et al. 2021. Directional bilateral asymmetry in fish otolith: a potential tool to evaluate stock boundaries? // *Symmetry*. V. 13. Article 987.
<https://doi.org/10.3390/sym13060987>
- Mawa Z., Hossain M.Y., Hasan M.R., Asaduzzaman M. 2022. Reproductive aspects of *Anabas testudineus* collected from the Gajner Beel wetland in Bangladesh: implications for its conservation under changing eco-climatic conditions and suggestions for best aquaculture practice // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 29. № 44. P. 66277–66294.
<https://doi.org/10.1007/s11356-022-20423-7>
- Mille T., Mahe K., Villanueva M.C. et al. 2015. Sagittal otolith morphogenesis asymmetry in marine fishes // *J. Fish Biol.* V. 87. № 3. P. 646–663.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12746>
- Nieuwenhuys R. 2009. The forebrain of actinopterygians revisited // *Brain Behav. Evol.* V. 73. № 4. P. 229–252.
<https://doi.org/10.1159/000225622>
- Palmer A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental instability: its origins and evolutionary implications*. V. 2. Dordrecht: Springer. P. 335–364.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-0830-0_26
- Palmer A.R., Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 17. № 1. P. 391–421.
<https://doi.org/10.1146/ANNUREV.EC.17.110186.002135>
- Palmer M., Linde M., Morales-Nin B. 2010. Disentangling fluctuating asymmetry from otolith shape // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 399. P. 261–272.
<https://doi.org/10.3354/meps08347>
- Pavlov D.A. 2023. Feeding-related skull structures of climbing perch *Anabas testudineus* (Anabantidae) // *J. Ichthyol.* V. 63. № 4. P. 788–796.
<https://doi.org/10.1134/S0032945223040148>
- Popper A.N., Fay R.R. 2011. Rethinking sound detection by fishes // *Hear. Res.* V. 273. № 1–2. P. 25–36.
<https://doi.org/10.1016/j.heares.2009.12.023>
- Popper A.N., Fay R.R., Platt C., Sand O. 2003. Sound detection mechanisms and capabilities of teleost fishes // *Sensory processing in aquatic environments*. N.Y.: Springer. P. 3–38.
https://doi.org/10.1007/978-0-387-22628-6_1
- Popper A.N., Ramcharitar J., Campana S.E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology // *Mar. Freshw. Res.* V. 56. № 5. P. 497–504.
<https://doi.org/10.1071/MF04267>
- Priyatha C.V., Chitra K.C. 2022. Evaluation of the reproductive cycle and gonadal development in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) in captivity // *J. Fish.* V. 10. № 1. Article 101206.
<https://doi.org/10.17017/j.fish.364>
- Putland R.L., Montgomery J.C., Radford C.A. 2019. Ecology of fish hearing // *J. Fish. Biol.* V. 95. № 1. P. 39–52.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13867>

- Rahmani A.R., Khan S.M. 1981. The olfactory organ in a few Indian teleosts // Curr. Sci. V. 50. № 7. P. 329–331. <http://www.jstor.org/stable/24085788>
- Ramcharitar J.U., Deng X., Ketten D., Popper A.N. 2004. Form and function in the unique inner ear of a teleost: the silver perch (*Bairdiella chrysoura*) // J. Comp. Neurol. V. 475. № 4. P. 531–539. <https://doi.org/10.1002/cne.20192>
- Ramcharitar J.U., Dennis M., Higgs D.M., Popper A.N. 2006. Audition in sciaenid fishes with different swim bladder-inner ear configurations // J. Acoust. Soc. Am. V. 119. № 1. P. 439–443. <https://doi.org/10.1121/1.2139068>
- Satou M. 1992. Synaptic organization of the olfactory bulb and its central projection // Fish chemoreception. London: Chapman and Hall. P. 40–59. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_3
- Schneider H. 1942. Die Bedeutung der Atemhöhle der Labyrinthfische für ihr Hörvermögen // Z. Vergl. Physiol. V. 29. № 1–2. P. 172–194. <https://doi.org/10.1007/BF00304447>
- Schroeder D.M. 1980. The telencephalon of Teleosts // Comparative neurology of the telencephalon. Boston: Springer. P. 99–115. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2988-6_4
- Schulz-Mirbach T., Ladich F., Riesch R., Plath M. 2010. Otolith morphology and hearing abilities in cave- and surface-dwelling ecotypes of the Atlantic molly, *Poecilia mexicana* (Teleostei: Poeciliidae) // Hear. Res. V. 267. № 1–2. P. 137–148. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.04.001>
- Schulz-Mirbach T., Ladich F., Plath M. et al. 2014. Are accessory hearing structures linked to inner ear morphology? Insights from 3D orientation patterns of ciliary bundles in three cichlid species // Front. Zool. V. 11. Article 25. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-25>
- Secor D.H., Dean J.M., Laban E.H. 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Washington: Electr. Power Res. Inst., 87 p.
- Seshagiri B.V., Raju K.V. 2001. Validity of *Anabas oligolepis* Bleeker, 1855 and *Coius cobojius* Hamilton-Buchanan, 1822 a junior synonym of *A. testudineus* (Bloch, 1795) (Osteichthyes: Anabantidae) // J. Aqua. Biol. V. 16. № 2. P. 29–31.
- Srinu G., Padmavathi P., Chatla D. 2019. Identification and validation of *Anabas* spp. (Osteichthyes: Anabantidae) through morphology and DNA barcoding from Lake Kolleru, Andhra Pradesh, India // J. Coast. Res. V. 86. № sp1. P. 142–148. <https://doi.org/10.2112/SI86-022.1>
- Talwar P.K., Jhingran A.G. 1992. Inland fishes of India and adjacent countries. V. 2. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 543–1158.
- Urick R.J. 1983. Principles of underwater sound. N.Y.: McGraw-Hill Inc., 423 p.
- Van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. V. 16. № 2. P. 125–142. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1962.tb03206.x>

УДК 597.553.2.575.21

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НИЖНЕАМУРСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS TUGARINAE* (SALMONIDAE: THYMALLINAE)

© 2024 г. П. Б. Михеев^{1, 2, *}

¹Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

²Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

*E-mail: pmikheev@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.02.2023 г.

После доработки 20.03.2023 г.

Принята к публикации 22.03.2023 г.

Представлены результаты анализа морфологической изменчивости нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* — одного из пяти видов хариусовых рыб (Thymallinae), населяющих бассейн р. Амур. Проанализированы 16 выборок неполовозрелых особей одного размерного класса, собранных в разных частях ареала. По результатам дискриминантного анализа выявлена высокая степень морфологической обособленности хариусов разных рек: точность классификации рыб по местам их отлова в среднем составила 96%. При сравнении некоторых выборок был выявлен хиатус по значениям ряда морфологических признаков. С помощью метода кластерного анализа хариусы были классифицированы на группы, морфологические различия которых объяснимы разницей в условиях обитания. В отдельный кластер вошли рыбы рек эстуарной зоны Амура, где, несмотря на однотипность водоёмов и приуроченность их к одному, сравнительно небольшому району, хариусы были хорошо различимы по фенооблику. Хариусы, населяющие разные участки крупной реки, зачастую морфологически различались сильнее, чем изолированные друг от друга группы рыб малых рек. Выявлено увеличение либо смещение как в большую, так и в меньшую стороны пределов варьирования значений некоторых морфологических признаков, являющихся диагностическими для вида.

Ключевые слова: морфологические признаки, пластические признаки, меристические признаки, внутривидовая изменчивость, географическая изменчивость, хариусы Амура.

DOI: 10.31857/S0042875224010032, EDN: AIEIWU

Сравнительный морфологический анализ наряду с генетическими исследованиями является одним из важных инструментов в исследованиях популяционной структуры видов и незаменим при описании новых таксонов. Морфологические признаки являются интегральной характеристикой, которая объединяет функциональную информацию о связи фенотипа со средой и эволюционную информацию о степени дивергенции вида от других видов и предковой формы (Caillon et al., 2018).

Разнообразие хариусов рода *Thymallus* бассейна р. Амур всегда привлекало внимание учёных. В течение двух последних десятилетий было установлено, что в бассейне Амура обитают морфологически и генетически отличные друг от друга формы хариусов, степень различий между которыми достигает видового уровня (Антонов, 1995;

Шедько, 2001; Froufe et al., 2003; Книжин и др., 2007; Bogutskaya et al., 2008; Weiss et al., 2021). В пределах амурского бассейна выявлены множественные зоны симпатрии хариусов, в которых морфологически виды различаются в большей степени, чем их популяции, обитающие аллопатрически (Михеев, Мазникова, 2016; Mikheev et al., 2019; Weiss et al., 2019). Считается, что дивергенция амурских хариусов и их аллопатрическое видообразование происходили в миоцене (Weiss et al., 2019). Вторичный контакт хариусов в пределах амурского бассейна произошёл в результате перестройки речных бассейнов в плейстоцене (Ma et al., 2012), что также подтверждено на примере других видов рыб, в частности осетровых (Acipenseridae) (Koshelev, Ruban, 2022).

Нижеамурский хариус *Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2007 яв-

ляется одним из пяти видов хариусовых рыб (Thymallinae), населяющих бассейн Амура (Шедько, 2001; Книжин и др., 2007; Weiss et al., 2021). Согласно филогенетической реконструкции, выполненной по результатам изучения митохондриального генома, обособление нижеамурского хариуса от предковой ветви произошло порядка 12 млн лет назад (Ma et al., 2016). Морфологическая изменчивость вида в пределах ареала практически не освещена (Сафонов и др., 2003; Михеев, 2009в). Популяционная структура неизвестна. Принимая во внимание модификационную клинальную и экотопическую изменчивость хариусовых (Зиновьев, 2005), а также выявленную биологическую неоднородность вида в бассейне Амура (Михеев и др., 2012, 2013), анализ популяционных особенностей морфотипа нижеамурского хариуса представляет интерес и важен для оценки популяционной структуры вида. Это в свою очередь

является основой для разработки стратегии рациональной эксплуатации ресурсов и охраны вида, что особенно актуально в условиях возрастающего антропогенного пресса на экосистемы горных и полугорных рек бассейна Амура. Нижеамурский хариус — один из ключевых элементов ихтиоценов горных и предгорных рек этого бассейна, является важным объектом рыболовства и крайне чувствителен к перелову и деградации мест обитания (Михеев, 2010).

Цель работы — изучить морфологическую изменчивость нижеамурского хариуса в пределах ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 16 локациях бассейна нижнего Амура и р. Уссури в 2004–2008 гг. (рис. 1). Места сбора, число и размерный состав рыб проанализированных выборок нижеамур-

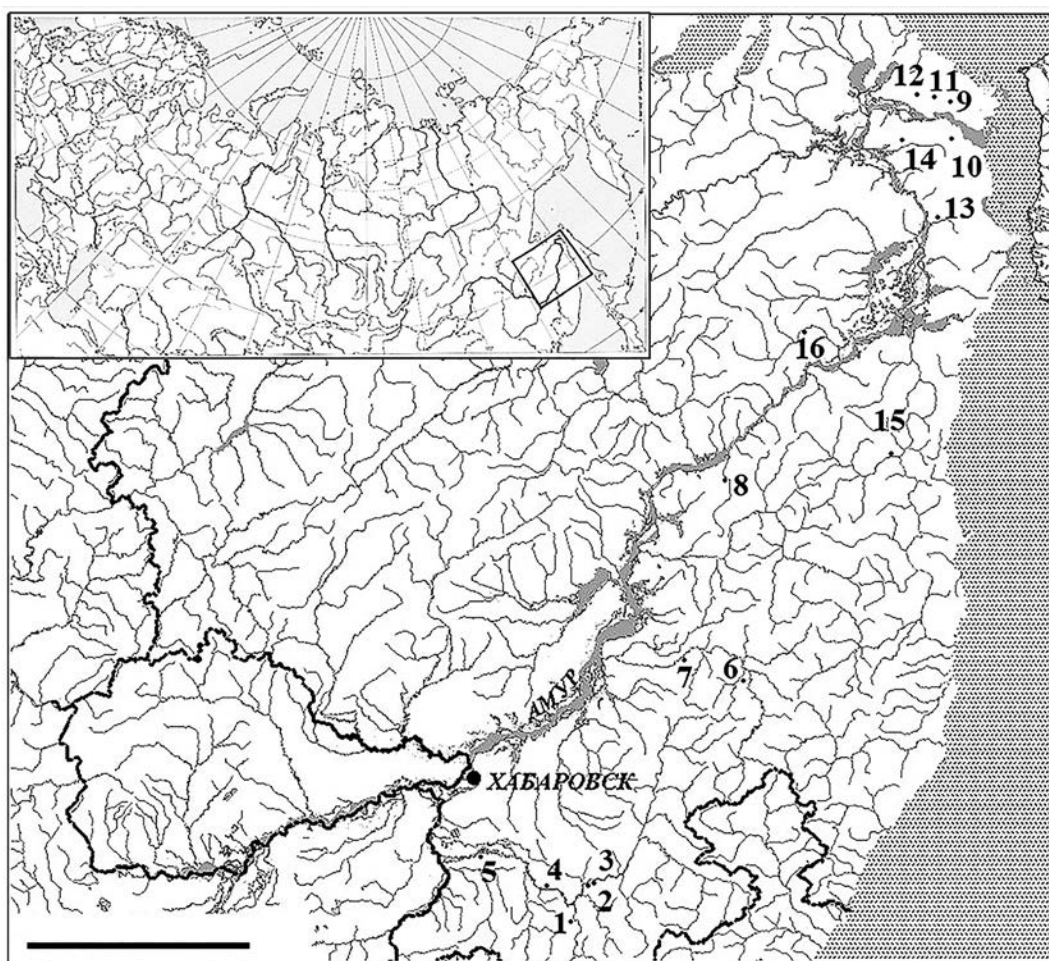


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. Нумерация точек сбора (•) соответствует номерам выборок, указанным в табл. 1. Масштаб: 180 км.

Таблица 1. Места сбора, число и размерный состав рыб в выборках нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*, использованных для морфологического анализа

№	Река	Координаты		Длина тела по Смитту, мм*	Число рыб, экз.
		с.ш.	в.д.		
1	Большая Коломи	47°24'27.3"	136°01'34.1"	130.7 ± 3.38 (118.2–166.4)	20
2	Хор	47°41'22.3"	136°19'52.4"	135.8 ± 2.91 (119.4–165.2)	29
3	То же	47°41'44.7"	136°23'12.9"	97.0 ± 2.58 (86.4–119.4)	22
4	“_”	47°37'44.6"	135°55'03.2"	100.3 ± 1.57 (95.8–117.8)	25
5	“_”	47°50'08.4"	135°33'50.0"	96.8 ± 2.23 (88.3–113.2)	20
6	Ануй	48°59'09.7"	138°07'36.7"	150.1 ± 5.67 (117.0–178.0)	26
7	То же	49°14'59.6"	137°15'22.1"	149.6 ± 2.95 (121.9–178.8)	25
8	Мачтовая	50°36'34.6"	137°53'20.3"	132.5 ± 10.01 (105.0–161.5)	13
9	Нижняя Патха	53°06'28.3"	140°53'57.2"	144.2 ± 1.81 (132.0–161.2)	25
10	Таракановка	52°58'54.4"	140°48'17.3"	146.6 ± 3.77 (122.5–188.2)	31
11	Первая Вайда	53°12'34.6"	140°27'01.1"	131.7 ± 4.58 (116.7–160.2)	24
12	Лича	53°10'36.9"	140°39'25.2"	137.2 ± 8.07 (113.6–174.0)	18
13	Гера	52°32'23.2"	140°25'17.7"	152.9 ± 3.92 (115.5–181.8)	26
14	Акша	52°56'10.6"	140°20'50.3"	143.6 ± 2.21 (124.0–162.0)	23
15	Яй	51°13'14.1"	139°48'11.0"	144.6 ± 7.38 (109.0–177.3)	21
16	Лимури	51°40'07.3"	139°00'12.7"	155.0 ± 3.74 (140.3–188.0)	19

Примечание. *Среднее значение ± ошибка средней, в скобках – пределы варьирования.

ского хариуса представлены в табл. 1. Учитывая размерно-возрастную морфологическую изменчивость и половой диморфизм вида (Михеев, 2009а, 2009б), для сравнительного морфологического анализа использовали неполовозрелых рыб одного размерного класса.

При отлове хариусов применяли различные орудия лова: накидную сеть, мальковый невод, ставные и плавные сети, крючковые снасти. При сборе рыб их принадлежность к исследуемому таксону определяли по наиболее характерному признаку – рисунку спинного плавника (Книжин и др., 2007). Формы с типом окраски плавника, промежуточным между исследуемым видом и другими амурскими хариусами, отмечены не были.

После поимки рыб помещали в 4%-ный раствор формальдегида для фиксации и дальнейшей камеральной обработки. Измерения с точностью 0.1 мм проводил один оператор с использованием штангенциркуля. Промеры выполняли по схеме, представленной в работе Правдина (1966). Измерения пластических признаков вели от вер-

шины рыла. Были проанализированы 34 пластических и 13 меристических признаков: длина тела по Смитту (*FL*) и стандартная (*SL*), длина головы (*c*) и рыла (*ao*), диаметр глаза (*o*), заглазничное расстояние (*po*), высота головы у затылка (*ch*) и через глаз (*ch*), длина (*l_{mx}*) и ширина (*h_{mx}*) верхней челюсти, длина нижней челюсти (*l_{md}*), наибольшая (*H*) и наименьшая (*h*) высоты тела, длина хвостового стебля (*l_{pc}*), длина основания спинного плавника (*ID*), высота передней (*hD₁*) и задней (*hD₂*) частей спинного плавника, длина основания анального плавника (*IA*), высота анального плавника (*hA*), длина грудного (*IP*) и брюшного (*IV*) плавников; антедорсальное (*aD*), постдорсальное (*pD*), антевентральное (*aV*), антеанальное (*aA*), пекто-вентральное (*PV*) и вентроанальное (*VA*) расстояния; длина верхней (*lc₁*) и нижней (*lc₃*) лопастей хвостового плавника, длина средних лучей хвостового плавника (*lc₂*). Помимо этих признаков измеряли длину средней части головы (*lo*) – от конца рыла до края праеоперскулум, ширину лба (*io*) – по расстоянию между краями frontale в районе средней части орбиты, длину наибольшей жаберной ты-

чинки (*l.sp.*), длину жаберной дужки (*l.arc.br.*) и максимальную толщину тела (*w*).

Из меристических признаков подсчитывали число чешуй в боковой линии (*ll*), число неразветвлённых (D_1) и ветвистых (D_2) лучей в спинном плавнике, общее число лучей в спинном плавнике (D), число неразветвлённых (A_1) и ветвистых (A_2) лучей в анальном плавнике, общее число лучей в анальном плавнике (A), число лучей в грудном (P) и в брюшном (V) плавниках; число жаберных лучей (*r.br.*), жаберных тычинок (*sp.br.*), пилорических придатков (*pc*) и позвонков (*vert.*).

Признаки тела выражали в % *FL*, признаки головы — в % *c*. При подсчёте позвонков включены уростилярные позвонки. Промеры пластических и подсчёт меристических признаков вели на левой стороне тела.

Статистическое сравнение проводили по *t*-критерию Стьюдента с учётом поправки Бонферрони (Armstrong, 2014). Значения проверяли на нормальность распределения методом χ^2 . Значения признаков, которые не отвечали нормальности, были трансформированы логарифмически. Уровень значимости, при котором различия хариусов из выборок 1, 2 и 6–16 (табл. 1) считали достоверными, составил 0.0006. При сравнении хариусов р. Хор (выборки 3–5), анализ которых проводили отдельно из-за разницы в размерном составе рыб, критическое значение уровня значимости составило 0.0167.

Кроме того, для оценки близости исследуемых выборок использовали дискриминантный анализ с пошаговым включением признаков по статистике λ -распределения Уилкса (отношение дискриминанта матриц внутригрупповых дисперсий индексов к детерминанту матрицы всех индексов), что позволило оценить долю вклада индексов отдельных морфометрических показателей в общую дискриминацию. Графическое отображение результатов осуществляли методом канонического анализа в пространстве главных дискриминирующих корней, а также методами кластерного анализа (Дубров и др., 2003). Кластеризацию выполнили методом невзвешенного попарного среднего (Казанская, Компаниец, 2009). Статистическую обработку проводили с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение хариусов исследованных выборок по пластическим признакам выявило, что наи-

более изменчивыми являются высоты и толщина тела (H , h , w), длина парных плавников и лопастей хвостового плавника, а также некоторые признаки головы — её высота у затылка, ширина лба и длина жаберной дужки (табл. 2. Приложение). Число достоверных различий между исследованными выборками по этим признакам составило от 21 до 45 из 78 возможных пар сравнений. Наибольшее число достоверных различий между выборками отмечено по толщине тела. По некоторым пластическим признакам значимые различия не отмечены. К ним относится длина верхней челюсти, заглазничного отдела, постдорсальное и пектоцентрально-вентральное расстояние.

Изменчивость счётных признаков значительно ниже. По числу пилорических придатков и лучей в спинном плавнике достоверные различия отмечены только в одном случае. Больше всего достоверных различий выявлено по числу жаберных лучей (14) и жаберных тычинок (10). По числу лучей в брюшном плавнике и неветвистых лучей в спинном плавнике отмечено по 9 пар различий (Приложение). По счётным признакам хиатус не отмечен.

Наибольшее количество достоверных различий по морфологическим признакам наблюдается при сравнении рыб нижнего течения р. Анжуй и Таракановка (16 признаков), хариусов р. Большая Колома и Таракановка (14), рыб р. Гера и Лимури (13), Лимури и Таракановка (13). Минимальное число признаков, по которым отмечены достоверные различия, равно 1. Пары сравнений выборок, которые различаются только по одному признаку, следующие: Акша — Мачтовая, Акша — Нижняя Патха, Нижняя Патха — Первая Вайда, Таракановка — Яй, Яй — Хор, Анжуй (нижнее течение) — Мачтовая, а также пары сравнений между последней и р. Нижняя Патха, Первая Вайда, Яй, Большая Колома, Хор (Приложение).

В результате многофакторного разделения молоди хариусов исследованных водоёмов в функцию многомерной дискриминации было включено 42 признака из 47. Не были включены стандартная длина, длина основания спинного плавника, число чешуй в боковой линии, число мягких лучей в спинном плавнике, общее число лучей в анальном плавнике, число лучей в брюшном плавнике и число позвонков. Различия дисперсий 15 из 42 дискриминирующих параметров (λ -распределение Уилкса) достоверны во всех

Таблица 2. Пластические и меристические признаки нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* исследованных рек

Признак	Акса	Аной		Гера	Лимури	Лича	Мачтовая	Нижняя Патха	Первая Вайда	Таракановка	Яй	Большая Коломи	Хор
		нижнее течение	среднее течение										
В % FL													
SL	93.3 ± 0.22 90.3–95.1	94.2 ± 0.02 91.0–95.2	94.1 ± 0.28 91.2–95.6	93.8 ± 0.19 92.1–94.9	94.5 ± 0.26 92.3–95.4	93.8 ± 0.25 93.1–94.2	93.3 ± 0.34 92.9–93.6	93.9 ± 0.24 92.5–95.1	93.7 ± 0.25 91.8–94.6	93.8 ± 0.41 86.9–95.5	93.2 ± 0.31 92.2–94.3	93.6 ± 0.61 85.9–95.5	93.1 ± 0.22 91.8–94.6
c	20.1 ± 0.18 19.2–22.3	22.1 ± 0.18 20.4–24.5	20.7 ± 0.26 19.3–22.4	20.6 ± 0.15 19.3–22.4	20.8 ± 0.48 19.7–21.2	20.6 ± 0.27 19.3–21.3	21.5 ± 0.55 20.5–23.2	20.3 ± 0.18 19.8–21.3	21.4 ± 0.28 19.9–22.8	20.6 ± 0.18 19.3–22.6	21.5 ± 0.36 19.5–22.3	21.6 ± 0.29 20.5–22.3	22.3 ± 0.21 21.3–24.2
H	20.5 ± 0.31 17.8–22.2	20.8 ± 0.1 19.4–22.3	20.6 ± 0.28 18.6–23.4	19.5 ± 0.24 18.4–22.3	21.6 ± 0.23 20.4–22.1	22.6 ± 0.35 21.2–23.3	20.2 ± 0.31 19.4–21.1	20.6 ± 0.28 19.5–21.2	22.2 ± 0.45 20.6–25.4	20.3 ± 0.26 17.9–22.2	19.3 ± 0.53 17.5–22.4	22.3 ± 0.12 22.5–23.6	20.4 ± 0.18 19.5–22.6
h	7.3 ± 0.06 6.9–7.9	7.4 ± 0.05 6.7–7.8	7.3 ± 0.06 6.7–8.0	7.0 ± 0.06 6.4–7.5	7.4 ± 0.04 7.2–7.8	7.4 ± 0.07 7.1–7.8	7.2 ± 0.20 6.3–7.6	7.3 ± 0.05 6.8–7.8	7.5 ± 0.06 7.1–7.9	6.8 ± 0.07 5.9–7.5	6.9 ± 0.12 6.3–7.3	7.6 ± 0.06 7.2–8.1	7.2 ± 0.05 6.7–8.1
w	11.9 ± 0.10 10.8–12.7	13.0 ± 0.09 12.1–13.8	13.9 ± 0.14 12.7–15.3	10.6 ± 0.05 10.1–11.2	13.4 ± 0.14 12.2–14.7	13.7 ± 0.17 13.1–14.6	11.8 ± 0.27 11.1–12.8	13.5 ± 0.16 11.4–14.6	13.5 ± 0.25 12.4–15.6	11.6 ± 0.24 9.4–13.7	11.4 ± 0.14 10.8–11.9	13.2 ± 0.14 12.4–14.2	11.8 ± 0.13 10.9–13.6
aD	29.2 ± 0.28 28.1–31.2	30.2 ± 0.25 28.3–31.6	30.3 ± 0.25 27.6–31.2	29.3 ± 0.35 27.8–32.3	30.2 ± 0.22 29.7–32.2	30.5 ± 0.31 29.0–32.5	29.5 ± 0.33 28.5–30.8	30.7 ± 0.23 29.4–32.5	30.8 ± 0.26 29.4–31.3	30.4 ± 0.28 28.3–32.5	29.3 ± 0.44 27.7–30.9	29.8 ± 0.38 27.4–31.5	30.8 ± 0.25 26.5–32.2
aV	45.6 ± 0.38 42.6–48.7	46.7 ± 0.23 44.1–48.8	46.2 ± 0.23 44.1–47.4	45.1 ± 0.32 42.2–47.1	45.3 ± 0.24 43.2–47.4	45.4 ± 0.25 44.4–46.8	47.7 ± 0.64 45.6–49.4	45.4 ± 0.22 44.1–47.1	45.4 ± 0.36 44.4–48.7	45.8 ± 0.24 43.4–47.6	44.4 ± 0.46 43.1–46.3	47.7 ± 0.46 45.1–50.3	46.3 ± 0.34 43.4–50.6
aA	69.3 ± 0.35 68.4–72.4	70.6 ± 0.24 66.2–72.3	70.1 ± 0.47 65.6–73.4	69.1 ± 0.34 67.7–73.2	69.1 ± 0.33 67.4–71.6	69.1 ± 0.33 68.4–71.6	69.4 ± 0.41 67.5–70.8	69.3 ± 0.33 67.4–71.6	68.2 ± 0.33 66.4–70.3	69.3 ± 0.34 65.5–73.6	68.6 ± 0.84 65.7–72.6	70.7 ± 0.41 66.1–72.6	69.7 ± 0.36 66.7–73.7
pV	27.7 ± 0.36 25.7–30.4	27.6 ± 0.37 24.3–29.7	28.7 ± 0.22 24.7–30.1	27.3 ± 0.27 24.7–29.1	27.7 ± 0.23 26.7–28.1	28.8 ± 0.24 27.7–29.3	27.4 ± 0.39 26.3–28.4	27.7 ± 0.23 25.6–29.3	27.6 ± 0.44 25.1–31.3	27.7 ± 0.39 25.7–31.3	26.4 ± 0.55 24.6–29.1	28.6 ± 0.44 25.1–30.3	27.7 ± 0.33 25.4–31.3
VA	26.3 ± 0.26 25.6–28.4	26.4 ± 0.26 24.4–27.4	26.6 ± 0.23 25.4–29.7	25.6 ± 0.31 21.7–28.6	26.3 ± 0.31 24.6–28.3	26.7 ± 0.46 24.3–29.1	25.6 ± 0.4 24.7–26.3	25.4 ± 0.22 23.1–26.6	25.7 ± 0.23 24.7–27.1	26.4 ± 0.26 24.3–29.3	26.6 ± 0.61 23.3–28.4	26.3 ± 0.31 24.6–28.7	25.6 ± 0.26 23.7–28.8
ID	28.6 ± 0.24 26.4–30.2	27.4 ± 0.36 24.7–29.3	27.1 ± 0.27 24.7–29.2	28.3 ± 0.30 25.0–32.4	27.0 ± 0.34 25.0–29.3	29.0 ± 0.41 27.4–32.2	27.3 ± 0.31 26.3–28.4	28.3 ± 0.21 26.3–29.1	27.3 ± 0.44 25.3–31.4	28.8 ± 0.22 26.6–30.1	27.2 ± 0.73 24.4–30.2	28.1 ± 0.33 25.5–30.3	27.4 ± 0.23 23.8–30.3

Таблица 2. Продолжение

pD	$\frac{38.3 \pm 0.24}{35.8-40.3}$	$\frac{38.4 \pm 0.26}{36.4-40.6}$	$\frac{38.2 \pm 0.33}{36.4-41.3}$	$\frac{38.3 \pm 0.14}{36.3-40.4}$	$\frac{39.0 \pm 0.34}{36.3-40.5}$	$\frac{37.1 \pm 0.42}{36.5-40.2}$	$\frac{38.3 \pm 0.54}{37.6-40.4}$	$\frac{38.0 \pm 0.31}{37.5-41.8}$	$\frac{38.3 \pm 0.41}{36.1-41.5}$	$\frac{38.8 \pm 0.24}{34.2-39.6}$	$\frac{38.4 \pm 0.58}{36.2-40.0}$	$\frac{38.4 \pm 0.36}{36.3-40.7}$	$\frac{38.6 \pm 0.37}{35.8-41.9}$
IA	$\frac{9.3 \pm 0.24}{8.8-11.4}$	$\frac{9.3 \pm 0.14}{8.7-10.7}$	$\frac{9.9 \pm 0.16}{8.7-10.4}$	$\frac{9.7 \pm 0.19}{8.3-10.4}$	$\frac{10.3 \pm 0.14}{9.6-10.7}$	$\frac{9.7 \pm 0.29}{8.7-10.9}$	$\frac{10.6 \pm 0.34}{8.6-11.4}$	$\frac{9.6 \pm 0.25}{8.6-10.7}$	$\frac{9.6 \pm 0.26}{8.7-11.9}$	$\frac{9.7 \pm 0.14}{7.6-10.7}$	$\frac{9.7 \pm 0.26}{8.6-10.7}$	$\frac{9.6 \pm 0.11}{8.8-10.2}$	$\frac{9.2 \pm 0.15}{7.3-10.5}$
lpc	$\frac{16.5 \pm 0.26}{15.3-18.5}$	$\frac{16.8 \pm 0.23}{15.7-18.9}$	$\frac{16.4 \pm 0.26}{15.4-18.8}$	$\frac{17.3 \pm 0.14}{16.6-17.8}$	$\frac{16.9 \pm 0.24}{15.8-18.2}$	$\frac{16.4 \pm 0.26}{15.2-18.3}$	$\frac{16.4 \pm 0.48}{15.2-17.6}$	$\frac{17.7 \pm 0.26}{15.9-18.8}$	$\frac{17.5 \pm 0.26}{16.7-19.9}$	$\frac{15.7 \pm 0.15}{14.7-16.5}$	$\frac{16.9 \pm 0.48}{14.5-17.4}$	$\frac{17.5 \pm 0.16}{16.7-18.9}$	$\frac{16.6 \pm 0.25}{15.5-17.2}$
hD_1	$\frac{14.7 \pm 0.26}{12.7-15.4}$	$\frac{15.9 \pm 0.16}{13.7-16.9}$	$\frac{13.6 \pm 0.27}{11.7-15.9}$	$\frac{13.7 \pm 0.25}{12.6-15.4}$	$\frac{14.7 \pm 0.19}{13.6-15.5}$	$\frac{14.6 \pm 0.27}{13.6-15.7}$	$\frac{14.6 \pm 0.34}{13.7-15.9}$	$\frac{14.6 \pm 0.25}{12.6-15.4}$	$\frac{14.9 \pm 0.15}{13.6-15.4}$	$\frac{13.6 \pm 0.25}{11.6-15.4}$	$\frac{14.7 \pm 0.46}{13.7-16.8}$	$\frac{14.6 \pm 0.37}{13.2-16.1}$	$\frac{14.5 \pm 0.26}{12.1-16.3}$
hD_2	$\frac{13.1 \pm 0.33}{10.2-15.1}$	$\frac{13.5 \pm 0.36}{10.3-16.1}$	$\frac{12.3 \pm 0.43}{9.4-16.4}$	$\frac{12.6 \pm 0.31}{10.3-15.2}$	$\frac{15.5 \pm 0.31}{12.3-19.6}$	$\frac{12.1 \pm 0.65}{10.3-15.4}$	$\frac{12.6 \pm 0.61}{10.2-14.5}$	$\frac{13.4 \pm 0.33}{11.6-15.2}$	$\frac{13.4 \pm 0.33}{11.5-16.2}$	$\frac{12.6 \pm 0.24}{9.6-15.1}$	$\frac{13.5 \pm 0.86}{11.2-17.2}$	$\frac{13.4 \pm 0.34}{11.6-15.3}$	$\frac{12.2 \pm 0.33}{9.1-15.5}$
hA	$\frac{13.8 \pm 0.13}{12.5-14.5}$	$\frac{13.6 \pm 0.12}{11.6-14.4}$	$\frac{12.5 \pm 0.11}{10.3-13.6}$	$\frac{12.5 \pm 0.13}{11.4-14.5}$	$\frac{12.6 \pm 0.12}{11.3-13.1}$	$\frac{12.8 \pm 0.29}{12.5-14.6}$	$\frac{13.7 \pm 0.42}{12.6-14.4}$	$\frac{13.3 \pm 0.16}{12.4-14.5}$	$\frac{13.4 \pm 0.26}{12.8-15.2}$	$\frac{12.6 \pm 0.14}{11.6-14.4}$	$\frac{12.3 \pm 0.25}{11.6-13.4}$	$\frac{12.6 \pm 0.13}{12.6-13.4}$	$\frac{13.6 \pm 0.13}{12.6-15.1}$
IP	$\frac{15.9 \pm 0.14}{14.5-16.9}$	$\frac{17.1 \pm 0.12}{15.8-18.2}$	$\frac{15.9 \pm 0.15}{14.7-17.7}$	$\frac{14.3 \pm 0.11}{13.2-15.2}$	$\frac{16.0 \pm 0.11}{15.3-17.0}$	$\frac{15.4 \pm 0.16}{14.7-16.5}$	$\frac{16.6 \pm 0.37}{15.5-18.0}$	$\frac{15.8 \pm 0.16}{14.1-17.7}$	$\frac{16.0 \pm 0.15}{15.0-16.8}$	$\frac{15.6 \pm 0.12}{14.2-16.6}$	$\frac{16.0 \pm 0.21}{14.7-16.7}$	$\frac{16.3 \pm 0.13}{15.3-17.0}$	$\frac{16.5 \pm 0.12}{15.0-17.5}$
IV	$\frac{15.8 \pm 0.12}{14.7-16.8}$	$\frac{16.9 \pm 0.16}{15.3-18.4}$	$\frac{15.4 \pm 0.20}{13.3-17.7}$	$\frac{14.1 \pm 0.12}{13.1-15.2}$	$\frac{16.4 \pm 0.19}{15.0-17.8}$	$\frac{15.0 \pm 0.21}{14.1-16.1}$	$\frac{16.4 \pm 0.17}{16.0-17.1}$	$\frac{15.9 \pm 0.21}{14.4-17.7}$	$\frac{15.7 \pm 0.24}{14.4-17.8}$	$\frac{15.3 \pm 0.12}{14.0-16.8}$	$\frac{15.7 \pm 0.98}{15.0-16.8}$	$\frac{16.0 \pm 0.18}{15.1-17.4}$	$\frac{15.8 \pm 0.15}{14.7-17.5}$
lc_1	$\frac{17.8 \pm 0.23}{14.4-19.5}$	$\frac{19.6 \pm 0.12}{18.4-20.6}$	$\frac{17.1 \pm 0.26}{16.8-19.7}$	$\frac{17.9 \pm 0.27}{14.7-18.9}$	$\frac{18.4 \pm 0.26}{17.1-20.3}$	$\frac{17.4 \pm 0.26}{15.8-18.5}$	$\frac{18.4 \pm 0.46}{17.6-20.5}$	$\frac{18.1 \pm 0.23}{16.0-19.3}$	$\frac{17.6 \pm 0.24}{16.6-19.4}$	$\frac{17.4 \pm 0.26}{15.8-19.6}$	$\frac{18.4 \pm 0.36}{17.3-20.6}$	$\frac{18.7 \pm 0.29}{18.6-20.2}$	$\frac{19.2 \pm 0.26}{17.4-21.6}$
lc_2	$\frac{7.1 \pm 0.14}{5.9-8.5}$	$\frac{6.8 \pm 0.12}{5.7-8.3}$	$\frac{6.4 \pm 0.13}{5.5-7.8}$	$\frac{6.8 \pm 0.13}{6.1-8.5}$	$\frac{6.4 \pm 0.08}{5.6-6.9}$	$\frac{7.5 \pm 0.23}{6.5-8.9}$	$\frac{7.1 \pm 0.33}{6.1-8.1}$	$\frac{7.0 \pm 0.13}{6.0-8.4}$	$\frac{7.4 \pm 0.17}{6.4-8.5}$	$\frac{6.7 \pm 0.13}{5.3-8.1}$	$\frac{7.0 \pm 0.22}{6.2-7.8}$	$\frac{6.9 \pm 0.10}{6.3-7.4}$	$\frac{6.9 \pm 0.19}{5.7-9.4}$
lc_3	$\frac{18.3 \pm 0.21}{17.3-20.2}$	$\frac{20.4 \pm 0.26}{17.3-22.1}$	$\frac{18.4 \pm 0.12}{17.6-19.3}$	$\frac{17.4 \pm 0.36}{14.3-18.1}$	$\frac{19.0 \pm 0.26}{18.5-20.4}$	$\frac{17.4 \pm 0.26}{16.4-18.3}$	$\frac{19.4 \pm 0.46}{18.0-20.1}$	$\frac{18.4 \pm 0.20}{17.2-20.3}$	$\frac{17.0 \pm 0.24}{16.8-18.9}$	$\frac{17.7 \pm 0.26}{16.4-19.6}$	$\frac{19.4 \pm 0.25}{18.8-20.6}$	$\frac{19.4 \pm 0.26}{18.3-21.1}$	$\frac{19.4 \pm 0.26}{18.8-21.2}$
B % c													
Io	$\frac{74.5 \pm 0.44}{70.6-78.4}$	$\frac{74.6 \pm 0.44}{67.2-78.3}$	$\frac{73.5 \pm 0.25}{71.2-75.2}$	$\frac{74.4 \pm 0.56}{69.6-78.3}$	$\frac{75.0 \pm 0.43}{72.1-79.2}$	$\frac{74.5 \pm 0.73}{71.2-78.1}$	$\frac{74.2 \pm 0.83}{72.2-77.2}$	$\frac{73.3 \pm 0.32}{71.1-75.6}$	$\frac{74.1 \pm 0.73}{71.3-80.8}$	$\frac{74.2 \pm 0.30}{71.0-77.3}$	$\frac{73.5 \pm 0.73}{70.5-76.1}$	$\frac{75.3 \pm 0.53}{71.4-79.6}$	$\frac{75.0 \pm 0.46}{69.3-79.4}$

Таблица 2. Продолжение

<i>ao</i>	$\frac{26.6 \pm 0.33}{24.5-29.6}$	$\frac{27.1 \pm 0.26}{25.3-29.3}$	$\frac{27.6 \pm 0.35}{24.6-31.3}$	$\frac{26.0 \pm 0.34}{23.1-30.1}$	$\frac{27.1 \pm 0.31}{24.1-29.1}$	$\frac{27.5 \pm 0.53}{25.4-30.5}$	$\frac{27.4 \pm 0.36}{26.7-28.6}$	$\frac{26.4 \pm 0.32}{24.2-29.5}$	$\frac{28.6 \pm 0.73}{24.5-35.8}$	$\frac{26.2 \pm 0.41}{20.5-29.2}$	$\frac{26.6 \pm 0.64}{24.5-29.1}$	$\frac{27.2 \pm 0.42}{23.2-29.6}$	$\frac{26.4 \pm 0.32}{23.2-29.3}$
<i>po</i>	$\frac{47.8 \pm 0.46}{45.5-51.6}$	$\frac{47.1 \pm 0.36}{45.6-49.2}$	$\frac{48.6 \pm 0.34}{45.9-52.4}$	$\frac{46.7 \pm 0.59}{40.6-50.7}$	$\frac{45.9 \pm 0.24}{43.6-47.4}$	$\frac{47.7 \pm 0.79}{43.6-49.4}$	$\frac{45.9 \pm 0.79}{43.7-47.5}$	$\frac{47.9 \pm 0.44}{44.5-51.4}$	$\frac{47.1 \pm 0.46}{44.1-49.3}$	$\frac{46.1 \pm 0.32}{42.3-49.1}$	$\frac{47.1 \pm 0.56}{44.6-49.3}$	$\frac{46.0 \pm 0.50}{41.1-48.2}$	$\frac{45.4 \pm 0.43}{42.5-49.8}$
<i>lmx</i>	$\frac{31.3 \pm 0.47}{26.6-34.3}$	$\frac{31.4 \pm 0.26}{28.9-33.1}$	$\frac{31.7 \pm 0.43}{27.6-34.3}$	$\frac{31.4 \pm 0.25}{30.3-32.1}$	$\frac{31.4 \pm 0.12}{30.6-33.1}$	$\frac{31.0 \pm 0.51}{28.4-34.6}$	$\frac{32.3 \pm 0.41}{30.2-33.1}$	$\frac{31.0 \pm 0.31}{28.2-33.2}$	$\frac{31.2 \pm 0.42}{29.2-34.1}$	$\frac{32.1 \pm 0.21}{29.2-34.1}$	$\frac{31.0 \pm 0.40}{29.1-32.1}$	$\frac{32.1 \pm 0.52}{29.3-35.3}$	$\frac{32.3 \pm 0.31}{29.0-36.0}$
<i>hmx</i>	$\frac{9.8 \pm 0.14}{8.8-11.0}$	$\frac{10.1 \pm 0.14}{8.9-11.9}$	$\frac{10.2 \pm 0.12}{8.9-11.4}$	$\frac{10.0 \pm 0.04}{9.7-10.4}$	$\frac{9.4 \pm 0.12}{8.4-10.2}$	$\frac{9.7 \pm 0.23}{8.5-11.0}$	$\frac{9.9 \pm 0.47}{7.9-11.2}$	$\frac{9.7 \pm 0.17}{7.4-10.8}$	$\frac{10.4 \pm 0.20}{9.6-11.8}$	$\frac{10.0 \pm 0.10}{9.1-11.1}$	$\frac{9.6 \pm 0.25}{8.5-10.5}$	$\frac{9.7 \pm 0.17}{8.8-10.9}$	$\frac{9.6 \pm 0.14}{7.9-12.0}$
<i>lmd</i>	$\frac{52.1 \pm 0.52}{49.3-58.1}$	$\frac{51.2 \pm 0.40}{47.3-54.3}$	$\frac{52.0 \pm 0.31}{49.3-55.3}$	$\frac{51.4 \pm 0.42}{47.1-54.3}$	$\frac{52.5 \pm 0.41}{49.2-55.1}$	$\frac{52.3 \pm 0.83}{48.0-57.1}$	$\frac{51.1 \pm 0.62}{49.1-53.2}$	$\frac{51.3 \pm 0.31}{48.2-54.1}$	$\frac{51.5 \pm 0.62}{49.1-56.3}$	$\frac{53.1 \pm 0.42}{49.1-59.5}$	$\frac{51.1 \pm 0.62}{50.2-55.1}$	$\frac{51.3 \pm 0.41}{47.5-54.3}$	$\frac{51.1 \pm 0.43}{45.5-55.1}$
<i>o</i>	$\frac{30.2 \pm 0.41}{27.2-33.3}$	$\frac{31.3 \pm 0.22}{29.1-34.3}$	$\frac{31.3 \pm 0.42}{28.1-36.2}$	$\frac{30.4 \pm 0.45}{26.6-34.3}$	$\frac{32.1 \pm 0.38}{29.8-35.3}$	$\frac{30.2 \pm 0.81}{25.1-34.3}$	$\frac{32.4 \pm 0.44}{31.4-34.2}$	$\frac{30.0 \pm 0.42}{26.0-32.3}$	$\frac{31.3 \pm 0.51}{27.3-34.0}$	$\frac{31.0 \pm 0.33}{27.1-35.5}$	$\frac{31.5 \pm 0.53}{28.1-33.2}$	$\frac{31.6 \pm 0.33}{28.1-32.1}$	$\frac{32.3 \pm 0.32}{30.5-35.3}$
<i>io</i>	$\frac{27.2 \pm 0.32}{24.6-30.4}$	$\frac{26.5 \pm 0.24}{23.1-28.3}$	$\frac{27.3 \pm 0.21}{25.6-30.5}$	$\frac{25.3 \pm 0.21}{23.5-27.6}$	$\frac{27.1 \pm 0.32}{25.5-30.9}$	$\frac{27.5 \pm 0.42}{25.1-30.2}$	$\frac{25.8 \pm 0.91}{22.5-29.8}$	$\frac{27.6 \pm 0.24}{25.5-28.8}$	$\frac{27.0 \pm 0.46}{24.4-29.8}$	$\frac{26.4 \pm 0.39}{23.3-30.9}$	$\frac{24.8 \pm 0.59}{23.1-27.6}$	$\frac{26.4 \pm 0.45}{23.9-28.3}$	$\frac{24.4 \pm 0.49}{21.6-30.1}$
<i>ch</i>	$\frac{72.5 \pm 0.64}{68.6-77.4}$	$\frac{71.4 \pm 0.46}{68.4-74.1}$	$\frac{76.6 \pm 0.83}{69.1-85.9}$	$\frac{71.0 \pm 0.94}{61.4-79.1}$	$\frac{72.5 \pm 0.53}{67.4-75.6}$	$\frac{76.7 \pm 0.98}{70.6-79.1}$	$\frac{72.4 \pm 19.9}{65.4-77.6}$	$\frac{72.4 \pm 0.59}{68.6-76.4}$	$\frac{74.4 \pm 0.94}{70.1-81.8}$	$\frac{71.4 \pm 0.76}{61.1-77.3}$	$\frac{67.5 \pm 0.64}{64.4-70.9}$	$\frac{81.8 \pm 1.35}{74.4-88.6}$	$\frac{71.4 \pm 0.89}{64.4-81.4}$
<i>ch</i>	$\frac{52.5 \pm 0.63}{47.3-56.4}$	$\frac{53.9 \pm 0.55}{46.4-58.6}$	$\frac{54.8 \pm 0.79}{49.5-62.2}$	$\frac{51.5 \pm 0.52}{47.1-57.3}$	$\frac{50.4 \pm 0.45}{47.2-55.1}$	$\frac{52.5 \pm 0.73}{49.1-57.3}$	$\frac{53.3 \pm 0.81}{50.5-56.4}$	$\frac{51.6 \pm 0.53}{48.4-55.2}$	$\frac{53.8 \pm 0.73}{48.4-58.6}$	$\frac{50.2 \pm 0.41}{45.6-53.4}$	$\frac{49.4 \pm 1.16}{47.2-56.3}$	$\frac{58.1 \pm 1.36}{51.3-65.1}$	$\frac{52.4 \pm 0.72}{45.8-63.9}$
<i>l.sp.</i>	$\frac{9.6 \pm 0.22}{7.5-11.4}$	$\frac{10.3 \pm 0.19}{8.3-11.7}$	$\frac{9.6 \pm 0.29}{6.3-12.7}$	$\frac{9.5 \pm 0.17}{7.8-11.0}$	$\frac{11.1 \pm 0.19}{9.8-13.0}$	$\frac{8.8 \pm 0.29}{7.1-10.0}$	$\frac{9.9 \pm 0.43}{8.7-11.3}$	$\frac{9.6 \pm 0.22}{7.2-11.1}$	$\frac{9.7 \pm 0.31}{7.9-12.0}$	$\frac{10.2 \pm 0.20}{8.3-13.2}$	$\frac{9.0 \pm 0.55}{6.7-11.0}$	$\frac{9.4 \pm 0.27}{7.9-11.9}$	$\frac{10.1 \pm 0.21}{7.1-12.0}$
<i>l.arc.br.</i>	$\frac{66.1 \pm 0.71}{60.8-71.8}$	$\frac{63.9 \pm 0.83}{55.2-72.1}$	$\frac{66.1 \pm 0.86}{57.8-72.4}$	$\frac{67.4 \pm 0.25}{65.8-69.6}$	$\frac{69.2 \pm 0.71}{62.9-75.4}$	$\frac{65.5 \pm 1.22}{59.8-73.4}$	$\frac{68.4 \pm 1.54}{62.8-73.4}$	$\frac{63.8 \pm 0.74}{57.4-68.1}$	$\frac{66.6 \pm 1.24}{61.8-77.8}$	$\frac{61.4 \pm 0.96}{50.1-71.6}$	$\frac{60.1 \pm 1.51}{54.8-65.1}$	$\frac{72.1 \pm 1.21}{64.8-78.2}$	$\frac{65.4 \pm 0.81}{59.8-75.5}$
Меристические признаки													
<i>sp.br.</i>	$\frac{17.8 \pm 0.18}{16-19}$	$\frac{17.8 \pm 0.18}{17-20}$	$\frac{17.7 \pm 0.23}{16-20}$	$\frac{15.6 \pm 0.24}{13-18}$	$\frac{16.9 \pm 0.20}{15-18}$	$\frac{17.2 \pm 0.37}{15-20}$	$\frac{17.3 \pm 0.33}{16-18}$	$\frac{17.5 \pm 0.23}{16-20}$	$\frac{17.1 \pm 0.42}{15-20}$	$\frac{16.7 \pm 0.17}{15-19}$	$\frac{17.4 \pm 0.53}{16-20}$	$\frac{16.9 \pm 0.31}{14-18}$	$\frac{17.2 \pm 0.19}{16-19}$

Таблица 2. Окончание

<i>r.br.</i>	10.4 ± 0.15 9–12	10.3 ± 0.15 9–12	10.7 ± 0.14 9–12	9.9 ± 0.20 9–11	9.9 ± 0.12 9–11	9.4 ± 0.24 8–11	10.8 ± 0.40 10–12	9.8 ± 0.19 8–11	9.3 ± 0.22 8–11	9.1 ± 0.16 8–11	9.8 ± 0.37 8–11	9.7 ± 0.19 9–11	9.9 ± 0.16 9–11
<i>ll</i>	82.2 ± 0.73 76–88	81.5 ± 0.56 77–89	80.5 ± 0.57 75–85	82.4 ± 0.92 73–96	79.1 ± 0.87 71–86	81.4 ± 0.67 77–86	82.3 ± 1.84 76–88	81.9 ± 0.69 75–88	81.0 ± 1.10 74–90	82.0 ± 0.49 76–88	82.0 ± 1.25 79–89	79.6 ± 0.92 75–89	79.7 ± 0.61 73–87
<i>D₁</i>	9.8 ± 0.15 9–11	9.2 ± 0.21 8–12	8.8 ± 0.19 7–10	8.1 ± 0.57 4–15	8.8 ± 0.21 7–11	10.2 ± 0.30 9–12	9.2 ± 0.17 9–10	9.8 ± 0.26 8–13	9.7 ± 0.27 8–11	10.5 ± 0.32 8–15	10.5 ± 0.19 10–11	9.3 ± 0.23 8–11	9.7 ± 0.19 8–11
<i>D₂</i>	14.2 ± 0.20 13–16	15.0 ± 0.16 14–17	15.5 ± 0.19 14–18	15.9 ± 0.61 9–22	14.9 ± 0.22 13–17	14.3 ± 0.29 12–16	15.2 ± 0.31 14–16	15.1 ± 0.25 12–17	14.9 ± 0.35 12–17	13.5 ± 0.32 9–17	14.6 ± 0.38 13–16	14.7 ± 0.19 14–16	14.7 ± 0.22 12–18
<i>D</i>	24.0 ± 0.19 23–26	24.2 ± 0.19 23–26	24.3 ± 0.15 23–26	24.0 ± 0.16 22–26	23.7 ± 0.23 22–26	24.5 ± 0.22 23–26	24.3 ± 0.42 23–26	24.9 ± 0.20 23–27	24.6 ± 0.20 23–26	24.0 ± 0.21 22–26	25.1 ± 0.30 24–26	23.9 ± 0.21 22–25	24.5 ± 0.16 23–26
<i>A₁</i>	2.8 ± 0.10 2–4	3.2 ± 0.08 3–4	3.0 ± 0.10 2–4	2.8 ± 0.08 2–3	2.9 ± 0.07 2–3	2.9 ± 0.14 2–4	3.2 ± 0.17 3–4	3.0 ± 0.09 2–4	2.9 ± 0.07 2–3	2.6 ± 0.09 2–3	3.3 ± 0.16 3–4	3.3 ± 0.12 3–4	3.1 ± 0.07 3–4
<i>A₂</i>	9.3 ± 0.13 9–11	8.9 ± 0.06 8–9	9.2 ± 0.14 8–11	9.2 ± 0.11 8–10	9.4 ± 0.11 9–10	9.3 ± 0.24 8–11	9.3 ± 0.21 9–10	9.2 ± 0.13 8–10	8.9 ± 0.16 8–10	8.9 ± 0.11 7–10	9.3 ± 0.16 9–10	9.1 ± 0.13 8–10	9.1 ± 0.10 8–10
<i>A</i>	12.2 ± 0.11 11–13	12.1 ± 0.12 11–13	12.2 ± 0.14 11–14	11.9 ± 0.12 11–13	12.3 ± 0.10 12–13	12.2 ± 0.30 11–15	12.5 ± 0.22 12–13	12.1 ± 0.14 11–13	11.9 ± 0.14 11–13	11.5 ± 0.12 10–12	12.5 ± 0.27 12–14	12.4 ± 0.19 11–14	12.3 ± 0.09 11–13
<i>P</i>	14.8 ± 0.18 14–17	14.7 ± 0.12 13–16	14.9 ± 0.14 13–16	14.7 ± 0.12 14–16	14.4 ± 0.18 13–15	14.8 ± 0.23 14–16	15.3 ± 0.33 14–16	14.7 ± 0.17 13–16	14.9 ± 0.22 14–17	14.5 ± 0.15 13–16	14.3 ± 0.16 14–15	15.1 ± 0.15 14–16	14.7 ± 0.11 14–16
<i>V</i>	10.8 ± 0.13 10–12	10.8 ± 0.09 10–12	10.8 ± 0.07 10–11	10.7 ± 0.10 10–12	10.9 ± 0.11 10–12	10.7 ± 0.17 10–12	10.8 ± 0.17 10–11	10.9 ± 0.10 10–12	13.4 ± 0.61 11–17	10.7 ± 0.09 10–12	10.5 ± 0.19 10–11	11.0 ± 0.10 10–12	10.7 ± 0.09 10–12
<i>vert.</i>	56.7 ± 0.24 55–59	57.2 ± 0.19 55–59	57.2 ± 0.20 55–59	57.2 ± 0.27 54–61	57.3 ± 0.38 54–60	57.0 ± 0.38 55–59	57.2 ± 0.48 56–59	57.0 ± 0.20 55–59	57.6 ± 0.27 56–59	57.0 ± 0.22 54–59	57.6 ± 0.42 56–60	57.1 ± 0.26 56–59	57.5 ± 0.18 55–59
<i>pc</i>	14.0 ± 0.34 12–16	13.8 ± 0.32 11–17	13.8 ± 0.40 10–18	12.9 ± 0.30 11–17	13.6 ± 0.35 11–16	14.5 ± 0.40 12–17	13.8 ± 0.60 12–16	15.2 ± 0.41 13–18	14.5 ± 0.58 12–17	14.3 ± 0.36 10–20	12.8 ± 0.98 10–17	13.6 ± 0.40 12–17	13.8 ± 0.31 10–16

Примечание. Над чертой – среднее значение $\pm$ ошибка средней, под чертой – пределы варьирования признака. Обозначения признаков см. в рубрике “Материал и методика”.

