

ISSN 0042-8752

Том 63, Номер 3

Май - Июнь 2023



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



www.sciencejournals.ru

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



СОДЕРЖАНИЕ

Том 63, Номер 3, 2023

Новый вид китовидковой рыбы рода <i>Cetomimus</i> (Cetomimidae) из тропической части Центральной Атлантики <i>С. Г. Кобылянский, Н. В. Гордеева, А. В. Мишин</i>	251
Малёк <i>Rhinopias</i> cf. <i>argoliba</i> (Scombraenidae) из тропической Западной Пацифики <i>А. М. Прокофьев, Дж. Маклейн</i>	265
Сравнительный анализ структуры морфологического разнообразия алтайских османов рода <i>Oreoleuciscus</i> (Surginidae) популяций рек трёх водных систем Монголии <i>А. Н. Мироновский, Е. Е. Слынько</i>	274
Региональные особенности распределения керчака-яока <i>Myoxocephalus jaok</i> (Cottidae) в российских водах Японского моря <i>В. В. Панченко, А. Н. Вдовин, Л. Л. Панченко</i>	282
Количественное распределение летучих рыб (Echocoetidae), морских млекопитающих, птиц и черепах в северной части Центральной Атлантики (по результатам рейсов 43–45 НИС “Академик Николай Страхов”) <i>И. Б. Шаховской</i>	291
Определение возраста азовской хамсы <i>Engraulis encrasicolus maeoticus</i> (Engraulidae) на основе анализа изображений отолитов <i>М. В. Чесалин</i>	292
Прямое определение возраста и роста с использованием колючего луча спинного плавника синего тунца <i>Thunnus thynnus</i> (Scombridae), выращенного в морских садках, в сравнении с дикими популяциями <i>Н. Милатоу, П. Мегалофоноу</i>	302
Возраст, рост, созревание и смертность спикары <i>Spicara flexuosa</i> (Sparidae) из акватории Крыма (Чёрное море) <i>Д. Н. Куцын</i>	303
Роль повторно нерестующих особей в воспроизводстве атлантического лосося <i>Salmo salar</i> (Salmonidae). Математическое моделирование <i>М. Ю. Алексеев</i>	316
Описание стероидосекреторных клеток при развитии и атрезии ооцитов лобана <i>Mugil cephalus</i> (Mugilidae) в лагуне Эль-Бардавиль, Египет <i>М. А. Муса, Ф. А. Эль-Мессади, Н. А. Халил</i>	323
Состав пищи и репродуктивные особенности атлантического конгера <i>Conger conger</i> (Congridae) в турецких водах Эгейского моря <i>Б. Байхан, Б. Тайлан</i>	324
Экология питания красного пагра <i>Pagrus major</i> (Sparidae) в Корейском проливе <i>С. Джин, Д. Г. Ким, Г. Ц. Сеонг, Д. Й. Канг, Дж. М. Йеонг, Х. Дж. Ким, Г. В. Баек</i>	325
Факторы, определяющие численность пополнения горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Salmonidae) острова Итуруп <i>В. И. Островский, А. М. Каев</i>	326

Изучение полиморфизма ISSR-маркеров у щиповок рода <i>Cobitis</i> (Cobitidae) в связи с проблемами дифференциации видов, участвовавших в образовании полиплоидных форм гибридного происхождения, и определения их таксономического статуса	339
<i>А. А. Волков, С. М. Расторгуев, Е. Д. Васильева, В. П. Васильев</i>	
Генетические вариации области четвертого экзона гена пролактина и их связь с особенностями роста у обыкновенного лаврака <i>Dicentrarchus labrax</i> (Moronidae)	352
<i>Э. Озкан-Гокчек, Р. Ишик</i>	
Аномалии позвоночника и позвонковые фенотипы сеголеток плотвы <i>Rutilus rutilus</i> (Surginidae) после отдельного и совместного воздействия магнитного поля и хлорофоса на эмбрионы	353
<i>Ю. В. Чеботарева, В. В. Крылов, М. Г. Таликина, Ю. Г. Изюмов</i>	
Влияние солёности на липидный состав молоди горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Salmonidae)	365
<i>О. Б. Васильева, Д. А. Ефремов, Т. Р. Руоколайнен, Н. Н. Немова</i>	

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новые данные о распространении <i>Scorpaenopsis obtusa</i> (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в прибрежных водах Индии	372
<i>С. Суббураман, А. Муруган, Г. Махадеван, Г. Эммануэль, Р. Фрике</i>	

НОВЫЙ ВИД КИТОВИДКОВОЙ РЫБЫ РОДА *CETOMIMUS* (CETOMIMIDAE) ИЗ ТРОПИЧЕСКОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АТЛАНТИКИ