Таблица 3. Морфологические признаки, проявившие наибольший вклад в функцию дискриминации

Признак	λ Уилкса	Уровень значимости (p)
Толщина тела	0.000207	0
Наибольшая высота тела	0.000180	0
Длина средних лучей хвостового плавника	0.000143	0.000049
Наибольшая высота анального плавника	0.000148	0.000005
Длина головы	0.000144	0.000027
Наименьшая высота тела	0.000138	0.000449
Высота задней части спинного плавника	0.000145	0.000020
Ширина лба	0.000216	0.000052
Число жаберных лучей	0.000138	0.000385
Длина нижней лопасти хвостового плавника	0.000139	0.000298
Длина жаберной дуги	0.000138	0.000412
Длина основания анального плавника	0.000139	0.000325
Антевентральное расстояние	0.000210	0.000501
Длина наибольшей жаберной тычинки	0.000138	0.000409
Ширина верхней челюсти	0.000137	0.000771

парах сравнения. Заметно, что наибольшую дискриминирующую активность проявляют не только те признаки, по которым было отмечено больше всего достоверных различий (табл. 3), но и некоторые другие.

По совокупности анализируемых признаков объекты включены в состав выборок со средней вероятностью 95.8%, что указывает на их высокую морфологическую обособленность (табл. 4). На двухмерных графиках, построенных в пространстве первых двух канонических корней (рис. 2), факторные области хариусов одних выборок трансгрессируют, других – нет, причём степень трансгрессии весьма различна. Сходная картина морфологической обособленности хариусов исследованных водотоков была выявлена в ходе кластерного анализа. На дендрограмме различий заметна значительная дистанционность выборок друг от друга по совокупности морфологических признаков (рис. 3).

Анализ хариусов, обитающих в разных участках реки Хор (выборки 3–5 – соответственно 165, 103 и 30 км от устья), базировался на сеголетках и годовиках *FL* 88.3–119.4 мм. Рыбы такого размерного класса достоверно меньше особей из 13 остальных выборок, поэтому их морфологический анализ проводили отдельно. В результате статистического сравнения была выявлена достоверная разница между анализируемыми выборками по 12 пластическим и четырём ме-

Таблица 4. Матрица классификации нижеамурских хариусов *Thymallus tugarinae* исследованных рек по совокупности проанализированных морфологических признаков

Выборка	Соответствие, %	5	4	2	7	13	6	9	7	10	3	1	12	11
5	100	25												
4	100		26											
2	96.1			25		1								
7	100				13									
13	92.6					27							2	
6	100						18							
9	90.1						2	22						
8	100								25					
10	90.0						2		1	27				
3	92.0										25		2	
1	90.5									2		21		
12	94.7				1								19	
11	100													21
Итого	95.8	25	26	25	14	28	22	22	26	29	25	21	23	21

Примечание. 1 – р. Акша, 2 – р. Анюй (нижнее течение), 3 – р. Анюй (среднее течение), 4 – р. Гера, 5 – р. Лимури, 6 – р. Лича, 7 – р. Мачтовая, 8 – р. Нижняя Патха, 9 – р. Первая Вайда, 10 – р. Таракановка, 11 – р. Яй, 12 – р. Большая Коломи, 13 – р. Хор (165 км от устья).

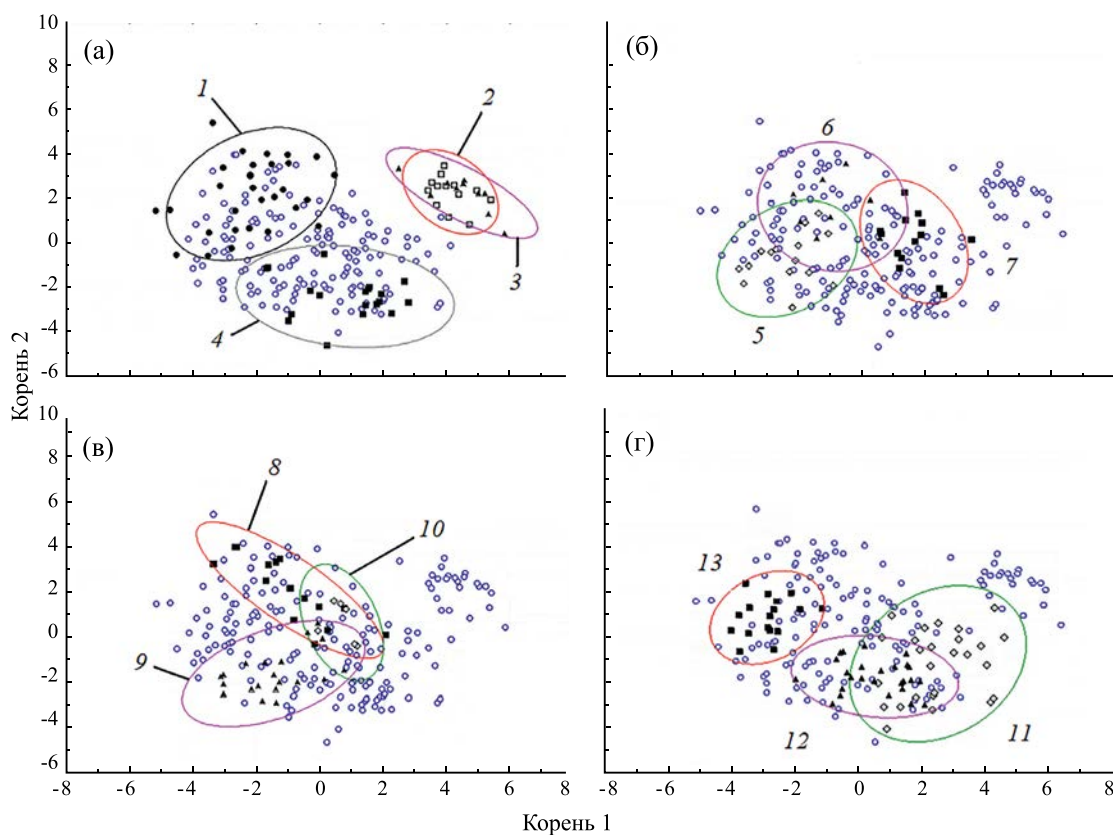


Рис. 2. Диаграмма рассеяния нижеамурских хариусов *Thymallus tugarinae* исследованных водоёмов в пространстве первых двух канонических корней по 42 морфологическим признакам. Реки: а – 1 – Таракановка (●), 2 – Первая Вайда (■), 3 – Лича (▲), 4 – Лимури (■); б – 5 – Хор (◆), 6 – Яй (▲), 7 – Акша (■); в – 8 – Большая Коломи (◆), 9 – среднее течение р. Анюй (▲), 10 – Мачтовая (■); г – 11 – нижнее течение р. Анюй (◆), 12 – Гера (▲), 13 – Нижняя Патха (■); а–г: (○) – прочие выборки.

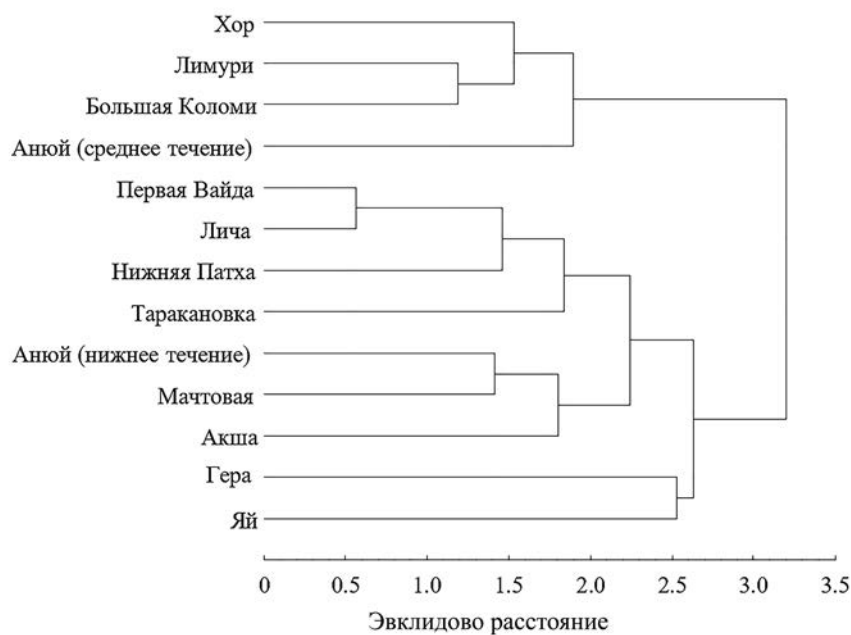


Рис. 3. Дендрограмма различий нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* исследованных рек по 47 морфологическим признакам.

ристическим признакам (табл. 5). Наибольшие различия отмечены по ширине лба (максимальная у хариусов из выборки 4) и длине жаберной тычинки (максимальная у хариусов из выборки 5), по которой между хариусами из выборки 5 и рыбами из других проб отмечен хиатус. С увеличением расстояния от устья у рыб в выборках несколько меньше длина головы (но больше длина её средней части, высота в обеих проекциях и длина рыла) и больше толщина тела, антевентральное расстояние, длины хвостового стебля и анального плавника; меньше длина брюшного плавника и число жаберных тычинок; больше число жаберных лучей и лучей в анальном плавнике. По совокупности проанализированных признаков дискриминирующая функция относит объекты в состав исследуемых выборок с вероятностью 100%. На диаграммах рассеяния, построенных в пространстве первых двух канонических корней для хариусов из разных участков р. Хор и Анюй, какие-либо зоны перекрытия между факторными областями не отмечены. Хорошо заметно, что хариусы, собранные в разных участках р. Хор, отличны друг от друга в большей степени, чем рыбы р. Анюй (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

По толщине тела и длине парных плавников отмечен хиатус между хариусами р. Гера и рыбами р. Анюй, Мачтовая, Лича, Нижняя Патха, Лимури, Первая Вайда и Большая Коломи, что

вызвано минимальными величинами индексов этих признаков хариусов р. Гера. Это указывает на то, что исследование внутривидовой морфологической изменчивости не должно проводиться на основе малого числа выборок. Наличие полного разрыва в значениях морфологических признаков, что является важным условием отличия разных видов друг от друга (Kottelat, Freyhof, 2007), должно быть доказано с использованием выборок, собранных с максимально возможным охватом в пределах ареала.

Исследованные выборки не различаются по числу лучей в грудном плавнике, чешуй в боковой линии, позвонков, что противоречит опубликованным данным. В частности, в работе, посвящённой описанию вида, отмечен хиатус по числу позвонков для хариусов о-ва Сахалин и рыб “материковых” популяций (Книжин и др., 2007). На основании этого авторы делают предположение о высоком уровне изменчивости этого признака, но на основе анализа наших проб это не подтвердилось. Причиной упомянутых различий может являться разница в подходе к подсчёту общего числа позвонков, при котором одни авторы учитывали уростилярные позвонки, а другие нет. В работе Сафронова с соавт. (2003), на которую ссылаются авторы, среднее число позвонков у хариусов р. Лангры (Северо-Западный Сахалин), а также р. Дульди и Хор, принадлежащих к бассейну Амура, варьировало в пределах 56.8–58.4, что было близко к нашим значениям.

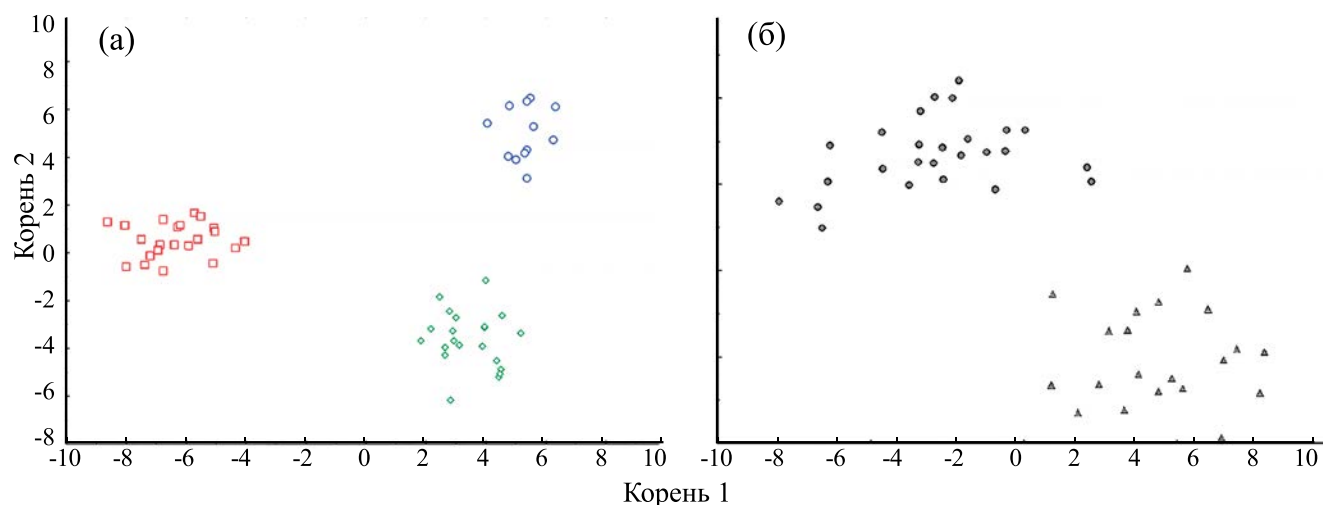


Рис. 4. Диаграмма рассеяния хариусов *Thymallus tugarinae* рек Хор (а) и Анюй (б) в пространстве первых двух канонических корней по 47 морфологическим признакам. Расстояние от устья, км: (○) – 30, (◇) – 103, (□) – 165; течение: (●) – нижнее, (▲) – среднее.

Таблица 5. Пластические и меристические признаки молоди нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* в трёх выборках из р. Хор

Признак	Номер выборки (расстояние от устья, км)									Значения <i>t</i> -критерия Стьюдента при сравнении выборок		
	5 (30)			4 (103)			3 (165)			4–5	3–4	3–5
	min–max	<i>M</i>	<i>m</i>	min–max	<i>M</i>	<i>m</i>	min–max	<i>M</i>	<i>m</i>			
В % <i>FL</i>												
<i>SL</i>	91.2–94.1	92.7	0.17	91.2–94.3	92.6	0.16	91.3–94.4	92.7	0.28	0.68	0.48	–0.05
<i>c</i>	21.5–24.1	22.9	0.15	21.1–26.7	22.3	0.25	22.3–25.0	23.4	0.28	3.69	4.41	1.61
<i>H</i>	17.1–20.9	19.6	0.20	18.0–21.4	19.1	0.21	17.6–21.1	18.8	0.29	1.70	–0.69	–2.17
<i>h</i>	6.6–7.4	6.9	0.05	6.7–7.5	7.1	0.05	6.3–7.8	6.9	0.11	–2.09	–1.79	–0.45
<i>w</i>	10.6–12.3	11.5	0.08	11.0–12.9	11.8	0.11	10.1–12.1	11.0	0.16	–2.93	–4.59	–3.04
<i>aD</i>	29.2–34.2	31.6	0.28	29.0–33.2	31.6	0.19	29.8–32.1	30.5	0.21	–0.04	–3.58	–2.65
<i>aV</i>	44.3–48.2	45.8	0.21	42.8–46.5	44.7	0.19	45.1–48.6	46.6	0.26	3.96	5.91	2.34
<i>aA</i>	66.5–70.3	68.6	0.22	66.8–69.8	68.1	0.17	64.1–70.9	68.5	0.49	1.93	1.11	–0.13
<i>PV</i>	23.7–29.1	25.6	0.25	23.6–26.9	25.8	0.17	25.2–27.6	26.5	0.27	–0.49	2.17	2.07
<i>VA</i>	22.2–26.4	24.3	0.26	22.8–26.3	24.8	0.16	22.7–28.9	24.9	0.49	–1.31	0.39	1.15
<i>ID</i>	23.2–28.6	25.9	0.31	23.1–27.3	25.6	0.20	24.4–27.4	25.9	0.22	0.94	1.25	0.10
<i>pD</i>	33.8–38.6	37.1	0.26	35.3–39.7	37.6	0.24	36.0–41.7	38.3	0.41	–1.43	1.31	2.41
<i>IA</i>	7.5–9.6	8.8	0.13	7.4–10.7	8.8	0.14	8.2–10.1	9.0	0.19	–0.11	0.78	0.89
<i>lpc</i>	13.0–17.9	15.3	0.25	14.2–16.9	15.8	0.14	14.9–17.8	16.7	0.27	–1.59	3.52	3.71
<i>hD</i> ₁	12.8–14.9	14.0	0.13	12.7–16.8	14.1	0.21	12.0–14.6	13.6	0.20	–0.35	–1.26	–1.38
<i>hD</i> ₂	7.5–11.1	9.7	0.19	9.0–13.5	10.8	0.27	8.3–11.4	10.0	0.25	–3.26	–2.05	0.75
<i>hA</i>	10.5–12.2	11.4	0.11	11.5–13.6	12.6	0.11	11.2–13.6	12.5	0.20	–7.92	–0.70	5.21
<i>IP</i>	15.5–17.7	16.7	0.13	15.3–18.3	16.6	0.16	15.5–17.1	16.3	0.14	0.31	–1.60	–2.20
<i>IV</i>	15.4–17.5	16.5	0.13	13.9–16.6	15.5	0.16	13.0–16.5	15.0	0.28	4.74	–1.63	–5.64
<i>lc</i> ₁	17.5–21.1	19.2	0.20	16.8–20.7	18.7	0.22	18.1–20.0	18.8	0.18	1.51	0.19	–1.30
<i>lc</i> ₂	6.2–8.8	7.5	0.17	6.5–8.8	8.0	0.13	7.0–8.8	8.2	0.15	–2.28	0.69	2.50
<i>lc</i> ₃	18.0–21.6	19.7	0.20	18.1–21.3	19.7	0.21	18.3–20.7	19.5	0.21	–0.03	–0.64	–0.66
В % <i>c</i>												
<i>lo</i>	67.3–80.3	72.1	0.71	66.0–78.0	75.2	0.53	70.6–79.0	74.6	0.74	–4.45	–1.51	2.23
<i>ao</i>	22.0–31.3	25.0	0.44	25.0–30.8	27.6	0.33	21.8–28.4	25.4	0.58	–4.73	–3.51	0.58
<i>po</i>	39.9–48.6	44.5	0.43	35.5–46.5	42.7	0.47	41.0–46.3	44.0	0.41	2.75	1.85	–0.76
<i>lmx</i>	30.0–34.3	31.9	0.25	27.3–35.0	32.1	0.37	28.9–33.6	30.9	0.43	–1.22	–2.79	–2.10
<i>hmx</i>	8.3–11.8	10.1	0.20	8.2–11.3	9.9	0.16	7.9–10.7	9.6	0.23	0.70	–1.16	–1.50
<i>lmd</i>	49.2–59.9	53.1	0.52	44.5–56.6	53.1	0.56	46.3–57.8	52.0	0.86	–0.52	–1.81	–1.24
<i>o</i>	31.1–37.2	34.3	0.30	28.9–37.6	34.1	0.40	31.3–38.5	33.9	0.58	–0.13	–0.71	–0.64
<i>io</i>	20.4–24.3	21.8	0.22	21.5–31.8	27.0	0.49	20.3–24.2	22.4	0.39	–11.50	–7.65	1.35
<i>cH</i>	57.4–67.1	63.0	0.52	57.0–70.2	65.7	0.60	59.2–66.8	63.6	0.69	–4.39	–3.11	0.66
<i>ch</i>	44.4–52.6	47.9	0.35	41.4–52.8	49.9	0.52	44.1–50.9	48.5	0.63	–4.83	–2.63	0.96
<i>l.sp.</i>	13.0–20.0	15.9	0.50	7.8–11.4	9.9	0.17	6.9–10.9	8.8	0.33	11.21	–3.67	–9.89
<i>l.arc.br.</i>	50.9–77.5	61.1	1.43	54.3–72.9	64.0	1.07	54.5–66.7	60.9	1.25	–1.93	–2.18	–0.07
Меристические признаки												
<i>sp.br.</i>	14–17	15.4	0.26	15–18	16.4	0.23	15–19	16.3	0.36	–4.46	–0.36	3.18
<i>r.br.</i>	8–11	9.5	0.23	9–11	9.9	0.26	9–11	9.8	0.21	–3.59	–1.57	1.73
<i>ll</i>	74–84	78.8	0.75	76–91	80.9	1.35	77–85	80.8	0.79	–2.20	–0.23	2.61
<i>D</i> ₁	8–11	9.3	0.22	6–10	8.3	0.28	9–11	9.4	0.19	2.49	2.90	0.92
<i>D</i> ₂	13–15	14.2	0.21	14–17	15.1	0.34	14–15	14.3	0.13	–3.08	–2.17	0.54
<i>D</i>	21–25	23.5	0.29	22–25	23.4	0.31	23–25	23.7	0.19	–0.84	0.28	1.19
<i>A</i> ₁	2–3	2.6	0.15	2–3	2.7	0.14	3–4	3.3	0.13	–1.19	3.05	3.78
<i>A</i> ₂	8–10	9.1	0.19	8–10	9.4	0.19	8–10	9.1	0.15	–1.83	–1.24	0.40
<i>A</i>	11–13	11.7	0.19	11–13	12.1	0.26	12–13	12.3	0.14	–2.42	0.96	3.70
<i>P</i>	14–16	15.0	0.28	13–16	14.3	0.28	14–15	14.3	0.14	1.27	0.17	–1.07
<i>V</i>	9–12	11.2	0.27	10–12	10.9	0.15	10–11	10.6	0.15	1.09	–1.54	–1.85
<i>vert.</i>	56–59	57.6	0.29	55–60	57.2	0.42	55–60	57.3	0.38	1.62	0.93	–0.39
<i>pc</i>	12–18	15.2	0.44	11–15	13.3	0.31	13–20	14.8	0.60	2.08	2.17	0.53

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя, *M* – среднее значение, *m* – ошибка средней; полужирным шрифтом выделены значения *t*, при которых различия достоверны.

Кроме того, было выявлено увеличение либо смещение как в большую, так и в меньшую стороны пределов варьирования индексов некоторых морфологических признаков, считающихся диагностическими. В описании нижеамурского хариуса (Книжин и др., 2007) к ним относятся: число ветвистых лучей в спинном плавнике (пределы изменения среднепопуляционных значений 14.1–15.5), длина основания спинного плавника (28.4–29.8% *FL*), антедорсальное расстояние (27.3–28.7%), высота головы через затылок и глаз (соответственно 14.7–16.0 и 10.6–11.1%). Для хариусов из наших проб среднепопуляционные значения этих признаков следующие: число ветвистых лучей в спинном плавнике – 13.5–15.9, длина основания спинного плавника – 26.7–28.7%, антедорсальное расстояние – 28.8–30.6%, высота головы через затылок и глаз – соответственно 14.1–17.0 и 9.9–12.1%. Выявленные различия по длине основания спинного плавника и антедорсальному расстоянию, скорее всего, определяются размерной изменчивостью (Михеев, 2009б) и объяснимы принадлежностью рыб, использованных в настоящей работе и проанализированных Книжиным с соавт. (2007), к разным размерным классам: средняя длина рыб в проанализированных выборках составила, соответственно, 130.7–155.0 и 178.0–250.5 мм. Однако по остальным признакам пределы варьирования индексов шире, чем приведены в упомянутых работах, что может указывать на больший размах значений этих признаков. При этом отмеченные диагностические признаки явно остаются таковыми за исключением числа ветвистых лучей в спинном плавнике, по которому нижеамурский хариус наших сборов отличим только от верхнеамурского *Th. grubii*, но не от других амурских хариусов. Для верхнеамурского, желтопятнистого *Th. flavomaculatus* и бурунского *Th. burejensis* хариусов характерны следующие средние значения упомянутых признаков: число ветвистых лучей в спинном плавнике соответственно 12.6, 13.3, 14.6; длина основания спинного плавника 22.0, 24.6, 26.0% *FL*; антедорсальное расстояние 31.7, 29.3, 31.9%; высота головы через затылок 14.7, 14.8, 14.7%; высота головы через глаз 10.5, 10.5, 9.8%.

Результаты многомерного анализа позволили провести классификацию выборок на основе общности их морфологических признаков, что объяснимо схожестью условий обитания рыб. Так, объединение хариусов р. Гера и Яй в один кластер произошло из-за одинаково низко-

го числа пилорических придатков, низких индексов высоты и толщины тела, а также длины верхней челюсти и антедорсального расстояния. Вкупе с этими признаками, а также с короткими парными и непарными плавниками, укороченными головой, рылом и нижней челюстью, хариусы р. Гера представляют собой наиболее типичных обитателей быстрых рек (Pakkasmaa, Piironen, 2001; Imre et al., 2002). Для особей из р. Яй также характерны некоторые признаки рыб, обитающих на быстром течении, в частности относительно низкая голова (в обеих проекциях). Кроме того, для них характерно сужение орбит (низкий индекс ширины лба), короткие первая жаберная дуга и тычинки на ней, низкое число лучей в парных плавниках и высокое в спинном плавнике, а также высокое среднее число позвонков. Как для р. Яй, так и для р. Гера в районе сбора материала характерны значительные уклоны русла, составляющие ~ 10%.

Хариусы р. Акша, Мачтовая и нижнего течения р. Анюй были объединены в отдельный кластер. Участки рек, на которых проходил сбор материала, характеризуются преобладанием плёсов, невысокими значениями уклонов русла (3.5–7.0‰) и скоростей течения (0.4–0.8 м/с). Особенности локомоции в таких условиях определяют наличие у рыб удлинённой головы, длинных парных плавников и лопастей хвостового плавника (Анюй, Мачтовая). Также для этих рыб характерно увеличенное число мягких лучей в анальном плавнике (Мачтовая, Акша) и наибольшее число жаберных тычинок (Акша, Анюй). Последнее может быть связано со схожестью состава кормовой базы хариусов этих рек, но для подтверждения этого предположения требуется проведение дополнительных работ. Кроме того, схожесть хариусов р. Анюй и Мачтовая определяется близкими значениями числа лучей в спинном плавнике, числа позвонков и пилорических придатков.

Фенооблик хариусов рек эстуарной зоны Амура, обособленных в отдельный кластер, определяется особенностями водотоков: небольшая протяжённость, преобладание перекатов, средняя скорость течения 0.8–1.2 м/с, уклон русла 6.5–9.5‰. От рыб остальных водотоков их отличает сочетание признаков, характерных для рыб, обитающих в условиях быстрого течения: укороченная (Таракановка, Лича), но высокая голова (Лича, Первая Вайда, Нижняя Патха), короткое рыло (Таракановка, Нижняя Патха), ши-

рокий лоб и высокое тело (Лича, Первая Вайда), а также увеличенная его толщина (Лича, Первая Вайда, Нижняя Патха), короткое вентроанальное расстояние (Первая Вайда, Нижняя Патха), низкая высота передней части спинного плавника (Таракановка, Лича, Нижняя Патха) и длинный хвостовой стебель (Первая Вайда, Нижняя Патха). Помимо этого, рыбы рек эстуария Амура характеризуются низким числом жаберных лучей (Таракановка, Лича, Первая Вайда), лучей в брюшном плавнике (Лича, Первая Вайда) и позвонков (Таракановка, Лича, Нижняя Патха), что может определяться более низкой температурой воды в период раннего эмбриогенеза на северной периферии ареала (Лёвин, 2011). Несмотря на приуроченность рек эстуарной зоны к одному сравнительно небольшому району (и их однотипность, отмеченную во время обследования), хариусы, их населяющие, хорошо различимы морфологически.

Хариусы среднего течения р. Анюй, рыбы р. Лимури, Хор и Большая Коломи вошли в отдельный кластер, который обособляется при наибольшем значении расстояния Эвклида — 3.2. Рыб этих водотоков объединяют относительно высокие значения индексов длины головы (Хор, Большая Коломи), её высоты у затылка и через глаз (Большая Коломи, Анюй), длины её средней части и длины верхней челюсти (Хор, Большая Коломи, Лимури), антевентрального (Хор, Большая Коломи) и антеанального (Хор, Большая Коломи) расстояний, а также низкие значения индексов длины средних лучей хвостового плавника (Анюй, Лимури). Кроме того, эти выборки были объединены наименьшим средним числом чешуй в боковой линии и высоким числом лучей в брюшном и анальном плавниках (Большая Коломи, Лимури, Хор), что может указывать на гетерохронии в их формировании, по сравнению с рыбами других рек (Лёвин, 2011). Хариусы этого кластера были собраны в реках, различающихся по своей протяжённости и гидрологическим характеристикам в местах отлова рыб. Объединение особей с признаками, характерными для рыб, обитающих как в условиях повышенных (высокая голова и увеличенные aV , aA), так и пониженных (удлинённая голова и её средняя часть) скоростей течения, говорит о том, что в этом случае для интерпретации результатов необходимо использование дополнительных данных об условиях обитания рыб, которыми мы не располагаем.

Обращает на себя внимание морфологическая неоднородность хариусов, населяющих

р. Анюй. Рыбы, обитающие в среднем и нижнем течении, существенно отличимы друг от друга по длине плавников (выше у хариусов нижнего течения реки), ширине лба, высоте головы у затылка и толщине тела (выше у хариусов, обитающих в условиях среднего течения). В связи с отмеченной разницей было проведено дополнительное исследование молоди хариусов, обитающей в разных участках р. Хор.

Теоретически при движении вверх по течению реки возрастает скорость течения, что должно соответствующим образом отразиться на морфотипе хариусов (что наблюдается у исследованных рыб р. Анюй). Однако в данном случае рыбы, отловленные в р. Хор в 103 км от её устья, характеризуются большим числом “реофильных” значений признаков, связанных с повышенной скоростью течения, чем хариусы, собранные на 62 км выше (табл. 5). Выявленное противоречие может быть объяснено высоким биотопическим разнообразием зоны многорукавья р. Хор, оседлостью хариусовых, пластичностью их морфотипа (Егоров, 1956; Захарченко, 1973; Reid, 2002; Nykaenen et al., 2004; Романов, 2016) и тем, что для анализа мы использовали рыб, уровень метаболизма которых наиболее высок. Последнее, на наш взгляд, является причиной усиления контрастности различий, что вместе с разнообразием биотопов, характерным для среднего и нижнего течения крупных рек Сихотэ-Алиня, не противоречит описанным закономерностям увеличения степени адаптивной дивергенции у лососёвых по мере увеличения гетерогенности среды (Esin et al., 2020).

Результаты анализа свидетельствуют о том, что фиксация формалином может влиять на определение некоторых меристических признаков хариусов. В частности, по числу неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках выявлены минимальные значения числа лучей, равные соответственно четырём и двум. Для разных видов и форм хариусов число неветвистых лучей в анальном плавнике равное двум приводится крайне редко, тогда как для спинного плавника число неветвистых лучей меньше шести не описано (Книжин и др., 2007). Поэтому из-за возможных трудностей при визуальной дифференциации ветвистых и неветвистых лучей рыб, фиксированных формалином, наиболее предпочтительным является проведение морфологического анализа с использованием свежего материала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного морфологического анализа 16 выборок нижеамурского хариуса, собранных в разных частях бассейна нижнего Амура, была выявлена высокая степень межпопуляционной изменчивости морфотипа этого вида. В 9 из 78 вариантов сравнений достоверные различия отмечены более чем по 10 признакам. В 11 случаях выявлен хиатус. Наиболее изменчивыми морфологическими признаками являются толщина тела, длина парных плавников и лопастей хвостового плавника, высота головы у затылка, наибольшая и наименьшая высоты тела, ширина лба, длина первой жаберной дуги, число жаберных лучей и жаберных тычинок. О высокой степени морфологической обособленности хариусов свидетельствуют результаты дискриминантного анализа – рыбы были классифицированы со средней вероятностью 96%.

Методами кластерного анализа большая часть рыб была классифицирована на группы, морфологические различия которых могут быть объяснены разницей условий обитания хариусов, в частности по величинам уклонов русла, скорости течения, температуре воды водотоков. В отдельный кластер вошли рыбы притоков эстуарной зоны Амура, где, несмотря на однотипность рек и их расположение в одном сравнительно небольшом районе, хариусы были хорошо различимы по фенооблику.

Хариусы, населяющие разные участки пригодной для обитания крупной реки, зачастую морфологически различались сильнее, чем изолированные друг от друга группировки рыб малых рек.

Выявлено увеличение пределов варьирования среднепопуляционных значений некоторых морфологических признаков, являющихся диагностическими для нижеамурского хариуса, но полного их перекрытия с таковыми для других таксонов амурских хариусов не отмечено.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность сотрудникам ХабаровскНИРО Г.В. Новомодному, В.И. Островскому, Н.Н. Семенченко, А.П. Шмигирилову, Д.В. Коцюку и другим за посильную помощь, оказанную при создании данной работы. Отдельная благодарность выражается коренному жителю с. Арсеньево А.К. Кялундзюга за всестороннюю помощь, оказанную при сборе материала.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.31857/S0042875224010032>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.Л. 1995. О хариусах (род *Thymallus*) реки Бурея (бассейн Амура) // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 6. С. 831–834.
- Дубров А.М., Мхитарян В.С., Трошин Л.И. 2003. Многомерные статистические методы. М.: Финансы и статистика, 352 с.
- Егоров А.Г. 1956. Мечение хариуса в Ангаре // Вопр. ихтиологии. Вып. 6. С. 121–122.
- Захарченко Г.М. 1973. О миграциях хариуса *Thymallus thymallus* в верховьях Печоры // Там же. Т. 13. № 4. С. 744–745.
- Зиновьев Е.А. 2005. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь: ПГУ, 70 с.
- Казанская А.Ю., Компаниец, В.С. 2009. Опыт исследования методов кластерного анализа из пакета Statistica 6.0 на примере выборки городов // Изв. ЮФУ. Тех. науки. Т. 92. № 3. С. 103–110.
- Книжнин И.Б., Антонов А.Л., Сафронов С.Н., Вайс С.Дж. 2007. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (Thymallidae) из бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 139–156.
- Лёвин Б.А. 2011. Об онтогенетических причинах и механизма формирования различий в числе чешуи у рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 220–225.
- Михеев П.Б. 2009а. Половой диморфизм нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) // Амур. зоол. журн. Т. 1. № 4. С. 386–391. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2009-1-4-386-391>
- Михеев П.Б. 2009б. Размерно-возрастная изменчивость морфологических признаков нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) // Там же. Т. 1. № 3. С. 265–269. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2009-1-3-265-269>
- Михеев П.Б. 2009в. Сравнительный морфологический анализ четырех популяций нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* бассейна р. Амур (Хабаровский край) // Изв. ТИНРО. Т. 159. С. 190–200.
- Михеев П.Б. 2010. Численность и биомасса хариуса *Thymallus tugarinae* в бассейне нижнего Амура // Там же. Т. 161. С. 101–119.
- Михеев П.Б., Мазникова О.А. 2016. Сравнительный анализ двух видов амурских хариусов *Thymallus* (Salmoniformes; Thymallidae) в зоне их симпатрии по

ряду остеологических и морфологических признаков // Биология внутр. вод. № 1. С. 62–70.
<https://doi.org/10.7868/S0320965216010137>

Михеев П.Б., Островский В.И., Семенченко Н.Н. и др. 2012. Биологические особенности нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes; Thymallidae). 2. Рост // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 689–700.

Михеев П.Б., Островский В.И., Семенченко Н.Н. и др. 2013. Биологические особенности нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes; Thymallidae). 3. Репродуктивная биология // Там же. Т. 53. № 3. С. 315–326.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213020100>

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть, 376 с.

Романов В.И. 2016. Морфологическая изменчивость сибирского хариуса (*Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)) из разнотипных озёр бассейна реки Хатанги (полуостров Таймыр) в связи с адаптациями к горным и равнинным условиям // Изв. ИГУ. Сер. биология и экология. Т. 18. С. 45–57.

Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д., Лежинский С.Н. 2003. Таксономическое положение хариуса (род *Thymallus*) Сахалина и правобережных притоков Нижнего Амура // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 355–367.

Шедько С.В. 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Там же. Вып. 1. С. 229–249.

Armstrong R.A. 2014. When to use the Bonferroni correction? // Ophthalmic Physiol. Opt. V. 34. № 5. P. 502–508.
<https://doi.org/10.1111/opo.12131>

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.

Caillon F., Bonhomme V., Möllmann C., Frelat R. 2018. A morphometric dive into fish diversity // Ecosphere. V. 9. № 5. Article e02220.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2220>

Esin E.V., Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. 2020. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe // Evol. Ecol. V. 34. № 4. P. 611–632.
<https://doi.org/10.1007/s10682-020-10048-y>

Froufe E., Knizhin I., Koskinen M.T. et al. 2003. Identification of reproductively isolated lineages of Amur grayling (*Thymallus grubii* Dybowski 1869): concordance between phenotypic and genetic variation // Mol. Ecol. V. 12. № 9. P. 2345–2355.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01901.x>

Imre I., McLaughlin R.L., Noakes D.L.G. 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow // J. Fish Biol. V. 61. № 5. P. 1171–1181.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02463.x>

Koshelev V.N., Ruban G.I. 2022. Contemporary concepts on the origin and distribution of sturgeons (Acipenseridae) in Eastern Asia // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1381–1393.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222020102>

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.

Ma B., Lui T., Zhang Y., Chen J. 2012. Phylogeography and population genetic structure of Amur grayling *Thymallus grubii* in the Amur Basin // Asian-Australas. J. Anim. Sci. V. 25. № 7. P. 935–944.
<https://doi.org/10.5713/ajas.2011.11500>

Ma B., Jiang H., Sun P. et al. 2016. Phylogeny and dating of divergences within the genus *Thymallus* (Salmonidae: Thymallinae) using complete mitochondrial genomes // Mitochondrial DNA. Pt. A. V. 27. № 5. P. 3602–3611.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2015.1079824>

Mikheev P., Baklanov M., Nikiforov A., Semenchenko A. 2019. Comparative study of the seismosensory system of two Amur grayling species in the zone of the sympatry // Acta Ichthyol. Piscat. V. 49. № 4. P. 381–388.
<https://doi.org/10.3750/AIEP/02512>

Nykaenen M., Huusko A., Lahti M. 2004. Movements and habitat preferences of adult grayling (*Thymallus thymallus* L.) from late winter to summer in a boreal river // Arch. Hydrobiol. V. 161. № 3. P. 417–432.
<https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0161-0417>

Pakkasmaa S., Piironen J. 2001. Water velocity shapes juvenile salmonids // Evol. Ecol. V. 14. № 8. P. 721–730.
<https://doi.org/10.1023/A:1011691810801>

Reid S.M., Metikosh S., Evans J. 2002. Movement of Arctic grayling and mountain whitefish during an open-cut pipeline water crossing of the Wildhay River, Alberta // J. Freshw. Ecol. V. 17. № 3. P. 363–368.
<https://doi.org/10.1080/02705060.2002.9663909>

Weiss S., Secci-Petretto G., Antonov A., Froufe E. 2019. Multiple species of grayling (*Thymallus* sp.) found in sympatry in a remote tributary of the Amur River // Zool. Scr. V. 49. № 1. P. 117–128.
<https://doi.org/10.1111/zsc.12393>

Weiss S.J., Gonçalves D.V., Secci-Petretto G. et al. 2021. Global systematic diversity, range distributions, conservation and taxonomic assessments of graylings (Teleostei: Salmonidae; *Thymallus* spp.) // Org. Divers. Evol. V. 21. № 1. P. 25–42.
<https://doi.org/10.1007/s13127-020-00468-7>

УДК 597.556.33.591.343.574.583

ОПИСАНИЕ ЛИЧИНОК РЫБЫ-ЛЯГУШКИ *APTOSYCLUS VENTRICOSUS* (CYCLOPTERIDAE) ИЗ БУХТ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ

© 2024 г. С. С. Григорьев^{1,*}, Н. А. Седова², А. М. Токранов¹

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

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

*E-mail: sgri@inbox.ru

Поступила в редакцию 10.03.2023 г.

После доработки 16.05.2023 г.

Принята к публикации 31.05.2023 г.

Выполнено иллюстрированное описание ранних личинок рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* из Авачинской губы и бухты Вилючинская юго-восточного побережья Камчатки. Личинки отличаются от описанных прежде из японских и корейских вод более ранним развитием: раньше происходят из-гиб уростилия, формирование лучей плавников и развитие пигментации. У личинок выражен неравномерный характер роста. Голова и туловище увеличиваются по отношению к длине тела, тогда как хвостовая часть практически не растёт. Диаметр глаза, длина верхней челюсти и длина лучей грудного плавника относительно уменьшаются. Первый спинной плавник трудно различим, из-за этого идентификация личинок может быть осложнена. Личинки прибрежные, ведут прикрепленный образ жизни.

Ключевые слова: личинки, рыба-лягушка, форма тела, морфологические признаки, пигментация.

DOI: 10.31857/S0042875224010047, **EDN:** AFCYMC

Мягкий круглопёр, или рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769), – самый крупный тихоокеанский представитель семейства круглопёрых (Cyclopteridae), длина которого, согласно имеющимся литературным данным, достигает 44 см, а масса тела – 4.2 кг (Орлов, Токранов, 2008). Поскольку его особи при попадании в трал заглатывают воду, оценка индивидуальной массы может быть существенно завышена. Одна из главных особенностей представителей этого семейства – брюшные плавники в форме диска, работающего как присоска, а также редуцированный первый спинной плавник. Рыба-лягушка – широкобореальный эндемик северной части Тихого океана, распространённый от побережья Корейского п-ова до Британской Колумбии у берегов Канады, включая акватории Японского, Охотского и Берингова морей (Борец, 2000; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Черешнев и др., 2001; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). Встре-

чается этот вид и над подводными возвышенностями северо-восточной части Тихого океана. Во многих районах своего обитания рыба-лягушка является обычным или многочисленным видом, играя заметную роль в ихтиоценозах (Линдберг, Красюкова, 1987; Федоров, Парин, 1998; Шейко, Федоров, 2000; Фадеев, 2005; Орлов, Токранов, 2008). В Японии вид имеет некоторую коммерческую ценность (Kyûshin, 1975). В прошлом (XIX – начало XX вв.) коренные жители Командорских о-вов в период подхода рыбы-лягушки в прибрежье на нерест в мае–июне использовали её в пищу и в качестве корма для собак (Гребницкий, 1897; Суворов, 1912; Редько, 1927). Благодаря своему необычному облику вид может быть перспективным объектом экспозиции в океанариумах (Синицкая, 2018). Молодь рыбы-лягушки долгое время считали отдельным видом – *Pelagocyclus vitiazi* Lindberg et Legeza, 1955 (Ueno, 1971; Quast, Hall, 1972). Однако Кидо и Синохара (Kido, Shinohara, 1996) показали, что *P. vitiazi* является молодью рыбы-лягушки.

Батиметрический диапазон обитания вида составляет 0–1700 м (Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Фадеев, 2005; Орлов, Токранов, 2008; Парин и др., 2014). Считается, что это преимущественно бентические рыбы. Взрослые особи обычно прикрепляются к камням в приливно-отливной зоне или держатся на скальных грунтах в пределах шельфа. Известно, что взрослые особи обитают не только в придонных горизонтах, но нередко в эпи-, мезо- и батипелагиали глубоководных частей Японского, Охотского и Берингова морей и тихоокеанской зоны России (Yoshida, Yamaguchi, 1985; Баланов, Ильинский, 1992; Орлов, Токранов, 2008). По приуроченности нереста к прибрежной зоне этот вид можно отнести к неритическим. В Японии пик промысла рыбы-лягушки ежегодно приходится на февраль–март, и в этот период вид в изобилии встречается на каменистом грунте на глубине < 10 м (Kyûshin, 1975). Однако большая часть жизненного цикла рыбы-лягушки не связана с водами шельфа и проходит вдали от побережий, в том числе в открытом океане и глубоководных котловинах морей (Kobayashi, 1962; Yoshida, Yamaguchi, 1985; Ильинский, Радченко, 1992).

Первые сведения о том, что вылупившихся личинках рыбы-лягушки содержатся в работе Кобаяси (Kobayashi, 1962). Полное описание нескольких ранних стадий развития вида приведено в работе Кьюсина (Kyûshin, 1975) для морских вод южнее о-ва Хоккайдо. Отмечено существенное влияние температуры воды на изменение пропорций тела при выращивании личинок. Высокая температура ускоряла относительный рост антеанального расстояния, длины головы и диаметра присасывательного диска, но замедляла относительный рост хвостового стебля.

Имеется описание опыта по инкубированию икринок и выращиванию личинок рыбы-лягушки в корейских водах (Kim et al., 1987). В аквариуме Приморского океанариума (г. Владивосток) естественным путём отнерестились производители рыбы-лягушки, пойманные в б. Тихая Заводь (зал. Петра Великого, Японское море) (Синицкая, 2018). Орлов и Токранов (2008) считают, что рыбу-лягушку следует признать не только эврибатным, но и эврибионтным видом, населяющим самые разнообразные биотопы (пелагические и придонные) — от прибрежных до океанических.

Раннее развитие рыбы-лягушки из вод у Японии и Кореи подробно описано на примере искусственно выращенных личинок. Первое полное описание личинок и мальков рыбы-лягушки приводит Кобаяси (Kobayashi, 1962) по результатам инкубации искусственно оплодотворённой икры взрослой самки, пойманной вблизи пос. Сикабэ (Shikabe), южная часть Хоккайдо.

Известно, что рыба-лягушка мигрирует для нереста к побережьям, но сроки этих миграций в разных частях ареала несколько различаются. Виноградов (1950) в Авачинской губе наблюдал первых нерестующих особей рыбы-лягушки в апреле, а окончание нереста — в конце мая. В Беринговом море рыба-лягушка начинает мигрировать к побережьям в ноябре–декабре, а нерестовый период предполагается с декабря по июнь в западной части моря и с декабря по апрель — в его восточной части (Ильинский, Радченко, 1992). В водах Аляски нерест проходит с декабря по июнь (Mecklenburg et al., 2002). В южных участках ареала рыба-лягушка подходит к побережьям в более поздние сроки (Kobayashi, 1962; Kyûshin, 1975). По наблюдениям Орлова и Токранова (2008), летом численность рыбы-лягушки в открытых водах существенно сокращается, предположительно в связи с миграцией в прибрежную зону на нерест. Осенью уловы рыбы-лягушки в открытых водах увеличиваются, что связано с обратной её миграцией от побережий.

В период размножения рыбы-лягушки подходят близко к берегу или на мелководье. На глубине 5–10 м с февраля по май самка откладывает до 50 тыс. икринок, после чего погибает. Икринки клейкие, диаметром 1.9–5.0 мм, содержат одну и более жировых капель, самки откладывают их в скальные расщелины или в раковины моллюсков, а самцы их охраняют в течение инкубационного периода. Вылупившиеся личинки некоторое время остаются на дне, прячась в камнях и водорослях. Они предпочитают места с течениями и обычно прикрепляются к субстрату. По мере взросления молодь переходит к пелагическому образу жизни, смешиваясь с планктоном (Линдберг, Красюкова, 1987; Solomatov, Orlov, 2018).

Головастикообразная форма тела является специфическим приспособлением личинок рыбы-лягушки для прикреплённого, придонного образа жизни. Узор и интенсивность пигментации одноразмерных личинок могут различаться, причём последняя с возрастом усиливается.

Несмотря на многочисленность и широкое распространение, описание личинок рыбы-лягушки из прикамчатских вод отсутствует. Цель нашего исследования — выполнить морфологическое описание и выяснить особенности развития личинок рыбы-лягушки из бухт юго-восточного побережья Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пять личинок рыбы-лягушки абсолютной длиной (TL) 6.3, 6.4, 7.2, 7.3 и 8.0 мм поймал А.М. Токранов в северо-восточной части Авачинской губы вблизи сопки Никольская 22.08.2021 в двух приливных лужах во время отлива. Длина тела до конца хорды (NL) составила соответственно 5.9, 6.0, 6.6, 7.0 и 7.2 мм. Три личинки рыбы-лягушки TL 5.9, 6.4 и 6.8 мм (NL соответственно 5.5, 6.0 и 6.4 мм) собраны Н.П. Санамян (КФ ТИГ ДВО РАН) в б. Вилучинская на тихоокеанском побережье Камчатки (Авачинский залив) 16.06.2022. Они были обнаружены на ризоидах ламинарии, растущей на каменисто-песчаном грунте на глубине 5 м. Места поимки личинок показаны на рис. 1. Пойманных личинок фиксировали 70%-ным этанолом.

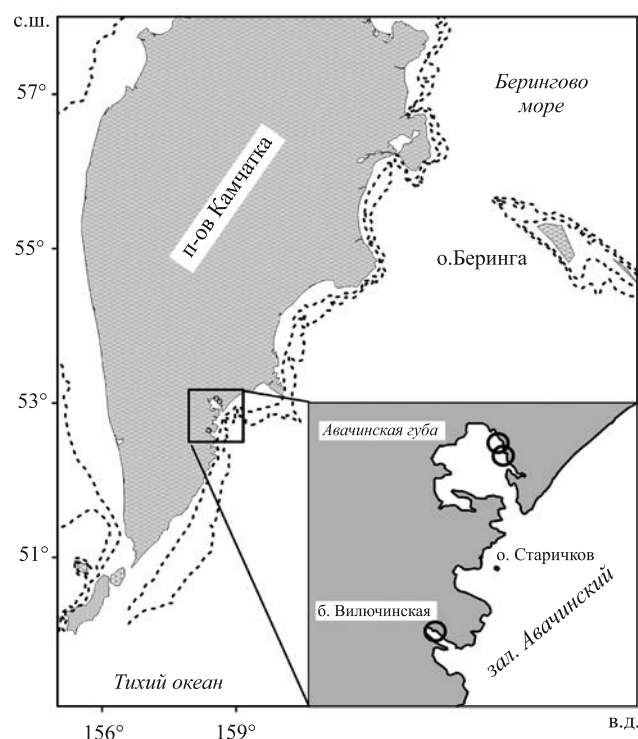


Рис. 1. Карта-схема мест поимки (○) личинок рыбы-лягушки *Aptocycclus ventricosus* в приливных лужах в бухтах восточного побережья Камчатки: (---) — изобаты.

Измерение длины тела проводили от переднего конца рыла: TL — до заднего края плавниковой каймы или до конца лучей хвостового плавника, NL — до конца хорды. Длину головы измеряли от переднего конца рыла до заднего верхнего края жаберной крышки. Под туловищной частью тела понимали окончание шарообразной формы, т. е. расстояние от конца рыла до резкого сужения тела между анусом и анальным плавником. Ширину туловищной части тела измеряли при виде сверху или снизу в наиболее широком месте — на границе перехода головного отдела в туловищный. Таким образом, максимальная ширина туловища и максимальная ширина головы совпадали. При виде сбоку в заглазничной части измеряли наибольшую высоту головы. В области головы тело личинки было наиболее высоким. Кроме того, для выяснения особенностей роста измеряли следующие параметры тела: длину туловища (от конца рыла до окончания шарообразной передней части тела), длину головы; антедорсальное (от переднего конца рыла до начала основания второго спинного плавника), антеанальное (до основания первого луча анального плавника), антепекторальное (до начала основания грудного плавника), антевентральное (до присасывательного диска) и межглазничное расстояния; горизонтальный и вертикальный диаметры глаза; длину рыла, верхней челюсти, средних лучей и основания грудного плавника; длину и ширину присасывательного диска. При описании личинок использовали следующие счётные (меристические) признаки: число позвонков (общее, туловищных и хвостовых), число лучей в плавниках: первом (при наличии) и втором спинных, анальном, грудном и хвостовом (за уростилем). Основные признаки личинок приведены в сравнении со сведениями из публикации Кобаяси (Kobayashi, 1962).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Форма тела вылупившихся личинок рыбы-лягушки головастикообразная, на брюшной поверхности расположен присасывательный диск, пигментация интенсивная, в хвостовой части небольшое число миомеров. По последнему признаку ранних личинок рыбы-лягушки легко отличить от внешне близких по морфологическим признакам личинок семейства Liparidae. Ранние личинки другого вида из семейства Cyclopteridae, встречающегося в прикамчатских водах, шаровидного круглопёра *Eumicrotremus*

orbis (Günther, 1861), отличаются от ранних личинок рыбы-лягушки наличием чётко выраженного первого спинного плавника (Григорьев, 2007).

Наименьшая личинка NL 5.5 мм. Форма тела головастикиобразная: передняя часть округлая, шаровидной формы, хвостовая часть вытянута. Туловищная и хвостовая части тела чётко разделены. Длина туловищной части 2.7 мм, толщина 1.9 мм. Задняя часть тела окружена плавниковой каймой. Глаза большие (диаметр глаза составляет ~ 40% длины головы), интенсивно пигментированы, на две трети погружены под кожу. Имеется большое жаберное отверстие, составляющее > 40% длины головы. Присасывательный диск диаметром ~ 70% длины головы хорошо заметен. В хвостовой части сформировано 14 миомеров. Уростиль почти прямой. Зачатки лучей заметны лишь в грудном плавнике, а также видны несколько зачатков лучей под уростилем. Пигментация в передней половине тела образует характерный узор. Меланофоры округлые. На поверхности в передней части тела распределены черновато-коричневые пятна, имеются три пары тёмных полос на каждой стороне головы и собственно тела. Первая полоса простирается от верхнего края глаза к затылку, где соединяется с полосой другой стороны. Вторая соединяется с полосой другой стороны над заглублённой под кожу частью первого спинного плавника, а третья заканчивается у края присасывательного диска. Вторая и третья пары пигментных полос начинаются от нижнего края глаза. Хвостовая часть бесцветная. Внешние признаки личинки близки к таковым личинки рыбы-лягушки *TL 6.0 мм*, описанным ранее (Kobayashi, 1962).

Личинка NL 5.9 мм. Туловище длиной 2.7 мм и толщиной 1.9 мм при виде сверху. Личинка с ярко выраженной головастикиобразной формой тела и толстой брюшной частью (вероятно, желудок хорошо наполнен). Хвостовой отдел в основании сплюснен. Присасывательный диск хорошо развит, без пигмента. Глаза большие, интенсивно пигментированы. Заметны две парные носовые поры. Над верхней челюстью различим шишкообразный вырост, покрытый мелкими меланофорами. Плавниковая кайма окружает заднюю часть тела почти полностью. Заметны зачатки лучей второго спинного и хвостового плавников. В районе основания первого спинного плавника зачатки лучей отсутствуют, но имеется небольшая выпуклость в виде продольного валика.

Интенсивность пигментации передней и задней частей тела заметно различается. Пигментация передней части тела в виде характерного узора, как у предыдущей личинки, но более интенсивная. Меланофоры, образующие узор, двух видов: мелкие звёздчатые, лежащие на поверхности кожи, и крупные, погружённые, в виде тёмных пятен. Хвостовая часть почти без пигмента. Лишь небольшое число мелких меланофоров переходит в дорсолатеральную часть, заканчиваясь на уровне средних лучей второго спинного плавника.

Две личинки NL 6.0 мм. Длина туловища 2.5–3.0 мм, толщина 1.7 мм при виде сверху. Личинки лучше сформированы, чем предыдущие, головастикиобразная форма тела сохраняется. Присасывательный диск хорошо развит. Плавниковая кайма довольно широкая, разной ширины (средняя часть узкая), но немного меньше, по сравнению с предыдущей личинкой. Зачатки лучей второго спинного и анального плавников стали выделяться из плавниковой каймы. Самый верх спины в районе основания первого спинного плавника более выпуклый. Хорошо видна ложбинка в задней части медиодорсальной линии на спине в месте формирования первого спинного плавника. У одной личинки первый спинной плавник не заметен, полностью скрыт под кожей. У другой в желобке на месте основания первого спинного плавника появляются еле заметные зачатки колючих лучей (рис. 2). Зачатки мягких лучей остальных плавников хорошо заметны. Грудные плавники веерообразной формы, широко прикреплены по бокам туловища — по линии пигмента. Уростиль длинный, задняя часть его образует заметный изгиб кверху. Глаза выпуклые, интенсивно пигментированы, на две трети погружены под кожу. Верхняя губа хорошо выражена при виде сверху. Сенсорных бугорков нет. На их месте небольшие валики на уровне нижнего края глаза. Заметны очень маленькие парные бугорки над верхней губой и между глаз. Жаберная крышка почти полностью оформилась, но жаберные лучи не сформированы. Жаберные отверстия уменьшились. Заметны маленькие уголки в верхней части жаберных крышек.

Пигментация не такая, как у предыдущих личинок. Узор, образованный меланофорами в передней части тела, существенно изменился. Звёздчатые меланофоры имеются на жаберной крышке. На спине и боках туловища мелкие ме-

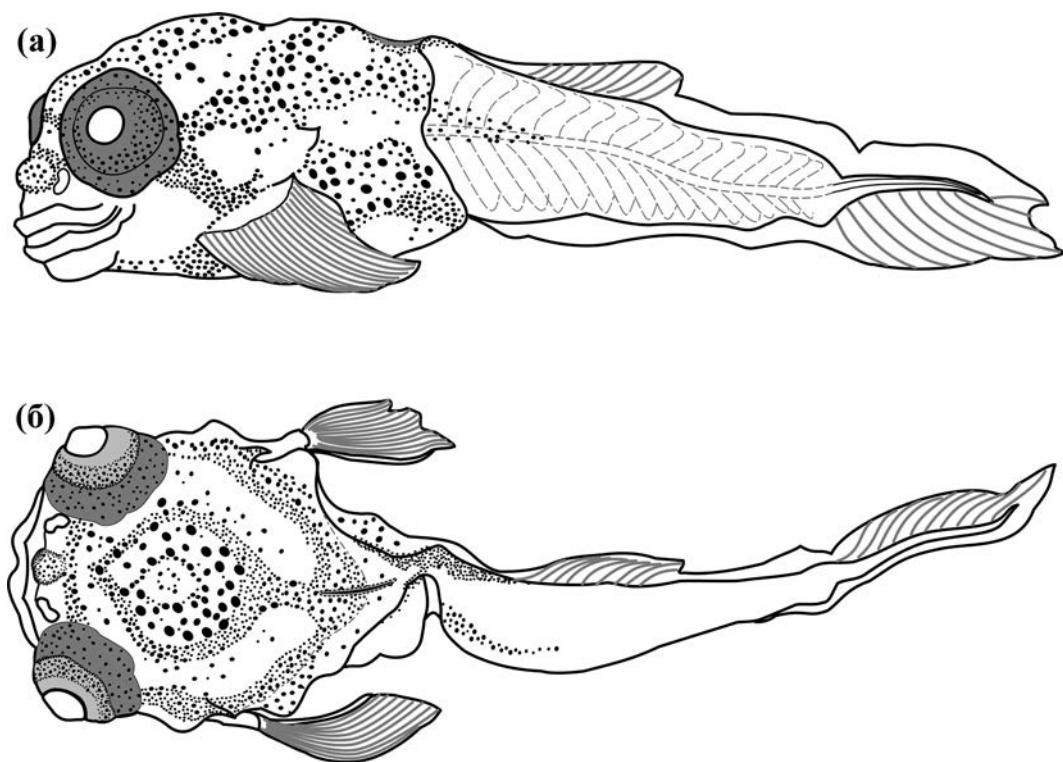


Рис. 2. Личинка рыбы-лягушки *Aptyocyclus ventricosus* NL 6.0 мм из Авачинской губы, вид: а — сбоку, б — сверху. Здесь и на рис. 3–5: NL — длина тела до конца хорды.

ланофоры, но не сплошные, есть крупные участки без меланофоров — большие светлые пятна на рисунке. Хвостовой отдел покрыт меланофорами в дорсолатеральной части. На хвостовом стебле меланофоры мелкие, расположены только в центре проксимальной части. По диагонали от глаза к хвосту два сходящихся пятна в виде лент почти без выраженных пигментных точечных клеток. В самой высокой точке меланофоры крупнее и расположены реже, с большими промежутками. Меланофоры в основном звёздчатые.

Личинка NL 6.4 мм. По внешнему виду похожа на предыдущих личинок NL 6.0 мм, хотя есть некоторые отличия. Голова и туловище описываемой личинки крупнее, шире, более плотные. Задняя часть уростиля загибается вверх. Глаза больше погружены под кожу, почти не выпуклые. Ноздри почти не выступают наружу. Верхние поры в виде отверстий, нижние — стебельчатые, трубчатые. За глазами на спине два округлых продольно вытянутых непигментированных светлых пятна (рис. 3).

В плавниковой складке заметны зачатки 10 лучей второго спинного и девяти — анального плавников. Лучи грудных плавников почти пол-

ностью сформированы, их ~ 20. Пять колющих лучей первого спинного плавника имеют вид маленьких бугорчатых отростков. Они располагаются непосредственно перед началом плавниковой складки. В хвостовом плавнике 10 зачаточных лучей.

Узор пигментации остаётся почти таким же, как у предыдущей личинки, но на голове и туловище пигментация более интенсивная, хотя на нижней части головы количество пигментных клеток уменьшается. Меланофоры на поверхности головы не округлые, а звёздчатые, особенно на дорсальной стороне, лежат на самой поверхности кожи. Под ними округлые меланофоры.

Личинка NL 6.6 мм. Глаза тёмные с белыми зрачками, в основании частично (на одну треть) погружены под кожу, густо-точечно пигментированы в этом месте. Верхняя губа уже хорошо сформирована. Над ней заметны две пары ноздрей в виде слабо выпуклых бугорков с отверстиями. Жаберное отверстие уменьшается в размерах, находится в верхней части жаберной крышки, вблизи её заднего верхнего края треугольной формы. Длина туловища 3.3 мм. Плавниковая кайма в хвостовой части тела умень-

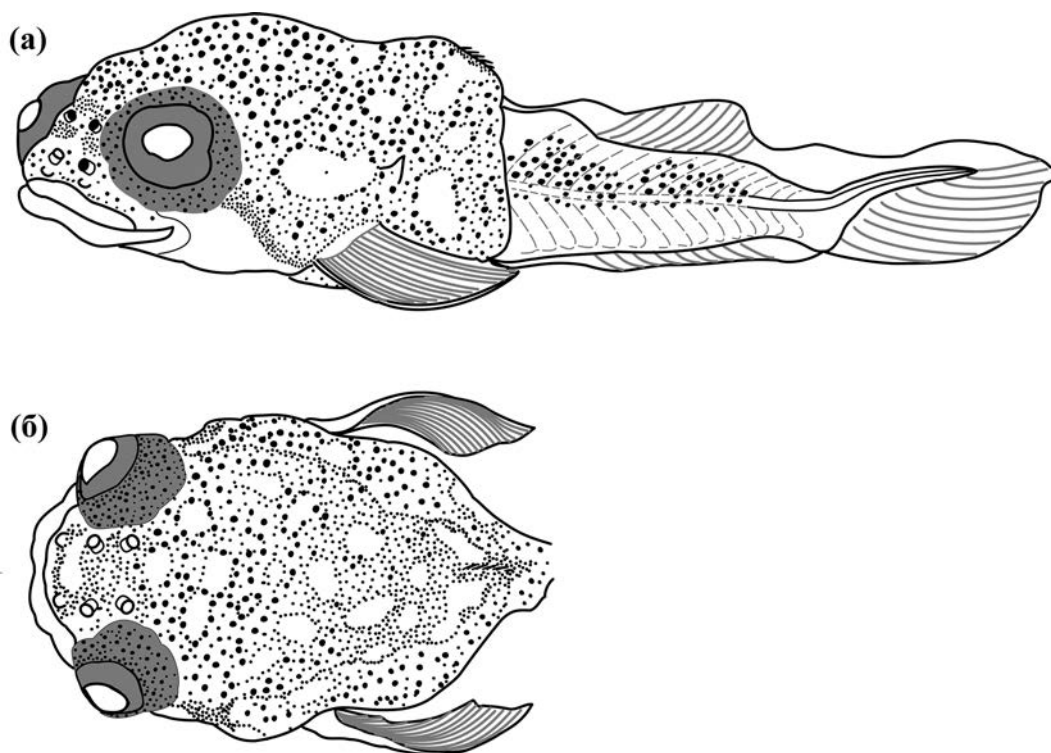


Рис. 3. Личинка рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* NL 6.4 мм из Вилючинской бухты: а — вид сбоку, б — передний отдел, вид сверху.

шила, но не исчезла совсем. На спине виден светлый желобок на месте первого спинного плавника. Внутри желобка заметны мелкие зачатки шипов. Мягкие лучи во всех плавниках хорошо заметны, но не полностью сформированы. Происходит дальнейший изгиб уростилия. Присоска на нижней стороне передней части тела хорошо сформирована, покрыта мелкими пигментными точками.

Пигмент на большей части туловища интенсивный. Без пигмента лишь передняя нижняя часть головы и хвостовая часть ниже боковой линии. Пигментные пятна округлой формы разного размера. Заметно, что более крупные пятна сгруппированы из нескольких мелких меланофоров. На присоске мелкие точечные меланофоры. Между боковой линией и основанием анального плавника меланофоры отсутствуют. Дорсальная поверхность пигментирована интенсивнее, чем у более ранних личинок (рис. 4).

Личинка NL 7.0 мм. По форме тела и характеру пигментации похожа на личинок NL 6.0 мм, но уростиль лучше сформирован, более загнут вверх. Спинные плавники и кайма не сохранились, так как личинка была повреждена. Кай-

ма вокруг заднего края хвостового плавника не имеет четкой формы.

Личинка NL 7.2 мм. Длина туловища 3.8 мм. Личинка более прогонистая. На голове появляются сенсорные бугорки в виде цилиндрических бусин с отверстиями на конце. Над верхней губой между глазами два бугорка. Над большими бугорками возле глаз имеются два простых обонятельных отверстия. Заметно место основания первого спинного плавника. В задней части туловища с дорсальной стороны имеется ложбинка, в которой заметны зачатки лучей первого спинного плавника. Кончики зачатков лучей выступают из-под кожи. Глаза на одну треть погружены под кожу. Уростиль короче, ещё более изогнут. Жаберное отверстие закрывается за счёт прилегания жаберной крышки к телу при сохранении небольшого отверстия в её верхней части. Развита угол в верхней части жаберной крышки. Присоска лучше сформирована и покрыта мелкими округлыми меланофорами (рис. 5).

Узор пигментации верхней части тела сходен с таковым у личинки NL 6.6 мм, но имеется более заметная полоса без пигмента вблизи места основания первого спинного плавника, продолжаю-

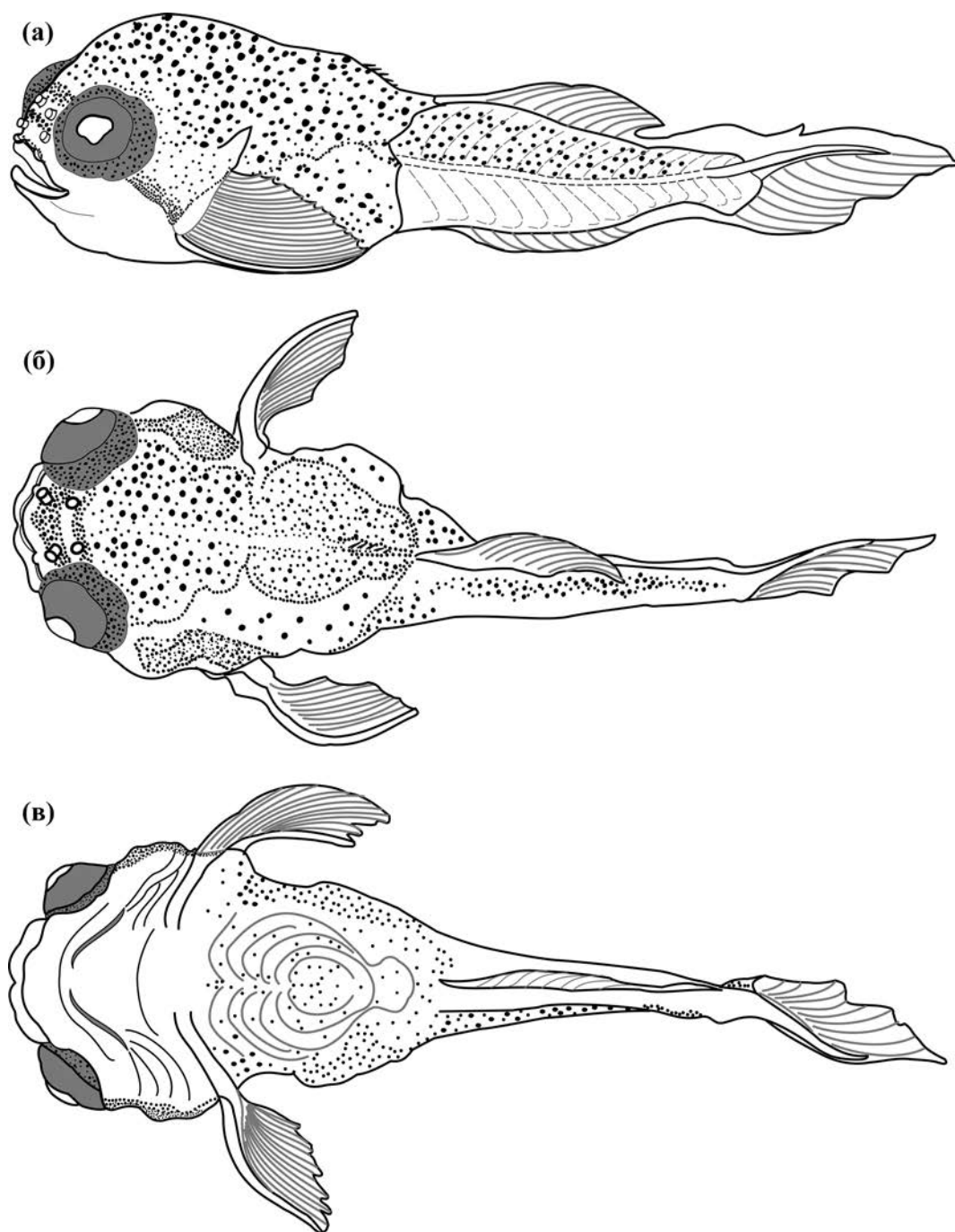


Рис. 4. Личинка рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* NL 6.6 мм из Авачинской губы, вид: а – сбоку, б – сверху, в – снизу.

щаяся вперёд до вертикали заднего края глаза. Основная часть головы покрыта крупными меланофорами. Между глазами две полосы мелких меланофоров. Меланофоры над губой имеют звёздчатую форму. На спине между крупными звёздчатыми расположены округлые (мелкие и крупные) меланофоры. Такие же точки имеются на латеральной поверхности хвостового стебля.

Пигмент нижней части тела более интенсивный, чем у мелких личинок.

Изменение в процессе развития личинок морфологических признаков относительно длины тела (в сравнении с данными литературы) показано в таблице. В целом для пластических признаков личинок близких размеров характер-

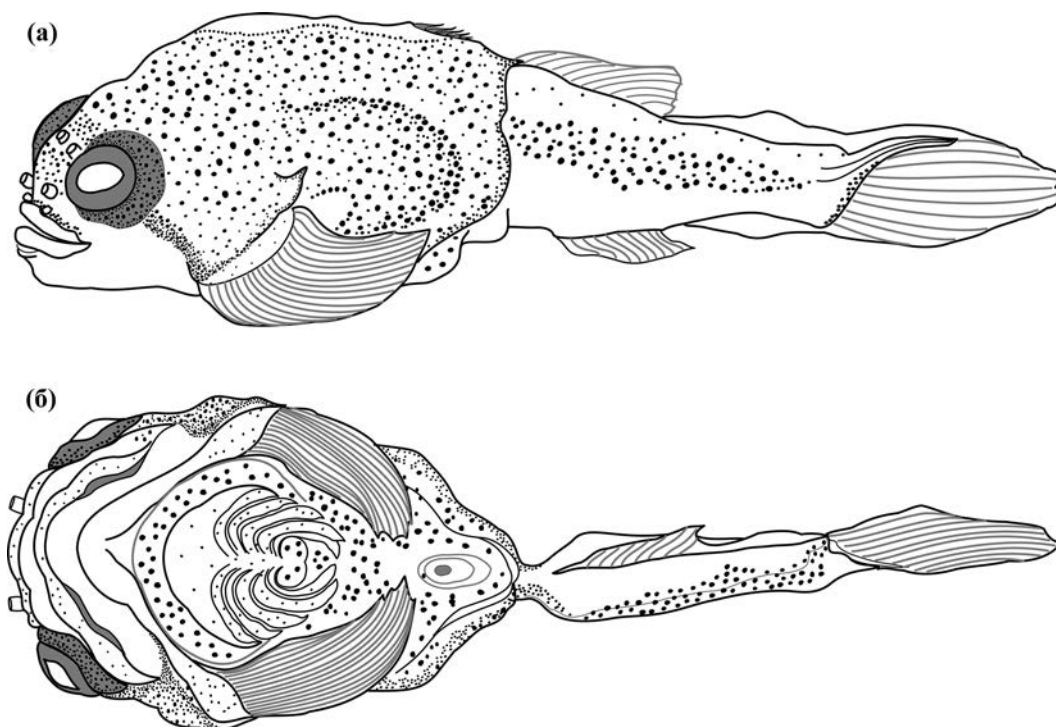


Рис. 5. Личинка рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* NL 7.2 мм из Авачинской губы, вид: а – сбоку, б – снизу.

на значительная изменчивость, так как их тело состоит из мягких тканей, легко подверженных деформации. Однако по данным таблицы можно проследить, что относительно длины тела длина головы, высота головы и антеанальное расстояние увеличиваются, а диаметр глаза, длина верхней челюсти и длина лучей грудного плавника уменьшаются.

Замечена следующая последовательность органогенеза лучей плавников: грудной плавник и брюшной плавник (диск), первый спинной, анальный, второй спинной и хвостовой. Полное число лучей в плавниках развивается при следующей NL личинок: > 6 мм в первом спинном и грудных плавниках, ~ 6.5 мм в анальном, ~ 7 мм во втором спинном и хвостовом плавниках. Посчитано следующее число лучей в плавниках: шипов первого спинного плавника – 5, мягких лучей второго спинного плавника – 10, анального – 7–9, грудного – 21–22, хвостового – 9–11. Миомеров в хвостовой части тела 14–16.

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении изменений основных параметров тела по отношению к его длине в процес-

се роста личинок рыбы-лягушки выяснено, что голова, туловище и присасывательный диск интенсивно развивались, тогда как рост хвостовой части был замедленным. Наибольшие высота и ширина тела, а также антеанальное расстояние увеличивались по мере роста личинок, а длина хвостовой части практически не увеличивалась. Таким образом, личинки рыбы-лягушки постепенно приобретали короткую и плотную форму тела, пригодную для придонного прикрепленного образа жизни и не подходящую для активного плавания. Такими яркими особенностями морфологических изменений личинки рыбы-лягушки отличаются от большинства личинок морских рыб прочих видов, личинки которых ведут активный подвижный образ жизни.

Только что вылупившиеся личинки хорошо развиты. Сразу же после вылупления они крепко держатся за субстрат с помощью присасывательного диска и могут плавать благодаря энергичным движениям хвоста и взмахам грудных плавников, стараются держаться в тени, но иногда совершают короткие быстрые рывки для питания (Kyûshin, 1975). По мере развития молодь переходит к более глубоководному образу жизни.

Пластические и меристические признаки изученных экземпляров рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* в сравнении с ранее опубликованными сведениями

Признак	Авачинская губа					Вилучинская бухта			Kobayashi, 1962	
Абсолютная длина, мм	6.2	6.4	7.1	7.5	7.9	5.9	6.4	6.8	5.9	12.9
Длина до конца хорды, мм	5.9	6.0	6.6	7.0	7.2	5.5	6.0	6.4	5.5	10.0
В % длины до конца хорды										
Длина головы	32.2	33.3	34.8	32.9	29.1	33.3	29.5	30.7	41.2	46.0
Высота головы	30.5	28.3	31.8	30.0	31.9	30.0	27.9	22.7	41.2	52.0
Ширина головы	28.8	33.3	33.3	30.0	36.1	30.0	31.1	26.7		
Расстояние:										
— антеанальное	44.1	45.0	47.0	44.9	44.4	45.0	50.0	37.3	57.6	72.0
— антедорсальное	50.8	58.3	51.5	58.6	58.3	50.0	55.7	44.0		
— антепекторальное	28.8	30.0	21.2	22.9	22.2	30.0	27.9	26.7		
— антевентральное	13.6	20.0	16.7	17.1	15.3	16.7	13.1	12.0		
— межглазничное	10.2	12.5	9.1	7.9	9.0	10.0	10.7	8.0		
Горизонтальный диаметр глаза	12.7	15.0	12.1	11.4	12.5	10.0	9.0	7.3		
Вертикальный диаметр глаза	11.9	13.3	11.4	10.7	11.1	16.7	8.2	8.0		
Длина:										
— рыла	4.2	6.7	7.6	7.1	8.3	5.0	5.0	3.3		
— верхней челюсти	6.1	10.0	9.1	8.6	9.0	5.0	4.9	4.0		
— грудного плавника	25.4	30.0	24.2	22.9	25.7	18.3	13.1	16.0		
— основания грудного плавника	15.3	21.7	12.1	12.9	11.1	13.3	13.1	12.0		
— диска	16.9	26.7	18.2	18.6	18.1	20.0	16.4	17.3		
Ширина диска	16.1	24.2	15.2	17.1	16.7	17.5	14.8	16.0		
Меристические признаки										
Число позвонков:										
— всего	27	29	28	29	29					
— туловищных	13	13	12	13	13					
— хвостовых	14	16	16	16	16	14			14	
Число лучей в плавниках:										
— спинном	10	10	10	10	10		10	10	10	11
— анальном	7	9	9	8	9		8	9	8	8
— грудном	22	22	21	21	21		21	21	21	21
— хвостовом				9	9		10	11	10	11

Первое упоминание о личинках рыбы-лягушки имеется в работе Попова (Роров, 1933), в которой приведено краткое описание особи этого вида под названием *Cyclopterichthys ventricosus* из Авачинской губы. Экземпляр *TL* 9.2 мм был пойман на выходе из этой губы на грунте, заросшем ламинарией. Автор отмечал, что на месте первого спинного плавника ещё можно увидеть небольшой гребень. Взрослые рыбы полностью утрачивают этот плавник, так как он срастается с кожей тела. Находка молоди, по мнению автора, представляла особый интерес, так как до этого были известны только взрослые особи. Кобаяси (Kobayashi, 1962) поставил под сомнение правильность идентификации Попова. По мнению Кобаяси, личинка, упоминаемая Поповым (Роров, 1933), не могла принадлежать к виду рыбы-лягушки, поскольку она имела выступающий первый спинной плавник, чего, по его утверждению (Kobayashi 1962), у молоди быть не может. Поэтому первым упоминанием о мальках рыбы-лягушки этого вида *TL* 25 мм, описанных под названием *Elephantichthys copyianus* из алеутских вод, до сих пор считалось сообщение Шеффера (Scheffer, 1959).

Кобаяси (Kobayashi, 1962) мог не заметить развития лучей первого спинного плавника, так как он описывает личинку *TL* 5.2 мм, у которой лучи этого плавника ещё не проявляются, и личинок *TL* 9.9 мм и более, у которых колючие лучи, скорее всего, уже были сращены с кожей. У личинок из Авачинской губы видимые зачатки лучей первого спинного плавника проявлялись уже при *TL* > 6.0 мм. У более мелких личинок зачатки лучей первого спинного плавника различить очень сложно, так как они находятся внутри ложбинки в месте основания этого плавника. Вполне возможно, что личинка *TL* 9.2 мм, описанная Поповым (Роров, 1933), всё ещё могла иметь видимые колючие лучи первого спинного плавника, которые при большей длине тела уже незаметны.

В работе Кьюсина (Kyûshin, 1975) описана личинка *TL* 6.97 мм, у которой лучи плавников ещё не проявляются. Автор отмечал, что лучи первого спинного плавника появляются у личинок *TL* ~7.35–7.60 мм в возрасте 8 сут. Погружение под кожу этих лучей завершается после 40–50 сут развития при *TL* > 10 мм. В упомянутой работе описан также малёк *TL* 18.87 мм, у которого лучи первого спинного плавника уже срослись с кожей и незаметны.

В работе корейских исследователей (Kim et al., 1987) на рисунке личинки *TL* 6.7 мм в возрасте 4 сут чётко видны два бугорка на месте развивающихся лучей первого спинного плавника, а у личинки *TL* 9.1 мм в возрасте 17 сут после вылупления чётко заметны уже пять бугорков. У малька *TL* 10.6 мм в возрасте 31 сут после вылупления уже никаких следов лучей первого спинного плавника не наблюдается. Авторы в тексте отмечают исчезновение первого спинного плавника при этой длине.

Результаты наших исследований демонстрируют, что зачатки лучей первого спинного плавника могут быть заметны у личинок уже при *TL* 6.4 (*NL* 6.0) мм, а данные литературы (Kobayashi, 1962; Kyûshin, 1975; Kim et al., 1987) свидетельствуют, что при *TL* > 10 мм у личинок лучи первого спинного плавника полностью исчезают, срастаясь с кожей.

Личинки *NL* 6.0–6.6 мм из камчатских вод выглядят более развитыми, по сравнению с личинкой *NL* 6.79 мм, описанной Кьюсином (Kyûshin, 1975) из японских вод. Основные отличия личинок из камчатских вод: явный изгиб уростиля, значительное уменьшение плавниковой каймы, более сформированные лучи второго спинного и анального плавников, наличие зачатков колючих лучей в первом спинном плавнике, наличие пигментации в постанальной части тела. Узор пигментации ранней личинки *NL* 6.79 мм из японских вод был сходным с таковым у личинки *NL* 6.0 мм из камчатских вод, а у более крупных личинок *NL* 6.2–6.6 мм, которых мы изучили, пигментация была более интенсивной. Примерно так же отличаются личинки из камчатских вод от ранних личинок *NL* 6.7 мм из корейских вод (Kim et al., 1987). Сравнение измерений личинок из камчатских и японских вод показало их сходный, неравномерный характер роста, когда голова, туловище, присасывательный диск и антеанальное расстояние увеличиваются пропорционально длине тела, а хвостовая часть практически не растёт.

Согласно наблюдениям Н.П. Санамян (личное сообщение), подтверждённым подводными фотографиями, в конце мая — начале июня взрослые особи рыбы-лягушки постоянно встречаются в прибрежье расположенного в Авачинском заливе в 12 милях южнее г. Петропавловск-Камчатский о-ва Старичков, где происходит их нерест, а затем самцы до июля охраняют отложенную икру. Во второй половине

июля мальков рыбы-лягушки головастиковидной формы тела и с пёстрой, узорчатой пигментацией можно было обнаружить здесь в большом количестве на глубине ~ 5 м. Судя по фотографиям, одни из них прикреплялись присоской к таллому красной водоросли *Constantinea simplex* Setchell, 1901, другие свободно плавали у дна. Это наблюдение, на наш взгляд, полностью подтверждает сведения о развитии молоди рыбы-лягушки в неритической зоне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные пластические признаки по мере роста личинок рыб меняются не одинаково по отношению к длине тела. Характер роста личинок рыбы-лягушки представляет собой явно выраженный тип роста, при котором какая-либо часть тела удлиняется быстрее, чем целое. При этом хвостовая часть практически не растёт. Длина головы, высота головы и антеанальное расстояние увеличиваются в процентном отношении к длине тела. Диаметр глаза, длина верхней челюсти и длина лучей грудного плавника уменьшаются относительно длины тела. Таким образом, личинки рыбы-лягушки имеют форму тела, наиболее подходящую для прикреплённого образа жизни и непригодную для активного плавания. Пластические признаки близких по размеру личинок изменчивы по причине мягкой структуры тела. По мере роста молодь приобретает более вытянутую форму тела. Трансформируясь во взрослую форму, тело рыбы-лягушки становится более прогонистым, что позволяет взрослым особям активно плавать, совершая длительные миграции на большую глубину и нерестовые миграции к берегам.

Узор и интенсивность пигментации одноразмерных личинок рыбы-лягушки могут различаться. Интенсивность пигментации с возрастом усиливается. Изгиб уростиля начинается у личинок *NL* 5.9 мм. У особей *TL* < 6 мм рудименты лучей первого спинного плавника очень трудно различимы, так как они находятся в ложбинке в месте основания первого спинного плавника. Зачатки лучей этого плавника проявляются лишь у личинок *TL* между 6 и 9 мм. У более молодых и более старших личинок заметен лишь след на дорсальной поверхности тела на месте лучей первого спинного плавника.

Первой находкой рыбы-лягушки ранних стадий развития следует считать сообщение Попо-

ва (Поров, 1933) о поимке в Авачинской губе личинки вида *TL* 9.2 мм, а не сообщение Шеффера (Scheffer, 1959) о поимке мальков в Алеутских водах, как считалось ранее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Ильинский Е.Н. 1992. Видовой состав и биомасса мезопелагических рыб Охотского и Берингова морей // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 1. С. 56–62.
- Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 192 с.
- Виноградов К.А. 1950. К биологии тихоокеанского пинагора в камчатских водах // Природа. № 3. С. 69–70.
- Гребницкий Н.А. 1897. Список рыб, водящихся у островов Командорских и полуострова Камчатка // Вестн. рыбопромышленности. № 6–7. С. 323–339.
- Григорьев С.С. 2007. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы). Атлас-определитель. Владивосток: Дальнаука, 331 с.
- Ильинский Е.Н., Радченко В.И. 1992. Распределение и миграции рыбы-лягушки в Беринговом море // Биология моря. № 3–4. С. 19–25.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. М.; Л.: Наука, 526 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2008. Особенности распределения, некоторые черты биологии и динамика уловов рыбы-лягушки *Aptocyclus ventricosus* (Cyclopteridae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 86–101.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Редько Б.А. 1927. Алеуты Командорских островов // Производительные силы Дальнего Востока. Вып. 5. Человек. Хабаровск; Владивосток: Книжное дело. С. 69–112.
- Синицкая Е.В. 2018. Экспериментальное выращивание *Aptocyclus ventricosus* (Pallas, 1769) в условиях океанариума // Матер. IV Междунар. науч.-тех. конф. “Рыболовство—Аквакультура”. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз. С. 240–243.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Суворов Е.К. 1912. Командорские острова и пушной промысел на них. СПб.: Департамент земледелия, 324 с.

- Фадеев И.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 336 с.
- Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Федоров В.В., Парин Н.В. 1998. Пелагические и бенто-пелагические рыбы тихоокеанских вод России. М.: Изд-во ВНИРО, 154 с.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Шейко Б.А., Федоров 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.
- Kido K., Shinohara G. 1996. Pelagocycclus vitiazi Lindberg & Legeza, 1955, a junior synonym of *Aptocycclus ventricosus* (Pallas, 1769) (Scorpaeniformes: Cyclopteridae) // Ichthyol. Res. V. 43. № 2. P. 175–177. <https://doi.org/10.1007/BF02348242>
- Kim Y.-U., Park Y.-S., Myoung J.-G. 1987. Development of eggs, larvae and juveniles of smooth lumpsucker, *Aptocycclus ventricosus* (Pallas) // Bull. Korean Fish. Soc. V. 20. № 2. P. 157–165.
- Kobayashi K. 1962. Larvae of the smooth lumpsucker, *Aptocycclus ventricosus* (Pallas), with discussion on revision of the taxonomy of the species // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 13. № 3. P. 153–164.
- Kyûshin K. 1975. The embryonic and larval development, growth, survival and changes in body form, and the effect of temperature on these characteristics of the Smooth Lumpsucker, *Aptocycclus ventricosus* (Pallas) // Ibid. V. 26. № 1. P. 49–72.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Popov A.M. 1933. Fishes of Avatcha Bay on the southern coast of Kamchatka // Copeia. V. 1933. № 2. P. 59–67. <https://doi.org/10.2307/1437118>
- Quast J.C., Hall E.L. 1972. List of fishes of Alaska and adjacent waters with a guide to some of their literature // NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF. № 658. 47 p.
- Scheffer V.B. 1959. Invertebrates and fishes collected in the Aleutians, 1936–38 // North American Fauna. № 61. P. 365–406.
- Solomatov S.F., Orlov A.M. 2018. Smooth lumpsucker *Aptocycclus ventricosus* in the northwestern Sea of Japan: distribution and some life history traits // Fish. Aquat. Life. V. 26. № 1. P. 5–20. <https://doi.org/10.2478/aopf-2018-0002>
- Ueno T. 1971. List of marine fishes from the waters of Hokkaido and its adjacent regions // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. № 13. P. 61–102.
- Yoshida H., Yamaguchi H. 1985. Distribution and feeding habits of the pelagic smooth lumpsucker. *Aptocycclus ventricosus* (Pallas), in the Aleutian basin // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 36. № 4. P. 200–209.

УДК 597.555.5

ОБНАРУЖЕНИЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ МЕРЛУЗЫ *MERLUCCIOUS MERLUCCIOUS* (MERLUCCIIDAE) У ЧЕРНОМОРСКИХ БЕРЕГОВ КРЫМА

© 2024 г. Д. Н. Куцын^{1,*}, И. Ю. Тамойкин¹, И. В. Вдодович¹,
Т. Н. Климова¹, П. И. Дончик¹

¹Институт биологии южных морей РАН — ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 10.04.2023 г.

После доработки 05.05.2023 г.

Принята к публикации 16.05.2023 г.

Описана первая находка европейской мерлузы *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) в северной части Чёрного моря, у берегов Крыма, в декабре 2022 г. при температуре поверхности моря 13°C. Особь обнаружена в улове установленного на глубине 24 м донного ставного невода. Экземпляр общей длиной тела 30.6 см и массой 213.5 г был половозрелым самцом в возрасте 3 года. Согласно результатам обратных расчислений, полученных в ходе анализа среза отолита, индивидуальный рост пойманной рыбы происходил следующим образом: общая длина 17.7, 25.5 и 30.6 см к концу соответственно первого, второго и третьего года жизни. В желудочно-кишечном тракте выловленной особи пищевые объекты не обнаружены. Рассмотрена географическая изменчивость жизненного цикла мерлузы. Выявлено, что максимальных размеров и возраста вид достигает в условиях высоких широт при низких температурах воды. Предположительно максимальные размеры и возраст мерлузы в Чёрном море могут быть несколько выше, чем в Средиземном, при этом ниже, чем в Северо-Восточной Атлантике. Проанализированы перспективы дальнейшего расселения и увеличения численности мерлузы в Чёрном море. По-видимому, препятствием для успешной натурализации вида могут стать низкая солёность и конкуренция со стороны нативной ихтиофауны. Однако сохранение тренда повышения солёности Чёрного моря в условиях потепления будет увеличивать вероятность натурализации мерлузы.

Ключевые слова: европейская мерлуза *Merluccius merluccius*, отолиты, возраст, питание, Средиземное море, Чёрное море, Крым.

DOI: 10.31857/S0042875224010054, **EDN:** ACEWOL

Европейская мерлуза, или европейский хек *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758), — морской демерсальный хищный вид рыб семейства Merlucciidae. Широко распространён в Восточной Атлантике: от Норвегии и Исландии на севере до Мавритании на юге. В Средиземном море встречается повсеместно, в Чёрном море зарегистрирован у берегов Турции (Froese, Pauly, 2023). Населяет глубины 30–1075 м, чаще 70–400 м (Lloris et al., 2005). Благодаря гибкой стратегии питания в совокупности с ежедневными вертикальными миграциями европейская мерлуза играет важную роль в распределении потока энергии, охватывающем пелагические и бентические области (D'Iglio et al., 2022). Взрослые особи питаются преимущественно рыбой, проявляя каннибализм, в то время как молодь предпочитает ракообразных (Bozzano et al., 2005).

Вид имеет высокую коммерческую ценность, и его суммарный промышленный вылов достигает существенных объёмов (до нескольких десятков тысяч тонн) в умеренных, субтропических и отчасти тропических водах Восточной Атлантики, включая Средиземное и Мраморное моря (Payne et al., 1987; Bozzano et al., 2005; Hake ..., 2012; Fanelli et al., 2018).

В Чёрном море мерлузу регистрировали редко и только в южной, западной и восточной частях, у берегов Турции, Болгарии и Грузии (Световиков, 1964; Васильева, 2007; Парин и др., 2014). Некоторые турецкие исследователи считают (Öztürk et al., 2022), что, несмотря на указание европейской мерлузы в списках видов южной части Чёрного моря в ранних работах (Bilecenoğlu et al., 2014), никаких убедительных подтверж-

дений этому нет. Озтюрк с соавт. (Öztürk et al., 2022) утверждают, что первые находки мерлузы в юго-восточной части Чёрного моря были задокументированы только в 2021 г. Однако Тюркер и Бал (Türker, Bal, 2018) приводят данные по зависимости массы мерлузы от размеров, полученные для выборки из 121 экз., собранной в прибосфорском районе в 2013 г. Упоминания о поимках мерлузы у берегов Кавказа (р-ны г. Батуми в Абхазии и г. Сухуми в Абхазии) удалось найти лишь в одной работе (Майорова, Марти, 1938). В работе Климовой с соавт. (2018) указано, что в 2017 г. у черноморских берегов Крыма были зарегистрированы две личинки мерлузы. Взрослых особей в северной части Чёрного моря ранее не отмечали.

В настоящее время в условиях потепления климата наблюдаются широкомасштабные сукцессии морских экосистем, определяющие характер преобразования ихтиофауны (McKenzie et al., 2021). Одним из проявлений этого преобразования являются широтные сдвиги в распределении видов с перемещением к полюсу рыб умеренных и субтропических регионов (Hickling et al., 2006). В случае с Чёрным морем, имеющим связь со Средиземным через пролив Босфор, процесс расселения средиземноморских видов проявляется весьма заметно и носит название “медитерранизация” ихтиофауны (Yankova et al., 2013). Регистрация мерлузы у берегов Крыма может являться следствием этого процесса.

Цель работы – описать первый случай поимки взрослой особи европейской мерлузы в северной части Чёрного моря (у юго-западного побережья Крыма), привести её некоторые биологические характеристики, а также оценить перспективы натурализации этого вида в экосистеме Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экземпляр мерлузы был добыт 02.12.2022 г. в районе устья бух. Стрелецкая (г. Севастополь, Крым, координаты: 44°36'47.1" с.ш., 33°28'21.7" в.д.) (рис. 1). Орудие лова – донный ставной невод, размер ячеи 12 мм, глубина постановки 24 м. После поимки экземпляр был заморожен, а затем передан в отдел ихтиологии ИнБЮМ РАН для камеральной обработки.

Для идентификации видовой принадлежности использовали каталоги-определители (Световидов, 1964; Васильева, 2007). Общую (TL)

и стандартную (SL) длину особи измеряли с точностью до 1 мм, общую массу тела (TW), массу тела без внутренностей, массу гонад (GW) и печени – до 0.01 г. Стадию зрелости гонад устанавливали по 5-балльной шкале (Manual ..., 1974). Гонадосоматический индекс (ГСИ) определяли как отношение массы гонад к общей массе тела рыбы в %: $ГСИ = 100GW/TW$ (Barber, Blake, 2006). Исследовали содержимое желудочно-кишечного тракта особи (Руководство ..., 1961).

Длину, высоту и толщину отолиров (сагитт) измеряли штангенциркулем с точностью 0.05 мм. Массу отолиров устанавливали на лабораторных весах с точностью 0.001 г. Для определения возраста использовали как целый отолит, так и залитый в полимер (эпоксидную смолу) и отшлифованный срез (Morales-Nin et al., 1998). Отолиты помещали в 50%-ный раствор глицерина и просматривали в падающем свете на тёмном фоне при десятикратном увеличении под микроскопом МСП-1 (“ЛОМО”, Россия) с применением цифровой камеры МС-3.1 (“ЛОМО-Микросистемы”, Россия). Возраст определяли путём подсчёта сочетаний опаловых и транслюцентных зон, формирующих годовой прирост (Morales-Nin et al., 1998). Край первой от центра видимой транслюцентной зоны интерпретировали как добавочное (демерсальное) кольцо (рис. 2), сформированное при переходе с пелагического на придонный образ жизни (Morales-Nin et al., 1998). Для описания индивидуального роста проводили обратные расчисления длины



Рис. 1. Место поимки (●) особи европейской мерлузы *Merluccius merluccius*.

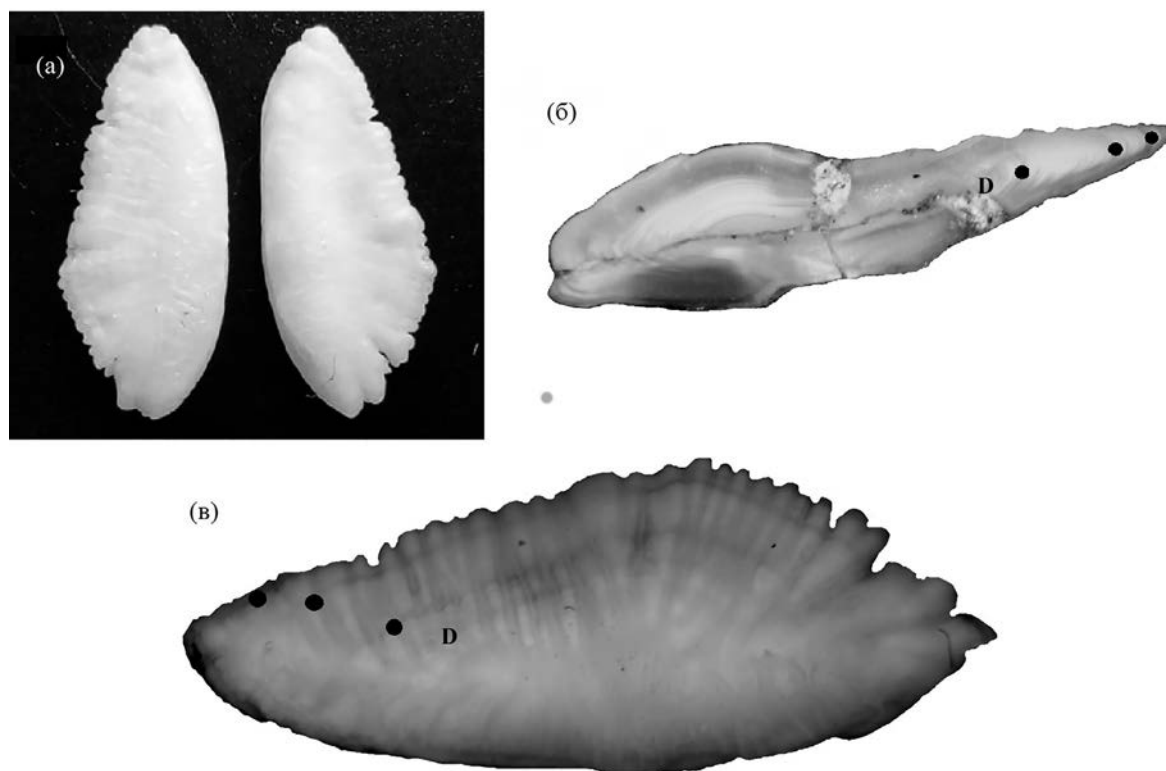


Рис. 2. Сагитты европейской мерлузы *Merluccius merluccius* TL 30.6 см, выловленной у берегов Юго-Западного Крыма: а – внешний вид, б – фронтальный срез через центр, в – целый отолит; кольца: (●) – годовые, D – демерсальное.

по формуле: $L_i = S_i L_c / S_c$ (Lee, 1920), где L_i – длина рыбы в возрасте i ; S_i – радиус годового кольца (расстояние от центра до пострострального края зоны годового прироста), соответствующего возрасту i ; L_c – TL рыбы при поимке; S_c – радиус отолита (расстояние от центра до постростального края).

Для оценки влияния температуры на максимальные размеры и возраст мерлузы применяли корреляционный анализ Спирмена и регрессионный анализ. В качестве параметра, характеризующего температурные условия морей бассейна Средиземного моря и Восточной Атлантики, применяли среднегодовую температуру поверхности моря (SST) (Olbert et al., 2012; Shaltout, Omstedt, 2014; Baptista et al., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экземпляр европейской мерлузы в улове донного ставного невода был обнаружен вместе с обычными для района массовыми промысловыми видами: ставридой *Trachurus mediterraneus*, султанкой *Mullus barbatus* и спикарой *Spicara flexuosa*. Невод был установлен на песчано-или-

стом дне. Температура поверхности воды в момент поимки составляла 13°C.

Согласно устному сообщению руководителя бригады рыбаков, предоставившего исследуемый экземпляр европейской мерлузы, около пяти лет назад в этом же районе уже попадалась похожая особь, но существенно более крупная, массой 600–700 г. К сожалению, экземпляр не сохранился.

Морфология, возраст и рост. Признаков патологии у добытого экземпляра мерлузы (рис. 3а, 3б) при визуальном обследовании внешнего вида и внутренних органов не выявлено. Особь являлась самцом, при надрезе семенников края оплывали, что считается признаком IV стадии половой зрелости (Manual ..., 1974), TL 30.6 см, SL 27.7 см, общая масса 213.51 г, масса тела без внутренностей 195.88 г, семенников – 2.15 г (рис. 3в), печени – 8.37 г. Гонадосоматический индекс составил 1.01%, что характерно для самцов, находящихся в начале нерестового периода (Kahraman et al., 2017b).

Сагитты мерлузы вытянутые, вентральный край гладкий и закруглённый, дорсальный име-



Рис. 3. Экземпляр европейской мерлузы *Merluccius merluccius* TL 30.6 см, выловленный у берегов Крыма: а — внешний вид, б — голова, в — семенники.

ет выраженную вершину, множественные выемки и зубрины (рис. 2а, 2в). При помещении в раствор глицерина визуализируются opakовые и транслюцентные зоны. Длина, высота и толщина левой сагитты соответственно 1.415, 0.555 и 0.150 см; правой — 1.420, 0.555 и 0.140 см; масса левой сагитты — 0.120 г, правой — 0.118 г. Возраст особи, определённый как по целому отолиту, так и по срезу, — 3 года (рис. 2б, 2в). После третьего годового кольца визуализируется небольшой opakовый прирост. Согласно обратным расчислениям по целому отолиту, рост исследованной особи мерлузы происходил следующим образом: TL 19.1, 25.0 и 30.6 см к концу соответственно первого, второго и третьего года жизни. По срезу отолита получены схожие результаты — 17.7, 25.5 и 30.6 см. В целом данные по индивидуальному росту пойманной особи согласуются с результатами, полученными для мерлузы Эгейского и Мраморного морей, где к трём годам жизни она достигает длины 26–32 см (Uzer et al., 2019; Girgin, Başusta, 2020; Kahraman et al., 2017a).

Содержимое желудочно-кишечного тракта. В желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) выловленной особи пищевые объекты не обнаружены.

Отмечены паразитические нематоды (3 экз.), пластиковые волокна (нити) и 1 экз. чешуи рыбы (рис. 4). Морфологические особенности чешуи свидетельствуют о её принадлежности мерлузе (Bräger, Moritz, 2016).

Отсутствие пищи в ЖКТ, вероятно, объясняется временем простоя орудий лова, составляющим около одних суток. Кроме того, ранее установлено (Payne et al., 1987), что мерлуза осуществляет новый захват пищи, только когда кишечник становится практически пустым, а питание осуществляется исключительно в светлое время суток. Зачастую это обуславливает значительное количество особей мерлузы с пустыми кишечниками даже в случае вылова активными орудиями — от 18 до 79% (Philips, 2012; Abdellaoui et al., 2014; Garkuwa, 2018; Carrozzi et al., 2019). Вероятно, с увеличением размеров происходит снижение интенсивности питания. Ряд авторов (Garkuwa, 2018; Carrozzi et al., 2019) отмечали, что по мере роста рыб увеличивалась доля особей с пустыми кишечниками. Так, для мерлузы TL < 10.5 см она составила 41.5%, а для особей TL > 28.5 см доля пустых кишечников варьировала в пределах 65.0–72.0% (Carrozzi et al., 2019).

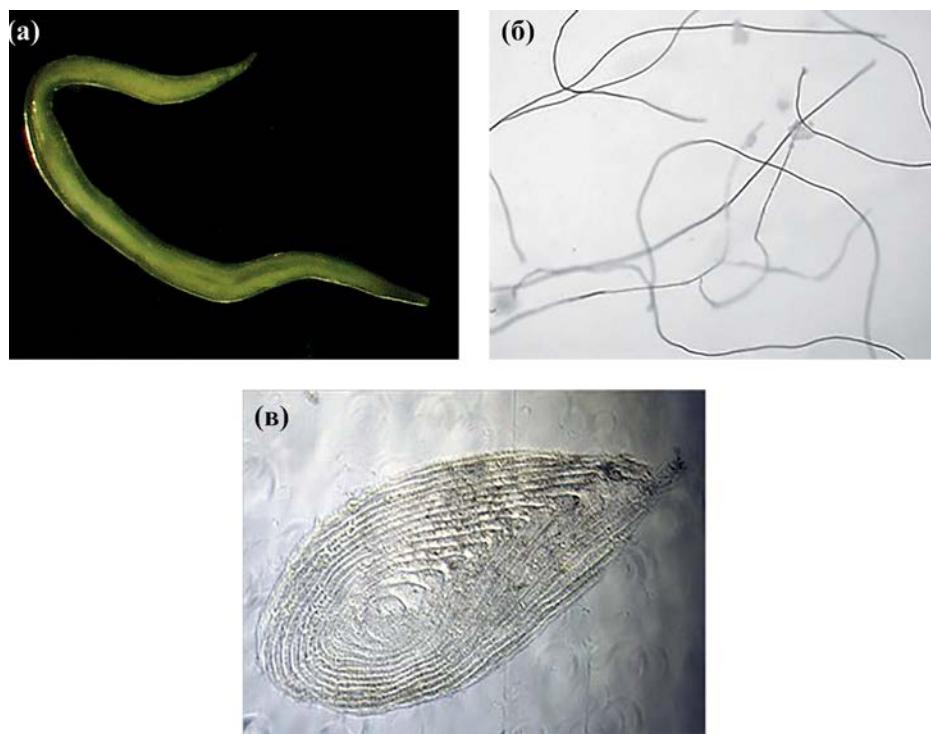


Рис. 4. Нематода (а), нити (б) и чешуя (в) из желудочно-кишечного тракта особи европейской мерлузы *Merluccius merluccius* TL 30.6 см, выловленной у берегов Крыма.

Ряд исследователей обнаруживали микропластик в желудочно-кишечном тракте мерлузы из Средиземного моря, и по разным оценкам доля таких особей составляет от 10 до 46% (Mancuso et al., 2019). Одним из наиболее распространённых типов волокон является нейлон, в основном используемый в рыболовных снастях.

Изменчивость жизненного цикла мерлузы. Исходя из наших наблюдений и сведений других авторов (Öztürk et al., 2022), в настоящее время происходит расселение мерлузы в Чёрном море, условия обитания в котором отличаются от таковых в Средиземном море и тем более в Северо-Восточной Атлантике. В этой связи возникает вопрос: какая стратегия жизненного цикла может сформироваться у мерлузы в условиях Чёрного моря в случае успешной натурализации?

Известно, что температура окружающей среды оказывает большое влияние на такие параметры жизненного цикла, как рост, развитие, предельные размеры и максимальный возраст водных эктотермных животных (Verberk et al., 2021). Наиболее стереотипной реакцией на увеличение температуры в направлении к низким широтам является ускорение развития и увели-

чение темпа роста в начале онтогенеза при снижении предельных размеров и максимального возраста (Pauly, 1998). Сокращение максимальных размеров на фоне увеличения температуры связано с растущими потребностями в кислороде (увеличением скорости обмена), отрицательной аллометрией роста площади поверхности органов дыхания по отношению к объёму тела и влиянием отбора (Pauly, 1981; Verberk et al., 2021).

Согласно вышесказанному, мерлуза из бассейна Средиземного моря должна отличаться более низкими максимальными размерами, более коротким жизненным циклом и высоким темпом роста в первые годы жизни. Чтобы проверить эту гипотезу, рассмотрим некоторые параметры роста и возраст мерлузы из различных участков ареала (таблица). Из данных таблицы следует, что максимальные размеры и возраст мерлузы у южных границ ареала чаще ниже, чем у северных. Так, у средиземноморских берегов Африки максимальные наблюдаемые размеры (TL) варьируют в пределах 34.0–57.8 см, в зависимости от пола, в то время как в менее прогреваемых водах у Португалии – 60.0–78.0 см, а в значительно более холодных водах у Ирландии – 66.0–76.9 см. Аналогично меняется и

Параметры роста и возраст европейской мерлузы *Merluccius merluccius* из различных участков ареала

Регион	Пол	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	t_0 , год	TL_3 , см	$TL_{\max}$, см	$A_{\max}$, годы	Источник информации
Средиземное море:								
– Египет	Самки	69.21	0.133	0.271	26.1	43.0	6	Philips, 2014
	Самцы	58.97	0.158	0.235	25.3	34.0	4	
	Оба пола	74.19	0.119	0.282	23.9	36.4	6	
– Алжир	Самки	80.60	0.139	–0.442	30.1	57.8	9	Bouaziz et al., 1998
	Самцы	41.00	0.160	–0.075	30.2	38.6	5	
– Марокко	Самки	81.57	0.124	0.195	24.0*	–	–	Zoubi et al., 2007
	Самцы	64.10	0.167	0.299	23.3*	–	–	
– Гибралтар	Самки	102.35	0.075	–0.756	25.1*	–	–	То же
	Самцы	78.49	0.106	–0.418	23.9*	–	–	
– Южная Сицилия	Оба пола	81.50	0.150	–0.080	30.2*	–	–	STECF, 2009
Адриатическое море, Италия	Самки	82.60	0.126	–0.310	28.2*	–	–	Colloca, 1999
	Самцы	75.70	0.153	–0.140	28.8*	–	–	
Эгейское море:								
– Турция	Самки	102.31	0.091	–1.310	30.0	51.2	6	Uzer et al., 2019
	Самцы	88.54	0.109	–0.996	29.0	42.6	6	
	Оба пола	102.66	0.099	–0.809	30.0	51.2	6	
– То же	Самки	93.98	0.114	–0.597	32.9	51.3	7	Girgin, Başusta, 2020
	Самцы	77.65	0.153	–0.343	32.3	51.6	7	
	Оба пола	84.44	0.135	–0.469	32.6	51.6	7	
Мраморное море, Турция	Самки	106.36	0.082	–1.097	30.3*	55.3	6	Kahraman et al., 2017b
	Самцы	102.43	0.091	–0.829	30.1*	40.5	6	
	Оба пола	103.97	0.087	–0.926	30.1*	55.3	6	
Восточная Атлантика, Португалия	Самки	88.70	0.127	–1.157	37.0	78.0	11	Piñeiro, Saínza, 2003
	Самцы	70.00	0.184	–0.973	36.4	60.0	9	
	Оба пола	88.00	0.128	–1.174	36.7	78.0	11	
Северо-Восточная Атлантика:								
– юг Ирландии	Оба пола	128.60	0.087	–	25.4	72.9	9	Hickling, 1933
– север Ирландии	Самки	124.00	0.070	–	27.9	76.9	10	Guichet et al., 1973
	Самцы	124.00	0.069	–	20.1	66.0	10	

Примечание. L_{∞} – асимптотическая общая длина (TL), k – константа скорости роста, t_0 – условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; TL_3 – длина особей в возрасте 3 года, $TL_{\max}$ – максимальная зарегистрированная длина, $A_{\max}$ – максимальный зарегистрированный возраст, “–” – нет данных; * расчётные значения (по уравнению Берталанфи).