© 2023 г. С. Г. Кобылянский¹ *, Н. В. Гордеева^{1, 2}, А. В. Мишин¹

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

²Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

*E-mail: kobylianskysg@gmail.com

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 31.07.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Приводится описание нового для науки вида батипелагической китовидковой рыбы рода *Cetomimus*, два экземпляра которого были пойманы над центральной тропической частью Срединно-Атлантического хребта на горизонтах 1500–0 и 2680–0 м. Для вида характерны $3\frac{1}{2}$ жаберные дуги (за третьей жаберной дугой имеется маленькое отверстие), развитая только вокруг ануса и над основаниями первого–шестого лучей анального плавника кавернозная ткань; большие поры канала боковой линии, приблизительно равные ширине этого канала; отсутствие крупных, клапановидных треугольных выростов по краю перемычек между порами в задней части боковой линии; 42–48 позвонков; 20, 17–18 и 18 лучей соответственно в грудном, спинном и анальном плавниках; 17–18 пор в канале боковой линии между верхним краем жаберной крышки и концом хвостового стебля, а также некоторые иные диагностические признаки. Приведены первые молекулярно-генетические данные для описываемого вида (последовательности *COX-1* мтДНК, или ДНК-баркоды), а также анализ межвидовой дивергенции в роде *Cetomimus*.

Ключевые слова: Stephanoberycoidei, Cetomimidae, новый вид *Cetomimus*, новые находения, ДНК-баркодинг, молекулярная филогения, Срединно-Атлантический хребет.

DOI: 10.31857/S0042875223030098, **EDN:** BYIWGT

Род *Cetomimus* Goode et Bean, 1895 (Cetomimidae), описанный лишь по самкам, насчитывает в настоящее время семь номинальных видов и морфологически подразделён согласно имеющейся классификации (Harry, 1952) на два подрода – монотипический *Psapharocetus* Harry, 1952 (с единственным видом *C. kerdops* Parr, 1934) и *Cetomimus* s. str., к которому относятся шесть уже известных видов, а также описываемый в настоящей статье новый вид. Особую группу среди *Cetomimus* s. str. образует один ещё не описанный вид китовидок *Cetomimus* sp. (Paxton et al., 2016), обладающий сравнительно укороченным телом и малым числом пор в боковой линии (11–14), окаймлённых в задней части тела крупными мягкими клапановидными выростами, основания которых шире участка канала боковой линии между порами (Paxton et al., 2016). Вторая группа объединяет прочие виды подрода с заметно вытянутым в длину телом и относительно большим числом пор боковой линии (15–28), которые в задней её части или полностью лишены каких-либо окаймляющих выростов, или эти выросты (у большинства видов, за исключени-

ем *C. teevani* Harry, 1952), сравнительно небольших размеров, а их основания уже канала боковой линии между порами. К этой группе относят виды с тремя целиком сформированными жаберными дугами и полностью редуцированной четвёртой жаберной дугой (отверстие за третьей дугой отсутствует) – *C. gillii* Goode et Bean, 1895; *C. craneae* Harry, 1952 и *C. teevani*, а также виды, у которых к верхней части третьей жаберной дуги примыкает сильно редуцированная и укороченная четвёртая жаберная дуга, несущая на себе лишь несколько укороченных жаберных лепестков (имеется очень маленькое отверстие между третьей и четвёртой дугами) – *C. picklei* (Gilchrist, 1922), *C. hempeli*, Maul, 1969, *C. compunctus* Abe, Marumo et Kawaguchi, 1965 и описанный в настоящей работе новый вид (Harry, 1952; Abe et al., 1965; Maul, 1969; Paxton, 1986; Paxton, Bray, 1986; Angulo, 2015; Paxton et al., 2016). Таксономическая ревизия рода *Cetomimus* до сих пор не проведена, поэтому представления о его объёме и видовом составе остаются до конца не определёнными. Помимо уже известных видов имеются также данные о по крайней

мере пяти ещё не описанных видовых формах рода *Cetomimus* (Paxton, Bray, 1986; Paxton, 1989). Все представители *Cetomimus* — чрезвычайно редко встречающиеся в уловах мезо- и батипелагические рыбы, которые нигде не достигают значительной численности. За всё время исследований во всех трёх основных океанах было поймано лишь немногим более 180 экз. этого рода, причём их подавляющее большинство было собрано в Атлантике (Brauer, 1906; Craddock, Mead, 1970; Paxton, 1989; Tolley et al., 1989; Angulo, 2015). Число станций, на которых были пойманы разные виды *Cetomimus*, очень невелико, поэтому каждое новое нахождение поставляет дополнительную информацию об их географическом распространении и батиметрическом распределении.

В последние годы для описания новых таксонов глубоководных рыб и анализа их положения в общей системе костных рыб наряду с применением традиционных методик сравнительной анатомии и морфологии нашли широкое применение методы молекулярной генетики, позволяющие оценить как генетическое разнообразие различных таксономических групп, так и их филогенетические связи. ДНК-баркодинг является одним из наиболее распространённых и эффективных инструментов идентификации, классификации и анализа видов на основе короткого (~650 пар нуклеотидов) стандартного фрагмента ДНК митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы *c* (*COX-1*) (Hebert et al., 2003). Применение этого инструментария подходит не только для идентификации видов с помощью поиска референсной последовательности *COX-1* в имеющихся базах генетических данных (BoldSystems¹ и NCBI²), но и для предварительного выделения групп конспецифичных последовательностей нуклеотидов и определения на их основе межвидовых границ в общем массиве полученной информации. ДНК-баркодинг также пригоден для выявления и анализа сложных или незавершённых эволюционных процессов внутри видов и/или их групп, идентификации криптических видов, определения интрогрессии и гибридизации, неполной дивергенции филогенетических линий и так далее. У рыб результативность ДНК-баркодинга для идентификации различных морских и пресноводных видов, как правило, превышает 90% (Ward et al., 2005; Hubert et al., 2008; Pereira et al., 2013). Обычно в качестве стандартного порога межвидовой дивергенции принимается величина 2%, которая была рассчитана эмпирически из распределения внутри- и межвидовых оценок генетических дистанций (Ward, 2009). Однако нередки случаи более