теоретически рассчитанная асимптотическая длина (L_{∞}) — от 41.0–80.6 см на юге до 128.6 см на севере. Максимальный возраст также обнаруживает тенденцию к росту в северном направлении. При этом константа скорости роста (k) и размеры рыб в возрасте 3 года, характеризующие темп роста в начале жизненного цикла, в основном выше в Средиземноморье, чем в Северо-Восточной Атлантике.

Наблюдаемая картина географической изменчивости хорошо согласуется с различиями температурного режима в пределах ареала мерлузы и подтверждается корреляционным анализом. Так, сильная отрицательная корреляция наблюдается между SST и асимптотическими размерами ($r = -0.807$), максимальными наблюдаемыми размерами ($r = -0.873$) и максимальным возрастом ($r = -0.736$). Корреляция между SST и константой скорости роста положительная ($r = 0.551$). Регрессии, аппроксимирующие соотношения между параметрами модели Берта-Ланфи и SST , согласуются с результатами корреляционного анализа и имеют следующий вид для самок: $L_{\infty} = 168.4 - 4.19SST$ ($R^2 = 0.76$), $k = 0.0237 + 0.0047SST$ ($R^2 = 0.52$), $t_0 = -5.81 + 0.278SST$ ($R^2 = 0.64$); для самцов: $L_{\infty} = 181.8 - 5.73SST$ ($R^2 = 0.76$), $k = -0.0149 + 0.0092SST$ ($R^2 = 0.38$), $t_0 = -4.945 + 0.244SST$ ($R^2 = 0.65$); где t_0 — условный возраст, при котором длина рыбы равна 0.

Таким образом, изменчивость параметров жизненного цикла мерлузы соответствует выдвинутой гипотезе: представители южных популяций, как правило, достигают меньшего размера и возраста, чем представители северных. В этой связи можно предположить, что максимальные размеры и возраст мерлузы в Чёрном море могут быть несколько выше, чем в Средиземном, при этом заметно ниже, чем в Северо-Восточной Атлантике. Согласно уравнениям регрессий, параметры уравнений Берта-Ланфи для мерлузы в условиях Чёрного моря могут принимать следующие значения ($\pm 95\%$ -ные доверительные интервалы) для самок: $L_{\infty} = 103.9 \pm 11.0$ см, $k = 0.096 \pm \pm 0.023$, $t_0 = -1.52 \pm 1.07$; для самцов: $L_{\infty} = 93.5 \pm \pm 15$ см, $k = 0.127 \pm 0.068$, $t_0 = -1.187 \pm 0.917$.

Перспективы натурализации мерлузы в Чёрном море. Чёрное море является полузакрытым водоёмом с большим объёмом речного стока, определяющим его низкую солёность, по сравнению со Средиземным. Однако гидрологический режим Чёрного моря претерпевает преобразования

в ходе глобальных климатических изменений. Тренд повышения температуры Чёрного моря составляет 0.06°C в год (Sakalli, Başusta, 2018). Солёность в пределах глубин обитания мерлузы (50–100 м) в 1951–2010 гг. увеличивалась с трендом 0.06‰ за 10 лет (Полонский и др., 2013). Таким образом, изменение гидрометеорологических условий в Чёрном море обеспечивает возможность вселения средиземноморских видов, в том числе мерлузы.

Ялчин и Гурбет (Yalçın, Gurbet, 2016) указывают, что в Эгейском море наибольшую концентрацию мерлузы отмечают глубже 50 м при температуре $14.5\text{--}19.0^{\circ}\text{C}$ и солёности 38.55‰ . Минимальная солёность, при которой регистрируют нерест мерлузы, составляет 22‰ (Мраморное море) (Kahraman et al., 2017b). В условиях высоких широт мерлуза обитает при более низких температурах, избегая при этом распреснённых участков и акватории Балтийского моря (Bacevičius, Kregždys, 2017). По всей видимости, именно солёность является лимитирующим фактором, препятствуя расселению и натурализации мерлузы в Чёрном море. Температура при этом играет роль контролирующего фактора, регулируя скорость обмена и оказывая влияние на параметры жизненного цикла (возраст, рост, созревание и пр.). Можно предположить, что сохранение тренда повышения солёности Чёрного моря будет увеличивать вероятность успешной натурализации мерлузы.

В настоящее время у нас нет достаточного числа убедительных доказательств, свидетельствующих об успешном воспроизводстве мерлузы в Чёрном море. Зарегистрированные нами и другими авторами (Öztürk et al., 2022) половозрелые особи с высокой долей вероятности могли мигрировать из Средиземного моря. Единственным на данный момент свидетельством их размножения в Чёрном море может служить обнаружение у берегов Крыма в ноябре 2017 г. двух личинок TL 2 и 3 мм (рис. 5) (Климова и др., 2018). Личинки были пойманы на траверзе м. Херсонес над глубиной 131 м ($44^{\circ}18'$ с.ш., $34^{\circ}09'$ в.д.) и на траверзе Южного берега Крыма над глубиной 150 м ($44^{\circ}19'$ с.ш. $32^{\circ}06'$ в.д.) при тотальных вертикальных ловах. Видовая принадлежность личинок была установлена по признакам, описанным Д'Анкана (D'Ancona, 1933), однако вопрос о выживаемости молоди мерлузы в условиях Чёрного моря остаётся открытым.



Рис. 5. Личинка европейской мерлузы *Merluccius merluccius* TL 3 мм, зарегистрированная у берегов Крыма в 2017 г. Хорошо выражен типичный для мерлузы “поясок” из звездчатых меланофоров (1) на середине хвостового стебля, ещё одно пигментное пятно (2) расположено на вентральной стороне у основания хвостового плавника.

Препятствием при натурализации мерлузы в Чёрном море, помимо низкой солёности, может стать сероводородное заражение, ограничивающее доступные глубины изобатой 150 м, а также конкуренция со стороны близких по трофическим и экологическим особенностям представителей нативной ихтиофауны, например мерланга *Merlangius merlangus*. Тем не менее участились случаи поимки мерлузы в южной части Чёрного моря (Bilecenoglu et al., 2014; Türker, Bal, 2018; Öztürk et al., 2022), а регистрация взрослой особи и молоди этого вида в северной части могут свидетельствовать о постепенном включении мерлузы в экосистему моря. Учитывая высокую хозяйственную ценность этого вида, следует ожидать повышения рыбопродуктивности Чёрного моря, если её натурализация будет успешной.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность ведущему инженеру отдела флота Центра коллективного пользования “Научно-исследовательское судно “Профессор Водяницкий”” С.И. Перепелице; индивидуальному предпринимателю (ИП) Ю.И. Шагинову и его рыболовческой бригаде за предоставление рыбы для исследований; ИП Д.В. Ткаченко — за помощь в изготовлении препаратов из отоликов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИнБЮМ РАН № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Климова Т.Н., Аннинский Б.Е., Вдоводов И.В., Подрезова П.С. 2018. Особенности видового состава и пространственного распределения ихтио- и желетелого макропланктона Чёрного моря у Крымского полуострова в ноябре 2017 г. // Евраз. союз ученых. № 4–3 (49). С. 7–11.
- Майорова А., Марти В. 1938. К нахождению *Merluccius merluccius* L. в восточной части Чёрного моря у берегов Грузии // Природа. № 5. С. 99–100.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Полонский А.Б., Шокурова И.Г., Белокопытов В.Н. 2013. Десятилетняя изменчивость температуры и солёности в Чёрном море // Мор. гидрофиз. журн. № 6. С. 27–41.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 244 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 552 с.
- Abdellaoui S., Masski H., Tai I. et al. 2014. Feeding habits of *Merluccius merluccius* L. and its variability factors in the Moroccan Atlantic Sea // J. Biol. Earth Sci. V. 4. № 1. P. 105–112.
- Bacevičius E., Kregždys Ž. 2017. First record of the European hake (*Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758): Actinopterygii: Gadiformes: Merlucciidae) in the coastal zone

- of Lithuania (southeastern Baltic Sea: eastern Gotland basin) // Zool. Ecol. V. 27. № 2. P. 117–123.
<https://doi.org/10.1080/21658005.2017.1323588>
- Baptista V., Silva P.L., Relvas P. et al. 2018. Sea surface temperature variability along the Portuguese coast since 1950 // Int. J. Climatol. V. 38. № 3. P. 1145–1160.
<https://doi.org/10.1002/joc.5231>
- Barber B.J., Blake N.J. 2006. Reproductive physiology // Scallops: biology, ecology, and aquaculture. Amsterdam: Elsevier. P. 357–416.
[https://doi.org/10.1016/S0167-9309\(06\)80033-5](https://doi.org/10.1016/S0167-9309(06)80033-5)
- Bilecenoğlu M., Kaya M., Cihangir B., Çiçek E. 2014. An updated checklist of the marine fishes of Turkey // Turk. J. Zool. V. 38. № 6. P. 901–929.
<https://doi.org/10.3906/zoo-1405-60>
- Bouaziz A., Semroud R., Djabali F., Maurin C. 1998. Estimation de la croissance du merlu *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) de la région centre de la côte algérienne par analyse des fréquences de tailles // Cahiers Options Méditerranéennes. V. 35. P. 35–41 (<https://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=98606241>. Version 03/2023).
- Bozzano A., Sardà F., Ríos J. 2005. Vertical distribution and feeding patterns of the juvenile European hake, *Merluccius merluccius* in the NW Mediterranean // Fish. Res. V. 73. № 1–2. P. 29–36.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.01.006>
- Brüger Z., Moritz T. 2016. A scale atlas for common Mediterranean teleost fishes // Vertebr. Zool. V. 66. № 3. P. 275–386.
<https://doi.org/10.3897/vz.66.e31566>
- Carrozzi V., Di Lorenzo M., Massi D. et al. 2019. Prey preferences and ontogenetic diet shift of European hake *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) in the central Mediterranean Sea // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 25. Article 100440.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.100440>
- Colloca F. 1999. *Merluccius merluccius* // Biol. Mar. Medit. V. 6. Suppl. 1. P. 259–268.
- D'Ancona U. 1933. Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei: Gadidae // Fauna e Flora del Golfo di Napoli. V. 38. P. 182–255.
- D'Iglio C., Famulari S., Albano M. et al. 2022. Time-scale analysis of prey preferences and ontogenetic shift in the diet of European hake *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) in Southern and Central Tyrrhenian Sea // Fishes. V. 7. № 4. Article 167.
<https://doi.org/10.3390/fishes7040167>
- Fanelli E., Rumolo P., Barra V. et al. 2018. Mesoscale variability in the trophic ecology of the European hake *Merluccius merluccius* in the Strait of Sicily // Hydrobiologia. V. 821. P. 57–72.
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3268-2>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 03/2023).
- Garkuwa N.A. 2018. Analysis of the gut contents of *Merluccius merluccius* (Northern hake) in North Sea // Bima J. Sci. Technol. V. 2. № 2. P. 8–20.
- Girgin H., Başusta N. 2020. Growth characteristics of the European hake, *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758), inhabiting northeastern Mediterranean // Acta Adriat. V. 61. № 1. P. 79–87.
<https://doi.org/10.32582/aa.61.1.6>
- Guichet R., Quero J.C., Labastie J. 1973. Estimation du stock de merlu au nord et à l'ouest de l'Irlande // ICES CM/G:5. 9 p.
- Hake: biology, fisheries and markets. 2012. London: Chapman and Hall, 477 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-011-1300-7>
- Hickling C.F. 1933. The natural history of the hake. Pt. 3. Seasonal changes in the condition of hake // UK Fish. Investigations Series II. V. 12. № 1. P. 1–120.
- Hickling R., Roy D.B., Hill J.K. et al. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards // Glob. Chang. Biol. V. 12. № 3. P. 450–455.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x>
- Kahraman A.E., Yıldız T., Uzer U., Karakulak F.S. 2017a. Age composition, growth and mortality of European hake *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Merlucciidae) from the Sea of Marmara, Turkey // Acta Zool. Bulg. V. 69. № 3. P. 377–384.
- Kahraman A.E., Yıldız T., Uzer U., Karakulak F.S. 2017b. Sexual maturity and reproductive patterns of European hake *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Merlucciidae) from the Sea of Marmara, Turkey // Ibid. V. 69. № 3. P. 385–392.
- Lee R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // Fish. Invest. London. Ser. 2. V. 4. № 2. 32 p.
- Lloris D., Matallanas J., Oliver P. 2005. Hakes of the world (Family Merlucciidae). An annotated and illustrated catalogue of hake species known to date // FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. № 2. Rome: FAO, 57 p.
- Mancuso M., Savoca S., Bottari T. 2019. First record of microplastics ingestion by European hake *Merluccius merluccius* from the Tyrrhenian Sicilian coast (Central Mediterranean Sea) // J. Fish Biol. V. 94. № 3. P. 517–519.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13920>
- Manual of fisheries science. 1974. Pt. 2: Methods of resource investigation and their application. Rome: FAO, 214 p.
- McKenzie D.J., Geffroy B., Farrell A.P. 2021. Effects of global warming on fishes and fisheries // J. Fish Biol. V. 98. № 6. P. 1489–1492.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14762>

- Morales-Nin B., Torres G. J., Lombarte A., Recasens L. 1998. Otolith growth and age estimation in the European hake // *Ibid.* V. 53. № 6. P. 1155–1168.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00239.x>
- Olbert A.I., Dabrowski T., Nash S., Hartnett M. 2012. Regional modelling of the 21st century climate changes in the Irish Sea // *Cont. Shelf Res.* V. 41. P. 48–60.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.04.003>
- Öztürk R.Ç., Karadurmuş U., Aydın M. 2022. Range extension of European hake from the Eastern Black Sea coasts of Turkey // *JAFAG.* V. 39. № 1. P. 19–24.
<https://doi.org/10.55507/gopzfd.1115134>
- Pauly D. 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth // *Meeresforschung.* V. 28. № 4. P. 251–282.
- Pauly D. 1998. Tropical fishes: Patterns and propensities // *J. Fish Biol.* V. 53. № sA. P. 1–17.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01014.x>
- Payne A.I.L., Rose B., Leslie R.W. 1987. Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the South African west coast marine environment // *S. Afr. J. Mar. Sci.* V. 5. № 1. P. 471–501.
<https://doi.org/10.2989/025776187784522667>
- Philips A.E. 2012. Feeding behavior of the European hake *Merluccius merluccius* Linnaeus, 1758 (Family: Gadidae) from Egyptian Mediterranean waters off Alexandria // *Egypt. J. Aquat. Res.* V. 38. № 1. P. 39–44.
<https://doi.org/10.1016/j.ejar.2012.09.002>
- Philips A.E. 2014. Age composition of the European hake *Merluccius merluccius*, Linnaeus, 1758 from the Egyptian Mediterranean waters off Alexandria // *Ibid.* V. 40. № 2. P. 163–169.
<https://doi.org/10.1016/j.ejar.2014.06.002>
- Piñeiro C., Saínza M. 2003. Age estimation, growth and maturity of the European hake (*Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) from Iberian Atlantic waters // *ICES J. Mar. Sci.* V. 60. № 5. P. 1086–1102.
[https://doi.org/10.1016/S1054-3139\(03\)00086-9](https://doi.org/10.1016/S1054-3139(03)00086-9)
- Sakalli A., Başusta N. 2018. Sea surface temperature change in the Black Sea under climate change: A simulation of the sea surface temperature up to 2100 // *Int. J. Climatol.* V. 38. № 13. P. 4687–4698.
<https://doi.org/10.1002/joc.5688>
- STECF (Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries). 2009. Report of the SGMED-09-03, Working Group on the Mediterranean. Pt. II. Luxembourg: OOEPC, 850 p.
- Shaltout M., Omstedt A. 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea // *Oceanologia.* V. 56. № 3. P. 411–443.
<https://doi.org/10.5697/oc.56-3.411>
- Türker D., Bal H. 2018. Length-weight relationships of 13 fish species from the western Black Sea (Zonguldak-Amasra), Turkey // *J. Black Sea/Mediterr. Environ.* V. 24. № 2. P. 115–127.
- Uzer U., Öztürk B., Yıldız T. 2019. Age composition, growth, and mortality of European hake *Merluccius merluccius* (Actinopterygii: Gadiformes: Merlucciidae) from the northern Aegean Sea, Turkey // *Acta Ichthyol. Piscat.* V. 49. № 2. P. 109–117.
<https://doi.org/10.3750/AIEP/02465>
- Verberk W.C., Atkinson D., Hoefnagel K.N. et al. 2021. Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen // *Biol. Rev.* V. 96. № 1. P. 247–268.
<https://doi.org/10.1111/brv.12653>
- Yalçın E., Gurbet R. 2016. Environmental influences on the spatio-temporal distribution of European Hake (*Merluccius merluccius*) in Izmir Bay, Aegean Sea // *Turk. J. Fish. Aquat. Scie.* V. 16. № 1. P. 1–14.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v16_1_01
- Yankova M., Pavlov D., Ivanova P. et al. 2013. Annotated check list of the non-native fish species (Pisces) of the Black Sea // *J. Black Sea/Mediterr. Environ.* V. 19. № 2. P. 247–255.
- Zoubi A., Hamouda M., Lamrini A. 2007. Age and growth of hake in the Western Mediterranean and the Strait of Gibraltar // *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.* V. 38. P. 647.

УДК 597.551.2.574.9

MISGURNUS ANGUILLICAUDATUS (COBITIDAE) – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД, НАТУРАЛИЗОВАВШИЙСЯ В ВОДОЁМАХ БАЛХАШ-ИЛИЙСКОГО БАССЕЙНА КАЗАХСТАНА

© 2024 г. Е. Д. Васильева^{1,*}, Г. Б. Кегенова², С. Е. Шарахметов², Н. Ш. Мамилов²

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

²Казахский национальный университет – КазНУ, Алма-Ата, Республика Казахстан

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 29.05.2023 г.

После доработки 22.06.2023 г.

Принята к публикации 03.07.2023 г.

На основании сравнительных морфологических исследований вьюнов (род *Misgurnus*), собранных в бассейне р. Или (Казахстан) в 2022 г., особей из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета и данных литературы впервые показано, что в Балхаш-Илийском бассейне натурализовался восточный вьюн *Misgurnus anguillicaudatus*.

Ключевые слова: восточный вьюн, интродукция, диагностические признаки, бассейн реки Или.

DOI: 10.31857/S0042875224010066, **EDN:** ACDEVC

Вплоть до начала XXI в. представителей вьюновых рыб (Cobitidae) рода *Misgurnus* Lacépède, 1803 никогда не отмечали ни в бассейне оз. Балхаш, ни в других водоёмах Казахстана (Берг, 1949а, 1949б; Дукравец, Митрофанов, 1992). В конце прошлого века со стороны Китая для впадающей в Балхаш р. Или указывали один вид – *M. bipartitus* (Sauvage et Dabry de Thiersant, 1874) (Ren et al., 1998). На основании этого определения, исходя из того, что *M. bipartitus* был включён в синонимию *M. mohoity* (Dybowski, 1869) (Васильева, 2001), Карпов (2005) в списке рыб и рыбообразных Казахстана для Балхаш-Илийского бассейна привёл вид *M. mohoity*; для бассейна Каспийского моря он указал европейского вьюна *M. fossilis* (Linnaeus, 1758). В дальнейшем Исмуханов и Скакун (2008) проникшего в воды Капшагайского (Капчагайского) водохранилища и р. Или вьюна также отнесли к виду *M. mohoity*. Позднее единственный экземпляр вьюна, пойманный в р. Усек, притоке р. Или на территории Казахстана (рис. 1), был идентифицирован как вьюн Никольского *M. nikolskyi* Vasil'eva, 2001 (Васильева и др., 2015). В то же время на популярном сайте FishBase для Казахстана со ссылкой на публикацию Блана с соавт. (Blanc et al., 1971) до сих пор указан толь-

ко европейский вьюн, считающийся нативным для Казахстана видом (Froese, Pauly, 2023); среди приведённых на сайте 23 видов-интродуцентов вьюны отсутствуют.

В 2022 г. в р. Чилик, относящейся к системе р. Или, было собрано несколько экземпляров вьюнов разного пола и возраста, что заставило нас вернуться к проблеме идентификации этих чужеродных для бассейна видов, учитывая последние наработки (Shedko, Vasil'eva, 2022) по видовому разнообразию в роде *Misgurnus* sensu lato. Таким образом, цель настоящего исследования – установить таксономический статус вьюнов, обитающих в настоящее время в Казахстане в Балхаш-Илийском бассейне, на основе сравнительного изучения материалов из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ) и данных литературы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основе исследования лежат сборы С.Е. Шарахметова и Г.Б. Кегеновой от 29.09.2022 г. из р. Чилик (Шилик, Шелек) – самой крупной реки Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань), одного из крупнейших левых притоков р. Или. Рыб отловили в нижнем участке р. Чилик

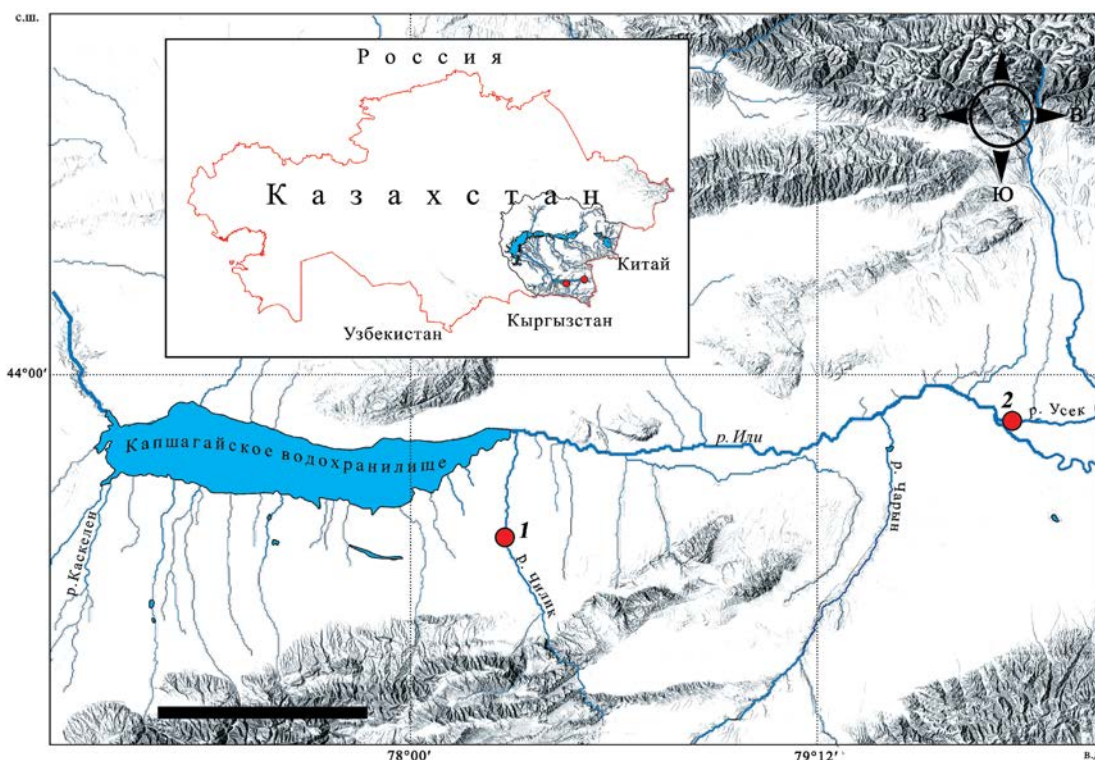


Рис. 1. Места находок (●) вьюнов рода *Misgurnus* в Балхаш-Илийском бассейне: 1 – р. Чилик, 2022 г., 2 – р. Усек, 2011 г. Масштаб: 50 км.

(рис. 1), в её правом притоке; координаты места лова $43^{\circ}45'23.4''$ с.ш., $78^{\circ}21'50.4''$ в.д. Скорость основного течения реки здесь составляет 2.5–4.0 м/с, русло заметно меандрирует и разбивается на неглубокие рукава с заводами, где скорость течения не превышает 1.1 м/с (рис. 2). В период сбора материала температура воды варьировала от 16 до 19°C , pH – 7.8–8.0, минерализация – 104–105 мг/л, мутность – 3.55 ЕМФ.

Для отлова использовали рыболовный сачок 50×50 см и мальковую волокушу длиной 10 м с размером ячеей 5 мм в обоих орудиях лова. Всех вьюнов отловили на участках глубиной 0.2–0.4 м с замедленным течением, илистым или илисто-песчаным дном. Всего поймано 4 экз.: один самец с развитой *lamina circularis* на грудном плавнике общей длиной тела (TL) 97.5 мм, стандартной длиной (SL) 81.3 мм; две самки TL 64.0 и 66.0 мм, SL 52.5 и 56.0 мм; 1 экз. молоди TL 45.2 мм, SL 37.5 мм. Самца и мелкую особь фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, двух самок – 96%-ным этанолом. После изъятия в лабораторных условиях тканей плавников от самок для генетических исследований всех рыб перевели в 75%-ный этанол и объединили в одну пробу в коллекции ЗММУ Р-24577. У взрослых

рыб были изучены внешние морфологические характеристики и особенности окраски, используемые для видовой идентификации вьюнов (Берг, 1949а; Васильева, 2001; Васильева и др., 2003; Kottelat, Freyhof, 2007; Shedko, Vasil'eva, 2022), и 16 морфометрических характеристик, представлявших перспективными для дифференциации видов (Shedko, Vasil'eva, 2022).



Рис. 2. Река Чилик в месте вылова вьюнов рода *Misgurnus*.

Вторичной обработке был подвергнут также экземпляр, ранее отловленный в р. Усек (P-23372). Для сравнительного анализа использовали следующие пробы восточного вьюна *M. anguillicaudatus* (Cantor, 1842) из коллекции ЗММУ: P-4664 – самка *SL* 94.5 мм, Китай, Гонконг (экземпляр сильно пересушен); P-8185 – самка *SL* 143.2 мм, Китай, “Liang the Ha Lake, Hupel Province” (? оз. Лянцзы (Liangzi Lake), провинция Хубэй (Hubei)); P-10435 – 10 самок *SL* 83.0–95.0 мм, пять самцов *SL* 72.0–86.2 мм, пгт. Карамет-Нияз (Гараметнияз), Туркмения, Каракумский канал, экспериментальные пруды рыбхоза, рыбы, завезённые из Китая, май 1962 г., сборщик Д.С. Алиев. Морфометрические характеристики этих выборок представлены в таблице. Средние выборочные значения определены с использованием программы Excel. По другим видам вьюнов – вьюну Никольского, *M. mohoity*, европейскому вьюну и *M. chipisaniensis* Shedko et Vasil’eva, 2022, использовали данные (включая морфометрические характеристики) из цитируемых в настоящей статье публикаций. Для видовой идентификации применяли ранее разработанные ключи (Васильева, 2001; Shedko, Vasil’eva, 2022). В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A* – спинной и анальный плавники; обозначения остальных признаков указаны в таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особь из р. Чилик (ЗММУ P-24577) характеризуется следующим набором признаков. У крупного самца *TL* 97.5 мм, *SL* 81.3 мм, *D* II 7½, *A* II 5½; чешуя очень мелкая (на теле более 140 поперечных рядов чешуй в боковой серии за жаберной крышкой); тело удлинённое, довольно высокое (рис. 3а); наибольшая высота тела содержится 6.7 раза в *SL*; начало спинного плавника ближе к концу рыла, чем к заднему концу хвостового плавника; основания брюшных плавников расположены на уровне основания второго неветвистого луча спинного плавника; грудные плавники заострённые, удлинённые, их длина содержится в *SL* 5.5 раза; брюшные плавники содержатся 8.5 раза в *SL* и 1.5 раза в вентроанальном расстоянии; кожистые гребни на хвостовом стебле в верхней и нижней частях хорошо развиты; хвостовой стебель короткий и высокий, его длина содержится 6.9 раза в *SL*, а высота – 9.2 раза в *SL*, и 1.3 раза в длине хвостового стебля; вентроанальное расстояние содержится 1.45 раза в расстоянии от начала анального плавника до начала хвостового плавника и заметно превышает длину хвостового стебля; мандибулярный усик заходит за задний край глаза. У двух самок меньших размеров *TL* 64.0 и 66.0 мм, *SL* 52.5 и 56.0 мм наибольшая высота тела содержится 7.5–7.7 раза в *SL*; начало спинного плавника ближе к концу рыла, чем к заднему концу хво-



Рис. 3. Вьюны рода *Misgurnus* из р. Чилик: а – самец *SL* 81.3 мм, б – самка *SL* 56.0 мм.

Некоторые морфометрические характеристики вьюна Никольского *Misgurnus nikolskui*, балхаш-илийского и восточного *M. anguillicaudatus* вьюнов из разных выборов

Признак	Вьюн Никольского*				Балхаш-илийский вьюн			Восточный вьюн			
	Река Лефу, типы		Река Уанга		Река Усек	Река Чилик		Гонконг	Озеро Лянцзы	Пгт. Карамет-Нияз	
	Самцы (<i>n</i> = 5)	Самки (<i>n</i> = 5)	Самцы (<i>n</i> = 6)	Самки (<i>n</i> = 2)	Самка	Самец	Самки (<i>n</i> = 2)	Самка	Самка	Самцы (<i>n</i> = 5)	Самки (<i>n</i> = 10)
<i>TL</i> , мм	<u>96.0–133.0</u> 110.3	<u>88.0–160.0</u> 108.7	<u>146.0–160.2</u> 153.5	<u>174.0–175.5</u> 174.8	88.0	97.5	<u>64.0–66.0</u> 65.0	109.0	169.5	<u>86.0–101.0</u> 93.3	<u>96.5–119.0</u> 107.8 ± 1.73
<i>SL</i> , мм	<u>83.9–116.5</u> 100.9	<u>77.0–140.5</u> 102.9	<u>125.0–137.0</u> 130.6	<u>151.5–152.0</u> 151.8	73.0	81.3	<u>52.5–56.0</u> 54.3	94.5	143.2	<u>72.0–86.2</u> 78.8	<u>83.0–102.5</u> 92.9 ± 1.50
В % <i>SL</i>											
<i>aD</i>	<u>60.0–61.9</u> 61.4	<u>60.4–61.1</u> 60.8	<u>57.8–61.2</u> 59.3	<u>61.3–62.0</u> 61.7	58.2	58.4	<u>57.5–60.6</u> 59.1	57.5	55.5	<u>53.6–56.4</u> 54.8	<u>54.8–58.9</u> 56.9 ± 0.40
<i>pD</i>	<u>27.9–31.4</u> 29.2	<u>27.1–29.3</u> 28.0	<u>30.7–32.8</u> 32.1	<u>29.8–30.5</u> 30.2	31.2	31.9	<u>32.4–32.5</u> ~32.5	37.7	34.1	<u>33.7–37.1</u> 35.3	<u>31.4–35.7</u> 32.9 ± 0.44
<i>aV</i>	<u>56.8–62.8</u> 60.2	<u>58.2–61.3</u> 60.2	<u>59.0–63.5</u> 61.0	<u>59.3–64.4</u> 61.9	59.2	57.9	<u>57.3–60.8</u> 59.1	59.8	60.2	<u>55.6–57.6</u> 56.6	<u>56.8–60.4</u> 58.4 ± 0.40
<i>V–A</i>	<u>12.0–13.8</u> 12.9	<u>12.3–14.7</u> 13.4	<u>11.8–13.1</u> 12.6	<u>12.0–13.7</u> 12.9	16.9	17.5	<u>16.1–18.5</u> 17.3	17.1	16.6	<u>16.4–19.1</u> 17.8	<u>16.4–18.6</u> 17.6 ± 0.27
<i>lpc</i>	<u>15.0–19.1</u> 16.1	<u>14.0–17.3</u> 16.0	<u>15.8–19.4</u> 17.5	<u>16.7–16.8</u> ~16.8	12.3	14.5	<u>13.3–14.8</u> 14.1	19.9	17.3	<u>15.9–18.1</u> 16.8	<u>14.0–17.3</u> 15.1 ± 0.30
<i>P–V</i>	<u>40.2–46.1</u> 42.8	<u>43.3–44.8</u> 44.1	<u>44.0–46.9</u> 44.8	<u>42.1–48.5</u> 45.3	41.8	40.0	<u>39.6–40.8</u> 40.2	45.0	42.0	<u>39.6–43.0</u> 40.8	<u>40.4–43.4</u> 41.9 ± 0.29
<i>A–C</i>	<u>25.3–27.8</u> 26.6	<u>25.0–27.3</u> 25.6	<u>27.1–29.3</u> 28.3	<u>17.6–25.0</u> 21.3	20.8	25.3	<u>23.2–25.9</u> 24.6	26.2	28.0	<u>26.0–28.1</u> 26.9	<u>23.0–26.8</u> 25.5 ± 0.39
<i>lP</i>	<u>9.9–15.6</u> 11.9	<u>8.6–11.2</u> 9.4	<u>14.8–18.5</u> 17.0	<u>8.6–8.9</u> 8.8	12.7	18.3	<u>13.0–14.8</u> 13.9	14.5	13.0	<u>19.3–19.9</u> 19.6	<u>11.6–12.5</u> 12.0 ± 0.08
<i>lV</i>	<u>6.1–7.4</u> 6.6	<u>5.4–6.7</u> 6.3	<u>7.5–8.4</u> 8.1	<u>5.1–5.3</u> 5.2	9.7	11.8	<u>10.1–10.4</u> 10.3	10.8	9.9	<u>10.7–11.9</u> 11.3	<u>7.8–8.8</u> 8.5 ± 0.10
<i>H</i>	<u>11.2–13.4</u> 12.0	<u>10.6–12.2</u> 11.4	<u>11.2–12.6</u> 12.1	<u>12.0–12.6</u> 12.3	11.4	14.9	<u>13.0–13.4</u> 13.2	12.9	16.3	<u>13.9–15.4</u> 14.5	<u>13.9–17.1</u> 15.3 ± 0.35
<i>h</i>	<u>9.0–11.9</u> 10.3	<u>8.7–9.7</u> 9.1	<u>8.2–9.4</u> 8.7	<u>9.0–9.2</u> 9.1	11.2	10.8	11.6	11.8	11.9	<u>10.1–10.8</u> 10.4	<u>10.0–12.0</u> 11.0 ± 0.21
<i>lb</i> в % <i>c</i>	<u>23.1–39.6</u> 33.0	<u>30.9–37.3</u> 34.1	<u>24.1–29.4</u> 26.2	<u>24.4–29.2</u> 26.8	28.9	52.3	<u>39.8–52.3</u> 46.1	?18.3	34.7	<u>36.6–44.2</u> 39.8	<u>27.3–38.8</u> 32.6 ± 1.18
<i>lV</i> в % <i>V–A</i>	<u>44.5–60.6</u> 51.1	<u>42.7–51.7</u> 47.1	<u>56.7–71.0</u> 63.9	<u>37.2–44.0</u> 40.6	57.7	54.6	<u>54.6–64.4</u> 59.5	63.0	59.7	<u>57.2–72.8</u> 64.0	<u>31.9–52.9</u> 46.8 ± 1.88
<i>h</i> в % <i>lpc</i>	<u>54.1–64.3</u> 58.8	<u>51.6–69.0</u> 54.0	<u>44.3–56.3</u> 50.0	<u>53.9–54.8</u> 54.4	91.1	74.6	<u>78.3–87.1</u> 82.7	59.0	69.0	<u>57.7–64.4</u> 61.9	<u>59.7–83.1</u> 68.9 ± 2.18
<i>V–A</i> в % <i>lpc</i>	<u>42.6–58.3</u> 49.8	<u>45.0–58.6</u> 52.7	<u>66.5–75.9</u> 72.2	<u>71.9–81.6</u> 76.8	136.7	120.3	<u>108.4–138.6</u> 123.5	86.2	96.0	<u>96.2–111.5</u> 106.4	<u>96.2–133.1</u> 109.7 ± 3.30
<i>V–A</i> в % <i>A–C</i>	<u>42.6–54.6</u> 48.8	<u>45.0–58.6</u> 52.7	<u>42.3–47.6</u> 44.7	<u>54.6–68.2</u> 61.4	80.9	68.9	<u>62.1–79.5</u> 70.8	65.3	59.4	<u>61.3–70.1</u> 66.1	<u>61.8–80.6</u> 69.0 ± 1.80

Примечание. *TL*, *SL* – соответственно общая и стандартная длина тела; *aD*, *pD*, *aV*, *V–A*, *P–V* – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное, вентроанальное, пектоанальное расстояние; *lpc* – длина хвостового стебля; *A–C* – расстояние от начала анального до начала хвостового плавника; *lP*, *lV* – длина соответственно грудного и брюшного плавника; *H* – наибольшая высота тела у начала спинного плавника, *h* – высота хвостового стебля, *lb* – длина мандибулярного усика, *c* – длина головы, *n* – число изученных рыб, экз. *Данные по: Васильева и др., 2003; Shedko, Vasil'eva, 2022. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение (и его ошибка для выборки объемом 10 экз.).

стового плавника; основания брюшных плавников на уровне основания второго неветвистого луча спинного плавника; грудные плавники короткие, их длина содержится 6.8–7.7 раза в *SL*, длина брюшных плавников — 9.7–9.9 раза в *SL* и 1.6–1.8 раза в вентроанальном расстоянии; кожистые гребни хорошо развиты; длина хвостового стебля содержится 6.8–7.5 раза в *SL*, высота хвостового стебля — 8.6 раза в *SL*, и 1.2–1.3 раза в длине хвостового стебля; вентроанальное расстояние содержится 1.3–1.6 раза в расстоянии от начала анального плавника до начала хвостового плавника и заметно больше длины хвостового стебля. Морфометрические признаки всех рыб представлены в таблице.

У фиксированного в этаноле самца общий фон тела светло-бежевый, брюхо желтоватое, спина, голова и бока густо усеяны мелкими тёмно-серыми крапинками, которые группируются в крупные пятна неправильной формы, образующие на теле леопардовый рисунок, в котором можно разглядеть нечёткие полосы. Непарная полоса тянется вдоль середины спины от рыла почти до начала спинного плавника; ниже начинается парная полоса, проходящая вдоль основания спинного плавника и по кожистому верхнему гребню до начала хвостового плавника; по середине бока проходит более чёткая полоса пятен, которая на правой стороне тела тянется от конца головы до начала хвостового плавника, а на левой стороне раздвоена на участке над грудным плавником; короткая полоса пятен проходит в нижней части тела от начала анального плавника до начала хвостового. Пятна на голове разбросаны хаотично, хотя просматривается тёмная полоса от конца рыла до глаза. В верхней части основания хвостового плавника чёрное продолговатое пятно. Пятна на лучах хвостового и спинного плавников образуют неправильные полосы; относительно крупные тёмные пятна разбросаны на первых (наружных) лучах грудного плавника и на усах. Нижняя часть головы, нижняя часть боков между головой и анальным плавником, брюхо, брюшные и анальный плавники светлые, без пятен (рис. 3а). У более крупной самки непарная полоса из крупных пятен тянется вдоль середины спины от конца головы до начала спинного плавника; ниже, вдоль верхнего края тела, проходит полоса из крупных пятен, начинающаяся позади основания грудных плавников и заканчивающаяся у начала

хвостового плавника; ниже этой полосы равномерно разбросаны мелкие пятнышки, образующие сплошную широкую полосу вдоль всего бока; такие же некрупные пятнышки образуют неправильные полосы на хвостовом и спинном плавниках, разбросанные на голове и усиках. Крупное чёрное продолговатое пятно в верхней части основания хвостового плавника. Нижняя часть головы, нижняя часть боков, брюхо, парные и анальный плавники светлые, без пятен (рис. 3б). У второй самки (как и у мелкой особи *TL* 45.0 мм, *SL* 36.3 мм) полоса из крупных пятен вдоль верхнего края тела плохо заметна в передней части перед спинным плавником; чёрное пятно в верхней части основания хвостового плавника округлое.

В соответствии с представленной характеристикой вьюны из р. Чилик, как и изученный ранее вьюн из р. Усек, подробное описание которого опубликовано в предыдущей работе (Васильева и др., 2015), не конспецифичны европейскому вьюну, принятому в статусе нативного для Казахстана вида (Froese, Pauly, 2023). В отличие от балхаш-илийских вьюнов у европейского по боку от глаза до основания хвостового плавника проходит широкая сплошная тёмная полоса, а над и под ней — по одной узкой чёрной полоске (Берг, 1949а). Существенно отличаются балхаш-илийские вьюны и от помещённого в настоящее время в род *Misgurnus* китайского вида *M. dabryanus* (Guichenot, 1872) и морфологически сходных с ним вьетнамских видов, у которых очень высокое и короткое тело, высота которого содержится 4.7–6.9 раза в *SL*, высота хвостового стебля практически равна его длине (содержится в ней 0.92–1.20 раза), крупная чешуя, образующая менее 130 поперечных рядов в боковой серии и очень высокие кожистые гребни на хвостовом стебле (Chen, 1981; Васильева, 2001; Shedko, Vasil'eva, 2022).

Хорошо дифференцируются балхаш-илийские вьюны от внешне похожих *M. mohoity* из бассейна р. Амур и *M. chipisaniensis* из водоёмов Сахалина. У этих видов очень плохо развиты кожистые гребни, низкое тело (наибольшая высота содержится 8.5–11.0 раза в *SL* у первого вида и 7.3–8.6 раза у второго), всё тело покрыто мелкими тёмными крапинками, а леопардовый рисунок редко выражен у некоторых особей только за началом анального плавника, короткое вентроанальное расстояние, которое содержится 1.9–

2.4 раза в расстоянии от начала анального плавника до начала хвостового плавника (Shedko, Vasil'eva, 2022).

В отличие от балхаш-илийских вьюнов, у населяющего бассейн Амура, водоёмы бассейна Охотского моря, Приморья и Сахалина, интродуцированного и натурализовавшегося в бассейне Оби (Интересова и др., 2010; Интересова, 2016) вьюна Никольского начало спинного плавника, как правило, расположено ближе к заднему концу хвостового плавника, чем к концу рыла, брюшные плавники помещаются на уровне или впереди начала спинного плавника, короткие брюшные плавники содержатся в вентроанальном расстоянии у самцов обычно не менее 1.5 раза, а у самок — обычно не менее 2.0 раза (Васильева, 2001). По всем перечисленным характеристикам балхаш-илийские вьюны (включая и особь из р. Усек, для которой ранее (Васильева и др., 2015) ошибочно было указано, что спинной плавник у неё начинается ближе к концу хвостового плавника) соответствуют восточному вьюну, широко распространённому в Китае и интродуцированному в целом ряде стран. Согласно разработанным ранее ключам (Васильева, 2001), у восточного вьюна начало спинного плавника обычно ближе к концу рыла, чем к концу хвостового плавника, брюшные плавники расположены на уровне первого-второго ветвистого луча спинного плавника и содержатся в вентроанальном расстоянии у самцов, как правило, не более 1.5 раза, а у самок — обычно не более 2.0 раза. Тем не менее окраска особей из р. Чилик отличается от типичного леопардового рисунка из крупных пятен, отмеченного ранее для восточного вьюна. С одной стороны, у самок из р. Чилик крупные пятна плохо развиты и большая часть тела покрыта мелкими крапинками (рис. 3б), с другой — у самца крупные пятна обнаруживают тенденцию группирования в полосы (рис. 3а), характерные для вьюна Никольского. В этой связи на материалах ЗММУ была изучена изменчивость окраски у восточного вьюна и проведена оценка диагностического значения морфометрических характеристик.

Среди вьюнов из коллекции ЗММУ, идентифицируемых как восточный вьюн на основе ключевых диагностических признаков (Васильева, 2001; Shedko, Vasil'eva, 2022), у длительно хранящихся самок из водоёмов Китая (P-4664, P-8185) в окраске присутствовали преимущественно

только мелкие чёрные крапинки. В пробе из Туркмении (P-10435) у интродуцированных вьюнов (только у одной самки в пробе начало спинного плавника было ближе к заднему концу хвостового плавника, чем к концу рыла, — рис. 4а) на теле хорошо выражен леопардовый рисунок (рис. 4), однако у некоторых особей можно наблюдать образование полос из крупных пятен: вдоль верхнего края тела и местами вдоль бока (рис. 4а, 4б). Таким образом, пигментация балхаш-илийских вьюнов вполне соответствует изменчивости окраски у восточного вьюна.

По большинству изученных морфометрических характеристик балхаш-илийские вьюны сходны с восточным и заметно отличаются от вьюна Никольского (таблица). Хотя из-за малой численности практически всех выборок статистическое сравнение их невозможно, об отмеченных отличиях свидетельствует тот факт, что значения индексов балхаш-илийских вьюнов, как правило, укладываются в диапазон внутривидовой изменчивости восточного вьюна и лежат вне диапазона изменчивости вьюна Никольского: 1) в случае признаков aD , lpc и $V-A$ в % $A-C$ исключение составляет лишь одна самка из р. Чилик; 2) по индексу $P-V$ перекрывание наблюдается у отдельных особей только с выборкой самцов вьюна Никольского из бассейна р. Лефу; 3) по признакам IP и IV в % $V-A$ (длина парных плавников подвержена у вьюнов половому диморфизму) полностью не перекрываются диапазоны изменчивости самок вьюна Никольского и балхаш-илийских самок; 4) по признакам $V-A$, IV , h в % lpc и $V-A$ в % lpc значения всех балхаш-илийских рыб лежат вне диапазона изменчивости вьюна Никольского. Наиболее заметны различия по соотношению вентроанального расстояния и длины хвостового стебля. У восточного вьюна и у балхаш-илийских вьюнов вентроанальное расстояние обычно превышает длину хвостового стебля или они близки по длине, а у вьюна Никольского вентроанальное расстояние существенно меньше длины хвостового стебля. В соответствии с данными настоящего исследования этот признак может быть включён в диагнозы двух упомянутых видов.

Таким образом, на основе полученных результатов обнаруженные в балхаш-илийском бассейне вьюны отнесены к восточному вьюну. Ранние сообщения о находках в Восточном Казахстане других восточноазиатских видов (Кар-

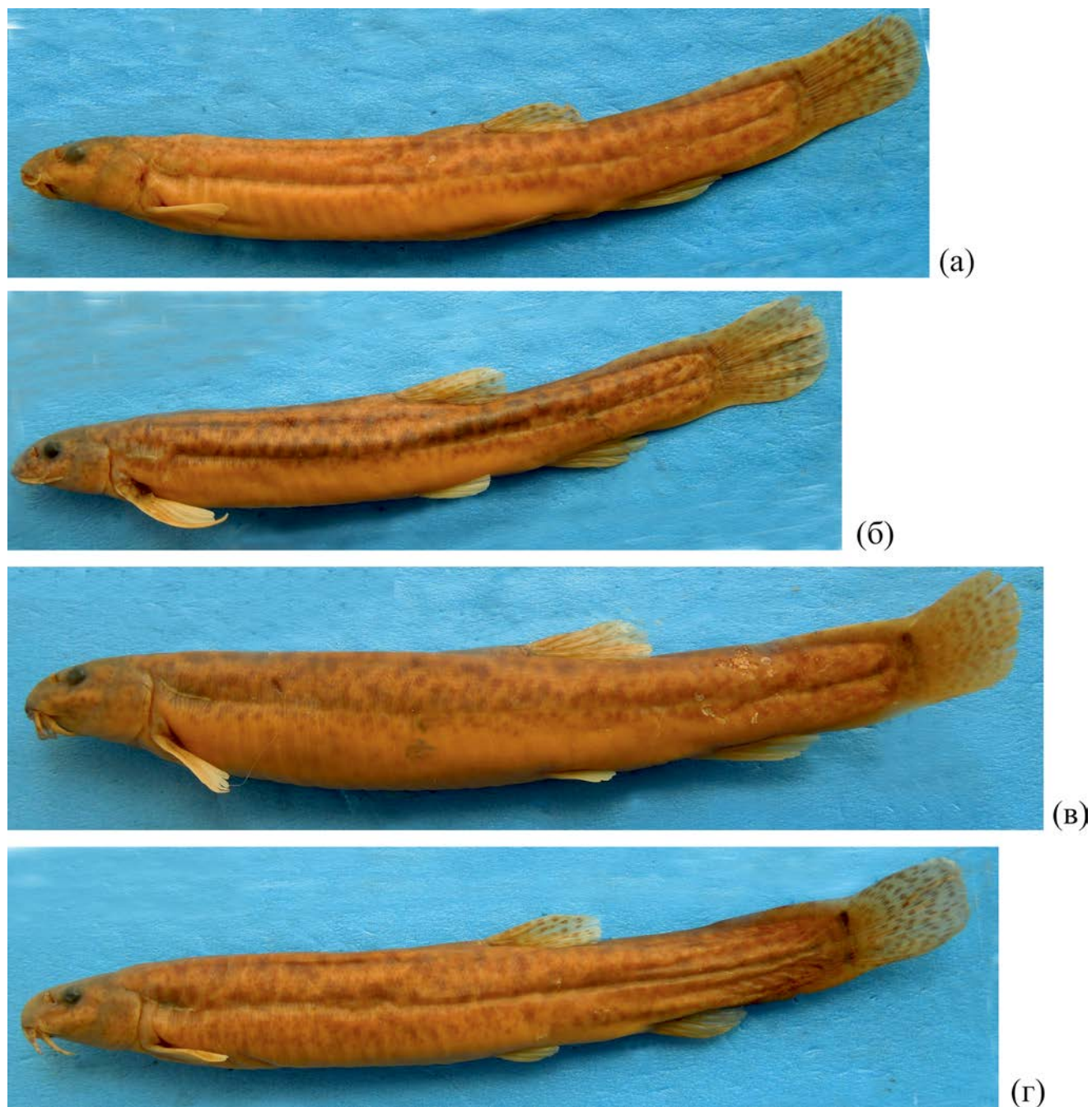


Рис. 4. *Misgurnus anguillicaudatus* из Каракумского канала, пгт. Карамет-Нияз, Туркмения, ЗММУ Р-10435: а — самка *SL* 91.5 мм (начало спинного плавника ближе к концу хвостового плавника, чем к концу рыла), б — самец *SL* 77.0 мм, в — самка *SL* 94.0 мм, г — самка *SL* 93.0 мм.

пов, 2005; Исмуханов, Скакун, 2008; Васильева и др., 2015) основаны на ошибочной идентификации интродуцентов. В последние годы натурализовавшиеся популяции восточного вьюна, в большом количестве импортируемого из Китая для садовых прудов, указываются в ряде европейских стран (Германия, Италия), в Сред-

ней Азии, Австралии, США, на Филиппинах и Палау (Сальников, 1998; Razzetti et al., 2001; Freyhof, Korte, 2005; Simon et al., 2006; Gomes et al., 2011; van Kessel et al., 2013; Belle et al., 2017). Принадлежность к данному виду натурализовавшихся вьюнов в Германии и Туркмении (сюда они были завезены из Китая вместе с раститель-

ноядными карповыми рыбами) подтверждена (Васильева, 2001; Freyhof, Korte, 2005), тогда как таксономический статус других акклиматизантов нуждается в проверке, поскольку ранее к восточному вьюну относили и других восточноазиатских вьюнов, признаваемых в настоящее время в статусе самостоятельных видов (Shedko, Vasil'eva, 2022).

В Балхаш-Илийский бассейн восточный вьюн попал, по-видимому, из Китая вместе с посадочным материалом для разведения растительноядных рыб. Так в 1958–1959 гг. из Алма-Атинского рыбопитомника в бассейн Балхаша проникли амурский лжепескарь *Abbottina rivularis* (Basilewsky, 1855), амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846), молодь востробрюшки *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky, 1855) и белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) (Митрофанов и др., 1992). Однако нельзя исключить и возможность расселения вида со стороны китайской части бассейна, где вьюн был указан для р. Или ранее (Ren et al., 1998). На территории Казахстана первый экземпляр вьюна был обнаружен в подпорной зоне Капшагайского водохранилища в районе устья р. Актоган в 2001 г., а уже в июне 2005 г. в устье р. Борохудзир, впадающей в Или, на мелководьях вьюн составлял 16.7% всех выловленных рыб (Исмуханов, Скакун, 2008), что свидетельствует о его успешной натурализации, подтвержденной также данными настоящей работы, в которой представлены особи разного возраста из нового местонахождения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб проведены Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания МГУ № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Берг Л.С. 1949б. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 929–1382.

Васильева Е.Д. 2001. Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России. I. Видовой состав рода в водах России (с описанием нового вида) и некоторые номенклатурные и таксономические проблемы близких форм с территориями сопредельных стран // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 581–592.

Васильева Е.Д., Васильев В.П., Скоморохов М.О. 2003. Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России. II. Морфологическая характеристика, синонимия, диагнозы, кариология, особенности биологии и распространение // Там же. Т. 43. № 4. С. 447–456.

Васильева Е.Д., Мамилов Н.Ш., Магда И.Н. 2015. Новые виды карпообразных рыб (Cypriniformes) в фауне Балхаш-Илийского бассейна Казахстана // Там же. Т. 55. № 4. С. 379–385.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215040177>

Дукравец Г.М., Митрофанов В.П. 1992. Видовой состав ихтиофауны Казахстана (с круглоротыми) и ее распределение по водоемам по состоянию на 1986–1990 гг. // Рыбы Казахстана. Т. 5. Алма-Ата: Гылым. С. 414–418.

Интересова Е.А. 2016. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 9. № 1. С. 83–100.

Интересова Е.А., Ядренкина Е.Н., Васильева Е.Д. 2010. Находка вьюна Никольского *Misgurnus nikolskyi* (Cobitidae) на юге западной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 270–273.

Исмуханов Х.К., Скакун В.А. 2008. Современное состояние биоразнообразия трансграничной реки Или и Капшагайского водохранилища, влияние мигрирующих чужеродных видов на их экосистему // Экология и гидрофауна водоемов трансграничных бассейнов Казахстана. Алматы: Бастау. С. 273–280.

Карпов В.Е. 2005. Список рыб и рыбообразных Казахстана // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: история и современное состояние. Алматы: Бастау. С. 152–168.

Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф. и др. 1992. Рыбы Казахстана. Т. 5. Акклиматизация, промысел. Алма-Ата: Гылым, 464 с.

Сальников В.Б. 1998. Антропогенные переселения рыб в Туркменистане // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 615–626.

Belle C.C., Stoeckle B.C., Cerwenka A.F. et al. 2017. Genetic species identification in weatherfish and first molecular confirmation of Oriental Weatherfish *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842) in Central Europe // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. V. 418. Article 31.
<https://doi.org/10.1051/kmae/2017025>

- Blanc M., Gaudet J.-L., Banarescu P., Hureau J.-C. 1971. European inland water fish. A multilingual catalogue. London: Fishing News (Books) Ltd., 24 + 12 p. + 393 pl.
- Chen J. 1981. A study of the classification of the subfamily Cobitinae of China // Trans. Chinese Ichthyol. Soc. № 1. P. 21–32.
- Freyhof J., Korte E. 2005. The first record of *Misgurnus anguillicaudatus* in Germany // J. Fish. Biol. V. 66. № 2. P. 568–571.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00606.x>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 02/2023).
- Gomes C.I.D.A., Peressin A., Cetra M., Barella W. 2011. First adult record of *Misgurnus anguillicaudatus*, Cantor 1842 from Ribeira de Iguape River Basin, Brazil // Acta Limnol. Bras. V. 23. № 3. P. 229–232.
<https://doi.org/10.1590/S2179-975X2012005000004>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Razzetti E., Nardi P.A., Strosselli S., Bernini F. 2001. Prima segnalazione di *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842) in Acque Interne Italiane (Osteichthyes: Cobitidae) // Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Giacomo Doria. V. 93. P. 559–563.
- Ren M.L., Guo Y., Zhang Q.L. et al. 1998. Fisheries resources and fishery of River Yili. Harbin: Heilongjiang Sci. Tech. Press, 345 p.
- Shedko S.V., Vasil'eva E.D. 2022. A new species of the pond loaches *Misgurnus* (Cobitidae) from the south of Sakhalin Island // J. Ichthyol. V. 62. № 3. P. 356–372.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222030158>
- Simon T.P., Bright G., Veraldi F. et al. 2006. New records for the alien oriental weatherfish, *Misgurnus anguillicaudatus*, in the Lake Michigan basin, Indiana (Cypriniformes: Cobitidae) // Proc. Indiana Acad. Sci. V. 115. № 1. P. 32–36.
- van Kessel N., Dorenbosch M., Crombaghs B. et al. 2013. First record of Asian weather loach *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842) in the River Meuse basin // BioInvasions Rec. V. 2. № 2. P. 167–171.
<https://doi.org/10.3391/bir.2013.2.2.14>

УДК 597.58.574.38.574.523

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *TONLESAPIA TSUKAWAKII* (ACTINOPTERYGII, CALLIONYMIDAE) В ДЕЛЬТЕ РЕКИ МЕКОНГ, ВЬЕТНАМ

© 2024 г. Е. П. Карпова^{1,2,*}, И. И. Чеснокова^{1,2}, И. В. Вдодович¹, С. В. Куршаков^{1,2},
Э. Р. Аблязов^{1,2}, Ку Нгуен Динь², Зыонг Тхи Ким Чи²

¹Институт биологии южных морей РАН — ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

²Южное отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского
и технологического центра, Хошимин, Вьетнам

*E-mail: karpova_je@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2023 г.