слабых межвидовых различий, тем не менее позволяющие корректно идентифицировать виды по ДНК-баркоду (Ward et al., 2005).

Некоторые вопросы классической морфологической таксономии глубоководных рыб могут быть разрешены лишь при применении методов молекулярной генетики. Например, анализ митохондриального (мт) генома помог установить, что представители семейств Mirapinnidae (*Eutaeniorhynchus festivus*) и Megalomysteridae (*Ataxolepis apus*), сильно различающиеся морфологически, на самом деле являются соответственно личинками и самцами китовидок рода *Cetomimus*, типовые экземпляры которых в коллекциях, напомним, до этого были представлены исключительно самками (Johnson et al., 2009). Установление родовой синонимии указанных представителей трёх семейств обнаруживает уникальный случай сочетания радикальной онтогенетической трансформации и полового диморфизма у позвоночных животных, сопряжённых с существенными преобразованиями скелета.

Необходимость привлечения дополнительных методов при исследовании двух экземпляров описанного в настоящей работе нового вида *Cetomimus* (помимо анализа морфологии) также была обусловлена и тем, что при общей схожести пропорций тела и значений счётных признаков у них наблюдаются значительные различия в числе позвонков (48 у голотипа и 42 у паратипа). Поскольку все китовидковые рыбы встречаются в уловах лишь спорадически, сложно дать экспертную оценку пределов варьирования пластических и меристических признаков в популяции каждого конкретного вида. Поэтому для исключения ошибочных определений и подтверждения конспецифичности имеющихся у нас экземпляров был осуществлён анализ их мтДНК.

Таким образом цель настоящей работы — привести морфологическое описание нового вида рода *Cetomimus*, а также проанализировать межвидовые границы в роде *Cetomimus* с использованием полученных авторами ДНК-баркодов и имеющихся данных из баз генетической информации с применением нескольких методов, основанных на анализе парных дистанций (ABGD) и филогении (GMYC и bPTP).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили 2 экз. (самки) рыб, пойманных в 37-м и 39-м рейсах научно-исследовательского судна (НИС) “Профессор Логачев” (2015 и 2018 гг.) над центральной тропической частью Срединно-Атлантического хребта (САХ). Рыбы пойманы незамыкающимся разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева (РТАКСА) во время двух ночных тралений в пелагиали над ложем рифтовой доли-

¹ BOLD — Barcode of Life Data System V. 4 (<https://www.boldsystems.org>. Version 06/2022).

² NIH genetic sequence database (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>. Version 06/2022).

ны САХ в олиготрофных периферических водах Центрального Северо-Атлантического антициклонического круговорота. Материал хранится в коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ). При обработке материала за основу приняли схему измерений и подсчетов пластических и меристических признаков, ранее применявшуюся для других видов *Cetomimus* (Harry, 1952; Maul, 1969; Angulo, 2015). В работе приняты следующие обозначения: *SL* – стандартная длина тела рыбы, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *hc* – высота головы на вертикали середины орбиты, *io* – ширина межглазничного промежутка, *l_{mx}* – длина верхней челюсти, *l_{md}* – длина нижней челюсти, *imd* – поперечное расстояние между задними окончаниями нижних челюстей правой и левой сторон тела, *H* – высота тела на вертикали основания грудного плавника, *h* – высота хвостового стебля, *l_{pc}* – длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aA* – антедорсальное, антепекторальное и антеанальное расстояния; *ID*, *IA* – длина оснований спинного и анального плавников; *IP* – длина грудного плавника; *pD₁*, *pA₁* – расстояния от начала оснований спинного и анального плавников до конца хвостового стебля; *pD₂*, *pA₂* – расстояния от конца оснований спинного и анального плавников до хвостового стебля; *IC* – длина хвостового плавника; *D*, *A*, *P* – число лучей в спинном, анальном и грудном плавниках; *S* – суммарное число сегментированных лучей в хвостовом плавнике; *C_d*, *C_v* – число сегментированных лучей в дорсальной и вентральной лопастях хвостового плавника; *ll* – число пор боковой линии тела между задневерхним краем жаберной крышки и окончанием хвостового стебля, *vert.* – суммарное число туловищных и хвостовых позвонков, включая уростиль.