После доработки 10.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Tonlesapia tsukawakii Motomura et Mukai, 2006 — эндемичный пресноводный представитель семейства Callionymidae (Teleostei: Perciformes: Callionymidei), обитающий в р. Меконг. По материалам исследований в 2018–2022 гг. встречаемость вида в уловах в дельте Меконга составила в среднем 20.7%, доля по численности — 2.6%, по массе — 0.6%. Максимальные значения показателей обилия вида составили 81.2 экз/усилие и 176.2 г/усилие. Отмечено достоверное снижение обилия рыб в условиях низкого содержания растворенного кислорода и на субстрате с растительными остатками. Соотношение полов *T. tsukawakii* составило 1.0:3.1 со стабильным преобладанием самок, что отличает вид от других представителей семейства. Самки имеют более крупные размеры, по сравнению с самцами, и набор массы у них происходит быстрее. Впервые выявлена плодовитость вида, среднее число зрелых ооцитов составило 2950 шт. В межлетний период основным объектом питания *T. tsukawakii* являлись калляноидные ракообразные семейства Pseudodiaptomidae, в основном представленные *Pseudodiaptomus daughlishi* (Sewell, 1932).

Ключевые слова: *Tonlesapia tsukawakii*, биологические характеристики, распределение, питание, Меконг.

DOI: 10.31857/S0042875224010076, EDN: ABNOLT

Семейство каллионимид, или лировых рыб (Teleostei: Perciformes: Callionymidei: Callionymidae), включает в себя более 190 валидных видов бентосных, преимущественно морских рыб, основными местами обитания которых являются прибрежная зона и глубины тропических, субтропических и умеренных морей и океанов вплоть до 900 м (Farias et al., 2016). Представители семейства отличаются небольшими размерами и имеют крайне ограниченное коммерческое значение как аквариумные рыбы или в локальном кустарном промысле (Fricke, 1984; Sadovy et al., 2001). Вероятно, с этим связано незначительное число исследований, посвящённых биологии отдельных видов. Изучение многих представителей семейства в основном затрагивает вопросы систематики. Однако в отдельных районах лировые рыбы достигают довольно высокой числен-

ности (Da Cunha, Antunes, 2012), что определяет их высокую значимость в донных биоценозах.

Среди всех представителей семейства выделяется вид *Tonlesapia tsukawakii* (Motomura, Mukai, 2006) — один из двух пресноводных видов лировых, который изначально был описан для оз. Тонлесап (Камбоджа) (Motomura, Mukai, 2006), однако позже его обнаружили в р. Меконг (Tran et al., 2013). Здесь встречаются и другие представители лировых — *Callionymus* (= *Repomucenus*) *hindsii* Richardson, 1844, *C.* (= *R.*) *schaapii* Bleeker, 1852, *C.* (= *R.*) *sagitta* Pallas, 1770 (Tran et al., 2013), однако они являются морскими и солоноватоводными видами, а наименее изученным всё же является *T. tsukawakii*. В современном мире меры по сохранению ихтиофауны должны быть направлены не только на виды,

которые имеют промысловое или экономическое значение, так как это будет способствовать защите биоразнообразия регионов (Gonzales et al., 1997). *T. tsukawakii* регулярно встречается в уловах, что указывает на его многочисленность, следовательно, он играет важную экологическую роль в донных сообществах дельты Меконга. Более того, такие особенности этого вида как донный образ жизни и довольно высокое обилие могут позволить рекомендовать в будущем этот вид в качестве биологического индикатора для выявления изменений окружающей среды региона.

В связи с вышеуказанным, цель нашей работы — изучить особенности биологии пресноводного представителя семейства лировых — *T. tsukawakii* — в дельте р. Меконг (Вьетнам).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили во Вьетнаме в главных реках и устьевых рукавах системы Меконга,

от границы с Камбоджей до приустьевой морской зоны (рис. 1). Сбор материала охватывал как меженный (декабрь—июнь), так и паводковый (октябрь—ноябрь) периоды: апрель—июнь 2018 г., январь—март и октябрь—ноябрь 2019 г.; февраль—март, май—июнь и декабрь 2020 г.; январь, май и декабрь 2021 г., март—апрель и октябрь—декабрь 2022 г. Рыб отлавливали посредством донных тралений бимтралом (ширина рамы 5 м, высота 0.4 м) с траловым мешком длиной 12 м и ячеей 10 мм.

Во время тралений в придонном слое воды измеряли температуру, солёность, содержание растворённого кислорода, электропроводность, общее содержание солей и pH. Для измерений использовали мультиметры TDS-3 (HM Digital, Inc., Китай), HI-9813-6 pH/EC/TDS/°C (Hanna Instruments, Inc., Китай), YSI ProPlus (YSI Inc., США), оксиметр HANNA HI 9146-04 (Hanna Instruments, Inc., Китай) и рефрактометр PAL-06S (ATAGO Co, Ltd., Япония). Физико-химические параметры среды в периоды отлова рыб варьировали в различной степени (табл. 1).

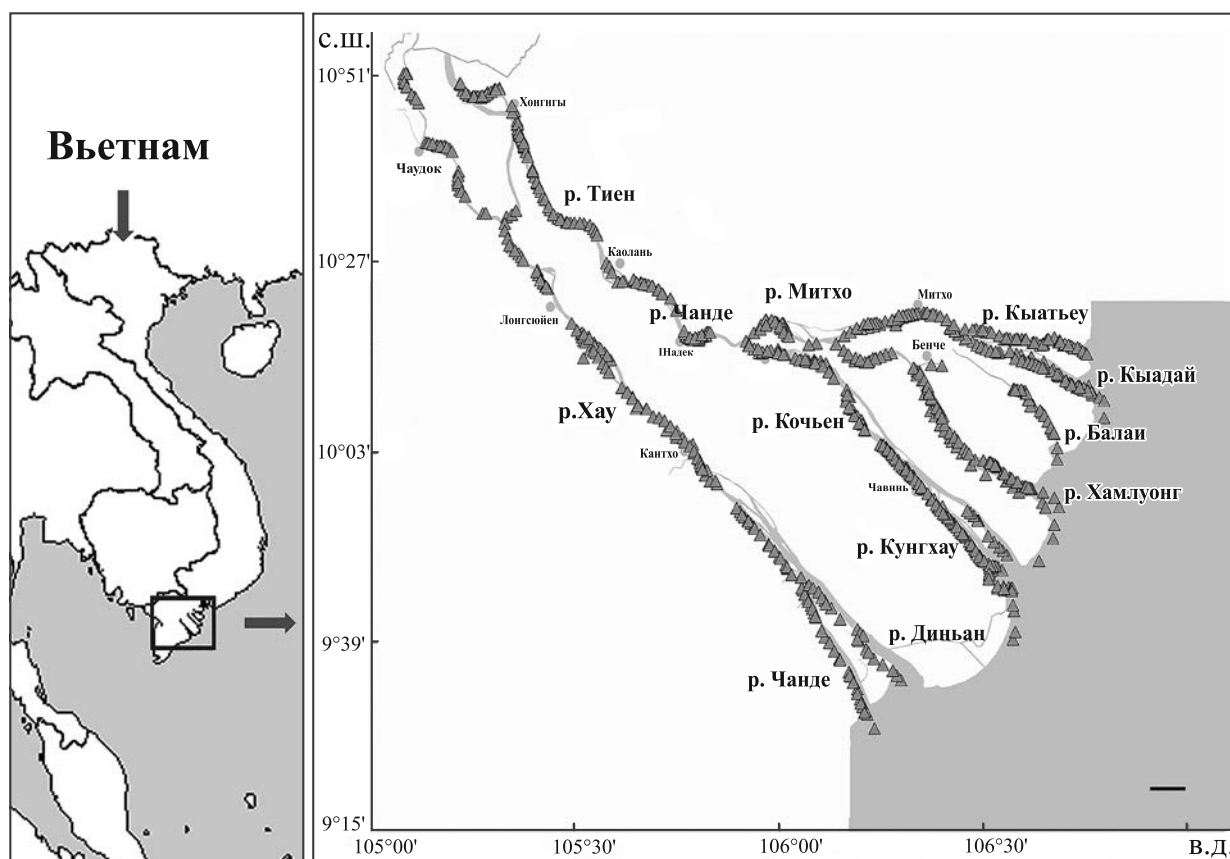


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (Δ) — станции тралений. Масштаб (здесь и на рис. 3): 10 км.

Таблица 1. Параметры среды в местообитаниях *Tonlesapia tsukawakii* в периоды отлова

Параметр	Меженный период		Паводковый период	
	min	max	min	max
Температура, °C	26.0	32.1	28.3	34.1
Солёность, ‰	0.06	31.00	0.04	21.00
Содержание растворённого кислорода:				
— мг/л	2.99	7.68	3.45	8.02
— ‰	39.4	106.4	45.0	104.1
Электропроводность, мкСм/см	125.0	37870.0	39.8	10824.0
Общее содержание солей, мг/л	78.0	24615.5	54.6	7033.0
pH	6.90	8.89	7.01	8.88

Примечание. min, max — соответственно минимальное и максимальное значение.

Таблица 2. Число, длина и масса особей *Tonlesapia tsukawakii*, использованных для изучения питания и плодовитости

Место сбора	Дата	Число рыб, экз.	TL, мм	SL, мм	Масса, г
Р. Тиен, пров. Донгтхап	28.12.2020 г.	2	37; 49	35; 41	0.4; 1.3
Р. Кочьен, пров. Виньлонг	11.01.2021 г.	6	$\frac{44-67}{54}$	$\frac{40-60}{47}$	$\frac{0.9-2.6}{1.9}$
Р. Кунгхау, пров. Чавинь	14.01.2021 г.	32	$\frac{43-66}{51}$	$\frac{37-55}{46}$	$\frac{0.6-2.7}{1.3}$

Примечание. TL, SL — соответственно общая и стандартная длина тела; над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение.

В уловах трала определяли число и массу рыб каждого вида. Ввиду того, что по морфологическим ключевым признакам (Motomura, Mukai, 2006; Ng, Rainboth, 2011) определить видовую принадлежность рыб рода *Tonlesapia* оказалось невозможно из-за одновременного присутствия у отловленных особей признаков двух ранее описанных видов этого рода (*T. tsukawakii* и *T. amnica* (Ng, Rainboth, 2011)), предварительно было установлено с применением методов молекулярно-генетической идентификации, что рыбы дельты принадлежат к одному виду — *T. tsukawakii*.

Выборки рыб из трёх провинций (в верхней, средней и нижней частях дельты) сразу после поимки фиксировали в 6%-ном растворе формальдегида для изучения особенностей их пита-

ния и плодовитости. Исследования этих характеристик проводили только в меженный период (декабрь—январь). Объём и характеристики исследованного материала представлены в табл. 2. У остальных (нефиксированных) рыб в лабораторных условиях при помощи штангенциркуля с точностью до 0.1 мм определяли общую (TL) и стандартную (SL) длину как расстояние от вершины рыла соответственно до вертикали конца наиболее длинной лопасти хвостового плавника и до конца позвоночного столба. Массу тела рыб (общую и без внутренностей) измеряли на электронных весах с точностью 0.001 г. Также у рыб определяли пол и стадию зрелости гонад. Всего биологическому анализу было подвергнуто 348 экз. нефиксированных рыб из всех районов дельты. Рассчитывали гонадо- и гепатосомати-

ческий индексы как отношение массы соответствующего органа к массе тела без внутренностей, выраженное в процентах.

Питание рыб изучали по стандартной методике (Дука, Синюкова, 1976). Компоненты пищевого комка рыб, согласно Буруковскому (2019), были подразделены на следующие группы: минеральная составляющая (песчинки, камни, фрагменты раковин моллюсков, грунт), детритоподобная масса (гомогенная субстанция серовато-коричневого цвета), остатки растительного происхождения, неопределимые остатки животных и остатки животных, таксономическую принадлежность которых можно определить. Плодовитость определяли методом прямого подсчёта зрелых ооцитов в гонадах самок.

Встречаемость *T. tsukawakii* рассчитывали делением числа тралений, в которых вид присутствовал, на их общее число и выражали в процентах. Для сравнительного анализа обилия рыб и их распределения по разным участкам рассчитывали удельные показатели результатов тралений делением абсолютного значения улова (численности или массы) на обловленную площадь дна водоёма и пересчитывали на 10 000 м². Обловленную площадь определяли на основании данных о ширине рамы трала и длине пройденного пути во время каждого траления (определяли с использованием эхолота GARMIN STRIKER, Тайвань). Поскольку для условий дельты Меконга коэффициент уловистости использованного бимтрала не установлен, полученные значения удельных показателей называли численностью или массой рыб на промысловое усилие.

Достоверность различий значений показателей обилия определяли с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса в связи с тем, что их распределение отличалось от нормального. Значимость связи обилия рыб с параметрами среды обитания определяли с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особи *T. tsukawakii* (рис. 2) в дельте Меконга были довольно обычны. Но вид не был массовым, его встречаемость в уловах в целом по дельте составляла 20.7%, однако в эстуарных устьевых рукавах этот показатель снижался до 0.1%, тогда как в главных реках составлял 28.7%, т. е. вид встречался почти в трети всех уловов. Доля

особей в уловах по численности в отдельных случаях достигала максимального значения 38.0%, но в среднем была 2.6%, по массе эти значения составляли соответственно 12.8 и 0.6%.

T. tsukawakii был сосредоточен преимущественно в пресноводной части дельты – р. Тиен, Хау, Митхо и в верхней части устьевых рукавов Хамлуонг и Кочьен (рис. 3). В устьевых протоках и нижней части рек отлавливали лишь единичных особей вида. Указанные различия обилия были достоверными как по численности ($H_1 = 115.1904$, $p = 0.0001$, $n = 827$), так и по массе ($H_1 = 116.5345$, $p = 0.0001$, $n = 827$). Наиболее плотные скопления рыб в большинстве случаев отмечены в районах крупных городов, хотя и не повсеместно. Такая тенденция не прослеживалась для рукавов Хамлуонг и Митхо. Значимые различия показателей обилия вида между сезонами в целом в дельте отсутствовали. Однако выявлены достоверные различия этих показателей в меженный и паводковый периоды отдельно для пресноводной ($H_1 = 21.17959$, $p = 0.00001$, $n = 464$) и эстуарной ($H_1 = 21.10724$, $p = 0.00001$, $n = 363$) частей (табл. 3). Объясняет это противоречие тот факт, что для разных частей дельты сезонные тренды численности вида были разнонаправлены: в паводковый период в пресноводной части обилие вида снижалось, а в эстуарной – увеличивалось; в меженный период наблюдались обратные процессы, т. е. в паводок рыбы рассредотачивались по большей площади акватории.

Вариабельность температуры воды в придонном слое в местообитаниях рыб соответствовала годовому ходу температур в дельте Меконга и никаких предпочтений в отношении этого параметра у рыб отмечено не было. Не наблюдалась также связь их распределения с величиной рН. Значимая ($p < 0.05$) отрицательная корреляция обилия рыб была отмечена с такими показателями, как солёность и содержание на дне растительного субстрата, однако коэффициенты корреляции при этом были весьма малы ($r = -0.2$ для обоих показателей). Солёность воды в местах поймок рыб не превышала 3.42‰, причём при таком значении этого параметра был обнаружен всего один экземпляр, и ещё три (0.3% всех пойманных особей) находились в олигогалинной зоне (солёность $< 3‰$), т. е. рыбы почти не покидали пресных вод. Довольно широкие пределы вариабельности таких показателей, как общее содержание солей и электропроводность,

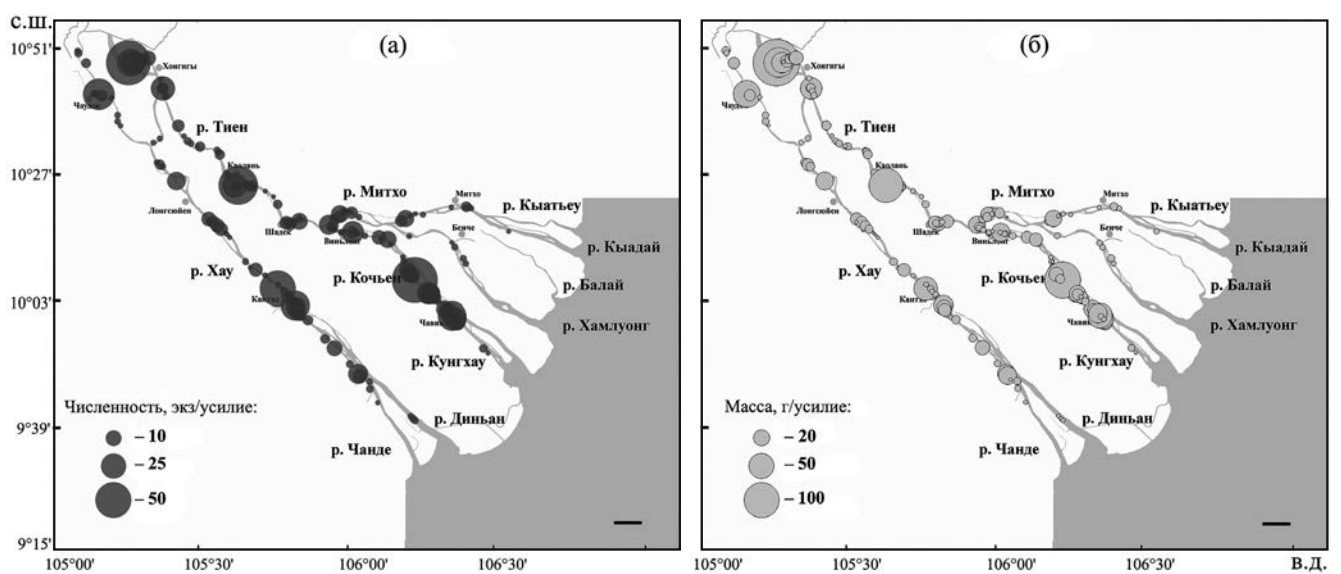


Таблица 3. Среднее (*M*) и наибольшее (max) значения численности и массы *Tonlesapia tsukawakii* на промысловое усилие в различных по экологическим свойствам частях дельты р. Меконг в разные сезоны

Локальность	Оба сезона		Меженный период		Паводковый период	
	<i>M</i>	max	<i>M</i>	max	<i>M</i>	max
Численность, экз/усилие						
Дельта в целом	1.4	81.2	1.7	81.2	0.7	32.8
Эстуарий	0.1	10.9	0.1	10.9	0.3	3.8
Пресноводная часть	2.5	81.2	3.1	81.2	0.9	32.8
Масса, г/усилие						
Дельта в целом	2.1	176.2	2.6	176.2	0.7	29.9
Эстуарий	0.2	15.3	0.1	15.3	0.3	3.6
Пресноводная часть	3.7	176.2	4.9	176.2	0.8	29.9

тоже связаны с наличием нескольких случайных находок исследуемого вида в солоноватой воде. Таким образом, *T. tsukawakii* скорее относится к исключительно пресноводным, чем к пресноводным и солоноватоводным видам, как это считалось ранее (Motomura, Mukai, 2006). Увеличение численности рыб в эстуарии во время паводка, очевидно, связано со снижением солёности в этот период и значительным смещением границ солоноватых вод к устью проток.

В отношении растворённого кислорода и степени насыщения им вод придонного слоя можно отметить, что особи *T. tsukawakii* встречались как при высоком, так и весьма низком, дефицитном его содержании. Определение пороговых концентраций растворённого кислорода для разных видов рыб ещё не получило должного развития, однако в отношении данного вида можно отметить, что обилие рыб на пресноводных участках со стабильно низким содержанием кислорода (р. Митхо и Балай, верхняя часть рукавов Кочьен и Хамлуонг) было достоверно ниже, чем на прочих ($H_1 = 15.00013, p = 0.0001, n = 873$).

Биологические характеристики *T. tsukawakii* ранее не были изучены, в связи с чем полностью отсутствует база для сравнительного анализа. Максимальные размеры и масса самок ($TL\ 25.2\text{--}63.5$ мм, $SL\ 20.2\text{--}51.1$ мм, масса $0.16\text{--}3.77$ г) были несколько больше, чем самцов ($TL\ 36.9\text{--}62.0$ мм, $SL\ 29.3\text{--}49.1$ мм, масса $0.44\text{--}1.92$ г), что не характерно для большинства представителей семейства (Gibson, Ezzi, 1979; Harrington, 1997; Johnson, 2008). При этом размер самок при до-

стижения половой зрелости, как и у некоторых других видов каллионимид (Gibson, Ezzi, 1979), был несколько меньше ($SL\ 20.2$ мм), чем у самцов (29.3 мм). Рыб наименьших размерных групп ($SL < 30$ мм) наблюдали только с марта по октябрь, наибольших ($SL > 45$ мм) — с января по май (рис. 4). Такой характер встречаемости особей разных размерных групп может свидетельствовать о том, что вид является короткоцикловым, с продолжительностью жизни менее двух лет, либо о том, что производители после нереста покидают главные реки дельты. Однако второе предположение менее вероятно, так как каллионимиды являются донными, мало мигрирующими рыбами. Согласно наблюдениям в аквариальных условиях, они проводят всё время на дне и довольно часто частично закапываются в песок.

Уравнения зависимости массы от длины тела для обоих полов указывают на отрицательную аллометрию (степенной коэффициент < 3). При этом зависимость массы от стандартной длины для самцов и самок была различной (рис. 5), набор массы у самок происходил быстрее. Аналогичные закономерности отмечены у некоторых других видов каллионимид (Johnson, 1972).

Зависимость общей длины от стандартной у рыб из всех рек дельты выражалась уравнением: $TL = 1.204SL + 1.2914$ с высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0.9891$).

Соотношение самцов и самок *T. tsukawakii* в дельте составляло 1.0:3.1 со стабильным пре-

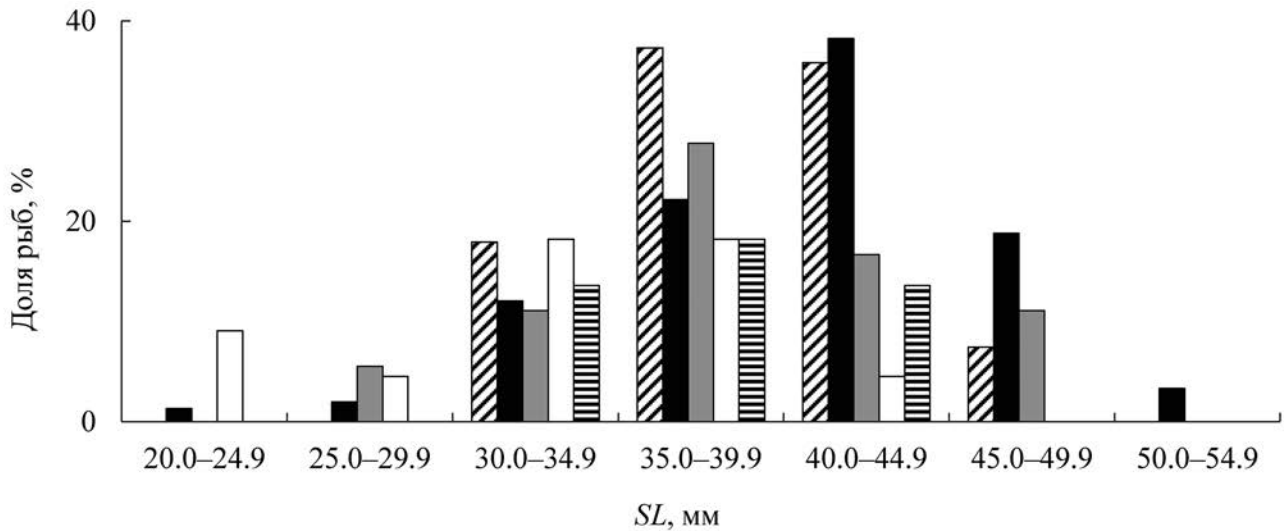


Рис. 4. Распределение особей *Tonlesapia tsukawakii* по стандартной длине (SL) в уловах в дельте р. Меконг в разные месяцы: (▨) — январь, (■) — март, (■) — май, (□) — октябрь, (▤) — декабрь.

обладанием самок. Следует отметить, что в популяциях других видов каллионимид, например *C. moretonensis* (Johnson, 1971), *C. belcheri* (Richardson, 1844) или *Diplogrammus pauciradiatus* (Gill, 1865), число самцов и самок было близко и их соотношение слабо отклонялось от единицы (Johnson, 1972, 2008; Harrington, 1997). Такого резкого различия в численности полов у каких-либо видов семейства ранее отмечено не было.

Исследование содержимого желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) 40 экз. *T. tsukawakii* показало, что, по крайней мере в межнервный период, основными кормовыми объектами этого вида являлись каланоидные ракообразные (Calanoida) семейства *Pseudodiaptomidae*, в основном представленные *Pseudodiaptomus dauglishi* (Sewell, 1932) (рис. 6а–6в). Их число в ЖКТ рыб сильно варьировало, составляя от 1 до > 300 экз. на одну особь. При этом различия в питании рыб из разных частей дельты отсутствовали. Данные по биологии *P. dauglishi* в литературе отсутствуют, однако по его представленности в пище донного вида *T. tsukawakii* можно предположить, что этот рачок имеет сходную с другими представителями рода *Pseudodiaptomus* биологию (*P. cornutus* Nicholls и *P. colexi* Bayly), копепода и взрослые особи которых днём остаются у дна, поднимаясь в толщу воды ночью или в пасмурные дни (Fancett, Kimmerer, 1985). У *T. tsukawakii* в пищевом комке отмечали *P. dauglishi*, деформированных в разной

степени (рис. 6г). Так, у крупной особи *TL* 49 мм их число составило > 300 экз., и большая часть из них была свежезаглоченной. В пище другого экземпляра *TL* 37 мм также доминировали эти ракообразные, но большинство из них было представлено сильно деформированными цефалотораксами (рис. 6 д), вследствие чего можно

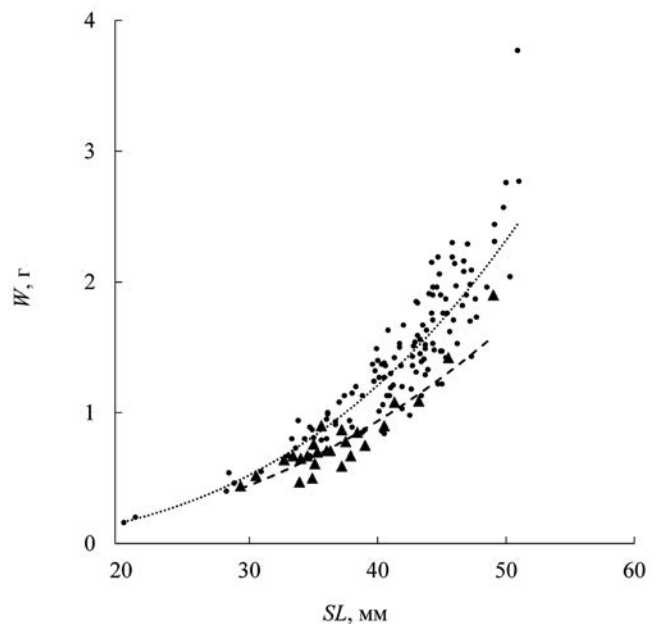


Рис. 5. Зависимость массы тела (W) от стандартной длины (SL) самцов (▲) и самок (●) *Tonlesapia tsukawakii*. Уравнение зависимости для самок: $W = 3 \times 10^{-5} SL^{2.9147}$, $R^2 = 0.7989$; для самцов: $W = 7 \times 10^{-5} SL^{2.5876}$, $R^2 = 0.8787$.

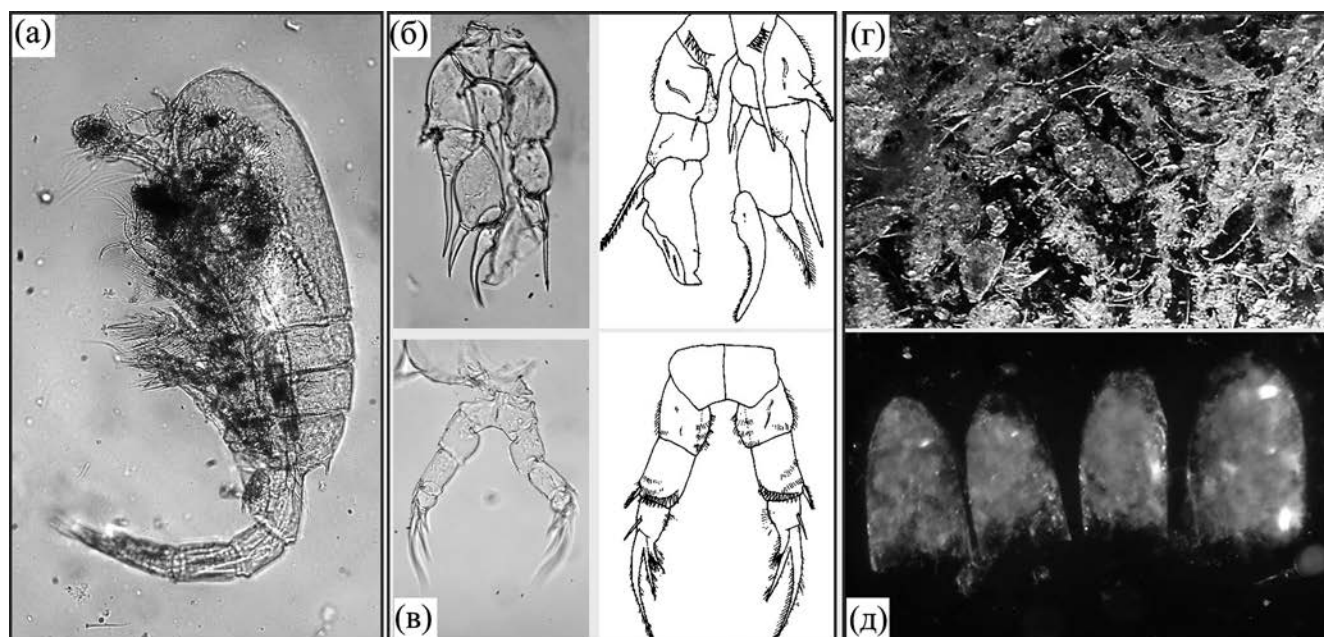


Рис. 6. *Pseudodiaptomus dauglishi* из кишечника *Tonlesapia tsukawakii*: а — общий вид; б, в — определительные признаки самца (б) и самки (в) — пятые пары ног (слева — оригинальное фото, справа — рисунок по: Walter, 1986); г — фрагмент общего вида содержимого кишечника *T. tsukawakii*, д — цефалотораксы *P. dauglishi*.

предположить, что рыба заглатывала их вместе с грунтом. В ряде случаев в кишечниках рачки не были отмечены, а в пищевом комке присутствовало только множество минеральных частиц, обломки раковин моллюсков, яйца гидробионтов; единично — фрагменты насекомых (крыло), чешуя рыб и пыльца растений. Вероятнее всего, все эти объекты попадали в ЖКТ рыб вместе с частицами грунта, это позволяет предположить, что вид преимущественно потребляет пищу со дна, случайно заглатывая частицы субстрата. Вероятно, именно это объясняет 100%-ную встречаемость и значительную долю мелких камешков в пищевом комке. Подобную стратегию питания наблюдали также для других представителей семейства (Gonzales et al., 1996).

Однако монодиета не характерна для представителей данного семейства. В составе пищевого комка таких видов, как *Callionymus* (= *Calliurichthys*) *japonicus* (Houttuyn, 1782), *Repomucenus huguenini* (Bleeker, 1858), *Synchiropus splendidus* (Herre, 1927), ареал которых включает прибрежные воды Вьетнама, отмечали значительное разнообразие как бентосных, так и планктонных организмов (Sadovy et al., 2001; Gonzales et al., 1996), то же известно и для *C. moretonensis* у берегов Австралии (Johnson, 2008). Причины

избирательного питания *T. tsukawakii* неизвестны. Зоопланктон дельты Меконга насчитывает > 50 видов (Жданова и др., 2021). Среди них *P. dauglishi* относится к довольно многочисленным видам в зоне притока (проникновения солёных вод) и у верхней границы эстуарной зоны, в то время как в верхней части дельты более распространены и представлены большим числом видов коловратки и ветвистоусые (*Cladocera*) ракообразные (Жданова и др., 2021). Тем не менее в пище рыб присутствовали исключительно ракообразные семейства *Pseudodiaptomidae* на всем протяжении Меконга, от Камбоджи до нижней границы распространения *T. tsukawakii*. У 30% особей исследуемого вида в ЖКТ были отмечены нематоды, т. е. заражённость их была весьма высока.

Характер питания *T. tsukawakii*, вероятно, был связан с нерестовым циклом. У особей с развитыми гонадами IV стадии зрелости рачки в пищевом комке были отмечены единично или вообще отсутствовали. Визуально такие половые продукты занимали практически всю брюшную полость, сдавливая кишечник. Вероятно, в этот период рыбы ведут малоподвижный образ жизни и переходят на поддерживающий рацион или перестают питаться. У таких рыб были отмечены

и наибольшие значения гепатосоматического индекса, хотя в целом он изменялся в широких пределах — от 1.4 до 22.4%.

Рыбы с гонадами от IV до VI стадий зрелости встречались с января по апрель. Число зрелых ооцитов в гонадах 14 исследованных самок варьировало в пределах 1405–4350 (в среднем 2950) шт., при этом также присутствовали более мелкие ооциты двух размерных групп, что свидетельствует о порционности нереста данного вида. Гонадосоматический индекс (ГСИ) в этот период составлял у самок 12.8–44.3%, у самцов — 15.5–25.4%. В остальные месяцы года стадия зрелости как самок, так и самцов не превышала III, а ГСИ составлял у самок 1.9–9.4%, у самцов — 0.2–2.1%. Скорее всего, такой характер нереста обусловлен гидрологическими особенностями Меконга. У калионимид тихоокеанского региона встречаются разнообразные типы нереста в течение года — как однократный (*C. japonicus*) либо двукратный (*R. huguenini*), так и растянутый во времени (*C. moretonensis*) (Gonzales et al., 1997; Johnson, 2008), при этом исследователи не обнаружили связи характера нереста с условиями окружающей среды. Однако для дельты Меконга именно с января по май характерны наименьшие показатели расхода воды (Li et al., 2017), что, вероятно, снижает вероятность выноса в море вылупившихся из икры личинок. Очевидно, под воздействием этого фактора сформировался нерестовый цикл рыб. Плодовитость этого вида в сравнении с прочими близкими по размеру представителями семейства довольно велика, например, у *S. splendidus* она составляет не более 205 ооцитов (Sadovy et al., 2001), у *C. belcheri* — от 760 до 1710 (Johnson, 1972).

Хозяйственного использования этого вида в дельте мы не отмечали, изредка особей *T. tsukawakii* вместе с другими мелкими видами используют для кормления аквакультурных рыб в садках.

Данные о биологических характеристиках, обилии и распределении данного вида в зависимости от факторов окружающей среды были получены впервые и являются новыми для науки. Однако для полноты представлений о роли этого вида в функционировании сообществ рыб дельты Меконга необходимо продолжить исследования по определению параметров роста и возраста рыб и особенностей их питания и распределения в паводковый период.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам из Южного отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за всестороннюю помощь в проведении исследований, сотруднику ИнБЮМ РАН И.Ю. Прусовой за помощь в определении пищевых объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках темы Эколан Э-3.4 “Экосистема реки Меконг в условиях глобальных климатических изменений и антропогенного воздействия” и частично в рамках темы государственного задания ИнБЮМ РАН № 124022400148-4 “Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буруковский Р.Н. 2019. О составе пищи краба *Lyphira perplexa* Galil, 2009 (Decapoda, Brachyura, Leucosiidae) из залива Нячанг (Южный Вьетнам) // Изв. КГТУ. № 53. С. 40–50.
- Дука Л.А., Синюкова В.И. 1976. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка, 134 с.
- Жданова С.М., Прусова И.Ю., Цветков А.И. 2021. Зоопланктон нижнего течения р. Меконг // Тез. докл. IV школы-конф. по систематике и фаунистике ветвистоусых ракообразных (Cladocera). М.: ИПЭЭ РАН. С. 8–9 (<https://sev-in.ru/sites/default/files/2021-07/Глубокое.pdf>. Version 04/2023).
- Da Cunha P.L., Antunes M.M. 2012. Note on the occurrence of Callionymidae at the coast of Estoril (Portugal) // Cybium. V. 36. № 3. P. 489–492. <https://doi.org/10.26028/cybium/2012-363-010>
- Fancett M.S., Kimmerer W.J. 1985. Vertical migration of the demersal copepod *Pseudodiaptomus* as a means of predator avoidance // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 88. № 1. P. 31–43. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90199-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90199-6)
- Farias C., Ordines F., García-Ruiz C., Fricke R. 2016. *Protogrammus alboranensis* n. sp. (Teleostei: Callionymidae), a new species of dragonet from the Alboran Sea, western Mediterranean Sea // Sci. Mar. V. 80. № 1. P. 51–56. <https://doi.org/10.3989/scimar.04340.13A>
- Fricke R. 1984. Callionymidae // FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean (Fishing area 51). V. 1. Rome: FAO (<https://www.fao.org/3/ad468e/ad468e00.htm>. Version 04/2023).
- Gibson R.N., Ezzi I.A. 1979. Aspects of the biology of the spotted dragonet *Callionymus maculatus* Rafin-

- esque-Schmaltz from the west coast of Scotland // J. Fish Biol. V. 15. № 5. P. 555–569.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1979.tb03646.x>
- Gonzales B.J., Taniguchi N., Okamura O., Machida Y. 1996. Diet and feeding behavior of two dragonets, *Calliurichthys japonicus* and *Repomucenus huguenini* in Tosa Bay, Southern Japan // Fish. Sci. V. 62. № 6. 902–908.
<https://doi.org/10.2331/fishsci.62.902>
- Gonzales B.J., Taniguchi N., Okamura O. 1997. Spawning cycle of two dragonet species, *Calliurichthys japonicus* and *Repomucenus huguenini*, in Tosa Bay, Southern Japan // Ibid. V. 63. № 1. P. 15–21.
<https://doi.org/10.2331/fishsci.63.15>
- Harrington M.E. 1997. Behavior patterns and sexual dimorphism in the spotted dragonet, *Diplogrammus pauciradiatus* (Pisces: Callionymidae) // Bull. Mar. Sci. V. 60. № 3. P. 872–893.
- Johnson C.R. 1972. Biology and ecology of *Callionymus belcheri* (Pisces: Callionymidae) // Copeia. V. 1972. № 3. P. 461–470.
<https://doi.org/10.2307/1442917>
- Johnson C.R. 2008. Biology of the dragonet, *Callionymus kaianus moretonensis* Johnson (Pisces: Callionymidae) // Zool. J. Linn. Soc. V. 52. № 3. P. 217–230.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1973.tb01882.x>
- Li X., Liu J.P., Saito Y., Nguyen V.L. 2017. Recent evolution of the Mekong Delta and the impacts of dams // Earth-Sci. Rev. V. 175. P. 1–17.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.10.008>
- Motomura H., Mukai T. 2006. *Tonlesapia tsukawakii*, a new genus and species of freshwater dragonet (Perciformes: Callionymidae) from Lake Tonle Sap, Cambodia // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 17. № 1. P. 43–52.
- Ng H.H., Rainboth W.J. 2011. *Tonlesapia amnica*, a new species of dragonet (Teleostei: Callionymidae) from the Mekong Delta // Zootaxa. V. 3052. № 1. P. 62–68.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3052.1.3>
- Sadovy Y., Mitcheson G., Rasotto M.B. 2001. Early development of the mandarin fish, *Synchiropus splendidus* (Callionymidae), with notes on its fishery and potential for culture // Aquarium Sci. Conserv. V. 3. № 4. P. 253–263.
<https://doi.org/10.1023/A:1013168029479>
- Tran D.D., Shibukawa K., Nguyen T.P. et al. 2013. Fishes of the Mekong Delta, Vietnam. Can Tho: Can Tho Univ. Publ. House, 174 p.
- Walter T.C. 1986. New and poorly known Indo-Pacific species of *Pseudodiaptomus* (Copepoda: Calanoida), with a key to the species groups // J. Plankton Res. V. 8. № 1. P. 129–168.
<https://doi.org/10.1093/plankt/8.1.129>

УДК 597.58.591.463.12.591.465

СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ГОНАД ТИХООКЕАНСКОГО ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES ALUTUS* (SEBASTIDAE)

© 2024 г. К. А. Жукова^{1, 2, 3, *}, А. В. Согрина³, Н. Ю. Терпугова³

¹Университет МГУ-ППИ в Шэньчжэне, Шэньчжэнь, Китай

²Московский государственный университет, Москва, Россия

³Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: kzh@fish-zoology.ru

Поступила в редакцию 30.03.2023 г.

После доработки 25.04.2023 г.

Принята к публикации 26.04.2023 г.

Приведены результаты исследования яичников и семенников тихоокеанского окуня-клювача *Sebastes alutus* по материалам, собранным весной 2019 и 2021 гг. в Беринговом море. Для точного определения стадий зрелости и составления визуальной шкалы зрелости гонад использовали гистологические методы. Шкала зрелости яичников включает в себя IX, семенников – VI стадий зрелости. Для самок характерны синхронные развитие личинок и их вымет; самцы нерестятся порционно. После вымета личинок гонады самок переходят в стадию зрелости IX–III. По физиологическому состоянию гонад в выборках из промысловых скоплений выявлены три группы особей, различающихся по размерам: неполовозрелые, созревающие и половозрелые, принимающие участие в нересте текущего года. Созревание гонад у тихоокеанского клювача начинается при длине тела по Смитту 25 см, 50% особей созревают при длине ~ 30 см, все рыбы – при 35 см и более.

Ключевые слова: тихоокеанский окунь-клювач *Sebastes alutus*, гонады, шкала созревания, гистология, репродуктивная биология.

DOI: 10.31857/S0042875224010083, EDN: HNMVJTS

Тихоокеанский окунь-клювач *Sebastes alutus* – морская стайная рыба, обитающая на материковом и островных склонах и шельфе морей северной части Тихого океана, важнейший промысловый объект дальневосточного региона России (Барсуков, 2003; Промысловые рыбы ..., 2006). Этот вид является самым многочисленным среди других морских окуней повсеместно в северной части Тихого океана. Как и другие тихоокеанские представители рода *Sebastes*, он подвергается большой промысловой нагрузке из-за низкого темпа роста, позднего возраста наступления полового созревания, низкой годовой популяционной плодовитости и тенденции собираться в большие косяки, что облегчает его лов (Malecha et al., 2007; Антонов и др., 2016).

Тихоокеанский клювач относится к живородящим видам, для которых характерно внутреннее оплодотворение, после которого яйца проходят этапы эмбрионального развития внутри репродуктивной системы самки, потомство

выходит в окружающую среду на этапе личинки (Сорокин, 1958). Развитие яичников и семенников тихоокеанских клювачей асинхронно. Во время спаривания гонады самцов находятся на стадии зрелости V, самок – на II или III стадиях. После спаривания в яичниках продолжается созревание ооцитов в течение 3–4 мес., и при достижении женскими гонадами стадии зрелости V происходит оплодотворение. Эмбриогенез проходит в яичниках в течение 2–3 мес., после чего самка вымётывает свободноплавающих личинок. Тихоокеанский клювач, как и другие морские окуни, относится к полициклическим видам, размножающимся несколько раз в жизни (Любимова, 1965).

Довольно полно исследованы распределение, рост, смертность, возрастной и размерный составы скоплений, ранний период жизни и внутривидовая изменчивость тихоокеанского клювача (Барсуков, 1964, 2003; Снытко 2001; Malecha et al., 2007; Монахтина, Терентьев, 2011;

Зудина, 2020). Информация о репродуктивной биологии вида касается плодовитости, особенностей развития половых клеток, эмбриогенеза, стадий зрелости семенников и нереста (Любимова, 1965; Лисовенко, 1965, 1970; Снытко, 1970; Shaw et al., 2012).

Данные о половозрелости промысловых видов рыб используют в оценке нерестового запаса, определении возраста и размеров созревания и пополнения промыслового запаса. Степень зрелости гонад обычно оценивают визуально у свежельвловленной и вскрытой рыбы. Для этого используют такие признаки, как размер, форма, цвет, упругость гонад. Такой способ более дешёв и требует меньше времени и усилий, но не всегда точен. Гистологический метод является более дорогостоящим и трудоёмким, но обеспечивает более точную оценку стадий зрелости, а также даёт дополнительную информацию о процессах прохождения спермато- и оогенеза и физиологическом состоянии гонад. Постоянное использование гистологического метода для определения стадий зрелости гонад промысловых рыб в ходе мониторинга экономически невыгодно и затратно по времени, поэтому решением проблемы является создание видоспецифичной визуальной шкалы, подтверждённой с помощью гистологических методов. В связи с этим цель настоящего исследования — интегрировать визуальный и микроскопический подходы для уточнения классификации стадий зрелости гонад и повышения качества мониторинга репродуктивного потенциала тихоокеанских окуней-клювачей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в апреле 2019 г. и марте 2021 г. в Беринговом море на борту рыболовного траулера морозильного (РТМ) П-0697 “Камлайн” (ООО “Росрыбфлот”) во время облова весенних скоплений тихоокеанского окуня-клювача в координатах 56°02'–60°43' с.ш., 162°13'–174°37' в.д.

Гонады фиксировали в жидкости Буэна. Гистологическую обработку проб проводили по стандартным методикам (Микодина и др., 2009). После ксилольно-спиртовой проводки с использованием автоматической станции Microm STP 120 ткани заливали в парафин на установке Microm EC 350-1. Срезы толщиной 4–5 мкм изготавливали на микротоме HM 440E (все приборы производства Thermo Fisher Scientific Inc., США) и последовательно окрашивали гематоксилином по Эрлиху и эозином (Роскин, 1951). Изучение и фотосъёмку препаратов проводили с исполь-

зованием светового микроскопа Olympus BX45 с цифровой фотокамерой Olympus DP25 (Япония). Диаметры половых клеток и их структур измеряли с использованием программы Image J (<https://imagej.net/ij/>).

Для сравнения длины по Смитту (*FL*) впервые и повторно созревающих самок и самцов был использован *U*-критерий Манна–Уитни, позволяющий выявить достоверность различий между небольшими выборками (461 самок и 744 самца).

РЕЗУЛЬТАТЫ

FL тихоокеанских клювачей варьировала от 16.5 до 47.0 см, в среднем составляя 34.4 ± 4.6 см у самок и 34.9 ± 2.3 см — у самцов и не различаясь статистически ($p = 0.784$). Масса окуней составляла 30–1540 г, в среднем 524.2 ± 211.8 г — у самок и 536.6 ± 133.3 г — у самцов. В весенних скоплениях преобладали самцы. Соотношение самок и самцов (в %) в уловах в 2019 г. составило 27:73, в 2021 г. — 46:54.

Внешний вид яичников и семенников разных стадий зрелости приведён на рис. 1 и 2, их гистологические препараты — на рис. 3. Самые мелкие самки имели гонады стадии зрелости II, которые располагались в полости тела каудально. Яичники были вытянутыми, округлой формы, полупрозрачными, мягкими на ощупь, сероватого или желтоватого цвета (рис. 1а). Гистологический анализ показал наличие внутри гонад оогониев и ооцитов периода превителлогенеза. Оогонии размером в среднем 9.7 ± 1.5 (7–13) мкм, с прозрачной цитоплазмой и большим ядром, располагались группами. Диаметры ооцитов ранней, средней и поздней фаз превителлогенеза составили соответственно 26.1 ± 6.1 , 60.1 ± 4.5 и 113.7 ± 11.9 мкм. Они имели базофильно окрашенную цитоплазму и большое круглое ядро (рис. 3а).

Яичники стадии зрелости II–III были крупнее неполовозрелых в два-три раза, непрозрачными и мягкими на ощупь, желтоватого или серого цвета, ооцитов не было видно (рис. 1б). Старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы вакуолизации размером 208.4 ± 19.5 мкм. Также в гонадах присутствовали ооциты всех фаз превителлогенеза (рис. 3б). Яичники III стадии зрелости имели яркий оранжевый или жёлтый оттенок, занимали половину полости тела. Мелкие ооциты были видны невооружённым глазом (рис. 1в). В яичниках наиболее зрелых

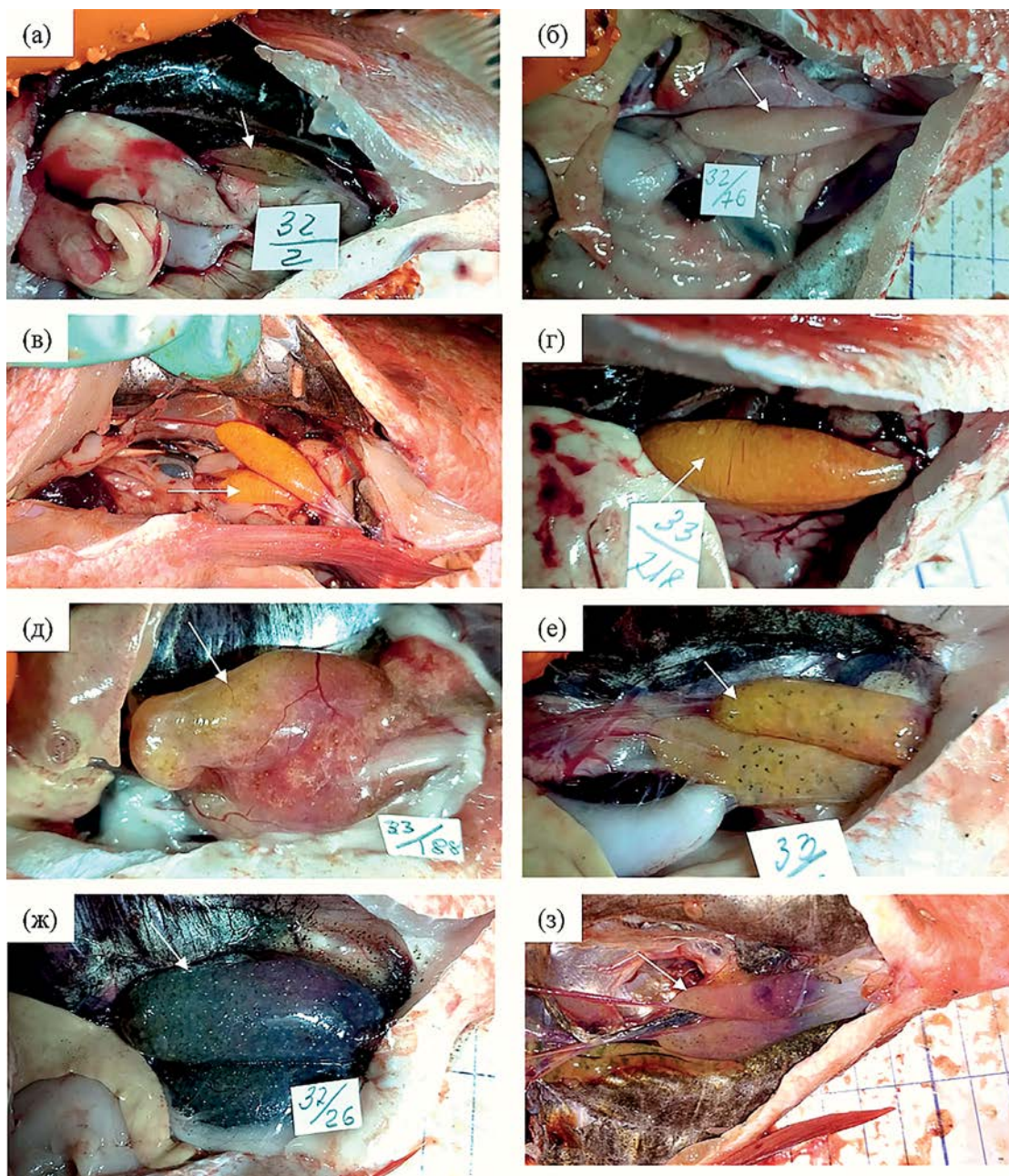


Рис. 1. Яичники тихоокеанского окуня-клювача *Sebastes alutus* разных стадий зрелости: а – II, б – II–III, в – III, г – IV, д – VI, е – VII, ж – VIII, з – IX–III. Здесь и на рис. 2: (→) – гонады.

самок одновременно отмечали три группы ооцитов. Первая состояла из ооцитов периода превителлогенеза, представляя собой резервный фонд половых клеток. Вторая включала в себя ооциты фазы вакуолизации, третья была представлена лидирующей генерацией женских половых клеток – ооцитами наполовину либо полностью заполненными желтком (рис. 3в). Гонады IV стадии зрелости были ярко-жёлтого или оранжевого цвета, через тонкую растянутую

оболочку видны плотно прижатые друг к другу крупные ооциты размером 0.7–0.9 мм (рис. 1г). VI стадия зрелости в гонадах живородящих рыб с внутренним оплодотворением соответствует началу эмбриогенеза. Под оболочкой гонады тихоокеанского клювача располагались развивающиеся оплодотворённые икринки. Из-за этого гонада приобретала желтовато-серый цвет. Желток эмбрионов ярко-жёлтого цвета и был виден под оболочкой яичника (рис. 1д).

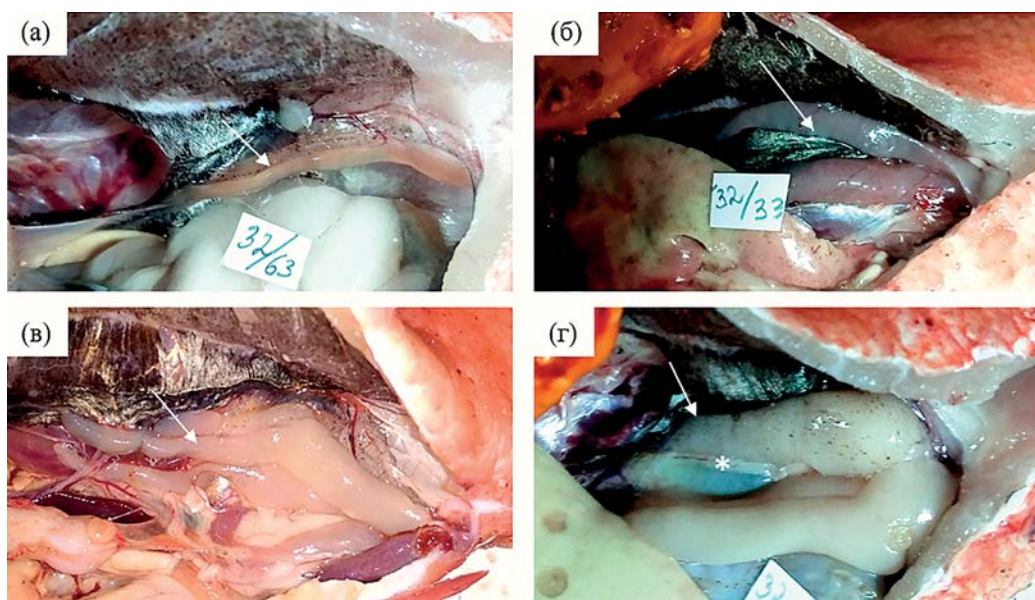


Рис. 2. Семенники тихоокеанского окуня-клювача *Sebastes alutus* разных стадий зрелости: а – II, б – II–III, в – III, г – IV–V; (*) – семяпровод, заполненный сперматозоидами.