Для молекулярно-генетического анализа помимо двух указанных типовых экземпляров использовали также самца (ст. 2172-1, 07.11–08.11.2009 г., 04°40' ю.ш., 12°16' з.д., горизонт лова 1800–0 м) и личинку (ст. 2184-3, 19.11.2009 г., 29°28' ю.ш., 00°11' в.д., горизонт лова 2000–0 м) *Cetomimus* sp., собранных авторами ранее в Южной Атлантике в 21-м рейсе НИС “Академик Иоффе”. Экстракцию геномной ДНК из фиксированных в 96%-м этаноле образцов мышечной ткани проводили с использованием коммерческого набора Diatom™ DNA Prep100 (“Лаборатория ИЗОГЕН”, Россия). Для амплификации и секвенирования фрагмента *COX-1* мтДНК использовали универсальные праймеры FishF1 и FishR2 (Ward et al., 2005). Редактирование хроматограмм и сведение их в консенсусные последовательности проводили в программе Geneious³. Полученные последовательности длиной 622–647 пар

³ Geneious 10.2.2 (<http://www.geneious.com>. Version 06/2022).

нуклеотидов (п.н.) были депонированы в GenBank/NCBI (таблица).

Для реконструкции филогенетических связей в дополнение к собственным данным использовали последовательности *COX-1* мтДНК представителей Cetomimidae и близкородственного вида *Barbourisia rufa* (семейство Barbourisiidae) из NCBI и BOLD (таблица). В перечне заимствованных последовательностей из генетических баз данных в таблице видовые названия приведены так, как они в них были зарегистрированы, в том числе и утратившие валидность видовые названия *Ataxolepis apus* (самцы *Cetomimus* spp.) и *Eutaeniophorus festivus* (личинки *Cetomimus* spp.). После выравнивания всех 28 последовательностей их конечная длина составила 523 п.н., что превышает минимальную длину (486 п.н.) стандартного ДНК-баркода (Hanner, 2009).

Поиск межвидовых границ среди анализируемых последовательностей *COX-1* мтДНК и определение гипотетических групп (видов) в роде *Cetomimus* и у других представителей Cetomimidae осуществляли с применением нескольких методов. Первый метод – ABGD, или автоматический поиск “разрыва”, так называемого “barcoding gap”, в оценках внутри- и межвидовых генетических дистанций (Puillandre et al., 2012). В рамках этого метода подразумевается, что внутривидовая дивергенция много меньше межвидовой; стандартом для видов животных считаются их десятикратное различие (Hebert et al., 2004). Матрицу генетических расстояний на основе двухпараметрической модели Кимуры (K2P) (Kimura, 1980) рассчитывали в программе Mega v. 7 и затем анализировали в онлайн-версии программы ABGD (<http://www.abi.snv.jussieu.fr/public/abgd/abgdweb.html>. Version 05/2022) с заданными значениями “разрыва” (X) 1.0 и внутривидовой дивергенции (P) между 0.001 (0.1%) и 0.1 (10%).

Для разделения видов также использовали построение филогенетических деревьев, применяя два метода – GMYC (Generalized Mixed Yule Coalescent method, Sahu et al., 2016) и bPTP (Bayesian implementation of the Poisson tree Processes, Zhang et al., 2013).

Для анализа GMYC исключили повторяющиеся последовательности в онлайн-сервисе FaBox (Villesen, 2007), затем с оставшимися гаплотипами (таблица) построили ультраметрическую дендрограмму в программе BEAST v1.8.0 (Drummond, Rambaut, 2007). Выбор оптимальной модели эволюции проводили в программе jModeltest (Posada, 2008) на платформе CIPRES Science Gateway version 3.3 web service (Miller et al., 2010). Согласно байесовскому информационному критерию (BIC), наилучшее соответствие показала модель: *HKY + G* (*G* = 0.14). Использовали стандартную оценку скорости мутации мтДНК у рыб – 1% в млн лет

Список последовательностей *COX-1* мтДНК, представленных в реестре генетических баз данных (NCBI и BOLD) и использованных для анализа филогении и межвидовой дивергенции представителей Cetomimidae и близкородственного вида *Barbourisia rufa* (Barbourisiidae)

Гаплотип	Идентификация в реестре баз данных		Источник информации
	номер (ID)	вид	
<i>Cetomimus paxtoni</i>			
(♂)*	AP010887	<i>Ataxolepis apus</i>	Johnson et al., 2009
(♀)*	ON810776	<i>Cetomimus paxtoni</i> (голотип)	Наши данные
(♂)	SCAFB1317-09	<i>Ataxolepis apus</i>	BOLD
(♀)	UKFBJ1157-08	<i>Cetomimus</i> sp.	То же
(♀)*	ON810777	<i>Cetomimus paxtoni</i> (паратип)	Наши данные
<i>Cetomimus</i>			
sp. 3 (♂)*	ON810779	<i>Ataxolepis apus</i>	Наши данные
sp. 1 (♀)*	GLF133-14	<i>Cetomimus</i> sp.	BOLD
sp. 4 (♀)*	AP010881	<i>Cetomimus</i> Atl. sp. 1	Johnson et al., 2009
sp. 1 (Lrv.)*	AP010885	<i>Eutaeniophorus festivus</i>	То же
sp. 2 (Lrv.)*	ON810778	То же	Наши данные
<i>Gyrinomimus grahami</i>			
*	FJ164637	<i>Gyrinomimus grahami</i>	NCBI
	FJ164638	То же	То же
	AP010883	<i>Gyrinomimus</i> sp. nov. B2	Johnson et al., 2009
<i>Gyrinomimus myersi</i> *	AP010884	<i>Gyrinomimus myersi</i>	То же
<i>Ditropichthys storeri</i> *	FNZ198-06	<i>Ditropichthys storeri</i>	BOLD
<i>Danacetichthys galathenus</i> *	AP002936	<i>Danacetichthys galathenus</i>	Johnson et al., 2009
<i>Cetostoma regani</i>			
1*	GU071727	<i>Cetostoma regani</i>	Bucklin et al., 2010
1	AP010886	<i>Parataeniophorus gulosus</i>	Johnson et al., 2009
2*	AP004423	<i>Cetostoma regani</i>	То же
2	AP004424	<i>Parataeniophorus gulosus</i>	»
3*	KY033585	<i>Cetostoma regani</i>	Kenchington et al., 2017
3	KY033586	То же	То же
3	AP010882	»	Johnson et al., 2009
3	MAECO412-09	»	BOLD
<i>Procetichthys krefftii</i> *	AP010880	<i>Procetichthys krefftii</i>	Johnson et al., 2009
<i>Barbourisia rufa</i>			
1*	JQ354000	<i>Barbourisia rufa</i>	Elz et al., 2012
2*	AP010879	То же	Johnson et al., 2009
2	FMVIC153-08	»	BOLD

Примечание. * Гаплотип представлен на рис. 6; ♂ – самец, ♀ – самка, Lrv. – личинка; BOLD – Barcode of Life Data System V. 4 (<https://www.boldsystems.org>. Version 06/2022); NCBI – NIH genetic sequence database (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>. Version 06/2022).

(Bermingham et al., 1997). Реконструкцию филогении на основании алгоритма Байеса проводили с помощью 10 млн итераций метода МСМС (Markov chain Monte Carlo) с шагом 1000. Точность анализа проверяли в программе Tracer v. 1.7.1 (Rambaut et al., 2018) на основании показателя эффективного

размера выборки (ESS) > 200. Сформированный в программе TreeAnnotator (Drummond et al., 2012) файл с филогенетическим деревом в формате Newick затем использовали для анализа ГМУС в онлайн-сервисе <http://species.h-its.org/gmuc>. Для графического представления филогении реконструк-



Рис. 1. Внешний вид (а) и рентгенограмма (б) голотипа *Cetomimus paxtoni* sp. nov. ЗММУ P-24520 SL 50.5 мм. Масштаб: 10 мм.

цию BEAST визуализировали в программе FigTree⁴. Анализ в программе bPTP проводили на основании филогении, реконструированной с использованием метода максимального правдоподобия (maximum-likelihood, ML) в программе RAxML 8.0 (Kozlov et al., 2019) с помощью 1000 “быстрых” бутстреп-повторов. Для выделения кластеров (видов) на основании K2P-дистанций при заданных значениях межвидовой дивергенции (1 и 2%) использовали программу TaxonDNA/Species Identifier v. 1.8 (Meier et al., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение внешней морфологии двух имеющихся в нашем распоряжении экземпляров рода *Cetomimus*, пойманных в Центральной Атлантике, показало, что они в должной мере отличаются от других известных представителей рода, чтобы

считаться новым для науки видом, описание которого дано ниже.

Cetomimus paxtoni sp. nova

(рис. 1)

Ataxolepis apus (non Myers et Freihofer, 1966) Johnson et al., 2009 – самец, GenBank ID SCAFB1317-09, 43°48'32" с.ш., 58°55'19" з.д.; самец, GenBank ID AP010887, 39°50'46" с.ш., 67°19'59" з.д.

Cetomimus sp. – самка, BOLD Systems ID UKF-VJ1157-08, 39°57'32" с.ш., 67°19'48" з.д.

Голотип. Самка SL 50.5 мм, НИС “Профессор Логачев”, 39-й рейс, станция 39L188rt, 28.02–01.03.2018 г., 13°47'45"–13°52'44" с.ш., 44°58'34"–45°00'49" з.д., глубина места 3532 м, РТАКСА, горизонт лова 1500–0 м, ЗММУ P-24520 (гаплотип GenBank ID ON810776).

Паратип. Самка SL 52.0 мм, НИС “Профессор Логачев”, 37-й рейс, станция 37L112rt, 08.02.2015 г., 17°08'13" с.ш., 46°30'05" з.д., глубина места 4000 м, РТАКСА, горизонт лова 2680–0 м,

⁴ FigTree 1.4.3 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>. Version 05/2022).

ЗММУ P-24521 (гаплотип GenBank ID ON810777).