Отличительной чертой VII стадии зрелости являлось наличие пигментированных глаз у зародышей, которые были хорошо видны на фоне общего жёлтого цвета яичников (рис. 1е). На VIII стадии зрелости проходило дальнейшее развитие эмбрионов, цвет их глаз приобретал металлический оттенок. Из-за пигментации зародышей вся гонада становилась тёмно-серого цвета (рис. 1ж, 3г). IX–III стадия зрелости являлась результатом вымета личинок, яичники становились мягкими, вялыми и уменьшались в размерах. Кровеносные сосуды были расширены, гонады становились буро-красного цвета. В яйценосных пластинках отмечали единичных невыметанных личинок (рис. 1з). В таких гонадах отмечено большое количество соединительнотканых элементов и кровеносных сосудов, которые составляли строму, поддерживая созревающих зародышей, последние к моменту исследования уже были выметаны. Генеративная часть была представлена превителлогенными ооцитами, а также ооцитами фазы вакуолизации, которые были организованы в группы (рис. 3д).

Семенники незрелых самцов II стадии зрелости были полупрозрачными, вытянутыми вдоль дорсальной части полости тела, тонкие, розовато-сероватого цвета (рис. 2а). В таких гонадах присутствовали только сперматогонии разных порядков диаметром 9.9 ± 1.7 (7.2–13.5) мкм. Медиальные районы были заполнены соединительноткаными элементами, цисты с муж-

скими половыми клетками концентрировались латерально (рис. 3е). Начало созревания семенников отмечено на стадии зрелости II–III. Гонады становились крупнее, твёрдыми на ощупь, непрозрачными, серовато-розового или желтоватого цвета (рис. 2б). Большинство половых клеток в них составляли сперматоциты I и II порядков, размеры которых соответственно 5.9 ± 0.5 (5.4–7.2) и 4.9 ± 0.7 (4.1–6.5) мкм. Также были отмечены сперматиды размером 2.5 ± 0.4 (2.2–3.4) мкм и сперматогонии (рис. 3ж). Семенники стадии зрелости III были толще, длиннее, упругими на ощупь, сероватого или розоватого цвета (рис. 2в). Самой зрелой группой половых клеток были сперматозоиды, но по количеству преобладали сперматоциты II порядка и сперматиды (рис. 3з). Размеры сперматозоидов составили 2.3 ± 0.3 (1.8–2.6) мкм, их головка имела серповидную форму. С увеличением количества зрелых мужских половых клеток семенники становились объёмными и приобретали молочно-розовый цвет. Семяпровод был заполнен сперматозоидами. Самцы с такими гонадами находились между спариваниями, стадия зрелости семенников соответствовала IV–V (рис. 2г).

Большинство исследованных самок (68 и 56% соответственно в 2019 в 2021 гг.) были готовы к вымету личинок; в их гонадах присутствовали созревающие или зрелые зародыши (стадии зрелости гонад VI, VII и VIII); 24% рыб в 2019 и 2021 гг. имели созревающие яичники (стадии

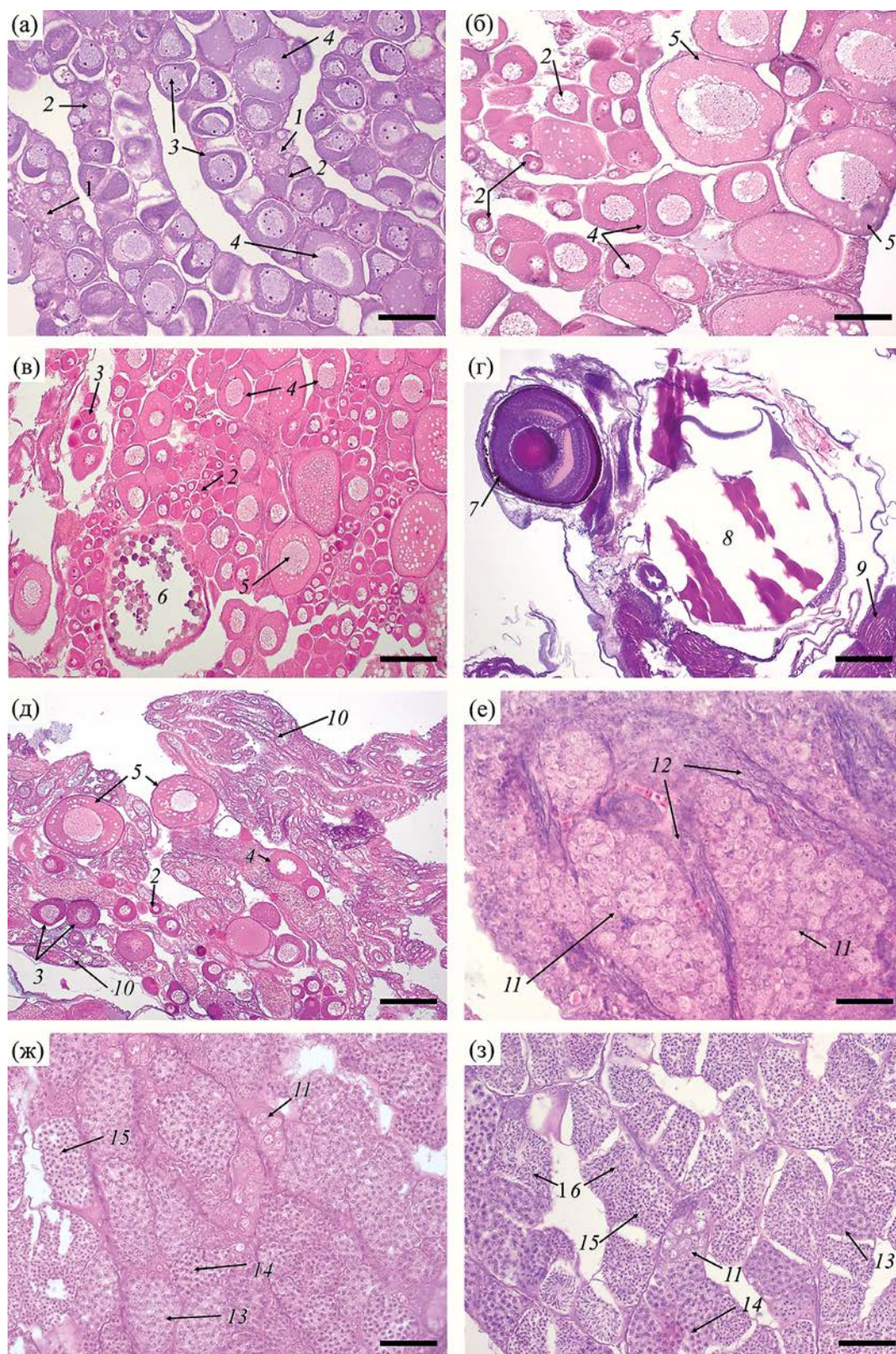


Рис. 3. Яичники (а–д) и семенники (е–з) тихоокеанского окуня-клювача *Sebastes alutus* стадий зрелости II (а, е), II–III (б, ж), III (в, з), VIII (г), IX (д): 1 – оогонии; 2–4: фазы превителлогенеза: 2 – ранняя, 3 – средняя, 4 – поздняя; 5 – фаза вакуолизации, 6 – фаза вителлогенеза, 7 – глаз, 8 – желток, 9 – мускулатура эмбриона, 10 – опустевшие фолликулы, 11 – сперматогонии, 12 – соединительнотканые элементы гонады; 13, 14 – сперматоциты I и II порядка; 15 – сперматиды, 16 – сперматозоиды. Масштаб, мкм: а, б – 100, в–д – 200, е–з – 50.

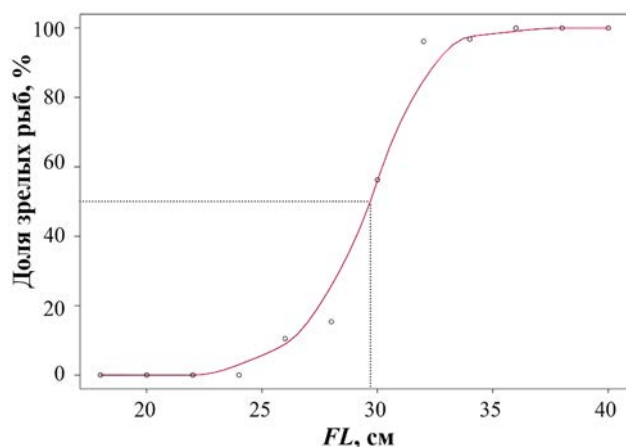


Рис. 4. Оги́ва созревания тихоокеанского окуня-клювача *Sebastes alutus*. Пунктирная линия показывает, при какой длине по Смитту (FL) 50% рыб достигают половой зрелости.

зрелости II–III, III). Такие особи не принимали участие в нересте по причине того, что их гонады не успели созреть (рис. 3б, 3в). Самки с яичниками стадии зрелости II–III и III статистически не различались ($p = 0.153$) по своим размерам, что позволило объединить их в одну группу — созревающие. Внешний вид яичников 8% самок в 2019 г. указывал на то, что такие особи недавно выметали личинок (рис. 1з). Средние значения FL рыб, участвующих в нересте текущего года, составили 34.7 ± 2.2 см, созревающих (стадии зрелости II–III и III) — 32.4 ± 3.2 см и неполовозрелых (стадия зрелости II) — 25.0 ± 2.7 см. Средняя FL самок, участвующих в нересте текущего года, была достоверно выше, чем у созревающих и неполовозрелых ($p \leq 0.001$). Самцов можно было разделить на четыре группы — неполовозрелых FL 33.0 ± 2.6 см, созревающих особей с гонадами стадии зрелости II–III (33.0 ± 1.7 см) и стадии зрелости III (35.0 ± 1.9 см), а также принимавших участие в нересте текущего года FL 37.0 ± 2.1 см. Эти группы статистически различались по размерам особей, за исключением неполовозрелых рыб и начавших созревать (II–III стадия зрелости гонад).

При FL до 24 см все особи были неполовозрелыми, первые рыбы с созревающими гонадами были отмечены при длине 25 см, в размерных классах от 25 см доля половозрелых рыб росла и достигла 50% при FL ~30 см. Все особи были половозрелыми при FL 35 см и более (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности созревания гонад и репродуктивная стратегия тихоокеанского окуня-клювача в целом соответствовали таковым у дру-

гих окуней рода *Sebastes* (Сорокин 1958; Ni, Templeman, 1985; Chang et al., 1995). Тихоокеанский клювач относится к полициклическим видам с внутренним оплодотворением, прерывистым типом оогенеза, детерминированной плодовитостью и синхронным вителлогенезом. В яичниках стадий зрелости VI–VIII присутствуют только синхронно развивающиеся зародыши и превителлогенные ооциты, что указывает на синхронное оплодотворение всех зрелых икринок и единовременный вымет личинок один раз в год. Сходную стратегию имеют *S. dallii*, *S. entomelas*, *S. flavidus* и др. Также у морских окуней рода *Sebastes* отмечают порционный вымет личинок, в этом случае в яичниках кроме развивающихся эмбрионов присутствуют неоплодотворённые зрелые ооциты, что позволяет рыбам нереститься два и более раз в год (Love et al., 1990).

Нагул и нерест тихоокеанского клювача проходят в разных районах в разные сезоны. Нагуливаясь, он накапливает энергию, которую потом использует позже для размножения, прекращая питаться во время нереста (Любимова, 1963). Такая стратегия распределения энергии называется капитальной и отмечена у видов с синхронным вителлогенезом и единовременным или порционным икрометанием (McBride et al., 2015).

Особь, которых мы исследовали в марте–апреле, в основном относились к преднерестовым самкам и созревающим самцам, что согласуется с данными, полученными ранее другими авторами. В Беринговом море тихоокеанский клювач начинает нереститься в мае на глубине 325–400 м в зоне материкового склона с прилегающими к нему глубоководными участками шельфа с круговыми течениями (Промысловые рыбы ..., 2006). В зал. Аляска спаривание происходит с ноября по январь, а вымет личинок — в апреле–июне (Лисовенко, 1964; Любимова, 1965). В прикамчатских водах спаривание также происходит осенью, а вымет личинок — весной, с февраля по июль (Токранов и др., 2005).

Промысловые скопления тихоокеанского клювача включают в себя неполовозрелых рыб с гонадами стадии зрелости II, половозрелых (IV и выше) и созревающих особей (II–III и III), которые не участвуют в нересте этого года. Эти данные согласуются с результатами, полученными Лисовенко (1970), который отмечал, что созревание гонад (в нашей работе стадии зрелости II–III и III) происходит постепенно в течение двух–трёх лет, поэтому не существует резкого перехода от неполовозрелых рыб к половозрелым.

Сопоставляя полученные результаты с размерно-возрастным ключом Зудиной и Овчеренко (2020), можно полагать, что тихоокеанские клювачи остаются неполовозрелыми до возраста 10 лет, 50% особей достигают половой зрелости в возрасте 11–12 лет и в 15 лет все рыбы являются половозрелыми. Необходимо отметить, что по одним данным (Westrheim, 1973) *FL* 25 см соответствует возрасту 5–6 лет, 29 см — 10 годам; по другим (Archibald et al., 1981) — *FL* 30 см особи достигают к 5–6 годам, а *FL* 35 см отмечена у ~10-летних особей. Такая разница в сопоставлении размеров и возраста тихоокеанских клювачей связана с тем, что их средняя длина в возрастных группах варьирует из года в год и зависит от широты, снижаясь в более северных и западных областях обитания (Westrheim, 1973; Malecha et al., 2007). В зал. Аляска 50% рыб достигают половой зрелости в возрасте 6 лет, 100% — в 7–8 лет при значительно меньших размерах в 26–28 см (Любимова, 1965), а в водах около Орегона 50% рыб идут на нерест при *FL* 31 см (Hannah, Parker, 2007).

Огиа созревания тихоокеанского окуня-клювача сходна с таковой для атлантического клювача *S. mentella*, у которого 50% особей также достигают половой зрелости при *FL* 30 см в отличие от золотистого *S. marinus* и розового *S. fasciatus* морских окуней, у которых эта длина составляет соответственно 34 и 26 см (Saborido-Rey, Kjesbu, 2005). Более подробные исследования атлантического клювача показали, что размеры особей при 50 и 100%-ном созревании различаются в пределах 4 см не только между полами, но и в разных районах Северной Атлантики. При этом начало созревания гонад у тихоокеанского и атлантического окуней отмечается при схожих размерах — 25–26 см (Бакай, Мельников, 2008).

Результаты нашего исследования указывают на то, что после нереста яичники тихоокеанского клювача содержат ооциты начальных фаз периода вителлогенеза, поэтому соответствуют стадии зрелости IX–III, а не II, как считали ранее (Любимова, 1965). Сходное изменение стадии зрелости с IX–II на IX–III описано и для атлантического клювача (Филина и др., 2017).

Структура мужских половых желёз тихоокеанского клювача соответствует лобулярному типу с неограниченным распределением сперматогониев в лобулах (Uribe et al., 2014), который также встречается у других представителей отряда Scorpaeniformes (Sábat et al., 2009). Семенные каналцы расположены радиально, что соответствует перкоидному типу семенников. Внутрен-

нее оплодотворение накладывает определённый отпечаток на развитие семенников. Половые железы имеют относительно небольшой размер, по сравнению с таковыми у видов с внешним оплодотворением. Нерест самцов в отличие от самок порционный, он длится ~ 4 мес. (Лисовенко, 1970). Для порционного нереста необходимо постоянно поддерживать определённое количество зрелых сперматозоидов в течение длительного времени. В отличие от других рыб с порционным нерестом, у которых это достигается за счёт того, что семенная жидкость разжижает сперматозоиды только в определённых областях гонады и выводит половые продукты наружу порциями (Жукова, 2018), у тихоокеанского клювача в зрелых готовых к нересту семенниках продолжается активный сперматогенез, что обеспечивает постоянное пополнение расходного фонда мужских половых клеток. В этот период семенники имеют определённую зональность: во внешнем районе (визуально тёмноокрашенный) происходит митоз сперматогониев и мейоз сперматоцитов, центральный район содержит готовую сперму (Лисовенко, 1970; наши данные).

Размеры большинства мужских половых клеток тихоокеанского клювача, которые мы измерили, были выше, чем обобщённые размеры половых клеток представителей рода *Sebastes* из работы Шоу с соавт. (Shaw et al., 2012). Вероятно, процессы спермато- и оогенеза имеют большую степень видоспецифичности, поэтому объединять результаты, полученные от разных видов, без соответствующего описания и сравнения особенностей развития гонад и половых клеток преждевременно.

У исследованного вида так же, как и других морских окуней, I и II стадии зрелости гонад соответствуют неполовозрелым рыбам, II–III и III — созревающим, IV — зрелым, V — овуляции и внутреннему оплодотворению, VI–VIII — интеровариальному эмбриональному развитию потомства, IX — вымету самкой личинок, IX–III у самок и VI–II у самцов — восстановлению и повторному созреванию. У самцов IV–V стадия зрелости определяет семенники между выметами порций спермы. В ходе составления шкалы стадий зрелости гонад тихоокеанского окуня-клювача мы придерживались общепринятой схемы стадий зрелости, предложенной для живородящих видов с внутренним оплодотворением, включающей в себя девять стадий зрелости для женских и шесть стадий для мужских половых желёз (Сорокин, 1958; Алексеев, Алексеева,

1996; Филина и др., 2015). Ранее для тихоокеанского клювача было предложено использование только восьми стадий для яичников (Любимова, 1965) и четырёх для семенников (Лисовенко, 1964). В ходе составления визуальной шкалы использованы как собственные результаты, так и данные Лисовенко (1970), Любимовой (1965) и Шоу с соавт. (Shaw et al., 2012).

ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКОВ ТИХООКЕАНСКОГО ОКУНЯ-КЛЮВАЧА

I. Гонады прозрачные, имеют вид единого тяжа, пол визуально не определить.

II. Яичники мягкие, небольшие, полупрозрачные, имеют округлые края, располагаются дорсокаудально.

II–III. Гонады в два-три раза больше, чем яичники стадии зрелости II, непрозрачные, ооцитов не видно.

III. Яичники яркого оранжевого цвета, мелкие ооциты (менее 0.7 мм) видны невооружённым глазом.

IV. Яичники ярко-жёлтого или оранжевого цвета, видны плотно прижатые друг к другу крупные матовые ооциты размером 0.7–0.9 мм.

IV. Гонады ярко-жёлтого цвета, набухшие, полость заполнена овариальной жидкостью, икринки крупные, прозрачные.

V. Яичник вздутый, мягкий, желтовато-серого цвета. Внутри развивающиеся оплодотворённые икринки имеют хорошо различимый желток ярко-жёлтого цвета.

VI. Яичник жёлтый с хорошо видимыми серыми пигментированными глазами зародышей.

VII. Яичник раздутый, тёмно-серого цвета, зародыши пигментированы полностью.

VIII. Яичники дряблые, имеют вид пустых мешков, подвижные личинки выходят из яичника.

IX–III. Яичник вялый, с кровоподтёками, бурого-красного цвета, непрозрачный.

ШКАЛА ЗРЕЛОСТИ СЕМЕННИКОВ ТИХООКЕАНСКОГО ОКУНЯ-КЛЮВАЧА

I. Длинные тонкие прозрачные непарные тяжи, визуально пол определить нельзя.

II. Семенники мягкие, тонкие, полупрозрачные, розовато-сероватого цвета, вытянуты вдоль дорсальной части полости тела.

II–III. Гонады крупнее, твёрдые на ощупь, непрозрачные, серовато-розового или желтоватого цвета. Плоские по сравнению с семенниками стадии зрелости III.

III. Семенники крупнее, чем на стадии II–III, округло-треугольные в разрезе, упругие на ощупь, сероватого или розоватого цвета.

IV. Семенники большие, молочного цвета, в семяпроводе спермы нет.

IV. Гонады крупные, белого молочного цвета. Сперма вытекает при нажатии на брюшко самца.

IV–V. Гонады объёмные, розоватого молочного цвета, в семяпроводе находится сперма. При надрезе гонада может быть вся матового беловатого оттенка либо разделена на зоны: внешняя – более тёмная и плотная, внутренняя – светлая и мягкая, из неё при нажатии может выделяться сперма.

V. Семенники маленькие, дряблые буроватые, с грязно-белыми пятнами в каудальном отделе. В семяпроводе присутствует остаточная сперма.

VI–VII. Семенники маленькие, дряблые, непрозрачные, от коричневого до серого цвета. В семяпроводе спермы нет.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность экипажу РТМ “Камлайн” и капитану К.Ю. Краеву за неоценимую помощь в выполнении работы, руководству компании ООО “Росрыбфлот” за предоставленную возможность сбора уникального материала. Выражаем признательность руководителю Департамента морских и пресноводных рыб России ВНИРО Н.П. Антонову за помощь в организации экспедиции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 73 с.
- Антонов Н.П., Кловач Н.В., Орлов А.М. и др. 2016. Рыболовство в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2013 г. // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 133–211.
- Бакай Ю.И., Мельников С.П. 2008. Биолого-экологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) на разных глубинах в пелагиали моря Ирмингера // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 73–85.
- Барсуков В.В. 1964. Внутривидовая изменчивость у тихоокеанского морского окуня (*Sebastes alutus* Gilbert) // Тр. ВНИРО. Т. 49. Вып. 2. С. 231–252.
- Барсуков В.В. 2003. Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // Тр. ЗИН РАН. Т. 295. 319 с.
- Жукова К.А. 2018. Особенности сперматогенеза и шкала стадий зрелости семенников минтая *Theragra*

- chalcogramma* (Gadidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 45–52.
<https://doi.org/10.7868/S004287521801006X>
- Зудина С.М. 2020. Массовые виды морских окуней (род *Sebastes*) Камчатки и северных Курильских островов (ранний период жизни, возраст, распределение и промысел): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 23 с.
- Зудина С.М., Овчеренко Р.Т. 2020. Определение возраста и продолжительности жизни массовых видов морских окуней рода *Sebastes* в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов // Вестн. КамчатГТУ. Вып. 52. С. 64–73.
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2020-52-64-73>
- Лисовенко Л.А. 1964. Распределение личинок тихоокеанского морского окуня *Sebastes alutus* Gilbert в заливе Аляска // Тр. ВНИРО. Т. 53. С. 223–231.
- Лисовенко Л.А. 1965. О плодовитости *Sebastes alutus* Gilbert зал. Аляска // Там же. Т. 58. С. 171–178.
- Лисовенко Л.А. 1970. Материалы к изучению сперматогенеза тихоокеанского морского окуня *Sebastes alutus* Gilbert залива Аляска // Там же. Т. 70. С. 246–264.
- Любимова Т.Г. 1963. Основные черты биологии и распределения тихоокеанского морского окуня (*Sebastes alutus* Gilbert) в заливе Аляска // Там же. Т. 48. Вып. 1. С. 293–303.
- Любимова Т.Г. 1965. Основные этапы жизненного цикла морского окуня *Sebastes alutus* Gilbert в зал. Аляска // Там же. Т. 58. Вып. 4. С. 95–120.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Монахтина С.М., Терентьев Д.А. 2011. Промысел и размерно-возрастной состав уловов морских окуней (Sebastidae) в водах Восточной Камчатки в 2000–2008 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 20. С. 58–62.
- Промысловые рыбы России. 2006. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО, 656 с.
- Роскин Г.И. 1951. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 447 с.
- Снытко В.А. 1970. Размножение тихоокеанского окуня Ванкуверо-Орегонского района // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 4. Владивосток: Изд-во ТИНРО. Вып. 4. С. 92–101.
- Снытко В.А. 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 468 с.
- Сорокин В.П. 1958. О биологии размножения морских окуней *Sebastes marinus* и *Sebastes mentella* Travin в Баренцевом и Норвежском морях // Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР. Вып. 8. С. 158–170.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 52 с.
- Филина Е.А., Попов В.И., Бакай Ю.И. и др. 2015. Методическое руководство по определению стадий зрелости гонад североатлантических морских окуней рода *Sebastes* (Scorpaenidae). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 29 с.
- Филина Е.А., Рольский А.Ю., Бакай Ю.И. и др. 2017. Особенности репродуктивного цикла самок окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 89–95.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216060047>
- Archibald C.P., Shaw W., Leaman B.M. 1981. Growth and mortality estimates of rockfish (Scorpaenidae) from British Columbia coastal waters, 1977–1979 // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 1048. 57 p.
- Chang Y.J., Lim H.K., Byun S.G. 1995. Gonadal maturation and reproductive cycle in oblong rockfish, *Sebastes oblongus* // J. Aquacult. V. 8. № 1. P. 31–46.
- Hannah R.W., Parker S.J. 2007. Age-modulated variation in reproductive development of female Pacific Ocean perch (*Sebastes alutus*) in waters off Oregon // Biology, assessment, and management of North Pacific rockfishes. Fairbanks: Alaska Sea Grant Coll. Program, Univ. Alaska. P. 1–20.
<https://doi.org/10.4027/bamnpr.2007.01>
- Love M.S., Morris P., McCrae M., Collins R. 1990. Life history aspects of 19 rockfish species (Scorpaenidae: Sebastes) from the Southern California Bight // NOAA Tech. Rep. NMFS. № 87. 38 p.
- Malecha P.W., Hanselman D.H., Heifetz J. 2007. Growth and mortality of rockfishes (Scorpaenidae) from Alaska Waters // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-172. 61 p.
- McBride R.S., Somarakis S., Fitzhugh G.R. et al. 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies // Fish Fish. V. 16. № 1. P. 23–57.
<https://doi.org/10.1111/faf.12043>
- Ni I.H., Templeman W. 1985. Reproductive cycles of redfishes (*Sebastes*) in southern Newfoundland waters // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 6. № 1. P. 57–63.
- Sàbat M., Lo Nostro F., Casadevall M., Muñoz M. 2009. A light and electron microscopic study on the organization of the testis and the semicystic spermatogenesis of the genus *Scorpaena* (Teleostei, Scorpaenidae) // J. Morphol. V. 270. № 6. P. 662–672.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10707>
- Saborido-Rey F., Kjesbu O.S. 2005. Growth and maturation dynamics, 26 p. (<http://hdl.handle.net/10261/47150>. Version 04/2023).
- Shaw F.R., Morado J.F., Lowe V.C., McDermott S.F. 2012. An atlas of reproductive development in rockfishes, genus *Sebastes* // NOAA Professional Pap. NMFS. № 14. 77 p.
- Westrheim S.J. 1973. Age determination and growth of Pacific Ocean perch (*Sebastes alutus*) in the northeast Pacific Ocean // J. Fish. Res. Board Can. V. 30. № 2. P. 235–247.
<https://doi.org/10.1139/f73-041>
- Uribe M.C., Grier H.J., Mejía-Roa V. 2014. Comparative testicular structure and spermatogenesis in bony fishes // Spermatogenesis. V. 4. № 3. Article e983400.
<https://doi.org/10.4161/21565562.2014.983400>

УДК 597.556.331.5.591.185.31.591.53

ВКУСОВАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ИЗОМЕРОВ АМИНОКИСЛОТ ДЛЯ ЦИХЛИДОВЫХ РЫБ (CICHLIDAE)

© 2024 г. А. Д. Левина¹, А. О. Касумян^{1,*}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 26.01.2023 г.

После доработки 16.05.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

Представлены результаты сравнения вкусовой привлекательности *L*-α- и *D*-α-изомеров аланина, аспарагиновой и глутаминовой кислот, триптофана, а также *L*-α- и *L*-β-изомеров аланина для мозамбикской *Oreochromis mossambicus* и нильской *O. niloticus* тилапии, золотого меланохрома *Melanochromis auratus*, апельсинового неолампрологуса *Neolamprologus leleupi* и цихлазомы Хартвега *Vieja hartwegi*. Потребление агар-агаровых гранул с *L*-α- и *D*-α-изомерами аспарагиновой и глутаминовой кислот и триптофана различается у мозамбикской тилапии и цихлазомы Хартвега, аланина и триптофана — у золотого меланохрома, аспарагиновой кислоты и триптофана — у апельсинового неолампрологуса, аспарагиновой кислоты — у нильской тилапии. Вкусовая привлекательность *L*-α- и *L*-β-изомеров аланина достоверно разная у мозамбикской тилапии, апельсинового неолампрологуса и цихлазомы Хартвега. Пищевое поведение, проявляемое цихлидами в ходе оросенсорного тестирования гранул, сходное и мало зависит от вкусовой привлекательности гранул. Все цихлиды совершают небольшое число отверганий и повторных схватываний гранул, большинство цихлид удерживают гранулы в ротовой полости многократно дольше по времени в опытах, завершающихся потреблением. Разные вкусовые свойства оптических и структурных изомеров аминокислот для исследованных цихлид указывают на видовую специфичность вкусовых предпочтений у рыб и свидетельствуют о том, что эти вещества являются важными химическими регуляторами трофических отношений в водных сообществах.

Ключевые слова: хеморецепция, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения, аминокислоты, изомеры, пищевое поведение, цихлидовые рыбы, нильская тилапия, мозамбикская тилапия.

DOI: 10.31857/S0042875224010095, EDN: HMRYNU

Аминокислоты — одни из наиболее распространённых природных веществ. Они присутствуют во всех организмах, формируют белковые молекулы, регулируют многие физиологические функции, создают запаховые и вкусовые образы животных и растений (Olsén 1993; Aragão et al., 2004; Wu et al., 2013; Falco et al., 2020; Wu, 2021; Li et al., 2021a). В силу этих и ряда других особенностей аминокислоты широко используют в качестве адекватных раздражителей при изучении функциональных характеристик хемосенсорных систем рыб — обонятельной, вкусовой и общего химического чувства (Silver, Finger, 1984; Hara, 2007; Velez et al., 2007; Meredith, Kajiura, 2010; Yamamoto et al., 2013; Касумян, 2016). В большинстве исследований применяют *L*-α-изомеры аминокислот и значительно реже — аминокислоты с *D*-α-конфигурацией молекулы или β, а также иным положением аминогруппы. Вместе

с тем многие *D*-α-изомеры и другие производные аминокислот также могут быть адекватными хемосенсорными стимулами, поскольку они встречаются в живых организмах, в том числе в объектах питания рыб (Corrigan, 1969; Felbeck, Wiley, 1987; Preston, 1987; Bruckner, Hausch, 1990; Li et al., 2021b). В хемосенсорных органах рыб найдены рецепторы, специфичные к взаимодействию с определёнными стереоизомерами аминокислот (Wegert, Caprio, 1991; Hara, 2007), причём *D*-α-изомеры некоторых аминокислот могут быть более эффективными раздражителями, чем соответствующие *L*-α-изомеры (Michell, Caprio, 1991). В составе ветвей вкусовых нервов, подходящих к вкусовым почкам, обнаружены нервные волокна, специфичные к *D*-α-изомерам (Michel, Caprio, 1991; Kohbara et al., 1992).

Наличие *L*-α- и *D*-α-изомеров и большого числа других производных, доступных в виде

коммерческих препаратов, делает аминокислоты удобными для изучения хемосенсорных способностей рыб различать близкие по структуре вещества. Такие исследования осуществляют преимущественно методами электрофизиологии (Marui et al., 1983a, 1983b; Nara et al., 1993; Kohbara et al., 2002). Значительно реже исследования проводят с использованием поведенческих тестов, позволяющих сравнить вещества не только по интенсивности, но и по характеру вызываемых ими обонятельных или вкусовых ответов рыб (Sola, Tongiorgi, 1998; Kasumyan, Mouromtsev, 2020). Среди работ, выполненных поведенческими методами, крайне редки исследования, в специальные задачи которых входит сравнение вкусовых ответов рыб разных видов на сходные по структуре вещества. В связи с высокой видовой специфичностью вкусовых спектров особый интерес представляет сравнение вкусовых ответов на сходные вещества у близкородственных видов рыб (Kasumyan, Levina, 2023). Результаты таких исследований позволяют выяснить, ограничивается ли видовая специфичность вкусовых спектров лишь базовыми веществами или распространяется на изомеры, т. е. на вещества, одинаковые по атомному составу и молекулярной массе. Цель настоящего исследования — сравнить на примере цихлидовых рыб (Cichlidae) вкусовую привлекательность структурных (L - α , L - β) и оптических (L - α , D - α) изомеров аминокислот, различающихся соответственно по строению молекулы или по расположению атомов в пространстве, а также сравнить пищевое поведение, проявляемое рыбами при оросенсорном тестировании объектов, содержащих изомеры аминокислот.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты выполнены на молоди мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* (15 экз. абсолютной длиной 3.5–4.5 см), половозрелых особях нильской тиляпии *O. niloticus* (12 экз. 12.0–15.0 см) и цихлазомы Хартвега *Vieja hartwegi* (15 экз. 7.0–9.0 см), на близких к половой зрелости особях апельсинового неолампрологуса *Neolamprologus leleupi* (15 экз. 5.5–6.5 см) и золотого меланохрома *Melanochromis auratus* (15 экз. 6.0–7.0 см). Нильская и мозамбикская тиляпии предоставлены ООО Craft Tau Ltd. (Москва), остальные рыбы приобретены в аквариумной компании “Аква Лого” (Москва). После доставки в лабораторию рыб до начала опытов содер-

жали в общих аквариумах (150–200 л) не менее двух недель при температуре воды 24°C и ежедневном кормлении живыми или свежемороженными личинками Chironomidae.

Для опытов рыб размещали поодиночке в прямоугольные аквариумы (10 л) с непрозрачными, кроме передней, стенками, что предотвращало возможность зрительных контактов между соседними рыбами. Воду в каждом аквариуме аэрировали микрокомпрессорами АЗН-4 (“Киевское научно-производственное объединение реле и автоматики”, СССР), температуру воды (~ 24°C) поддерживали регулируемые термонагревателями AquaEl Easy Heater 25 W (AquaEl, Польша). Искусственное освещение аквариумов отсутствовало. Рыб кормили живыми личинками хирономид один раз в сутки (~ 18:00) после завершения опытов, излишки корма удаляли через 15 мин после его внесения в аквариум.

До начала опытов в течение 2–3 сут рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем подаваемые поштучно гранулы, вырезанные из агар-агарового 2%-ного геля Reanal, а также содержащие водный экстракт личинок хирономид (175 г/л) и 5 мкМ красителя Ponceau 4R (Chroma-Gesellschaft Schmidt GmbH, Германия). Обучение завершали после того, как все рыбы подплывали и быстрым броском схватывали поданную гранулу в течение первых 2–3 с после падения её в воду. Игнорирование обученными рыбами поданной в аквариум гранулы происходило крайне редко.

В опытах рыбам поштучно подавали гранулы, содержащие вместе с красителем одно из девяти веществ: L - α - или D - α -аспарагиновую кислоту (0.01 М), L - α - или D - α -глутаминовую кислоту (0.01 М), L - α - или D - α -триптофан (0.01 М), либо L - α -, D - α - или L - β -аланин (0.1 М) (Sigma, США; Fluka, Швейцария). Подачу гранул с веществами чередовали с подачей контрольных гранул, а также с подачей гранул с экстрактом личинок хирономид для оценки пищевой мотивации опытных рыб. Вещества или экстракт личинок хирономид вместе с красителем вносили в горячий раствор агар-агара (60–70°C). Контрольные гранулы содержали только краситель. Агар-агаровый гель с экстрактом хранили при 5°C не более 3 сут, остальные — до двух недель при тех же условиях. Гранулы вырезали из геля тонкостенной трубкой из нержавеющей стали непосредственно перед внесением их в аквариум. Все гранулы имели длину 4 мм, диаметр гранул соответствовал раз-

мерам ротового отверстия рыб: 2.00 мм в опытах с нильской тилапией и цихлазмой Хартвега, 1.35 мм — в опытах с золотым меланохромом и апельсиновым неолампрологусом, 0.95 мм — в опытах с мозамбикской тилапией.

В каждом опыте регистрировали число схватываний рыбой внесённой в аквариум гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, а также потребление гранулы — была ли она проглочена или отвергнута рыбой к концу опыта. Об отказе от потребления судили по прекращению повторных схватываний гранулы и потери рыбой интереса к ней. Каждый опыт продолжался ~ 1–2 мин. Если рыба не схватывала поданную гранулу или потребление гранулы невозможно было определить из-за её измельчения рыбой на мелкие фрагменты, опыт не учитывали. Несъеденную гранулу или её фрагменты удаляли из аквариума сразу после окончания опыта. Гранулы с разными веществами подавали рыбам в случайной последовательности, с каждой рыбой выполняли равное число опытов с каждым типом гранул. Интервал между опытами был не менее 10–15 мин. В течение дня каждая из рыб получала не более 30–35 гранул. Детальная процедура приготовления гранул и проведения опытов изложена ранее (Levina et al., 2021).

Опыты на разных видах рыб выполнены последовательными сессиями. Общее число выполненных опытов — 4956, из них на нильской тилпии — 1394, мозамбикской тилпии — 885, золотом меланохроме — 943, апельсиновом неолампрологусе — 840, цихлазме Хартвега — 894. Для статистического анализа результатов использовали критерий χ^2 (сравнение потребления гранул), *U*-критерий Манна–Уитни (сравнение по числу схватываний и продолжительности удержаний гранул). 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

Фоновое поведение рыб

Нильская и мозамбикская тилпии спокойно перемещаются по всему аквариуму, поданную гранулу схватывают коротким и быстрым броском в течение нескольких секунд после падения её в воду. Золотой меланохром предпочитает

большую часть времени проводить неподвижно у задней стенки аквариума за обогревателем, неолампрологус также малоподвижен, чаще располагается у дна вблизи обогревателя. Меланохром и неолампрологус схватывают гранулу быстрым прицельным броском и обычно вновь возвращаются в исходную точку. Цихлазема Хартвега постоянно перемещается по аквариуму, может выпрыгивать из воды, поданную гранулу схватывает практически мгновенно.

Отвергания и повторные схватывания гранулы рыбы всех видов совершают редко, наименее характерны они для цихлазмы Хартвега, нильской тилпии и апельсинового неолампрологуса. Контрольные гранулы наиболее охотно потребляют нильская тилпия и цихлазема Хартвега, хуже — золотой меланохром и мозамбикская тилпия, наименее охотно — апельсиновый неолампрологус. Потребление гранул с экстрактом личинок хирономид, используемых для поддержания у рыб выработанного навыка схватывать гранулы и для контроля пищевой мотивации, высокое у всех видов — 77–94%.

Реакция на гранулы с веществами

Нильская тилпия. Потребление и другие параметры ответа рыб на гранулы с изомерами и на контрольные гранулы статистически не различаются, за исключением вкусовых ответов на *D*- α -аспарагиновую кислоту, вызывающую небольшое, но значимое снижение потребления и продолжительности удержания гранулы — в 1.2 раза. При сравнении *L*- α - и *D*- α -изомеров значимое различие обнаружено только для аспарагиновой кислоты — гранулы с *L*- α -изомером рыбы потребляют в 1.5 раза лучше ($p < 0.01$) (табл. 1, рис. 1).

Мозамбикская тилпия. *D*- α -изомеры триптофана, аспарагиновой и глутаминовой кислот значимо снижают потребление гранул, по сравнению с контролем, все остальные вещества влияние на потребление гранул не оказывают. Гранулы с *D*- α -глутаминовой кислотой рыбы удерживают более короткое время, чем контрольные (в 1.7–1.8 раза). Гранулы с *D*- α -изомерами всех аминокислот рыбы потребляют достоверно хуже, чем гранулы с *L*- α -изомерами. Удержание в ротовой полости гранул с *D*- α -аспарагиновой и *D*- α -глутаминовой кислотами занимает значимо менее продолжительное время, чем удержание гранул с *L*- α -изомерами. Гранулы с *L*- β -аланином достоверно менее при-

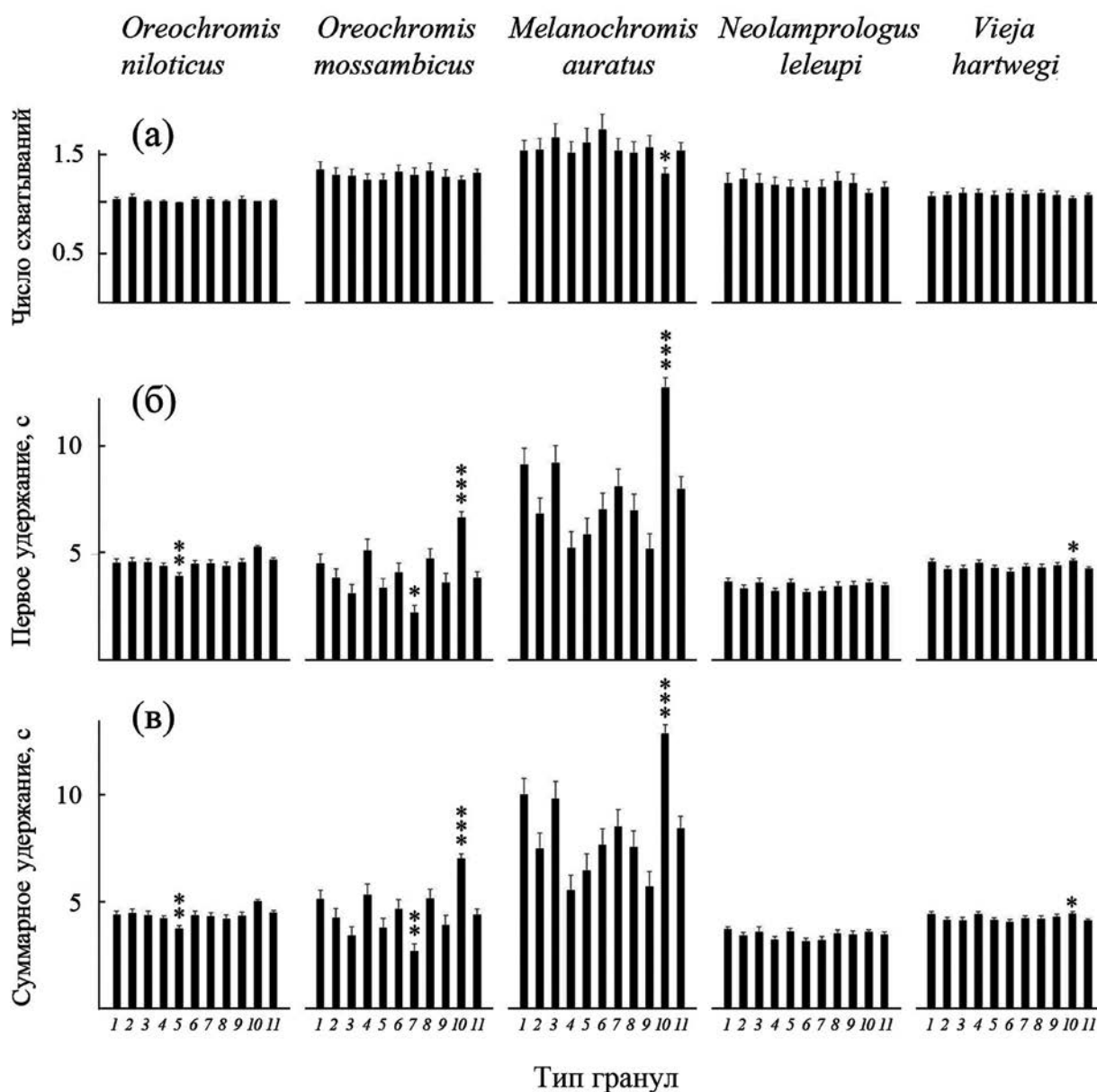


Рис. 1. Параметры вкусового ответа на гранулы с изомерами аминокислот и экстрактом Chironomidae у нильской *Oreochromis niloticus* и мозамбикской *O. mossambicus* тилапий, золотого меланохрома *Melanochromis auratus*, апельсинового неолампрологуса *Neolamprologus leleupi* и цихлазомы Хартвега *Vieja hartwegi*: а – число схватываний гранулы; б, в – продолжительность удержания гранулы после первого схватывания (б) и в течение всего опыта (в). Тип гранулы: 1–3 (0.1 М): 1 – *L*- α -аланин, 2 – *D*- α -аланин, 3 – *L*- β -аланин; 4–9 (0.01 М): 4 – *L*- α -аспарагиновая кислота, 5 – *D*- α -аспарагиновая кислота, 6 – *L*- α -глутаминовая кислота, 7 – *D*- α -глутаминовая кислота, 8 – *L*- α -триптофан, 9 – *D*- α -триптофан; 10 – экстракт Chironomidae (175 г/л), 11 – контроль; 11 – ошибка средней; отличия потребления гранул с веществами от контроля достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

влекательны, рыбы их удерживают в ротовой полости менее продолжительное время, чем гранулы с *L*- α -аланином (табл. 1, рис. 1).

Золотой меланохром. Присутствие *L*- α -аланина и *L*- β -аланина в составе гранул вызывает невысокое, но значимое повышение их потре-

бления, *D*- α -триптофан снижает потребление гранул (в два раза). Гранулы с остальными веществами рыбы потребляют столь же охотно, что и контрольные. Потребление гранул с *D*- α -изомерами аланина и триптофана значительно ниже, чем гранул с *L*- α -изомерами этих аминокислот. Удержание гранул с *D*- α -изомером аланина ме-

Таблица 1. Потребление гранул ($M \pm m$) с изомерами аминокислот нильской *Oreochromis niloticus* и мозамбикской *O. mossambicus* тилapiaми, золотым меланохромом *Melanochromis auratus*, апельсиновым неолампрологом *Neolamprologus leleupi* и цихлазомой Хартвега *Vieja hartwegi*

Изомер	Концентрация, М	<i>Oreochromis niloticus</i>		<i>Oreochromis mossambicus</i>		<i>Melanochromis auratus</i>		<i>Neolamprologus leleupi</i>		<i>Vieja hartwegi</i>	
		<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>	<i>C</i>	<i>n</i>
<i>L</i> -α-аспарагиновая кислота	0.01	75.0 ± 5.1	72	47.1 ± 6.1	68	27.1 ± 5.4*	70	10.8 ± 3.9**	65	68.1 ± 5.7	69
<i>D</i> -α-аспарагиновая кислота	0.01	50.7 ± 5.9	73	21.7 ± 5.0*	69	31.4 ± 5.6	70	25.0 ± 5.3	68	79.4 ± 4.9**	68
<i>L</i> -α-глутаминовая кислота	0.01	68.9 ± 5.4	74	49.3 ± 6.1	69	41.9 ± 5.8	74	19.1 ± 5.0	63	68.6 ± 6.0	70
<i>D</i> -α-глутаминовая кислота	0.01	67.6 ± 5.5	74	19.4 ± 4.9***	67	52.0 ± 5.9	75	12.3 ± 4.1**	65	86.4 ± 4.3***	66
<i>L</i> -α-триптофан	0.01	62.1 ± 5.7	74	51.4 ± 6.2	70	42.9 ± 6.1	70	16.4 ± 4.6*	67	66.7 ± 5.7	69
<i>D</i> -α-триптофан	0.01	62.7 ± 5.6	75	23.2 ± 5.2*	69	21.4 ± 5.0**	70	31.8 ± 5.9	63	77.9 ± 5.1**	68
<i>L</i> -α-аланин	0.10	63.5 ± 5.6	74	58.0 ± 6.0	69	68.0 ± 5.5**	75	27.4 ± 5.7	62	66.7 ± 5.7	69
<i>D</i> -α-аланин	0.10	59.5 ± 5.7	74	40.3 ± 6.1	67	64.9 ± 5.6*	74	31.2 ± 6.0	61	64.7 ± 5.8	69
<i>L</i> -β-аланин	0.10	58.9 ± 5.8	73	31.8 ± 5.8	66	46.7 ± 5.8	75	12.5 ± 3.5**	64	42.0 ± 6.0*	69
Экстракт Chironomidae	175.00	93.6 ± 1.3***	374	84.7 ± 3.2***	131	86.2 ± 2.9***	145	77.3 ± 3.7***	128	77.1 ± 3.6*	140
Контроль		63.0 ± 2.6	357	41.4 ± 4.2	140	46.9 ± 4.2	145	34.6 ± 4.1	134	58.4 ± 4.2	137

Примечание. *C* – потребление гранул, %; *n* – число опытов, $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта Chironomidae приведена в г/л; отличия от контроля достоверны при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

нее длительное, чем гранул с *L*-α-аланином (в 1.3 раза) (табл. 1, рис. 1).

Апельсиновый неолампрологус. Гранулы с *D*-α-глутаминовой кислотой, с *L*-α-аспарагиновой кислотой, *L*-α-триптофаном и с *L*-β-аланином рыбы потребляют хуже, чем контрольные гранулы, но другие параметры ответа сходны с ответами на контрольные гранулы. Потребление гранул с *L*-α-изомерами аспарагиновой кислоты и триптофана хуже, чем гранул с *D*-α-изомерами этих аминокислот, потребление гранул с *L*-β-аланином хуже, чем гранул *L*-α-аланином (табл. 1, рис. 1).

Цихлазома Хартвега. *D*-α-изомеры глутаминовой и аспарагиновой кислот и триптофана повышают, а *L*-β-аланин снижает потребление гранул, по сравнению с контролем. Потребление гранул с *L*-α-глутаминовой кис-

лотой хуже, чем с её *D*-α-изомером, а гранул с *L*-β-аланином – хуже, чем с *L*-α-аланином. Другие параметры ответа на гранулы с веществами сходны с ответами на контрольные гранулы (табл. 1, рис. 1).

Оросенсорное тестирование при заглатывании и отвергании гранул

Оросенсорное тестирование гранул различается в опытах, завершающихся проглатыванием гранулы (ПГ-опыты), и в опытах, в которых гранула в итоге отвергается (ОГ-опыты). Различие между этими двумя возможными вариантами опытов по числу схватываний гранулы не больше, чем в 1.2–1.4 раза. У цихлазомы Хартвега достоверные различия найдены для шести типов гранул, у мозамбикской тилпии и золотого меланохрома соответственно у одного и двух ти-

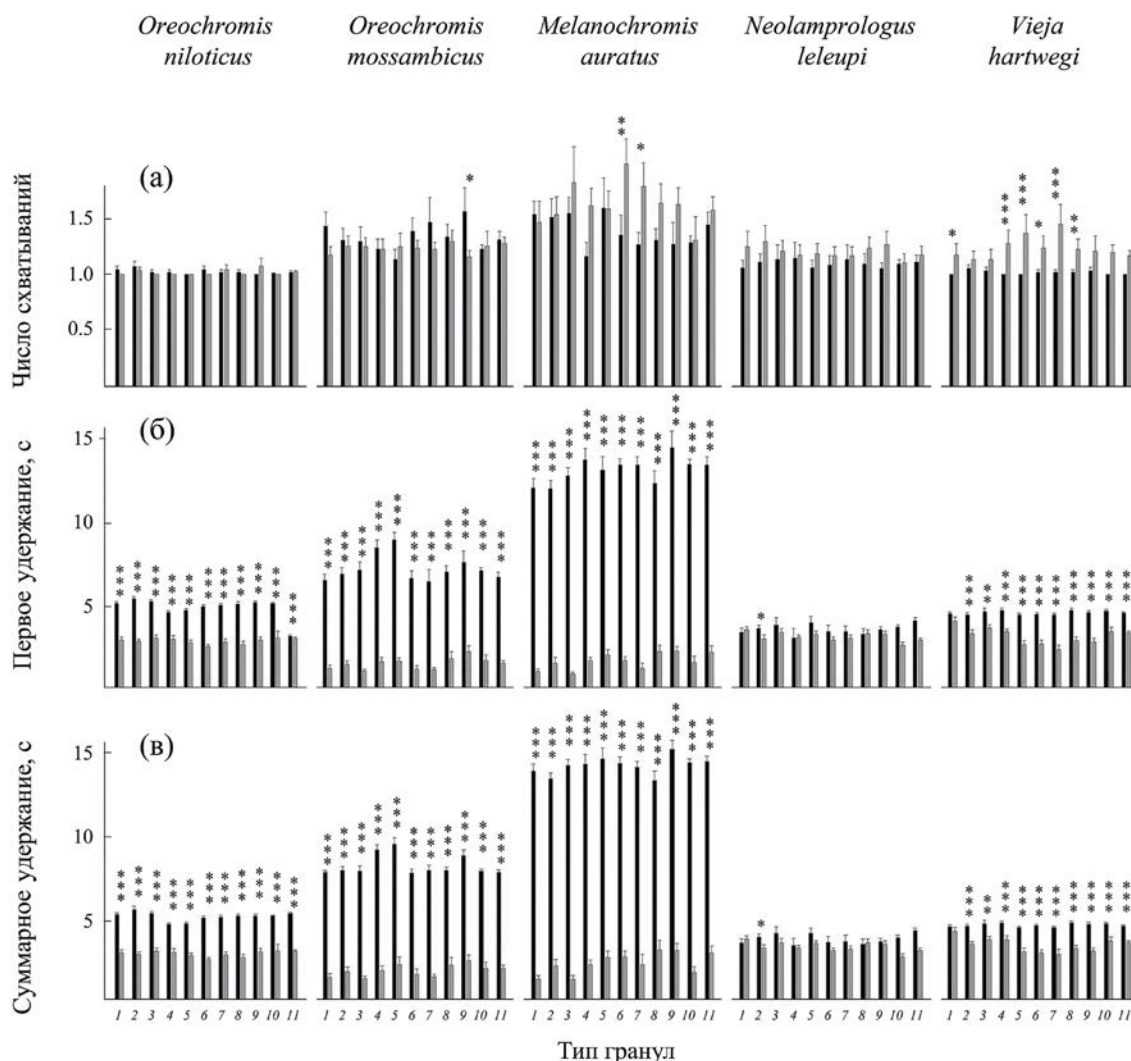


Рис. 2. Параметры вкусового ответа в опытах, завершившихся потреблением (■) и отвержением (▒) гранул с изомерами аминокислот и экстрактом Chironomidae у нильской *Oreochromis niloticus* и мозамбикской *O. mossambicus* тилапий, золотого меланохрома *Melanochromis auratus*, апельсинового неолампрологуса *Neolamprologus leleupi* и цихлазомы Хартвега *Vieja hartwegi*: а – число схватываний гранулы; б, в – продолжительность удержания гранулы после первого схватывания (б) и в течение всего опыта (в); различия в парах опытов достоверны при p : * < 0.05 , ** < 0.01 , *** < 0.001 . Ост. обозначения см. на рис. 1.

пов гранул, у нильской тилапии и апельсинового неолампрологуса такие различия отсутствуют (рис. 2а).

Различия между ПГ- и ОГ-опытами выражены сильнее при сравнении продолжительности удержания рыбами гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта. У тилапий нильской, мозамбикской и золотого меланохрома высокодостоверные различия ($p < 0.001$) выявлены для всех типов гранул, у цихлазомы Хартвега – для 10 типов гранул из 11. У мозамбикской тилапии и золотого меланохрома эти различия достигают соответственно 4–7 и 6–16 раз,

у нильской тилапии и цихлазомы Хартвега – до двух раз (рис. 2б, 2в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Выполненное исследование показывает, что оптические (L - α -, D - α -) и структурные (α -, β -) изомеры аминокислот обладают разными вкусовыми качествами для цихлидовых рыб. Вкусовая привлекательность L - α - и D - α -энантиомеров у трёх из четырёх протестированных аминокислот достоверно различается для мозамбикской тилапии и цихлазомы Хартвега (у обоих видов – аспарагиновая и глутаминовая кислоты, триптофан),

Таблица 2. Соотношение вкусовой привлекательности изомеров аминокислот для рыб разных видов

Изомер	<i>Oreochromis niloticus</i>	<i>Oreochromis mossambicus</i>	<i>Melanochromis auratus</i>	<i>Neolamprologus leleupi</i>	<i>Vieja hartwegi</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	<i>Trichopodus trichopterus</i>
<i>L</i> - α -Ala : <i>D</i> - α -Ala	=	=	>	=	=	>	>
<i>L</i> - α -Asp : <i>D</i> - α -Asp	>	>	=	<	<		
<i>L</i> - α -Glu : <i>D</i> - α -Glu	=	>	=	=	<	=	
<i>L</i> - α -Trp : <i>D</i> - α -Trp	=	>	>	<	<		
<i>L</i> - α -Ala : <i>L</i> - β -Ala	=	>	=	>	>	>	>

Примечание. Ala – аланин, Asp – аспарагиновая кислота, Glu – глутаминовая кислота, Trp – триптофан; “>”, “<” – соответственно более высокая и более низкая вкусовая привлекательность *L*- α -изомера или *L*- α -Ala; “=” – отсутствие различий между вкусовой привлекательностью *L*- α - и *D*- α -изомеров или между *L*- α -Ala и *L*- β -Ala. Для трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* использованы сведения соответственно по: Касумян, Михайлова, 2017; Kasumyan, Mouromtsev, 2020.