Диагноз. Вид *Cetomimus* с $3\frac{1}{2}$ жаберными дугами (за третьей жаберной дугой имеется маленькое отверстие), с кавернозной тканью вокруг ануса и над основаниями первого—шестого лучей анального плавника и отсутствующей в других частях тела; с большими порами канала боковой линии, приблизительно равными ширине этого канала; без крупных клапановидных треугольных выростов по краю перемычек между порами в задней части боковой линии; с 42—48 позвонками; с 20, 17—18 и 18 лучами соответственно в грудном, спинном и анальном плавниках; с 17—18 порами в канале боковой линии между вертикалью верхнего края жаберной крышки и концом хвостового стебля; с невысоким телом, максимальная высота которого составляет 15—16% *SL*; с относительно узким и длинным хвостовым стеблем, высота которого содержится более двух раз в его длине; с головой средних размеров, составляющей 30—31% *SL*; с широко закруглённым в дорсальной проекции рылом, с диаметром глаза и длиной верхней челюсти, составляющими соответственно 6 и 84—87% длины головы.

Описание. *D* 18 (17)⁵, *A* 18 (18), *P* 20 (20), *C* 17 (17), *Cd* 8 (9), *Cv* 9 (8), *Il* 17 (18), *vert.* 48 (42).

Тело невысокое, заметно вытянуто в длину, сжато с боков; на вертикали оснований грудных плавников в поперечном сечении имеет форму вытянутого овала; отчётливо сужается от головы к хвосту; наибольшей высоты достигает примерно на вертикали начала основания грудных плавников; наибольшая высота тела содержится 6.3 (6.5) раза в *SL*. Грудные плавники слабые, относительно короткие, их основания смещены ближе к вентральному краю тела. Основание первого луча грудного плавника расположено несколько выше горизонтали нижнего края орбиты; все лучи соединены между собой плавниковой мембраной. Брюшные плавники отсутствуют. Кавернозная ткань на основании спинного плавника и перед ним, а также на хвостовом стебле и истмусе отсутствует (рис. 2а). Анальное отверстие располагается непосредственно перед началом основания анального плавника и окружено участком кавернозной ткани, которая далее простирается вдоль основания анального плавника вплоть до вертикали пятого (шестого) луча (рис. 2б). Хвостовой стебель относительно длинный, низкий; его высота укладывается 2.1 (2.1) раза в собственной длине. Основания спинного и анального плавников смещены далеко назад и имеют почти противоположное расположение. Начало основания первого луча анального плавника расположено слегка перед вертикалью начала основания спинного. Длина ос-

нования анального плавника в 1.1 (1.1) раза превосходит длину основания спинного. Все парные и непарные плавники лишены шипов. Чешуя на теле и голове отсутствует; кожа очень мягкая, легко собирается в складки. Замкнутый сейсмодатчик канал боковой линии на теле имеется; при этом он прободён очень крупными, вытянутыми в длину вдоль горизонтальной оси тела овальными порами. Их ширина примерно равна ширине канала боковой линии. Передний участок канала боковой линии также частично заходит на дорсолатеральную поверхность головы, где он простирается вперёд от вертикали верхнего угла жаберной крышки приблизительно до вертикали переднего края орбиты и открывается наружу четырьмя крупными порами. Целиком замкнутые участки канала боковой линии, располагающиеся между порами боковой линии, имеют вид узких перемычек из кожи. Задний край некоторых перемычек между порами в хвостовой части тела несёт очень маленькие, треугольной формы выросты, частично прикрывающие сверху каждую последующую пору; ширина их основания заметно меньше ширины канала боковой линии. На наружной поверхности каждого замкнутого участка задней части канала боковой линии зачастую располагается пара маленьких, супротивно сидящих, коричневых папилл, разделённых между собой килевидной продольной складкой кожи (рис. 3а). Иногда за этой парой имеются одна или две дополнительные папиллы. В ряде работ такие образования идентифицируют как слизевые трубки (“mucus-tubes”) (Harpy, 1952) или их причисляют к светящимся органам (Maul, 1969). Мы, однако, более склонны рассматривать их в качестве невроматов. Свободно сидящие папиллы располагаются также на коже дорсальной поверхности передней части спины за головой (рис. 3б), на передней части рыла, на дорсальной поверхности головы в межглазничном пространстве в виде поперечной полосы (рис. 3в), а также на коже вдоль нижнечелюстного сейсмодатчик канала. Вершины некоторых из них имеют белёсый цвет, что производит впечатление наличия здесь выходного отверстия. Все каналы сейсмодатчик системы головы замкнутые, сверху покрыты кожей и открываются наружу многочисленными, очень крупными порами.

Голова средних размеров, её дорсальный край заметно выгнут; длина головы содержится 3.3 (3.3) раза в *SL*. Глаз очень маленький, 16.9 (15.9) раза в длине головы, смещён ближе к краю верхней челюсти, сильно редуцирован, зрачок имеется, хрусталик отсутствует. Межглазничный промежуток в 6.3 (6.0) раза превышает горизонтальный диаметр глаза. Рыло относительно длинное, содержится 2.6 (2.7) раза в длине головы, его передний конец в дорсальной проекции широко закруглён. Обонятельная капсула открывается наружу двумя ноздрями, расположенными в переднебо-

⁵ Здесь и далее приведены данные голотипа, в скобках — паратипа.

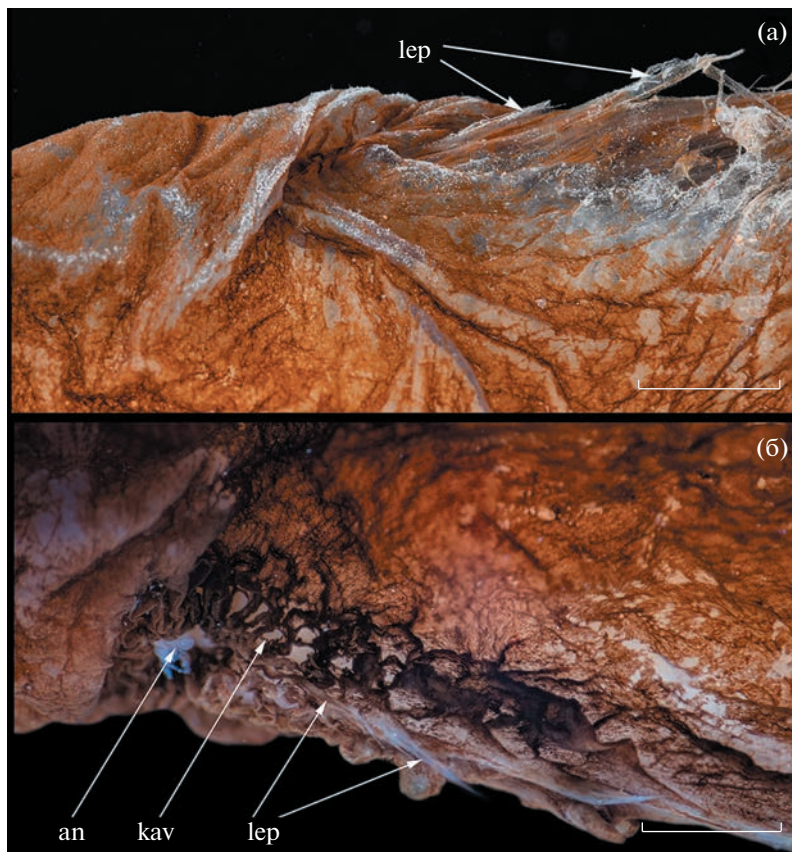


Рис. 2. Основания спинного (а) и анального (б) плавников голотипа *Cetomimus paxtoni* sp. nov.: lep – первые плавниковые лучи, kav – кавернозная ткань, an – анальное отверстие. Масштаб: 1 мм.

ковой части рыла; передняя ноздря округлая, имеет заметно приподнятый и утолщенный передний край, задняя слегка вытянута вдоль горизонтальной оси; клапаны на краях ноздрей отсутствуют. Рот очень большой, конечный. Верхняя челюсть несколько вогнута внутрь в своей средней части, её задний конец слегка расширен, простирается далеко за вертикаль заднего края орбиты. Длина верхней челюсти содержится 1.2 (1.1) раза в длине головы. Нижняя челюсть, напротив, слегка выгнута наружу так, что при смыкании челюстей заметной щели между ними не образуется. Длина нижней челюсти примерно равна длине головы. В задней части нижней челюсти сразу за вертикалью окончания ргаемахилларе имеется короткий, латерально направленный шип; задняя часть anguloarticulare имеет вид уплощённого треугольного отростка, доходящего до оснований лучей грудного плавника. Окончания отростков anguloarticulalia правой и левой сторон тела в вентральной проекции широко разделены между собой; расстояние между ними содержится 3.4 (3.4) раза в длине нижней челюсти. Зубы на челюстях расположены в неровных, поперечных диагональных рядах, очень мелкие, с относительно широкими основаниями, увеличиваются в размерах

от внешнего края челюсти к внутреннему; вершины наиболее крупных внутренних зубов заметно загнуты в каудальном направлении (рис. 4а); в передней части ргемахиллариа диагональные поперечные ряды содержат по пять зубов, тогда как в диагональных рядах в передней части dentalia – шесть зубов. На головке сошника (vomer) имеется куполообразное округлое зубное пятно, содержащее у голотипа 48 зубов, вершины которых обращены по направлению к глотке (рис. 4б). Зубы на palatinum и ectopterygoideum организованы в вытянутые зубные пятна. В жаберной полости имеются три полностью сформированные жаберные дуги; к верхней части третьей жаберной дуги также примыкает очень короткая, сильно редуцированная четвёртая жаберная дуга. Между третьей и четвёртой дугами имеется очень маленькое отверстие. В литературных источниках подобное строение жаберного аппарата обозначается как 3½ или 3.5 (Maul, 1969; Angulo, 2015). Жаберные тычинки на всех жаберных дугах отсутствуют. Первые три жаберные дуги несут на себе элементы озубления в виде накладных костных пластинок, покрытых зубами; озубление в наибольшей степени развито на первой жаберной дуге. Все basi-branchialia жаберных дуг также покрыты единой