у двух аминокислот – для золотого меланохрома (аланин, триптофан) и апельсинового неолампрологуса (аспарагиновая кислота, триптофан) и у одной аминокислоты – для нильской тилляпии (аспарагиновая кислота). Энантиомеры аспарагиновой кислоты и триптофана имеют разную вкусовую привлекательность для четырёх видов цихлидовых рыб из пяти – соответственно для нильской и мозамбикской тилляпий, апельсинового неолампрологуса и цихлазомы Хартвега; и для мозамбикской тилляпии, золотого меланохрома, апельсинового неолампрологуса и цихлазомы Хартвега. Между *L*- α - и *D*- α -глутаминовыми кислотами такие различия выявлены только у мозамбикской тилляпии и цихлазомы Хартвега, между *L*- α - и *D*- α -изомерами аланина – только у золотого меланохрома. Вкусовая привлекательность *L*- α - и *L*- β -форм аминокислот достоверно разная для трёх видов цихлидовых рыб – мозамбикской тилляпии, апельсинового неолампрологуса и цихлазомы Хартвега (табл. 2, рис. 3). Полученные результаты показывают, что вещества, одинаковые по атомному составу и молекулярной массе, но различающиеся по строению (структурная изомерия) или по расположению атомов в пространстве (оптическая изомерия), имеют для цихлидовых рыб разные вкусовые свойства. Способность различать вкус изомеров аминокислот ранее была продемонстрирована на примере отдельных аминокислот лишь для некоторых видов рыб – трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Касумян, Михайлова, 2017; Kasumyan, Mouromtsev, 2020).

Потребление цихлидовыми рыбами гранул достоверно лучше для *L*- α -изомеров в шести случаях, для *D*- α -изомеров – в пяти случаях, в остальных девяти случаях различия отсутствуют (табл. 2). Сходное соотношение потребления гранул с изомерами аминокислот получено для трёхиглой колюшки и мраморного гурами (Касумян, Михайлова, 2017; Kasumyan, Mouromtsev, 2020).

В электрофизиологических экспериментах амплитуда ответов обычно выше на *L*- α -, чем на *D*- α -изомеры, – у канального сома *Ictalurus punctatus* (аланин, треонин, аргинин, серин), японского угря *Anguilla japonica* (аланин, аргинин, серин), амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (аланин, пролин), радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (аланин, аргинин), карпа *Cyprinus carpio* (аланин, цистеин, серин), ариопсиса-кошки *Ariopsis felis* (аланин, гистидин, аргинин, пролин), мраморного морского окунька *Sebastiscus marmoratus* (аланин, пролин, валин), японского угрехвостого сома *Plotosus japonicus* (аланин, пролин) (Caprio, 1975; Yoshii et al., 1979; Kiyohara et al., 1981; Marui et al., 1983a, 1983b; Michel et al., 1993; Kohbara et al., 2002; Caprio et al., 2015). Однако встречаются и обратные примеры, когда амплитуда ответов на изомеры *D*- α выше, чем на *L*- α , например у ариопсиса-кошки (метионин) и мраморного морского окунька (триптофан) (Michel et al., 1993; Kohbara et al., 2002).

Таким образом, результаты поведенческого и электрофизиологического тестирования хорошо согласуются между собой и свидетель-

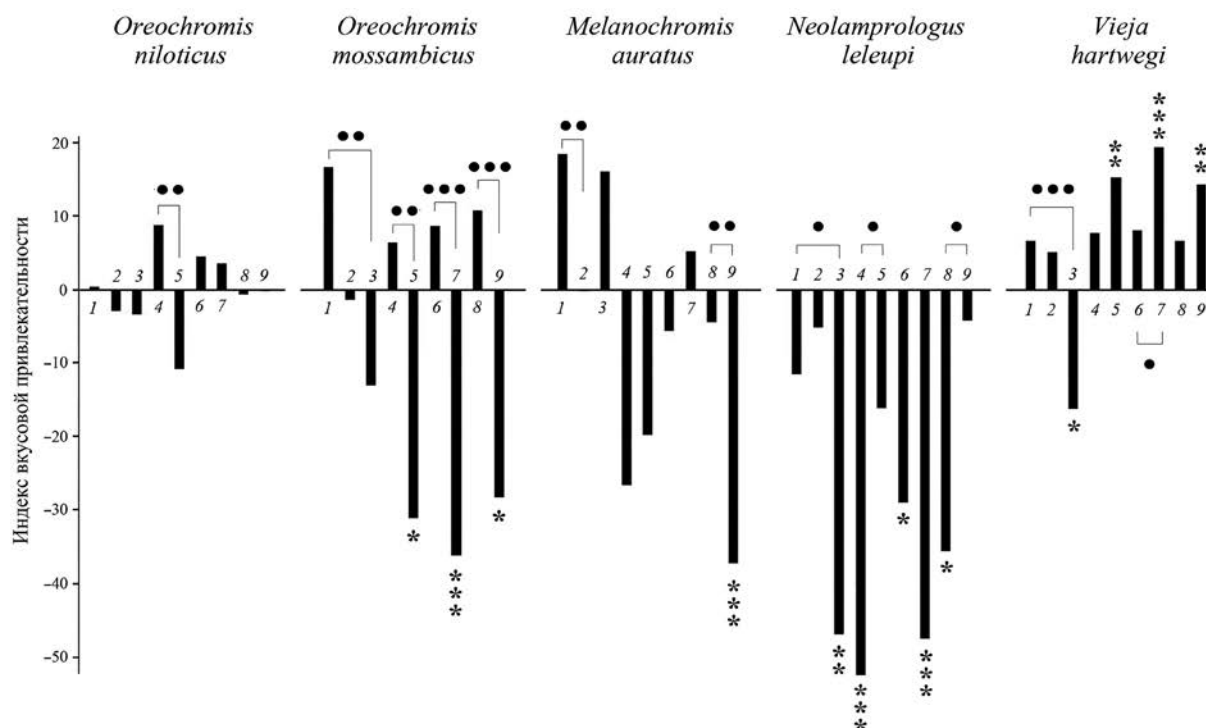


Рис. 3. Индекс вкусовой привлекательности изомеров аминокислот для нильской *Oreochromis niloticus* и мозамбикской *O. mossambicus* тиляпий, золотого меланохрома *Melanochromis auratus*, апельсинового неолампрологуса *Neolamprologus leleupi* и цихлазомы Хартвега *Vieja hartwegi*. Различия потребления гранул с разными веществами достоверны при p : • < 0.05 , •• < 0.01 , ••• < 0.001 ; ост. обозначения см. на рис. 1.

ствуют о том, что L - α - и D - α -изомеры аминокислот являются разными раздражителями для вкусовых рецепторов и стимулируют у рыб разные по интенсивности и характеру ответы. Это соответствует представлениям о наличии у рыб специализированных вкусовых рецепторов не только для разных аминокислот, но и для разных стереоизомеров (Wegert, Caprio, 1991; Michel et al., 1993; Nara, 2007). Стереоизомеры аминокислот имеют разные вкусовые качества и для других позвоночных (Iwasaki et al., 1985). Для человека D - α -изомеры многих аминокислот ощущаются сладкими, тогда как их L - α -изомеры могут быть горькими (триптофан, гистидин). У других аминокислот горькими ощущаются D - α -изомеры (пролин), а L - α - и D - α -изомеры воспринимаются одинаково сладкими (аланин) или обладающими близким вкусом – сладковатым (серин) или кисловатым (аспарагиновая и глутаминовая кислоты) (Schiffman, Sennewald, 1981; Kawai et al., 2012).

Соотношение вкусовых качеств L - α - и L - β -форм аминокислот в целом у рыб сходное. Для большинства цихлидовых рыб (для трёх видов из пяти) L - α -изомер аланина намного более при-

влекателен по вкусу, чем L - β -форма. Такие же результаты получены при сравнении вкусовой привлекательности L - α - и L - β -форм аланина для трёхиглой колюшки и мраморного гурами (табл. 2). При электрофизиологических испытаниях L - α -аланин вызывает более сильные ответы во вкусовых нервах, чем его L - β -форма у исследованных рыб – канального сома, японского угря, амурского чебачка, радужной форели, карпа, африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* (Caprio, 1975; Yoshii et al., 1979; Kiyohara et al., 1981; Marui et al., 1983a, 1983b; Tiancheng, Yiming, 1994). Однако для радужной форели эффективность L - α - и L - β -форм аланина в поведенческом тесте оказалась сходной (Jones, 1990). Интересно, что, в отличие от аланина, L - α -лейцин и L - β -лейцин (изолейцин) различаются по вкусовой привлекательности слабо – для большинства рыб они имеют индифферентный вкус (Касумян, 2016).

Вкусовые предпочтения, проявляемые разными цихлидовыми рыбами к изомерам аминокислот, не совпадают (табл. 2). Для цихлазомы Хартвега, в отличие от других цихлид, вкусовая привлекательность L - α -изомеров почти всех

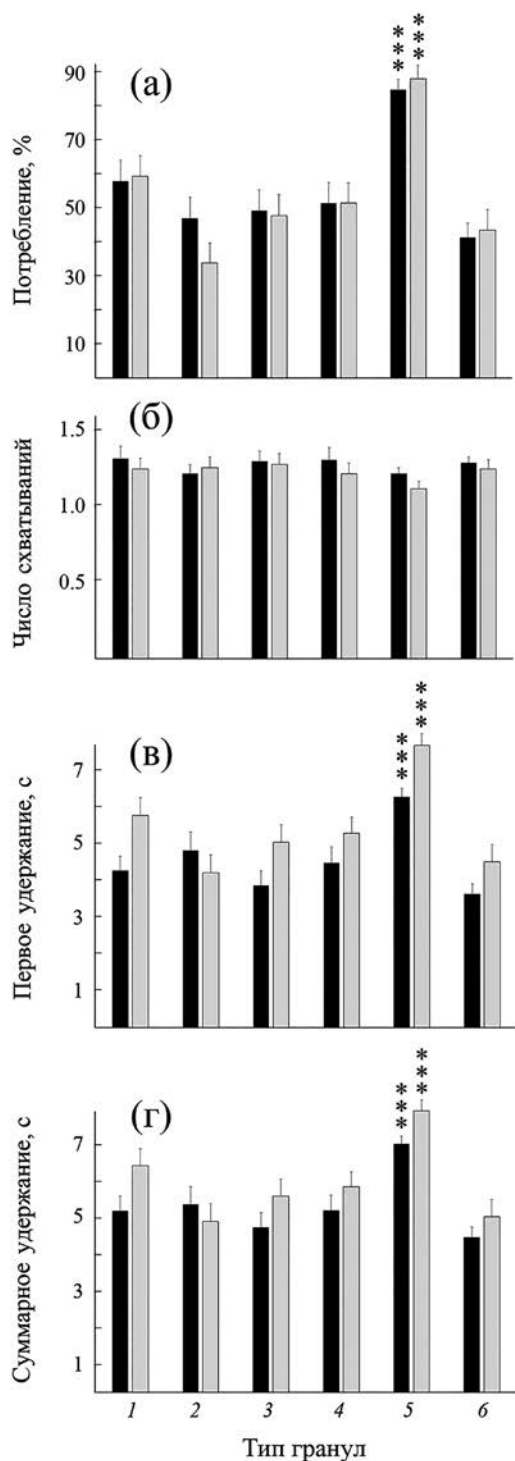


Рис. 4. Параметры вкусового ответа на гранулы с аминокислотами и экстрактом Chironomidae у мозамбикской тилляпии *Oreochromis mossambicus* по результатам настоящего исследования (■) и сведениям по: Kasumyan, Levina, 2023 (■): а – потребление гранул, б – число схватываний гранулы; в, г – продолжительность удержания гранулы после первого схватывания (в) и в течение всего опыта (г). Тип гранул: 1 – *L*- α -аланин (0.1 М), 2 – *L*- α -аспарагиновая кислота (0.01 М), 3 – *L*- α -глутаминовая кислота (0.01 М), 4 – *L*- α -триптофан (0.1 М), 5 – экстракт Chironomidae (175 г/л), 6 – контроль; ост. обозначения см. на рис. 1.

аминокислот ниже, чем у *D*- α -изомеров, тогда как для мозамбикской тилляпии *L*- α -изомеры почти всех аминокислот имеют более привлекательный вкус, чем *D*- α -изомеры. Для близкородственной нильской тилляпии изомеры всех аминокислот, за исключением аспарагиновой кислоты, обладают сходными вкусовыми свойствами. Это даёт основание предполагать, что цихлидам присуща видовая специфичность вкусовых предпочтений, выявленная ранее у рыб других семейств (Касумян, Исаева, 2023; Kasumyan, Levina, 2023). Чтобы обосновать это предположение, требуются исследования с использованием более широкого спектра вкусовых веществ и числа сравниваемых видов цихлид.

Необходимо отметить стабильность вкусовых предпочтений рыб – свойство, важное при проведении сравнительных исследований. Потребление и другие параметры ответа мозамбикской тилляпии на гранулы с аминокислотами, экстрактом хирономид и контрольные гранулы в разных сериях экспериментов близки (рис. 4). Ранее на примере нильской тилляпии было показано сходство вкусовых ответов на гранулы с аминокислотами у ювенильных и половозрелых рыб, что также важно при сравнительных исследованиях, поскольку совпадение опытных рыб по возрасту не всегда удаётся соблюсти (Касумян, Левина, 2023).

Пищевое поведение, проявляемое цихлидами в ходе тестирования гранул, сходно и мало зависит от вкусовой привлекательности гранул. Все цихлиды совершают небольшое число отверганий и повторных схватываний тестируемой гранулы, что, возможно, связано с социальным образом жизни. Как известно, у социальных рыб партнёры по группе могут перехватывать пищевой объект при подобных манипуляциях (Gill, Hart, 1996). Средняя продолжительность удержания гранулы в ротовой полости варьирует у большинства цихлид в диапазоне 4–6 с. Апельсиновый неолампрологус удерживает гранулу около 3–4 с, тогда как золотому меланохрому для заглатывания или окончательного отказа от потребления гранулы требуется значительно больше времени – до 9–10 с, а для некоторых гранул (экстракт хирономид) – до 13 с.

Поведение, проявляемое при оросенсорном тестировании пищи, скорее всего, имеет отношение к образу жизни цихлид, стратегии их пищевого поведения и к питанию. В пище золотого меланохрома доминируют сине-зелёные, зелё-

ные и диатомовые водоросли, образующие водорослевые обрастания камней и скал (Ribbink et al., 1983; Reinthal, 1990; Froese, Pauly, 2022). Планктонные и бентосные животные могут присутствовать в пище меланохрома, но, по-видимому, как сопутствующие организмы. Неолампрологус, проявляющий территориальность, а в аквариумных условиях — агрессивность, питается в природе преимущественно креветками (*Limnocaridina latipes* — до 80% массы потреблённой пищи). Своих жертв неолампрологус схватывает в дневное время поштучно быстрыми бросками (Konings, 1991, 2005; Yuma, 1994, 1998; Smith, 2008). Нельзя исключать, что именно характер кормовых объектов (прикреплённые растения, подвижные животные), образ жизни и условия питания рыб (освещённость, прозрачность воды, наличие укрытий, территориальность, агрессивность и др.) определяют специфические черты поведения тестирования гранул у цихлид.

Американская цихлида — цихлазома Хартвега, питающаяся детритом и скрытыми в нём донными беспозвоночными, совершает большее число повторных схватываний перед заглатыванием гранулы, что отличает цихлазому от всех остальных исследованных нами цихлид, но характерно для некоторых других рыб (Касумян, Исаева, 2023). Интересной особенностью пищевого поведения неолампрологуса является отсутствие различий в тестировании гранул в ПГ- и ОГ-опытах (рис. 3). Это отличает неолампрологуса не только от других цихлид, но и от большинства ранее исследованных видов рыб (Виноградская и др., 2017; Касумян, Исаева, 2023). Остальные цихлиды, особенно меланохром, затрачивают на удержание гранул в ПГ-опытах многократно больше времени, чем в ОГ-опытах. Возможно, определение оросенсорных качеств или внутриротовая обработка водорослей, которыми питается меланохром, требует больше времени, чем тестирование пищи у других рыб. Для более строгих утверждений необходимо использование большего числа вкусовых веществ и видов рыб.

Таким образом, выполненное исследование показывает, что структурные и оптические изомеры аминокислот обладают для цихлидовых рыб разными вкусовыми свойствами. Поскольку эти вещества широко распространены в животных и растениях, а вкусовые предпочтения к этим веществам у рыб различаются, можно считать, что изомеры аминокислот являются важными химическими регуляторами трофических

отношений в водных сообществах. В связи со взрывным симпатрическим видообразованием и появлением пучков видов-эндемиков цихлид в Великих Африканских озёрах и в некоторых других изолированных водоёмах, дальнейшее изучение вкусовых предпочтений у цихлидовых рыб представляет больший интерес (Brawand et al., 2014; Ronco et al., 2021; Wagner, 2021). Сосуществование многочисленных эндемичных цихлид достигается благодаря презиготической изоляции, в основном за счёт разных зрительных предпочтений, регулирующих выбор и взаимоотношения между зрелыми самками и самцами; различиям в их акустических и обонятельных коммуникациях; расхождению рыб разных видов по репродуктивному и иным формам поведения, по предпочитаемым биотопам и объектам питания (Blais et al., 2007; Hofmann et al., 2009; Danley et al., 2012; Burrell, 2015; DeLorenzo et al., 2022). Вкусовые предпочтения у рыб, несмотря на онтогенетическую устойчивость к действию различных абиотических и биотических факторов, способны к относительно быстрым эволюционным изменениям (Kasumyan, 2019; Kasumyan, Levina, 2023). Поскольку именно вкусовая рецепция является основным сенсорным механизмом, определяющим селективность питания разных видов рыб, сравнительные исследования вкусовых предпочтений у цихлид, особенно принадлежащих к одной эндемичной группе, представляют особый интерес. Такие исследования позволят понять, в какой мере вкусовая рецепция обеспечивает трофическую дивергенцию у симпатрических видов рыб, насколько сходными или различающимися могут быть вкусовые предпочтения у близкородственных рыб одной или разных трофических категорий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Л.Р. Тауфику (ООО Craft Tau Ltd.) за предоставление нильской и мозамбикской тилапий для опытов, Е.А. Марусову (МГУ) за высказанные замечания к тексту статьи, А.А. Кажлаеву (МГУ) за содержание рыб и Л.С. Алексеевой (МГУ) за помощь в оформлении статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22-24-00125.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гура-

- ми *Trichopodus leerii* (Osphronemidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.
<https://doi.org/10.7868/S004287521703016X>
- 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., Левина А.Д. 2023. Сравнение вкусовой рецепции и пищевого поведения у нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae) разного возраста // Там же. Т. 63. № 4. С. 462–471.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223030086>
- Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2017. Вкусовая привлекательность стереоизомеров и других производных аминокислот для рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 53. № 4. С. 282–287.
- Aragão C., Conceição L.E.C., Dinis M.T., Fyhn H.-J. 2004. Amino acid pools of rotifers and *Artemia* under different conditions: nutritional implications for fish larvae // Aquaculture. V. 234. № 1–4. P. 429–445.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.01.025>
- Blais J., Rico C., van Oosterhout C. et al. 2007. MHC adaptive divergence between closely related and sympatric African cichlids // PLoS One. V. 2. № 8. Article e734.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000734>
- Brawand D., Wagner C.E., Li Y.I. et al. 2014. The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish // Nature. V. 513. № 7518. P. 375–381.
<https://doi.org/10.1038/nature13726>
- Bruckner H., Hausch M. 1990. D-amino acids in food: detection and nutritional aspects // Chirality and biological activity. N.Y.: Alan R. Liss, Inc. P. 129–136.
- Burruss E.D. 2015. Cichlid fishes as models of ecological diversification: patterns, mechanisms, and consequences // Hydrobiologia. V. 748. № 1. P. 7–27.
<https://doi.org/10.1007/s10750-014-1960-z>
- 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)
- Caprio J., Shimohara M., Marui T. et al. 2015. Amino acid specificity of fibers of the facial/trigeminal complex innervating the maxillary barbel in the Japanese sea catfish, *Plotosus japonicus* // Physiol. Behav. V. 152. Pt. A. P. 288–294.
<http://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.10.011>
- Corrigan J.J. 1969. D-amino acids in animals // Science. V. 164. № 3876. P. 142–149.
<https://doi.org/10.1126/science.164.3876.142>
- Danley P.D., Husemann M., Chetta J. 2012. Acoustic diversity in Lake Malawi's rock-dwelling cichlids // Environ. Biol. Fish. V. 93. № 1. P. 23–30.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9886-z>
- DeLorenzo L., DeBrock V., Carmona Baez A. et al. 2022. Morphometric and genetic description of trophic adaptations in cichlid fishes // Biology. V. 11. № 8. Article 1165.
<https://doi.org/10.3390/biology11081165>
- Falco F., Stincone P., Cammarata M., Brandelli A. 2020. Amino acids as the main energy source in fish tissues // Aquac. Fish. Stud. V. 3. № 1. P. 1–11.
<https://doi.org/10.31038/AFS.2020223>
- Felbeck H., Wiley D. 1987. Free D-amino acids in the tissues in marine bivalves // Biol. Bull. V. 173. № 1. P. 252–259.
<https://doi.org/10.2307/1541877>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 08/2022).
- Gill A.B., Hart P.J.B. 1996. Unequal competition between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey // Anim. Behav. V. 51. № 3. P. 689–698.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0072>
- Hara T.J. 2007. Gustation // Sensory systems neuroscience. N.Y.: 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)
- Hara T.J., Sveinsson T., Evans R.E., Klaprat D.A. 1993. Morphological and functional characteristics of the olfactory and gustatory organs of three *Salvelinus* species // Can. J. Zool. V. 71. № 2. P. 414–423.
<https://doi.org/10.1139/Z93-058>
- Hofmann C.M., O'Quin K.E., Marshall N.J. et al. 2009. The eyes have it: regulatory and structural changes both underlie cichlid visual pigment diversity // PLoS Biol. V. 7. № 12. Article e1000266.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000266>
- Iwasaki K., Kasahara T., Sato M. 1985. Gustatory effectiveness of amino acids in mice: behavioral and neurophysiological studies // Physiol. Behav. V. 34. № 4. P. 531–542.
[https://doi.org/10.1016/0031-9384\(85\)90045-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(85)90045-9)
- Jones K.A. 1990. Chemical requirements of feeding in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum); palatability studies on amino acids, amides, amines, alcohols, aldehydes, saccharides, and other compounds // J. Fish Biol. V. 37. № 3. P. 413–423.
<https://doi.org/10.1111/J.1095-8649.1990.TB05872.X>

- Kasumyan A.O.* 2019. The taste system in fishes and the effects of environmental variables // *Ibid.* V. 95. № 1. P. 155–178.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13940>
- Kasumyan A., Levina A.* 2023. Are the taste preferences similar in closely related fish of the same trophic category? A case of Nile and Mozambique tilapias // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 33. P. 1371–1386.
<https://doi.org/10.1007/s11160-023-09763-w>
- 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>
- Kawai M., Sekine-Hayakawa Y., Okiyama A., Ninomiya Y.* 2012. Gustatory sensation of L- and D-amino acids in humans // *Amino Acids.* V. 43. № 6. P. 2349–2358.
<https://doi.org/10.1007/s00726-012-1315-x>
- Kiyohara S., Yamashita S., Harada S.* 1981. High sensitivity of minnow gustatory receptors to amino acids // *Physiol. Behav.* V. 26. № 6. P. 1103–1108.
[https://doi.org/10.1016/0031-9384\(81\)90215-8](https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90215-8)
- Kohbara J., Michel W., Caprio J.* 1992. Responses of single facial taste fibres in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*, to amino acids // *J. Neurophysiol.* V. 68. № 4. P. 1012–1026.
<https://doi.org/10.1152/jn.1992.68.4.1012>
- Kohbara J., Oohara K., Masuda T. et al.* 2002. Gustatory receptor responses in marbled rockfish *Sebastes marmoratus* // *Fish. Sci.* V. 68. № 4. P. 862–871.
<https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2002.00504.x>
- Konings A.* 1991. *Neolamprologus mustax* (Poll, 1978) // *The cichlids yearbook.* V. 1. P. 15.
- Konings A.* 2005. *Guide to Tanganyika cichlids.* El Paso: Cichlid Press, 192 p.
- 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. № 5. P. 1385–1400.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14675>
- Li X., Zheng S., Wu G.* 2021a. Nutrition and functions of amino acids in fish // *Amino acids in nutrition and health.* Cham: Springer. P. 133–168.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-54462-1_8
- Li X., Han T., Zheng S., Wu G.* 2021b. Nutrition and functions of amino acids in aquatic crustaceans // *Ibid.* P. 169–198.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-54462-1_9
- Marui T., Evans R.E., Zielinski B., Hara T.J.* 1983a. Gustatory responses of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) palate to amino acids and derivatives // *J. Comp. Physiol.* V. 153. № 4. P. 423–433.
<https://doi.org/10.1007/BF00612597>
- Marui T., Harada S., Kasahara Y.* 1983b. Gustatory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio* L. // *Ibid.* V. 153. № 3. P. 299–308.
<https://doi.org/10.1007/BF00612584>
- Meredith T.L., Kajiura S.M.* 2010. Olfactory morphology and physiology of elasmobranchs // *J. Exp. Biol.* V. 213. № 20. P. 3449–3456.
<https://doi.org/10.1242/jeb.045849>
- Michel W., Caprio J.* 1991. Responses of single facial taste fibres in the sea catfish, *Arius felis*, to amino acids // *J. Neurophysiol.* V. 66. № 1. P. 247–260.
<https://doi.org/10.1152/jn.1991.66.1.247>
- Michel W.C., Kohbara J., Caprio J.* 1993. Amino acid receptor sites in the facial taste system of the sea catfish *Arius felis* // *J. Comp. Physiol. A.* V. 172. № 2. P. 129–138.
<https://doi.org/10.1007/BF00189391>
- Olsen K.H.* 1993. Emission rate of amino acids and ammonia and their role in olfactory preference behaviour of juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) // *J. Fish Biol.* V. 28. № 3. P. 255–265.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05163.x>
- Preston R.L.* 1987. Occurrence of D-amino acids in higher organisms: a survey of the distribution of D-amino acids in marine invertebrates // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Comp. Physiol.* V. 87. № 1. P. 55–62.
[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(87\)90470-6](https://doi.org/10.1016/0305-0491(87)90470-6)
- Reinthal P.N.* 1990. The feeding habits of a group of herbivorous rock-dwelling cichlid fishes (Cichlidae: Perciformes) from Lake Malawi, Africa // *Environ. Biol. Fish.* V. 27. № 3. P. 215–233.
<https://doi.org/10.1007/BF00001674>
- Ribbink A.J., Marsh B.A., Marsh A.C. et al.* 1983. A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi // *S. Afr. J. Zool.* V. 18. № 3. P. 149–310.
<https://doi.org/10.1080/02541858.1983.11447831>
- Ronco F., Matschiner M., Böhne A. et al.* 2021. Drivers and dynamics of a massive adaptive radiation in cichlid fishes // *Nature.* V. 589. № 7840. P. 76–81.
<https://doi.org/10.1038/s41586-020-2930-4>
- Schiffman S.S., Sennewald K., Cagnon J.* 1981. Comparison of taste qualities and thresholds of D- and L-amino acids // *Physiol. Behav.* V. 27. № 1. P. 51–57.
[https://doi.org/10.1016/0031-9384\(81\)90298-5](https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90298-5)
- Silver W.L., Finger T.E.* 1984. Electrophysiological examination of a non-olfactory, non-gustatory chemosense in the searobin, *Prionotus carolinus* // *J. Comp. Physiol. A.* V. 154. № 2. P. 167–174.
<https://doi.org/10.1007/BF00604982>
- Smith M.P.* 2008. *Lake Tanganyika cichlids.* Hauppauge: Barron's Educational Ser., 96 p.

- Sola C., Tongiorgi P.* 1998. Behavioural responses of glass eels of *Anguilla anguilla* to non-protein amino acids // J. Fish Biol. V. 53. № 6. P. 1253–1262.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00246.x>
- Tiancheng L., Yiming H.* 1994. Gustation and taste organ in the barbel of the African catfish // Acta Hydrobiol. Sinica. V. 18. № 4. P. 316–326.
- Velez Z., Hubbard P.C., Hardege J.D. et al.* 2007. The contribution of amino acids to the odour of a prey species in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) // Aquaculture. V. 265. № 1–4. P. 336–342.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.02.029>
- Wagner C.E.* 2021. Ecological opportunity, genetic variation, and the origins of African cichlid radiations // The behavior, ecology and evolution of cichlid fishes. Dordrecht: Springer. P. 79–105.
https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7_3
- Wegert S., Caprio J.* 1991. Receptor sites for amino acids in the facial taste system of the channel catfish // J. Comp. Physiol. A. V. 168. № 2. P. 201–211.
<https://doi.org/10.1007/BF00218412>
- Wu G.* 2021. Amino acids: biochemistry and nutrition. Boca Raton: CRC Press, 816 p.
- Wu G, Wu Z., Dai Z. et al.* 2013. Dietary requirements of “nutritionally nonessential amino acids” by animals and humans // Amino Acids. V. 44. № 4. P. 1107–1113.
<https://doi.org/10.1007/s00726-012-1444-2>
- Yamamoto Y., Shibata H., Ueda H.* 2013. Olfactory homing of chum salmon to stable compositions of amino acids in natal stream water // Zool. Sci. V. 30. № 8. P. 607–612.
<https://doi.org/10.2108/zsj.30.607>
- 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>
- Yuma M.* 1994. Food habits and foraging behaviour of benthivorous cichlid fishes in Lake Tanganyika // Environ. Biol. Fish. V. 39. № 2. P. 173–182.
<https://doi.org/10.1007/BF00004935>
- Yuma M.* 1998. Food resources of shrimp-eating cichlid fishes in Lake Tanganyika // Ibid. V. 52. № 1–3. P. 371–378.
<https://doi.org/10.1023/A:1007370204240>

УДК 597.58.591.486

ОРГАН ОБОНЯНИЯ У АНЕМОНОВЫХ РЫБ РОДА *AMPHIPRION* (*AMPHIPRIONINAE*, *POMACENTRIDAE*)

© 2024 г. Н. И. Пашенко^{1,*}, Л. Т. К. Оань², А. О. Касумян^{1,3}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

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

*E-mail: visitgrusha@gmail.com

Поступила в редакцию 27.03.2023 г.

После доработки 20.05.2023 г.

Принята к публикации 26.06.2023 г.

Изучена морфология органа обоняния у пяти видов анемоновых рыб рода *Amphiprion*: *A. polymnus*, *A. clarkii*, *A. frenatus*, *A. perideraion* и *A. ocellaris*. У всех рыб имеется одна ноздря, обонятельная розетка стреловидного типа, отсутствует вторичная складчатость на обонятельных складках, имеется два вентиляционных мешка (эпимаидальный и более крупный лакримальный). Розетка располагается на медиальной (*A. clarkii* и *A. perideraion*) или вентромедиальной (*A. polymnus*, *A. frenatus*, *A. ocellaris*) стороне обонятельной полости, число складок в розетке увеличивается по мере роста рыб. Наибольшее общее число складок у *A. polymnus* – 24. В розетке у большинства амфиприонов обнаружены интеркалярные (у четырёх видов) и дихотомические (у трёх видов) складки, крайне редко встречающиеся у других рыб. Нетипичные складки возникают в онтогенезе рыб позже обычных, но в разных частях розетки, их численность у амфиприонов различается, у отдельных особей *A. polymnus* они преобладают. Уклон медиальной и латеральной сторон розетки в сторону входных отверстий вентиляционных мешков (*A. polymnus*, *A. frenatus*) рассматривается как структурная адаптация, улучшающая водообмен у поверхности обонятельных складок и получение рыбами запаховой информации. Связь между устройством органа обоняния и эврибионтностью амфиприонов, их специализацией и прочностью ассоциации с симбионтными актиниями не выявлена. Изложено представление об эволюционном тренде от просто устроенного органа обоняния (*A. clarkii*) к морфологически более сложному (*A. polymnus* и *A. frenatus*) в роде *Amphiprion* после раннего отделения от общего ствола подрода *Actinicola* (*A. ocellaris*, *A. percula*).

Ключевые слова: анемоновые рыбы, *Amphiprion polymnus*, *Amphiprion clarkii*, *Amphiprion frenatus*, *Amphiprion perideraion*, *Amphiprion ocellaris*, орган обоняния, обонятельная розетка, атипичные обонятельные складки.

DOI: 10.31857/S0042875224010101, **EDN:** HMPFWR

Рыбы рода *Amphiprion*, включающего по разным оценкам 28 или 29 видов, относятся к одним из наиболее обычных помацентровых Pomacentridae, обитающих на коралловых рифах и других мелководных участках обширной Индо-Западно-Тихоокеанской области Мирового океана, в том числе в водах Вьетнама (Allen, 1991; Fautin, Allen, 1997; Randall et al., 1997; Астахов, 2002; Bridge et al., 2012; Colleye et al., 2016; Froese, Pauly, 2023). Благодаря своей способности вступать в тесные мутуалистические отношения с актиниями, в ассоциации с которыми амфиприоны проводят большую часть своей жизни, эти рыбы давно являются объектами наблюдений и

специальных исследований (Colleye et al., 2016; Feeney, Brooker, 2017; Klann et al., 2022). Большое число публикаций посвящено взаимоотношениям амфиприонов с симбиотическими актиниями и механизмам, обеспечивающим выбор рыбами специфичных видов актиний-хозяев; способности противостоять токсичности актиний, а также поведению, коммуникациям и многим другим особенностям биологии амфиприонов (Buston, 2004; Buston, García, 2007; Roopin, Chadwick, 2009; Ricciardi et al., 2010; Cleveland et al., 2011; Colleye et al., 2011; Iwata, Manbo, 2013; Burke da Silva, Nedosyko, 2016; Nguyen et al., 2019; Pryor et al., 2020).

Среди свыше 1000 видов актиний симбиотическими являются лишь 10 (Fautin, Allen, 1997; Daly et al., 2007). Некоторые из амфиприонов (*A. clarkii*) поселяются на актиниях любого из этих видов, другие избирают только определённые виды актиний, проявляя разный уровень специфичности. Например, *A. frenatus*, *A. perideraion* и *A. sandaracinos*, обитающие в прибрежных водах Южного Вьетнама, встречаются каждый в симбиозе только с одним видом актиний, но проявляют разную прочность ассоциации с актиниями-хозяевами (Астахов, 2002).

Выбор амфиприонами нужного им хозяина происходит при участии обоняния, позволяющего различать актинии по запаху и проявлять врождённое предпочтение по отношению к запаху специфических для каждого из амфиприонов симбиотических актиний (Miyagawa, Hidak, 1980; Arvedlund et al., 1999; Elliott, Mariscal, 2001; Brolund et al., 2003; Miyagawa-Kohshima et al., 2014; Roux, Lecchini, 2015). Обнаружена способность ранней молоди амфиприонов (ещё на стадии эмбриона до или сразу после вылупления) импринтировать запахи специфических актиний, что усиливает врождённые обонятельные предпочтения (Arvedlund, Nielsen, 1996; Arvedlund et al., 1999, 2000a; Dixon et al., 2011; Miyagawa-Kohshima et al., 2014). Обонятельная рецепция обеспечивает не только выбор нужной актинии при расселении молоди амфиприонов на рифе, но, как полагают, и восприятие химических сигналов-ориентиров, благодаря которым личинки, завершающие пелагическую фазу жизни в открытом океане, находят путь к родным местам в прибрежье (Dixon et al., 2008, 2011). Установлено, что ранняя молодь амфиприонов значительно лучше, чем молодь других коралловых рыб с пелагической фазой, способна возвращаться к родным местам для поселения (Jones et al., 2005; Almany et al., 2007). Многие запахи, сигнализирующие об опасности (запах хищных рыб; феромон тревоги, содержащийся в коже; вещества, выделяющиеся в воду стрессированными рыбами), вызывают у амфиприонов защитное поведение (Manassa et al., 2013a, 2013b).

Несмотря на важное значение запахов в поведении амфиприонов, сведения о морфологии обонятельной системы у взрослых рыб остаются отрывочными и бессистемными (Arvedlund, Kavanagh, 2009). Цель нашей работы — изучить

морфологию органа обоняния у амфиприонов, встречающихся в прибрежных водах Южного Вьетнама, и провести её сравнительный анализ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морфологическому исследованию подвергнуты амфиприоны пяти видов: *A. polymnus* абсолютной длиной тела (*TL*) 2.43–14.00 см (59 экз.), *A. frenatus* (8.2–12.5 см, 9 экз.), *A. clarkii* (6.6–14.0 см, 29 экз.), *A. perideraion* (7.0–9.0 см, 4 экз.) и *A. ocellaris* (4.5–5.6 см, 5 экз.). Рыбы приобретены в аквариумных магазинах г. Нячанг, в которые их поставляют местные рыбаки-дайверы, отлавливающие рыб на коралловых рифах зал. Нячанг или прилегающих участках Восточного моря. После доставки рыб в лабораторию Приморского отделения Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра измеряли их длину (*TL*) и фиксировали в 10%-ном формалине, через 2 недели переводили в 70%-ный этанол. Под бинокулярным микроскопом МБС-1 у всех 106 рыб препарировали и исследовали морфологию левого органа обоняния, примерно у 25% рыб — оба органа. При подсчёте складок в обонятельной розетке учитывали все складки, независимо от их размера, две лопасти дихотомической складки считали за одну складку. Для измерений применяли окулярный микрометр. Фотографии сделаны цифровой фотокамерой Levenhuk M500 Base (Levenhuk, Inc.). Потоки воды в органе обоняния исследовали при механической имитации движения челюстей на фиксированных препаратах с использованием взвеси чёрной туши.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Орган обоняния

Орган обоняния расположен перед глазами: у *A. polymnus*, *A. clarkii*, *A. frenatus* и *A. perideraion* на небольшом от них расстоянии, у *A. ocellaris* рядом с глазами. Ноздря одна, небольшая, у *A. ocellaris* и *A. perideraion* располагается на равном расстоянии от края глаза и верхней челюсти; у *A. polymnus*, *A. clarkii* и особенно у *A. frenatus* — ближе к верхней челюсти (рис. 1). У *A. polymnus* ноздря выглядит в виде широкой и короткой воронки, слегка вытянутой в rostroкаудальном направлении, окружённой выступающим над поверхностью головы широким ободком, ко-

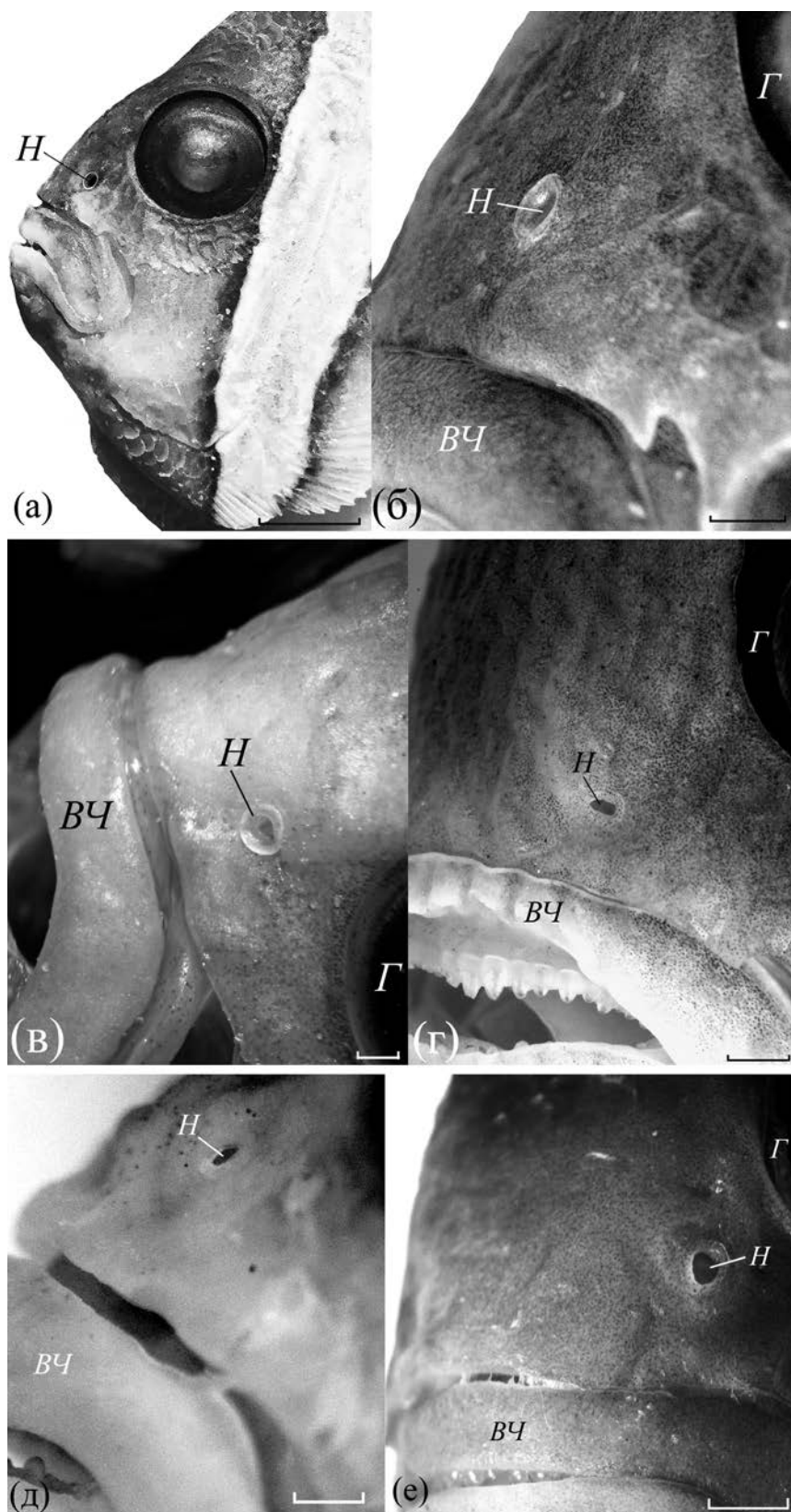


Рис. 1. Расположение органа обоняния у амфиприонов: а, б – *Amphiprion clarkii* TL 11.0 см; в – *A. polymnus* TL 8.7 см, г – *A. frenatus* TL 9.7 см, д – *A. ocellaris* TL 5.3 см; е – *A. perideraion* TL 8.0 см, вид слева сверху. Здесь и на рис. 2: *H* – ноздря; *Г* – глаз; *ВЧ* – верхняя челюсть. Масштаб, мм: а – 5.0; б, г, д – 1.0; в – 0.5; е – 2.0.

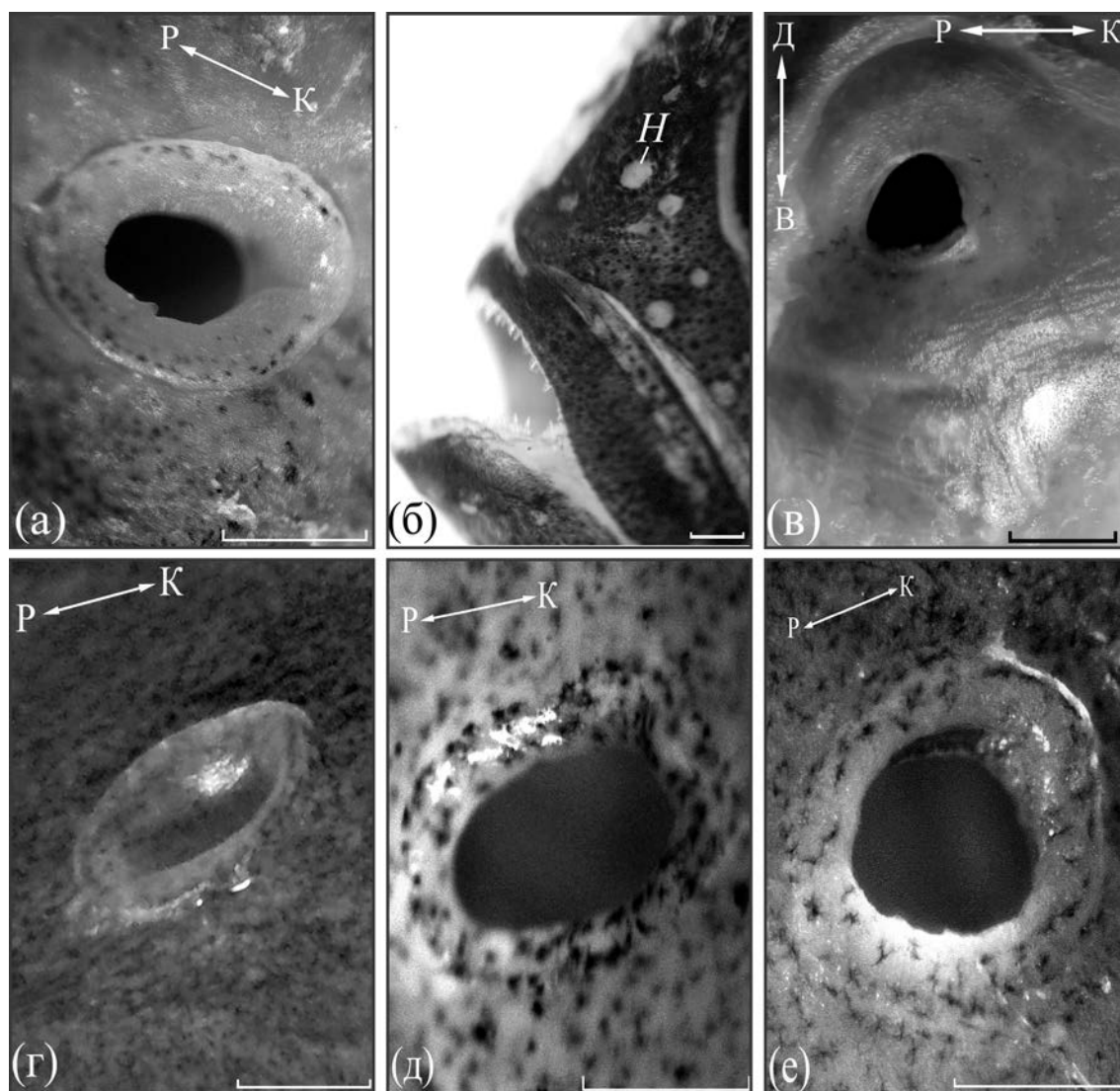


Рис. 2. Ноздря у амфиприонов: а, б – *A. polymnus* TL 12.5 и 2.43 см; в – *A. polymnus* TL 14.0 см, вид со стороны обонятельной полости; г – *Amphiprion clarkii* TL 11.0 см; д – *A. frenatus* TL 9.7 см; е – *A. perideraion* TL 8.0 см. Направления (↔): Д–В – дорсо-совентральное, Р–К – ростокаудальное. Масштаб: 0.5 мм.

торый у самого мелкого экземпляра TL 2.43 см ещё отсутствует (рис. 2а, 2б). Внутри обонятельной полости ноздря открывается в виде глубокой и широкой воронки с уплощёнными краями (рис. 2в). У *A. clarkii* ноздря вытянута в ростокаудальном направлении сильнее, но ободок выступает слабо. Ноздря у *A. ocellaris*, *A. perideraion* и *A. frenatus* круглая. Ободок у *A. ocellaris* отсутствует, у *A. perideraion* и *A. frenatus* он чуть выше с отчётливым возвышением его каудальной части. У *A. frenatus* ободок ноздри имеет фестончатые выросты (рис. 2г–2е).

Обонятельная розетка и складки

У всех амфиприонов обонятельная розетка стреловидного типа, расположена в эллипсо-

идной обонятельной полости напротив входа ноздри. Симметричная и овальная по форме розетка размещена у *A. clarkii* и *A. perideraion* на медиальной поверхности обонятельной полости, у *A. ocellaris* – на вентромедиальной поверхности, как и у *A. polymnus* и *A. frenatus*, у которых розетка несимметричная, у крупных особей сердцевидная по форме с расширенной ростральной частью, но почти круглая у мелких рыб (рис. 3, 4). У *A. polymnus* розетка занимает почти всю обонятельную полость по длине, но значительно меньше полости по ширине. У *A. frenatus* розетка не только меньше по ширине, но и короче, чем обонятельная полость, т. е. заполняет ещё меньший её объём (табл. 1).

Таблица 1. Некоторые морфологические показатели особей разного размера пяти видов рода *Amphiprion*

TL, cm	Nof	c	o	Ln	Wn	Lo	Lr	Wr	Lr	Wr	Lr, B % Lo	Wr, B % Lr	n
		mm							B % TL				
A. polymnus													
2.43	7	6.7	2.9	0.20	0.15	0.60	0.50	0.27	2.06	1.03	83.33	54.00	1
5.1–6.0	13–17	13.8	4.3	0.56	0.46	1.84	1.54	1.34	2.73	2.38	84.24	86.92	8
6.1–7.0	15–16	14.8	4.5	0.60	0.55	1.97	1.80	1.30	2.76	2.00	91.85	72.57	3
7.1–8.0	14–19	17.2	5.1	0.73	0.71	2.08	1.88	1.61	2.49	2.14	90.12	85.71	13
8.1–9.0	15–19	19.0	5.6	0.84	0.80	2.24	2.02	1.63	2.38	1.92	90.30	80.79	11
9.1–10.0	17–21	21.2	6.0	0.90	0.86	2.59	2.28	1.85	2.38	1.94	88.02	81.27	8
10.1–11.0	19–21	23.9	7.1	1.02	1.00	2.78	2.44	1.86	2.28	1.74	88.06	75.98	5
11.1–12.0	20–23	25.0	6.9	1.15	1.08	3.12	2.64	1.96	2.23	1.66	84.58	75.02	5
12.1–13.0	18–21	27.8	7.3	1.20	1.10	3.18	2.70	2.23	2.12	1.74	85.03	82.84	4
14.0	24	29.5	8.8	1.20	1.20	3.70	3.20	2.30	2.29	1.64	86.49	71.88	1
A. clarkii													
6.6	13	15.0	5.0	0.60	0.50	1.80	1.50	1.30	2.27	1.97	83.33	86.67	1
7.1–8.0	15–17	15.9	4.9	0.70	0.60	2.40	1.90	1.40	2.47	1.82	80.44	79.96	4
8.1–9.0	15–18	18.6	5.6	0.80	0.70	2.50	2.00	1.30	2.29	1.49	80.88	64.15	5
9.1–10.0	13–17	21.0	6.1	0.90	0.70	2.50	2.10	1.45	2.18	1.50	82.91	70.15	5
10.1–11.0	17–21	22.7	6.2	1.00	0.85	2.75	2.30	1.50	2.13	1.39	83.22	65.84	12
12.0	16	24.0	7.1	1.20	1.00	2.70	2.00	1.40	1.67	1.17	74.07	70.00	1
14.0	19	29.0	8.2	1.20	1.00	3.00	2.20	1.80	1.57	1.29	73.33	81.82	1
A. frenatus													
8.1–9.0	12–13	18.0	5.1	0.80	0.75	2.20	1.70	1.30	1.98	1.51	77.43	76.47	2
9.1–10.0	12–13	22.9	5.6	0.90	0.83	2.63	2.20	1.60	2.23	1.62	83.65	72.73	4
11.1–12.0	11–14	25.0	6.8	0.95	0.80	3.05	2.30	1.55	1.97	1.33	75.27	67.12	2
12.5	20	28.0	6.8	1.20	1.10	3.50	2.40	2.00	1.92	1.60	68.57	83.33	1
A. perideraion													
7.0	14	16.0	3.6	0.50	0.50	1.70	1.50	1.30	2.14	1.86	88.24	86.67	1
7.1–8.0	14	18.5	4.6	0.75	0.65	1.75	1.40	1.15	1.81	1.49	80.23	82.31	2
9.0	15	23.0	5.1	0.70	0.65	1.90	1.60	1.20	1.78	1.33	84.21	75.00	1
A. ocellaris													
4.5	12	11.5	3.3	0.50	0.40	1.30	1.10	1.00	2.44	2.22	84.62	90.91	1
5.1–6.0	13–14	13.3	3.3	0.43	0.40	1.45	1.18	1.03	2.24	1.95	81.38	87.29	4

Примечание. Nof – число обонятельных складок всех типов, шт.; c – длина головы, o – диаметр глаза; Ln, Wn – длина и ширина ноздри; Lo – длина обонятельной полости; Lr, Wr – длина и ширина обонятельной розетки. Здесь и в табл. 2: TL – абсолютная длина тела, n – число исследованных рыб, экз.

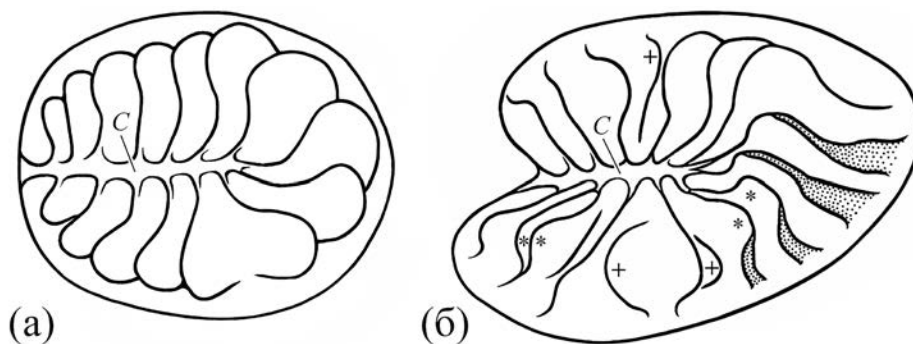


Рис. 3. Схема обонятельной розетки *Amphiprion clarkii* (а) и *A. polymnus* (б): C – септа центральной складки; складки: (*) – раздвоенные, (+) – не связанные с септой.

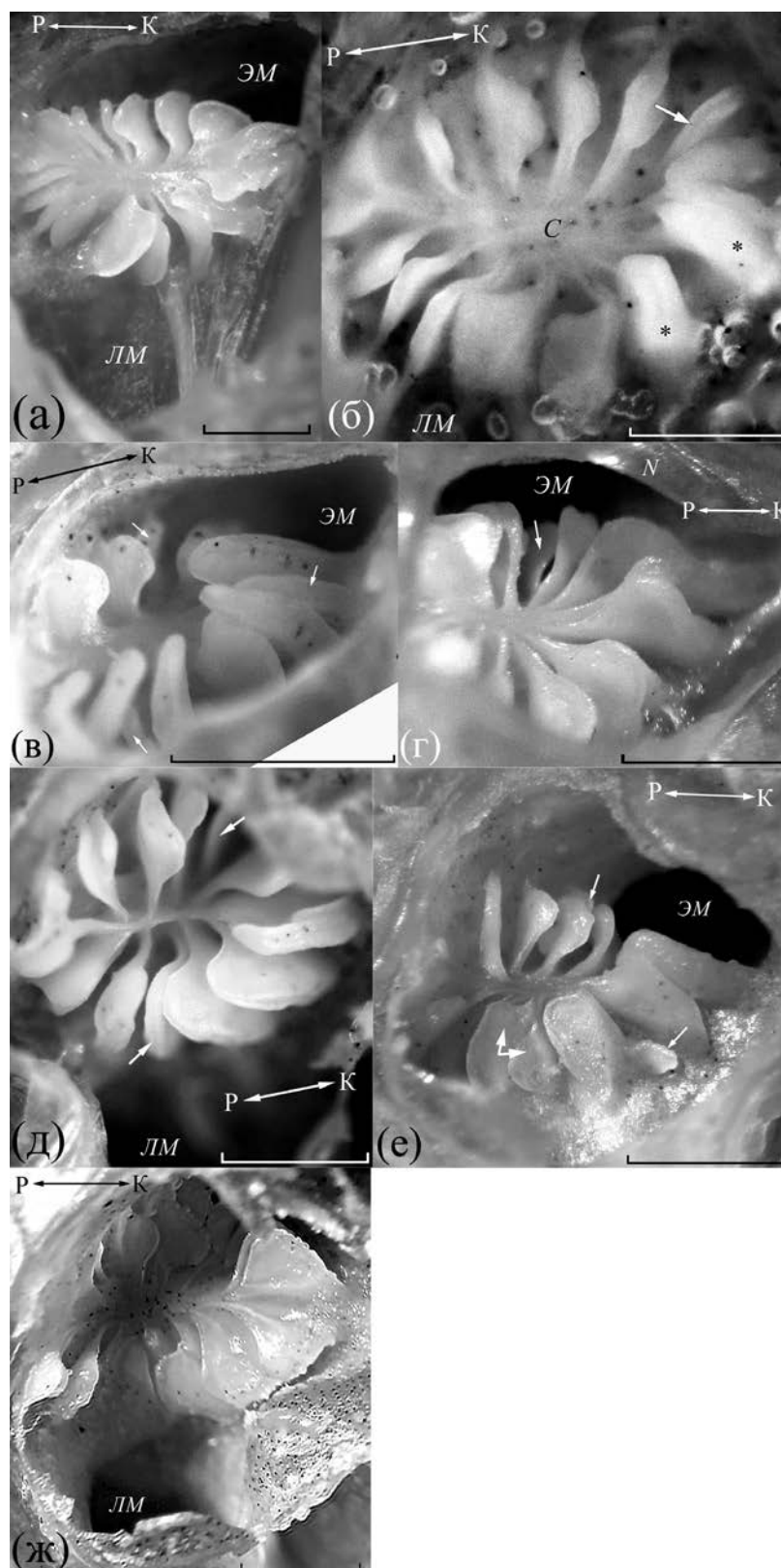


Рис. 4. Обонятельная розетка у амфиурионов: а – *Amphiprion clarkii* TL 11.0 см, б – *A. perideraion* TL 8.0 см, в – *A. ocellaris* TL 5.3 см, г – *A. polymnus* TL 8.0 см; д–ж – *A. frenatus* TL соответственно 9.7, 10.0 и 12.5 см. ЛМ, ЭМ – отверстия лакримального и этмоидального вентиляционных мешков; N – nasale; (→) – интеркалярные складки, (↗) – дихотомическая складка. Ост. обозначения см на рис. 2, 3. Масштаб, мм: а, б – 0.5; в–и – 1.0.

Розетка состоит из центральной складки, расположенной ростокаудально, и отходящих от её передней расширенной части (септы) боковых складок. С ростральной стороны септа соединена со стенкой обонятельной полости, каудальный конец центральной складки свободный и языкообразный по форме, как и дистальные концы боковых складок. У *A. polymnus* и *A. frenatus*, в отличие от других амфиприонов, центральная складка короче обонятельной розетки, а септа в местах отхождения боковых складок слегка расширена и сильно прогнута. Расширение септы составляет ~ 200–250 мкм, более заметно у *A. perideraion* и особенно у *A. clarkii* TL > 10.0 см – ~350–400 мкм. У одного из *A. perideraion* TL 8.0 см отмечено расширение септы до 400 мкм (рис. 4б).

Общее число обонятельных складок достигает у *A. ocellaris* 14, у *A. perideraion* – 15, у *A. frenatus* – 20, у *A. clarkii* – 21, у *A. polymnus* – 24 шт. У *A. polymnus* и *A. frenatus* складки на латеральной стороне розетки крупнее, чем на медиальной стороне. У *A. clarkii*, *A. ocellaris* и *A. perideraion* складки с обеих сторон розетки одинаковые по размерам. Число складок у рыб одного вида при сходной длине тела может различаться, при этом на латеральной стороне розетки складок, как правило, на 1–4 шт. больше, чем на медиальной. В левом и правом органах одной и той же особи число складок в розетке также может различаться на 1–2 шт. Толщина обонятельных складок у *A. frenatus* ~ 30–40, у *A. ocellaris* ~ 60–65, *A. polymnus* ~ 65–75, у *A. clarkii* ~ 75–80, а у *A. perideraion* ~ 85–105 мкм. Складки в каудальной части розетки у разных амфиприонов различаются по форме и толщине (рис. 5). Дистальный край складок в каудальной части розетки у *A. clarkii* и *A. perideraion* утолщён соответственно до ~ 100–

110 и ~ 150–200 мкм, а у крупных особей *A. polymnus* TL > 10.0 см расширено только его основание – ~ 200–250 мкм. Вторичная складчатость на складках отсутствует у всех видов.

У *A. polymnus* и *A. frenatus* медиальная и латеральная стороны в средней части розетки имеют хорошо выраженные уклоны, направленные от септы к отверстиям этмоидального и лабиринтного вентиляционных мешков (описание вентиляционных мешков приведено ниже). Складки, ориентированные в сторону отверстий вентиляционных мешков, меньше по размерам, чем другие, а их дистальные концы из-за уклонов розетки расположены ниже, чем проксимальные, и фактически вдаются в отверстия вентиляционных мешков (рис. 4ж). У остальных амфиприонов розетки находятся на плоском основании без уклонов.

Нетипичные складки

У *A. polymnus* и *A. frenatus* на медиальной и латеральной сторонах розетки обнаружены раздвоенные складки, встречающиеся обычно среди складок, находящихся напротив отверстий вентиляционных мешков (табл. 2). При отхождении от септы раздвоенные складки имеют общее начало, но дихотомически разделяются на две сходные по размерам самостоятельные лопасти. Лопасты могут тесно примыкать друг к другу или широко расходиться (рис. 6). У *A. polymnus* найдены складки, которые сохраняют общее основание не только в месте прикрепления к септе, но и по всей длине складки, расходясь вверх от основания на две равные лопасти (рис. 7). Раздваивающиеся складки мы назвали дихотомическими, с подразделением их на горизонтально дихотомические и вертикально дихотомические.

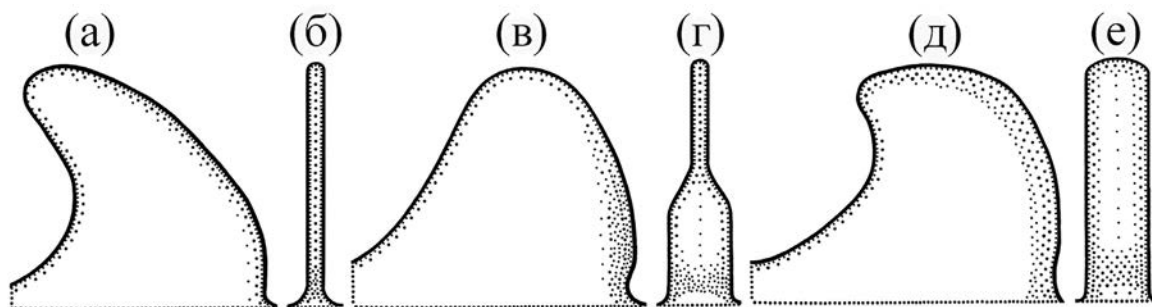


Рис. 5. Форма складок, располагающихся в каудальной части обонятельной розетки: а, б – *Amphiprion clarkii*, *A. frenatus* и *A. ocellaris*; в, г – *A. polymnus*; д, е – *A. perideraion*; а, в, д – вид складки сбоку; б, г, е – вертикальный профиль складки.

Таблица 2. Число нетипичных складок на латеральной и медиальной сторонах обонятельной розетки у особей *Amphiprion polymnus* и *A. frenatus* разного размера

TL, см	Дихотомические складки					Интеркалярные складки				n	
	Сторона				n*	Сторона			n*		
	латеральная		медиальная			латеральная		медиальная			
	Nf	n*	Nf	n*		Nf	n*	Nf			n*
A. polymnus											
2.1–3.0											1
5.1–6.0	$\frac{0-1}{0.4}$	3	$\frac{0-1}{0.1}$	1	4	$\frac{1-4}{2.0}$	8	$\frac{1-3}{1.4}$	8	8	8
6.1–7.0	$\frac{0-1}{0.7}$	2			2	$\frac{1-2}{1.3}$	3	$\frac{0-2}{1.0}$	2	3	3
7.1–8.0	$\frac{0-2}{0.9}$	10	$\frac{0-2}{0.5}$	5	12	$\frac{1-3}{2.1}$	13	$\frac{0-3}{1.8}$	12	13	13
8.1–9.0	1	11	$\frac{0-1}{0.3}$	3	11	$\frac{1-3}{2.4}$	11	$\frac{1-2}{1.6}$	11	11	11
9.1–10.0	$\frac{0-2}{1.3}$	7	$\frac{0-1}{0.3}$	2	8	$\frac{0-3}{2.1}$	7	$\frac{0-3}{1.6}$	7	8	8
10.1–11.0	$\frac{0-1}{0.8}$	4	$\frac{0-1}{0.4}$	2	4	$\frac{0-3}{1.6}$	4	$\frac{0-3}{1.8}$	4	4	5
11.1–12.0	$\frac{1-2}{1.4}$	5	$\frac{0-1}{0.8}$	4	5	$\frac{2-4}{2.8}$	5	$\frac{1-3}{2.0}$	5	5	5
12.1–13.0	1	4	$\frac{1-2}{1.3}$	4	4	$\frac{2-3}{2.3}$	4	$\frac{1-2}{1.5}$	4	4	4
13.1–14.0	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1
A. frenatus											
8.1–9.0	$\frac{0-1}{0.5}$	1			1	$\frac{0-1}{0.5}$	1			1	2
9.1–10.0	$\frac{0-1}{0.8}$	3	$\frac{0-1}{0.5}$	2		$\frac{1-3}{1.8}$	4	$\frac{0-2}{1.3}$	3	4	4
11.1–12.0	$\frac{0-1}{0.5}$	1	$\frac{0-1}{0.5}$	1	1	$\frac{1-3}{2.0}$	2	$\frac{0-2}{1.0}$	1	2	2
12.1–13.0	1	1			1	2	1	3	1	1	1

Примечание. Nf – число складок, шт.; *указано число рыб, у которых обнаружены соответствующие складки; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение.

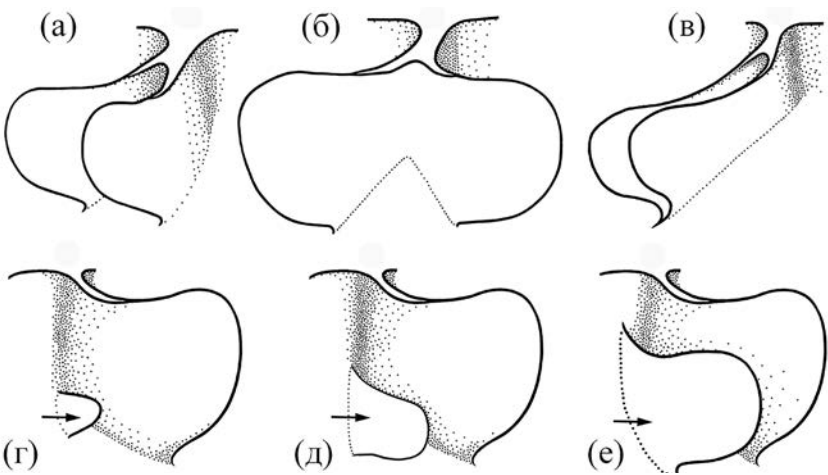


Рис. 6. Нетипичные складки в обонятельной розетке *Amphiprion polymnus*: а, б – горизонтально дихотомические складки с соответственно узко и широко расходящимися лопастями; в – вертикально дихотомическая складка, г–е – интеркалярная складка (→) на разных стадиях формирования.

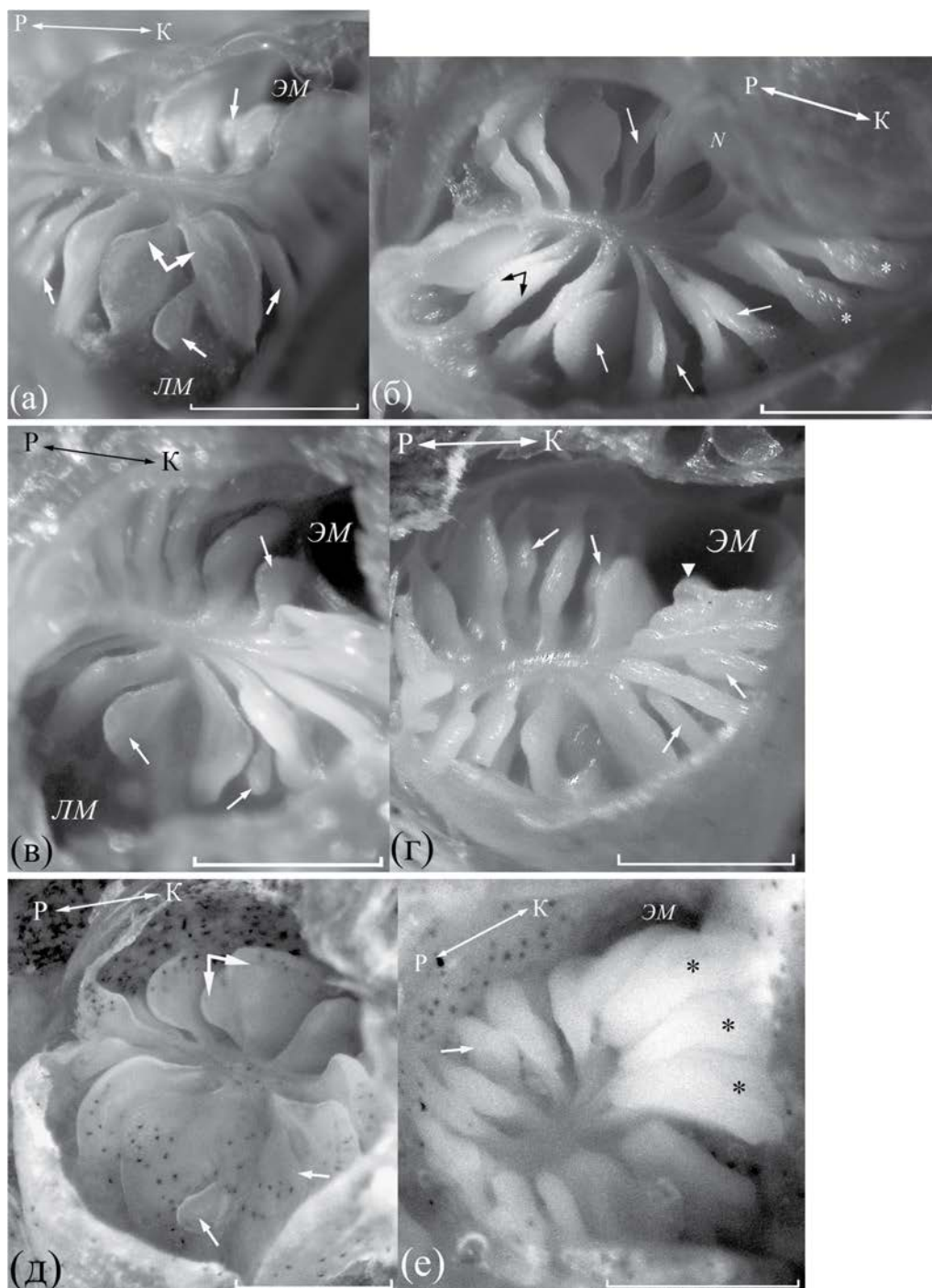


Рис. 7. Нетипичные складки в обонятельной розетке амфиприонов: а, б, в, г – *Amphiprion polymnus* TL соответственно 8.2, 12.0, 9.2 и 8.0 см; д – *A. frenatus* TL 9.8 см; е – *A. perideraion* TL 7.0 см; (*) – утолщения дистальных частей складок, (▽) – необычная вторичная складчатость. Ост. обозначения см. на рис. 2, 4. Масштаб: 1.0 мм.

У одного из *A. polymnus* TL 12.0 см в одном органе обоняния горизонтально дихотомической была лопасть центральной складки (рис. 7б). Горизонтально дихотомическая складка найдена у одного из *A. clarkii* TL 11.0 см, в розетке она занимает положение напротив входа в лакримальный вентиляционный мешок.

У всех особей *A. polymnus* TL > 5.0 см, *A. ocellaris* и *A. frenatus* TL > 8.5 см в обонятельной розетке найдены складки, нормально ориентированные по отношению к септе, но не соединяющиеся с ней. Такие складки мы назвали интеркалярными (рис. 7). Интеркалярные складки обнаружены также у трёх из четырёх исследован-

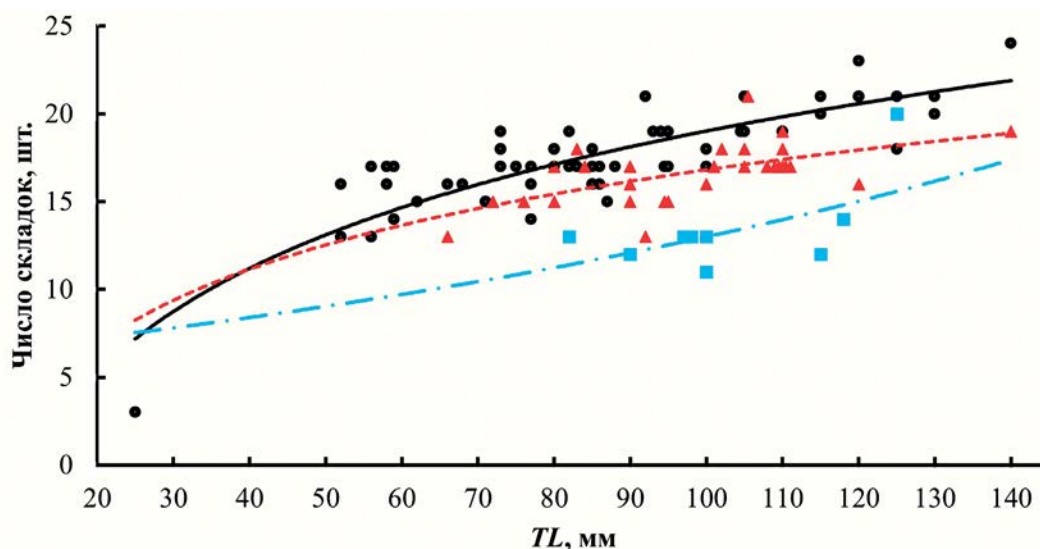


Рис. 8. Зависимость числа складок в обонятельной розетке от абсолютной длины тела (TL) у *Amphiprion polymnus* (●, —), *A. clarkii* (▲, ---) и *A. frenatus* (■, - · -).

ных особей *A. perideraion* TL 7.0–9.0 см, и только у одного *A. clarkii* TL 8.4 см отмечена одна такая складка. Интеркалярные складки располагаются между обычными складками и между лопастями горизонтально дихотомических складок. У *A. polymnus*, *A. frenatus* и *A. ocellaris* интеркалярные складки наиболее обычны в задней и средней частях розетки, но могут встречаться и в передней части (у крупных рыб), у *A. perideraion* такие складки встречены только в средней части розетки (табл. 2). Формирующиеся интеркалярные складки представляют собой небольшие тонкие выросты на дне обонятельной полости на уровне дистальных участков обычных складок. Постепенно интеркалярные складки по высоте и толщине становятся равными обычным складкам (рис. 6г–6е). Такие формирующиеся интеркалярные складки встречаются в разных частях розетки. Наиболее многочисленны интеркалярные складки у *A. polymnus* — у некоторых особей их больше половины от общего числа всех складок в розетке.

Изменения, связанные с длиной рыб

По мере роста рыбы число складок в розетке увеличивается, а сама обонятельная розетка становится крупнее (табл. 1). В рostrальной части розетки появляются новые складки, как правило попарно и симметрично с каждой стороны от септы. Это приводит к увеличению общего числа складок в розетке (рис. 8). Новые складки меньше по размерам, чем складки в задней части розетки, и не имеют дистального языкообразно-

го завершения (рис. 4, 7). У крупных *A. polymnus* (TL 14.0 см) и *A. frenatus* (TL 12.5 см) размеры и форма боковых обонятельных складок в рostrальной части розетки сходны. В онтогенезе у *A. clarkii* форма розетки меняется от почти круглой до овальной. У *A. polymnus* и *A. frenatus* по мере роста рыб размеры складок на латеральной стороне розетки увеличиваются быстрее, чем на медиальной, что делает розетку асимметричной.

Вентиляционные мешки

У всех исследованных видов имеется два вентиляционных (аксессуарных) мешка — этмоидальный и лакримальный. Этмоидальный примыкает к обонятельной полости с дорсомедиальной стороны, более крупный по объёму лакримальный расположен относительно розетки вентральнее (рис. 4, 7). Полость мешков выстлана плотной соединительной тканью. По ориентировочным оценкам, суммарный объём обоих вентиляционных мешков значительно больше объёма обонятельной полости. У *A. polymnus* и *A. clarkii* отверстие этмоидального мешка овальное и расположено над обонятельной розеткой каудальнее её средней части, отверстие лакримального мешка — на уровне средней части розетки и вентральнее от неё. У *A. frenatus* отверстие этмоидального мешка располагается каудальнее, чем у *A. polymnus* и *A. clarkii*. У *A. ocellaris* и *A. perideraion* отверстие этмоидального мешка круглое и смещено ещё сильнее вверх и назад (рис. 4, 7). Размеры обоих отверстий у *A. polymnus* и *A. frenatus* близки. У *A. clarkii*, *A.*

ocellaris и *A. perideraion* диаметр отверстия лакримального мешка значительно крупнее, чем этмоидального. Например, у *A. clarkii* TL 10.5 см диаметр отверстия лакримального и этмоидального мешков равен соответственно 1.6 и 0.6 мм. Отверстие лакримального мешка у *A. polymnus* крупнее, чем размер ноздри. У самого мелкого экземпляра *A. polymnus* TL 2.43 см лакримальный мешок имеется, тогда как этмоидальный мешок находится ещё в зачаточном состоянии, а его отверстие располагается каудальнее, чем у более крупных рыб.

При принудительном раскрытии челюстей у фиксированных рыб видно поступление воды в орган обоняния через ноздрю, а при закрытии челюстей — выход воды из неё наружу.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сходство органов обоняния у амфиприонов и других Pomacentridae

Расположение и морфология органов обоняния у амфиприонов, исследованных нами, и других Pomacentridae сходны (Yamamoto, Ueda, 1979; Arvedlund et al., 2003; Пашенко, Касумян, 2019; Пашенко и др., 2022). У всех складки в обонятельной розетке расположены симметрично поперечно или косо относительно удлинённой септы, что соответствует розеткам стреловидного типа, или категории G по классификации обонятельных розеток рыб, разработанной Ямамото (Yamamoto, 1982). У изученных нами амфиприонов в органе обоняния имеется лишь одна ноздря (монотремия), что присуще большинству других Pomacentridae в ювенильном и более старшем возрасте (Nelson, 2006; Biology of Damselfishes, 2016). В ходе эмбрионального и личиночного развития орган обоняния у Pomacentridae, как и у многих других рыб, преобразуется из широко открытой обонятельной ямки в орган обоняния с двумя хорошо разделёнными ноздрями (Arvedlund et al., 2003; Kavanagh, Alford, 2003; Lara, 2008; Roux et al., 2019). Затем у большинства Pomacentridae, включая амфиприонов, но за исключением некоторых видов из родов *Chromis* и *Dascyllus*, одна из ноздрей исчезает (Arvedlund et al., 2000b; Kavanagh, Alford, 2003; Murphy et al., 2007; Roux et al., 2019; Пашенко и др., 2022). Сведения о том, какая именно из ноздрей элиминирует, отсутствуют. Обонятельные рецепторные клетки различного типа присутствуют в обонятельном эпителии у амфиприонов уже к моменту вылупления (Arvedlund et al., 2000b; Murphy et al., 2007).

У всех исследованных нами видов амфиприонов отсутствует вторичная складчатость на обонятельных складках. Наличие вторичных складок у них и у других Pomacentridae не отмечено также в ранее выполненных исследованиях (Yamamoto, Ueda, 1979; Arvedlund et al., 2003; Пашенко, Касумян, 2019; Пашенко и др., 2022). Отсутствие вторичной складчатости объясняет увеличение общего числа складок в обонятельной розетке у амфиприонов по мере их роста (рис. 8). Поскольку среди исследованных нами рыб были особи, имевшие длину тела, близкую к максимальной (*A. polymnus*, *A. clarkii*, *A. frenatus*, *A. perideraion*), можно утверждать, что у амфиприонов рост числа складок в обонятельной розетке происходит на протяжении всей их жизни по мере увеличения длины тела, начиная с возраста появления первых складок у личинок. Почти у всех описанных в литературных источниках рыб, имеющих вторичную складчатость, нарастание числа первичных складок прекращается с момента появления первых вторичных складок: у Salmonidae, например, это происходит ещё в ювенильном возрасте (Døving, Kasumyan, 2008). Однако у анабаса *Anabas testudineus* число первичных складок, на которых имеется вторичная складчатость, увеличивается по мере роста рыб (Касумян и др., 2021).

С исследованными ранее другими Pomacentridae, *Abudefduf vaigiensis* и *A. sexfasciatus*, амфиприонов объединяет наличие двух относительно крупных вентиляционных мешков — этмоидального и лакримального. Суммарный объём вентиляционных мешков у них, как и у амфиприонов, больше, чем у обонятельной полости. Совпадает и последовательность формирования вентиляционных мешков в онтогенезе — у *A. polymnus*, *A. vaigiensis* и *A. sexfasciatus* первым начинает формироваться лакримальный мешок и лишь затем — этмоидальный (Пашенко и др., 2022). Несмотря на то что большие по размерам отверстия, ведущие в вентиляционные мешки, хорошо заметны, в ранее выполненных исследованиях в органе обоняния амфиприонов (Arvedlund et al., 2003) они не отмечены.

Различия органов обоняния у амфиприонов и других рыб

Несмотря на очевидное сходство, морфология органов обоняния у исследованных амфиприонов не совпадает полностью. Так, ободок, окайм-

ляющий ноздрю и направляющий ток воды в полость органа, лучше всего развит у крупных *A. polymnus*. У молоди *A. polymnus* и у половозрелых особей *A. ocellaris* он отсутствует. Различается у амфиприонов число складок в обонятельной розетке, их больше всего у *A. polymnus*, причём у особей всех размерных классов, где такое межвидовое сравнение возможно выполнить (табл. 1). У наиболее крупного из исследованных нами *A. polymnus*, достигшего максимального для этого вида размера TL 14.0 см (Fautin, Allen, 1997; Froese, Pauly, 2023), число складок 24 – больше, чем у близких по размерам *A. clarkii* и *A. frenatus* – соответственно 21 и 20.

Различаются амфиприоны и по разнообразию складок в обонятельной розетке. Наряду с обычными складками могут присутствовать дихотомические и интеркалярные, тогда как других рыб, у которых находят аналогичные складки, известно крайне мало. Например, структуры, напоминающие интеркалярные складки, есть у щуки *Esox lucius* (Holl, 1965; Zeiske et al., 1992; Garwood et al., 2020). Своеобразие амфиприонов заключается в том, что дихотомические и интеркалярные складки, в том числе ещё формирующиеся, у них встречаются чаще всего в задней и средней частях розетки среди уже развитых складок, тогда как, согласно существующим данным, новые складки у рыб закладываются в роstralной части розетки, в том числе и у Pomacentridae (Døving, Kasumyan, 2008; Пащенко, Касумян, 2017, 2019).

По наличию и числу нетипичных складок исследованные виды рода *Amphiprion* различаются. Дихотомические складки обнаружены у *A. polymnus*, *A. frenatus* и *A. clarkii*, причём у *A. polymnus* горизонтально дихотомические и вертикально дихотомические складки встречаются у большинства (у 51 из 59) исследованных особей. У 2/3 всех особей *A. frenatus* найдены только горизонтально дихотомические складки, и только у одной особи *A. clarkii* TL 11.0 см обнаружена единственная горизонтально дихотомическая складка. У всех *A. polymnus* TL >5.0 см, кроме одной особи TL 11.0 см, в розетке присутствуют интеркалярные складки. Они имеются у большинства (до 75% особей TL > 8.5 см) *A. frenatus*, *A. ocellaris*, *A. perideraion*, и лишь у одного *A. clarkii* TL 8.4 см в обонятельной розетке есть интеркалярная складка. Таким образом, у всех видов *Amphiprion*, имеющих дихотомические складки в

розетке, присутствуют и интеркалярные складки, но не у всех видов с интеркалярными складками имеются и дихотомические. Совокупное число дихотомических и интеркалярных складок в обонятельной розетке отдельных особей *A. polymnus* может превышать число обычных складок, а у *A. frenatus* составлять половину общего числа складок. Возможно, эволюционный процесс в роде *Amphiprion* направлен на усиление разнообразия формы обонятельных складок в розетке и, как следствие, ведёт к её усложнению, изменению формы и к потере симметричности.

Очевидным следствием большого числа и разнообразия складок в обонятельной розетке рыб является увеличение площади обонятельного эпителия и числа рецепторных клеток. Вполне правомерно ожидать, что у амфиприонов с такими особенностями значительно выше функциональная нагрузка на обонятельную систему, что обычно наблюдается у эврибионтных рыб, освоивших различные условия обитания и имеющих более широкий спектр взаимоотношений, коммуникаций и разнообразный поведенческий репертуар (Kleerekoper, 1969; Døving, 1986; Kasumyan, 2004). Однако *A. polymnus* встречается лишь в песчано-илистых биоценозах и в ассоциации с ограниченным числом симбиотических актиний – по разным данным от двух до четырёх видов. Мало уступающий по сложности органа обоняния *A. frenatus* обитает, в отличие от *A. polymnus*, практически во всех зонах кораллового рифа и на террасах скальных склонов в симбиозе с актиниями только одного вида (Fautin, Allen, 1997; Астахов, 2002).

Наиболее эврибионтным среди всех видов рода *Amphiprion* является *A. clarkii*, имеющий наиболее широкий ареал и населяющий все типы биоценозов коралловых рифов, скальные склоны и песчано-илистые отмели в ассоциации со всеми 10 видами симбиотических актиний (Allen, 1991; Астахов, 2002). Но орган обоняния у него самый простой среди исследованных нами видов. В целом эти примеры не поддерживают предположение о том, что имеется связь между сложностью органа обоняния или числом складок в обонятельной розетке и эврибионтностью или специализацией амфиприонов к симбионтным актиниям. Трудно найти связь между устройством органа обоняния и прочностью ассоциации рыб с актиниями. Ассоциации поддерживаются рыбами, скорее всего, зрительно и

тактильно. Ассоциация у *A. perideraion*, поддерживающего постоянный контакт с актинией и не отрывающегося от её поверхности, оценивается как тесная. У *A. polymnus*, стремящегося далеко не уходить от актинии-хозяина, прочность ассоциации невысокая; у *A. clarkii*, который может легко покидать актинию и использовать удалённые убежища, эта ассоциация слабая (Moyer, Steene, 1979; Moyer, 1980; Hattori, 1995; Astakhov, 2021). В этом ряду видов орган обоняния наиболее сложно устроен у *A. polymnus*, выглядит менее сложным у *A. perideraion* и наиболее простым у *A. clarkii*.

Интерес представляет сравнение органа обоняния у амфиприонов с разным филогенетическим положением в парафилетическом роде *Amphiprion*, в котором выделяют четыре подрода — *Paramphiprion*, *Phalerebus*, *Actinicola* и *Amphiprion*, последний подразделяют на два комплекса: *clarkii* complex и *ephippium* complex (Allen, 1980). Представления о том, что наименее специализированный *A. clarkii* находится в основании филогенетического древа *Amphiprion*, в настоящее время отвергаются. Считается, что базальной группой следует рассматривать *Actinicola* с двумя входящими в него видами *A. ocellaris* и *A. percula*, которые в отличие от генерализованных *A. clarkii* и других 10 видов *clarkii* complex относятся к специализированным и проявляют высокую специфичность при выборе актиний-хозяев (Elliott et al., 1999; Nguyen et al., 2020; Tang et al., 2021). К *ephippium* complex подрода *Amphiprion* принадлежит *A. frenatus* вместе с ещё пятью видами, к подроду *Phalerebus* — *A. perideraion* с шестью видами, к подроду *Paramphiprion* — *A. polymnus* с двумя видами (Colleye et al., 2016).

Полагают, что симбиоз между предковыми Pomacentridae и актиниями возник ~ 10 млн лет назад в центре Индо-Тихоокеанской области (Litsios et al., 2014). Согласно последним молекулярно-генетическим данным, наиболее рано от общего ствола *Amphiprion* отделился *A. ocellaris*, а затем *A. clarkii*, имеющие, по нашим данным, относительно просто устроенный орган обоняния. Наиболее молодыми из исследованных нами видов являются *A. frenatus* и *A. polymnus*, отличающиеся от других амфиприонов наибольшим разнообразием обонятельных складок и более сложно устроенным органом обоняния (рис. 9) (Tang et al., 2021). Такая схема филогенеза рода *Amphiprion* в целом соответствует логике после-

довательных изменений от просто устроенного органа обоняния к морфологически более сложному. Укладываются в эту последовательность также и другие морфологические преобразования органа обоняния. Так, место расположения обонятельной розетки смещается с медиальной стороны обонятельной полости (*A. clarkii* и *A. perideraion*) на вентромедиальную (*A. polymnus*, *A. frenatus*). Для подтверждения этих тенденций требуется продолжение исследований с привлечением других видов *Amphiprion*.

Особое внимание привлекают характерные уклоны в середине медиальной и латеральной сторон обонятельной розетки в сторону отверстий вентиляционных мешков у *A. polymnus* и *A. frenatus* — одних из наиболее молодых видов. Обонятельные складки здесь относительно небольшие по размерам, ориентированы к крупным отверстиям этмоидального и лакриального вентиляционных мешков и своими дистальными лопастями приближены или частично вдаются в них (рис. 4, 7). Несомненно, что изменения формы розетки вблизи отверстий вентиляционных мешков не случайны и, скорее всего, представляют собой структурную адаптацию, улучшающую водообмен у поверхности обонятельных складок, следовательно, повышающую надёжность получения рыбами запаховой информации. Вполне возможно, что на складках, обращённых к отверстиям вентиляционных мешков, больше площадь, занимаемая рецепторным эпителием, а плотность сенсорных клеток в эпителии выше. Проверка этого предположения с привлечением методов электронной и конфокальной микроскопии представляется интересной и важной задачей для дальнейших исследований, в том числе и потому, что обонятельный эпителий и сенсорная оснащённость органа обоняния у амфиприонов остаются слабо изученными.

Согласно имеющимся данным, в зал. Нячанг и прилегающих районах Восточного моря встречаются пять видов амфиприонов, из которых один, *A. sandaracinos*, не был объектом нашего исследования. В то же время присутствие в водах Вьетнама одного из пяти изученных нами видов — *A. ocellaris* — ранее отмечено не было (Астахов, 2002, 2015; Астахов, и др., 2016), хотя *A. ocellaris* указан для Восточного моря (Allen, 2000). Это даёт основание полагать, что в водах Вьетнама может обитать больше видов амфиприонов, чем это считается в настоящее время.

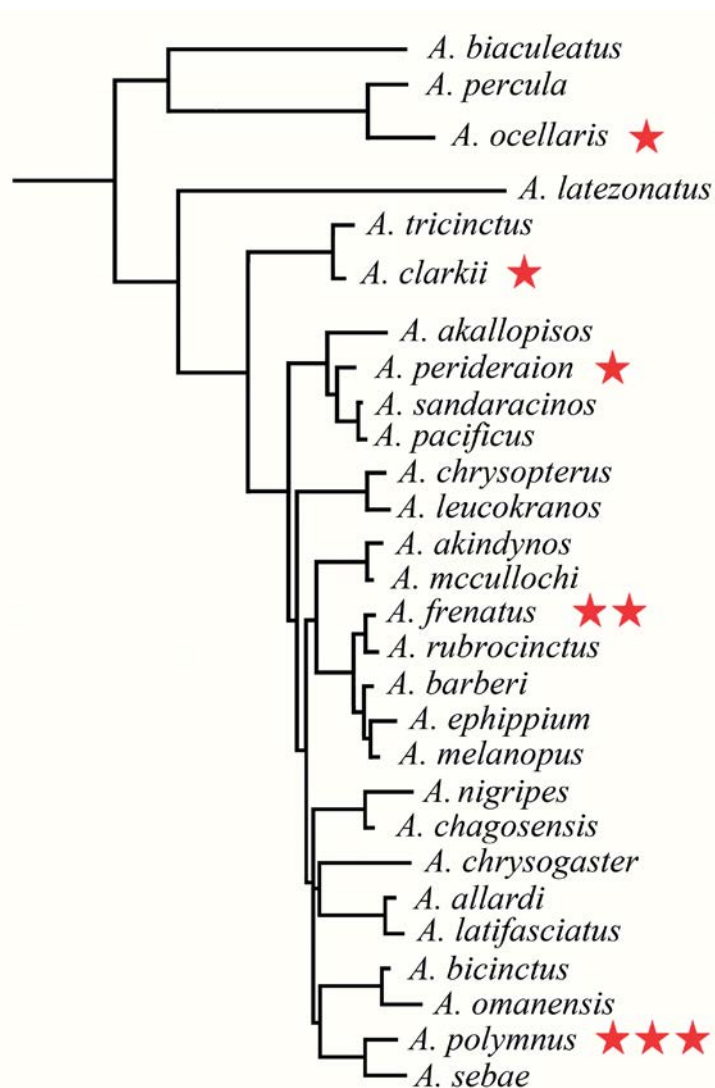


Рис. 9. Филогенетические отношения рыб рода *Amphiprion* (по: Tang et al., 2021); увеличение числа звёздочек (★) отражает морфологическое усложнение органа обоняния у исследованных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В наши задачи не входило получить данные, с помощью которых можно было бы подтвердить или опровергнуть существующие представления о филогении амфиприонов. В целом наши результаты находятся в соответствии с филогенетическими связями между видами рода *Amphiprion*, установленными по последним молекулярно-генетическим исследованиям (Tang et al., 2021). В частности, наши результаты поддерживают то, что *A. clarkii* и *A. frenatus* не являются сестринскими таксонами в подроде *Amphiprion*, как это считалось ранее на основании данных по морфологии тела и окраске рыб (Allen, 1972). Продолжение начатых работ и получение сведений

о морфологии органа обоняния у ещё неисследованных видов амфиприонов даст возможность соотнести особенности этой структуры с филогенетическим положением видов и выяснить, какие из изученных структурных элементов и в какой мере соответствуют филогенетической иерархии видов. Это позволит также оценить справедливость вывода о последовательном усложнении морфологии органа обоняния у амфиприонов. Такой эволюционный тренд может указывать на усиление функциональной нагрузки на обонятельную систему прежде всего в её обслуживании хемокоммуникаций, которые у амфиприонов все ещё мало изучены, особенно в сравнительном аспекте.

Амфиприоны широко распространены в центре Индо-Западно-Тихоокеанской области и являются обычными и хорошо узнаваемыми представителями прибрежной ихтиофауны. Популяции многих видов обитающих здесь рыб, в том числе амфиприонов, находятся в неблагоприятном состоянии из-за постоянно усиливающегося влияния хозяйственной деятельности человека в регионе (Jones et al., 2022). Большую угрозу для амфиприонов представляет обесцвечивание симбиотических актиний (выброс актиниями эндосимбиотических водорослей при стрессе), которое становится все более частым и масштабным явлением (Hobbs et al., 2013; Burke da Silva, Nedosyko, 2016). Внешне привлекательных и интересных по поведению амфиприонов массово и бесконтрольно вылавливают для публичных океанариумов и домашних аквариумов, что наносит большой ущерб их естественному воспроизводству и численности в природе (Shuman et al., 2005; Madduppa et al., 2018). Поддержание и восстановление популяций этих рыб невозможно без полных и глубоких знаний биологии этих рыб, в том числе их сенсорных систем, в частности обоняния. Сведения о морфологии периферического отдела обонятельной системы амфиприонов остаются ограниченными, особенно в сравнительном аспекте; функциональные характеристики этой системы (спектры воспринимаемых запахов, уровень чувствительности к ним и многое другое) практически не изучены. Выяснение этих вопросов важно также для понимания биологии этих рыб, их поведения, внутривидовой конкуренции и взаимоотношений с другими животными, в том числе рыбами. Амфиприоны могут быть модельными объектами для выяснения состояния популяций прибрежных тропических рыб и тенденций экосистемных изменений, вызываемых антропогенными воздействиями и глобальными климатическими процессами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность всем коллегам по Приморскому отделению Совместного российско-вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра, оказавшим содействие в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Совместного российско-вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра

(тема Э-3.1). Обработка первичных данных, анализ результатов и подготовка статьи выполнены в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100-5 в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов Д.А. 2002. Видовой состав анемоновых рыб (Perciformes, Pomacentridae) и симбиотических актиний (Cnidaria, Actiniaria) провинции Ханьхоа (Южный Вьетнам) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 41–55.
- Астахов Д.А. 2015. Материалы по фауне анемоновых рыб (Pomacentridae, Amphiprioninae) и их симбиотических актиний (Cnidaria, Actiniaria) на рифах островов Ли Сон (Южно-Китайское море, Центральный Вьетнам) // Там же. Т. 55. № 5. С. 618–621. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050033>
- Астахов Д.А., Савинкин О.В., Пономарев С.А. 2016. Фауна анемоновых рыб (Pomacentridae, Amphiprioninae) и их симбиотических актиний (Cnidaria, Actiniaria) на рифах островов Фу Куи, Кон Сон и Ан Тхой (Южно-Китайское море, Южный Вьетнам и Сиамский залив) и обзор фауны этих групп из прибрежных вод Вьетнама // Там же. Т. 56. № 6. С. 670–684. <https://doi.org/10.7868/S0042875216060011>
- Касумян А.О., Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К. 2021. Морфология органа обоняния анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae, Perciformes) // Зоол. журн. Т. 100. № 1. С. 40–56. <https://doi.org/10.31857/S0044513420110045>
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. Вып. 1. С. 96–111. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010106>
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2019. Морфология и вентиляция органа обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* (Pomacentridae, Perciformes) // Там же. Т. 59. № 2. С. 154–161. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010132>
- Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К., Касумян А.О. 2022. Морфология и вентиляция органа обоняния у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus* (Pomacentridae) // Там же. Т. 62. № 3. С. 282–293. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030158>
- Allen G.R. 1972. The anemonefishes: their classification and biology. Neptune City: T.F.H. Publ., 288 p.
- Allen G.R. 1980. Anemonefishes of the world: species, care and breeding. Mentor: Aquarium Systems, 104 p.
- Allen G.R. 1991. Damselfishes of the World. Melle: Mergus, 271 p.

- Allen G.R. 2000. Family Pomacentridae (damselfishes) // Ruffles Bull. Zool. Suppl. 8. P. 626–627.
- Almany G.R., Berumen M.L., Thorrold S.R. et al. 2007. Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve // Science. V. 316. № 5825. P. 742–744. <https://doi.org/10.1126/science.1140597>
- Arvedlund M., Kavanagh K. 2009. The senses and environmental cues used by marine larvae of fish and decapod crustaceans to find tropical coastal ecosystems // Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems. Dordrecht: Springer. P. 135–184. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2406-0_5
- Arvedlund M., Nielsen L.E. 1996. Do the anemonefish *Amphiprion ocellaris* (Pisces: Pomacentridae) imprint themselves to their host sea anemone *Heteractis magnifica* (Anthozoa: Actinidae)? // Ethology. V. 102. № 2. P. 197–211. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01118.x>
- Arvedlund M., McCormick M.I., Fautin D.G., Bildsøe M. 1999. Host recognition and possible imprinting in the anemonefish *Amphiprion melanopus* (Pisces: Pomacentridae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 188. P. 207–218. <https://doi.org/10.3354/meps188207>
- Arvedlund M., Bundgaard I., Nielsen L.E. 2000a. Host imprinting in anemonefishes (Pisces: Pomacentridae): does it dictate spawning site preferences? // Environ. Biol. Fish. V. 58. № 2. P. 203–213. <https://doi.org/10.1023/A:1007652902857>
- Arvedlund M., Larsen K., Winsor H. 2000b. The embryonic development of the olfactory system in *Amphiprion melanopus* (Perciformes: Pomacentridae) related to the host imprinting hypothesis // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 80. № 6. P. 1103–1109. <https://doi.org/10.1017/S0025315400003179>
- Arvedlund M., Brolund T.M., Nielsen L.E. 2003. Morphology and cytology of the olfactory organs in small juvenile *Dascyllus aruanus* and *Amphiprion ocellaris* (Pisces: Pomacentridae) // Ibid. V. 83. № 6. P. 1321–1326. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008762>
- Biology of Damselfishes. 2016. Boca Raton: CRC Press, 340 p. <https://doi.org/10.1201/9781315373874>
- Astakhov D.A. 2021. Gap in the Continuous Range of *Amphiprion clarkii* (Pomacentridae) in the Gulf of Thailand (South China Sea). Possible Causes // J. Ichthyol. V. 61. № 6. P. 808–817. <https://doi.org/10.1134/S0032945221060023>
- Bridge T., Scott A., Steinberg D. 2012. Abundance and diversity of anemonefishes and their host sea anemones at two mesophotic sites on the Great Barrier Reef, Australia // Coral Reefs. V. 31. № 4. P. 1057–1062. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0916-x>
- Brolund T.M., Nielsen L.E., Arvedlund M. 2003. Do juvenile *Amphiprion ocellaris* Cuvier (Pisces: Pomacentridae) recognize conspecifics by chemical or visual cues? // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 83. № 5. P. 1127–1136. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008385h>
- Burke da Silva K., Nedosyko A. 2016. Sea anemones and anemonefish: a match made in Heaven // The Cnidaria, past, present and future. Cham: Springer. P. 425–438. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_27
- Buston P.M. 2004. Territory inheritance in clownfish // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 271. Suppl. 4. P. S252–S254. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0156>
- Buston P.M., García M.B. 2007. An extraordinary life span estimate for the clown anemonefish *Amphiprion percula* // J. Fish Biol. V. 70. № 6. P. 1710–1719. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01445.x>
- Cleveland A., Verde E.A., Lee R.W. 2011. Nutritional exchange in a tropical tripartite symbiosis: direct evidence for the transfer of nutrients from anemonefish to host anemone and zooxanthellae // Mar. Biol. V. 158. № 3. P. 589–602. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1583-5>
- Colleye O., Vandewalle P., Lanterbecq D. et al. 2011. Interspecific variation of calls in clownfishes: degree of similarity in closely related species // BMC Evol. Biol. V. 11. Article 365. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-365>
- Colleye O., Iwata E., Parmentier E. 2016. Clownfishes // Biology of damselfishes. Boca Raton: CRC Press. P. 246–266. <https://doi.org/10.1201/9781315373874>
- Daly M., Brugler M.R., Cartwright P. et al. 2007. The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus // Zootaxa. V. 1668. P. 127–182. <https://doi.org/10.5281/zenodo.180149>
- Dixon D.L., Jones G.P., Munday P.L. et al. 2008. Coral reef fish smell leaves to find island homes // Proc. R. Soc. B. V. 275. № 1653. P. 2831–2839. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0876>
- Dixon D.L., Munday P.L., Pratchett M., Jones G.P. 2011. Ontogenetic changes in responses to settlement cues by Anemonefish // Coral Reefs. V. 30. № 4. P. 903–910. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0776-9>
- Døving K.B. 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progress in Sensory Physiology. V. 6. Berlin: Heidelberg: Springer. P. 39–104. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70411-6_2
- Døving K.B., Kasumyan A.O. 2008. Chemoreception // Fish Larval Physiology. Boca Raton: CRC Press. P. 331–394. <https://doi.org/10.1201/9780429061608-15>
- Elliott J.K., Mariscal R.N. 2001. Coexistence of nine anemonefish species: differential host and habitat utilization, size and recruitment // Mar. Biol. V. 138. № 1. P. 23–36. <https://doi.org/10.1007/s002270000441>
- Elliott J.K., Loughheed S.C., Bateman B. et al. 1999. Molecular phylogenetic evidence for the evolution of specializa-

- tion in anemone fishes // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 266. № 1420. P. 677–685.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0689>
- Fautin D.G., Allen G.R. 1997. Field guide to anemonefishes and their host sea anemones. Perth: West. Aust. Mus., 159 p.
- Feeney W.E., Brooker R.M. 2017. Anemonefishes // Curr. Biol. V. 27. № 1. P. R6–R8.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.07.046>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 03/2023).
- Garwood R.J., Behnsen J., Ramsey A.T. et al. 2020. The functional nasal anatomy of the pike, *Esox lucius* L. // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 244. Article 110688.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110688>
- Hattori A. 1995. Coexistence of two anemonefishes, *Amphiprion clarkii* and *A. perideraion*, which utilize the same host sea anemone // Environ. Biol. Fish. V. 42. № 4. P. 345–353.
<https://doi.org/10.1007/BF00001464>
- Hobbs J.-P.A., Frisch A.J., Ford B.M. et al. 2013. Taxonomic, spatial and temporal patterns of bleaching in anemones inhabited by anemonefishes // PLoS One. V. 8. № 8. Article e70966.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070966>
- Holl A. 1965. Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen am Geruchsorgan der Knochenfische // Z. Morph. Ökol. Tiere. V. 54. № 6. P. 707–782.
<https://www.jstor.org/stable/43262175>
- Iwata E., Manbo J. 2013. Territorial behaviour reflects sexual status in groups of false clown anemonefish (*Amphiprion ocellaris*) under laboratory conditions // Acta Ethol. V. 16. № 2. P. 97–103.
<https://doi.org/10.1007/s10211-012-0142-0>
- Jones G.P., Planes S., Thorrold S.R. 2005. Coral reef fish larvae settle close to home // Curr. Biol. V. 15. № 14. P. 1314–1318.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.06.061>
- Jones G.P., Srinivasan M., Galbraith G.F. et al. 2022. Saving Nemo. Extinction risk, conservation status, and effective management strategies for anemonefishes // Evolution, development and ecology of anemonefishes: model organisms for marine science. Boca Raton: CRC Press. P. 285–297.
<https://doi.org/10.1201/9781003125365-30>
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kavanagh K.D., Alford R.A. 2003. Sensory and skeletal development and growth in relation to the duration of the embryonic and larval stages in damselfishes (Pomacentridae) // Biol. J. Linn. Soc. V. 80. № 2. P. 187–206.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00229.x>
- Klann M., Mercader M., Salis P. et al. 2022. Anemonefishes // Handbook of marine model organisms in experimental biology. Boca Raton: CRC Press. P. 443–464.
<https://doi.org/10.1201/9781003217503-24>
- Kleerekoper H. 1969. Olfaction in fishes. Bloomington: Ind. Univ. Press, 222 p.
- Lara M.R. 2008. Development of the nasal olfactory organs in the larvae, settlement-stages and some adults of 14 species of Caribbean reef fishes (Labridae, Scaridae, Pomacentridae) // Mar. Biol. V. 154. № 1. P. 51–64.
<https://doi.org/10.1007/s00227-007-0899-2>
- Litsios G., Pearman P.B., Lanterbecq D. et al. 2014. The radiation of the clownfishes has two geographical replicates // J. Biogeogr. V. 41. № 11. P. 2140–2149.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12370>
- Madduppa H.H., Timm J., Kochzius M. 2018. Reduced genetic diversity in the clown anemonefish *Amphiprion ocellaris* in exploited reefs of Spermonde Archipelago, Indonesia // Front. Mar. Sci. V. 5. Article 80.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00080>
- Manassa R.P., Dixson D.L., McCormick M.I., Chivers D.P. 2013a. Coral reef fish incorporate multiple sources of visual and chemical information to mediate predation risk // Anim. Behav. V. 86. № 4. P. 717–722.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.003>
- Manassa R.P., McCormick M.I., Chivers D.P., Ferrari M.C.O. 2013b. Social learning of predators in the dark: understanding the role of visual, chemical and mechanical information // Proc. R. Soc. B. V. 280. № 1765. Article 20130720.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0720>
- Miyagawa K., Hidaka T. 1980. *Amphiprion clarkii* juvenile: innate protection against and chemical attraction by symbiotic sea anemones // Proc. Jpn. Acad. Ser. B. V. 56. № 6. P. 356–361.
<https://doi.org/10.2183/pjab.56.356>
- Miyagawa-Kohshima K., Odoriba S., Okabe D. et al. 2014. Embryonic learning of chemical cues via the parents' host in anemonefish (*Amphiprion ocellaris*) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 457. P. 160–172.
<http://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.04.004>
- Moyer J.T. 1980. Influence of temperate waters on the behavior of the tropical anemonefish *Amphiprion clarkii* at Miyake-jima, Japan // Bull. Mar. Sci. V. 30. Suppl. 1. P. 261–272.
- Moyer J.T., Steene R.C. 1979. Nesting behavior of the anemonefish *Amphiprion polymnus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 26. № 2.
<http://doi.org/10.11369/jji1950.26.209>
- Murphy B.F., Leis J.M., Kavanagh K.D. 2007. Larval development of the Ambon damselfish *Pomacentrus ambo-*

- inensis*, with a summary of pomacentrid development // J. Fish. Biol. V. 71. № 2. P. 569–584.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01524.x>
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 601 p.
- Nguyen H.-T.T., Tran A.-N.T., Ha L.T.L. et al. 2019. Host choice and fitness of anemonefish *Amphiprion ocellaris* (Perciformes: Pomacentridae) living with host anemones (Anthozoa: Actiniaria) in captive conditions // J. Fish Biol. V. 94. № 6. P. 937–947.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13910>
- Nguyen H.-T.T., Dang B.T., Glenner H., Geffen A.J. 2020. Cophylogenetic analysis of the relationship between anemonefish *Amphiprion* (Perciformes: Pomacentridae) and their symbiotic host anemones (Anthozoa: Actiniaria) // Mar. Biol. Res. V. 16. № 2. P. 117–133.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2020.1711952>
- Pryor S.H., Hill R., Dixon D.L. et al. 2020. Anemonefish facilitate bleaching recovery in a host sea anemone // Sci. Rep. V. 10. Article 18586.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-75585-6>
- Randall J.E., Allen G.R., Steene R.C. 1997. Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. Bathurst: Crawford House Publ., 580 p.
- Ricciardi F., Boyer M., Ollerton J. 2010. Assemblage and interaction structure of the anemonefish-anemone mutualism across the Manado region of Sulawesi, Indonesia // Environ. Biol. Fish. V. 87. № 4. P. 333–347.
<https://doi.org/10.1007/s10641-010-9606-0>
- Roopin M., Chadwick N.E. 2009. Benefits to host sea anemones from ammonia contributions of resident anemonefish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 370. № 1–2. P. 27–34.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.11.006>
- Roux N., Lecchini D. 2015. Clownfish chemically recognized their sea-anemone host at settlement // Vie Milieu. V. 65. № 1. P. 17–20.
- Roux N., Salis P., Lambert A. et al. 2019. Staging and normal table of postembryonic development of the clownfish (*Amphiprion ocellaris*) // Devel. Dyn. V. 248. № 7. P. 545–568.
<https://doi.org/10.1002/dvdy.46>
- Shuman C.S., Hodgson G., Ambrose R.F. 2005. Population impacts of collecting sea anemones and anemonefish for the marine aquarium trade in the Philippines // Coral Reefs. V. 24. № 4. P. 564–573.
<https://doi.org/10.1007/s00338-005-0027-z>
- Tang K.L., Stiassny M.L.J., Mayden R.L., DeSalle R. 2021. Systematics of Damsel-fishes // Ichthyol. Herpetol. V. 109. № 1. 258–318.
<https://doi.org/10.1643/i2020105>
- Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of fish olfactory organ in teleosts // Chemoreception in fishes N.Y.: Elsevier. P. 39–59.
- Yamamoto M., Ueda K. 1979. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. X. Perciformes, Beryciformes, Scorpaeniformes, and Pleuronectiformes // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. V. 14. P. 273–297.
- Zeiske E., Theisen B., Breucker H. 1992. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system // Fish chemoreception. Dordrecht: Springer. P. 13–39.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_2