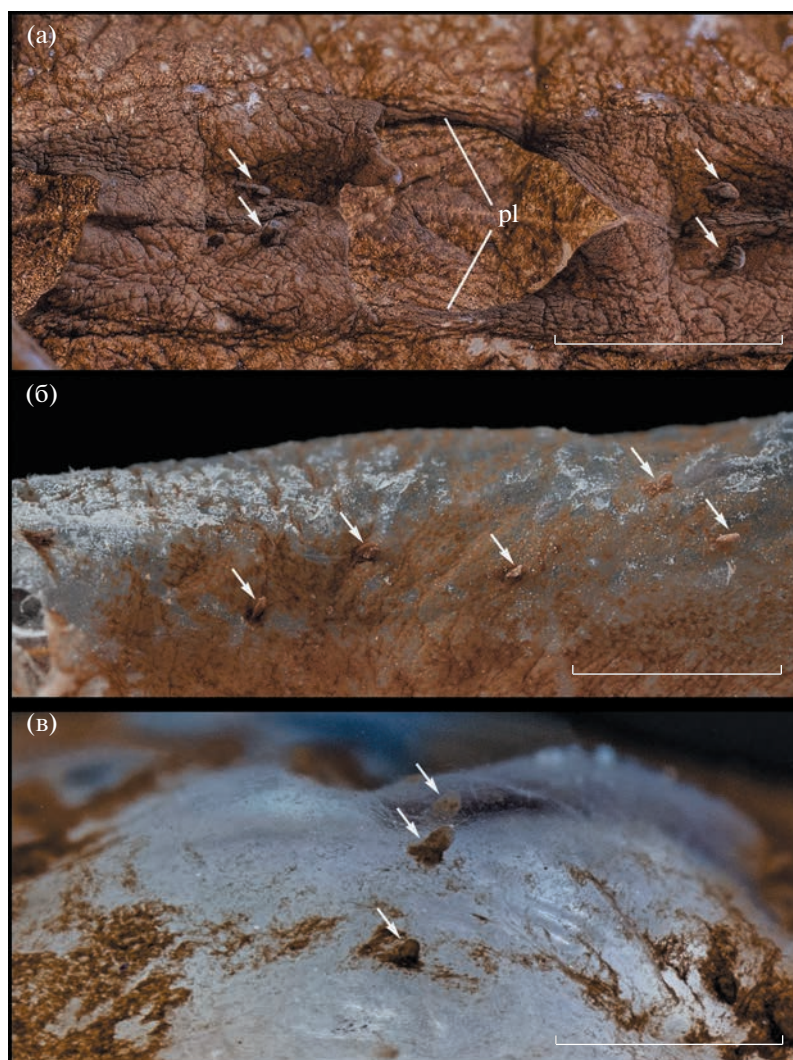


Рис. 3. Особенности строения папилл (→) на различных частях тела голотипа *Cetomimus paxtoni* sp. nov.: а – участок боковой линии на хвостовом стебле, б – спина, в – теменная часть головы; pl – пора боковой линии. Масштаб: 1 мм.

длинной и узкой зубной пластинкой (рис. 4в), имеющей форму гантели; в передней и задней своей частях она немного расширена, а в центральной несколько сужена. Ширина этой пластинки в центральной части составляет лишь ~10% её длины. На *hyobranchiale-1* имеется одна относительно крупная зубная пластинка веретеновидной формы. На *ceratobranchiale-1* и *epibranchiale-1* зубные пластинки занимают почти целиком всю длину и ширину этих костей; симфизис между ними также несёт маленькую, покрытую зубами костную пластинку. К передней и задней частям *pharyngobranchiale-1* примыкает по одной выпуклой зубной пластинке (рис 4б). Многочисленные, загнутые в каудальном направлении зубы на зубных пластинках жаберных дуг имеют форму, схожую с таковой зубов на верхней и нижней челюстях, однако имеют заметно меньшие размеры. Псевдобранхия отсутствует.

Измерения голотипа и паратипа. *SL* 50.5 и 52.0 мм. В % *SL*: *c* 30.1 (30.6), *ao* 11.5 (11.2), *o* 1.8 (1.9), *po* 16.6 (17.7), *hc* 12.3 (13.8), *io* 11.3 (11.5), *lmx* 25.3 (26.7), *lmd* 29.1 (30.4), *imd* 8.5 (9.0), *H* 15.8 (15.4), *h* 5.9 (5.8), *lpc* 12.7 (11.9), *aD* 69.7 (72.5), *aP* 31.1 (31.4), *aA* 67.7 (72.1), *ID* 14.7 (15.6), *IP* 9.5 (8.3), *IA* 16.6 (17.5), *IC* – (8.8), *pD₁* 26.7 (28.1), *pD₂* 12.3 (12.1), *pA₁* 27.3 (26.5), *pA₂* 11.1 (11.0). В % *c*: *ao* 38.2 (36.5), *o* 5.9 (6.3), *po* 55.3 (57.9), *hc* 40.3 (45.8), *io* 37.5 (37.7), *lmx* 84.2 (87.4), *lmd* 96.7 (99.4), *imd* 28.3 (29.6).

Окраска тела и головы фиксированных этанолом рыб однотонная, варьирует от коричневой (голотип) до тёмно-коричневой (паратип), что, возможно, обусловлено особенностями их состояния перед фиксацией. Жаберно-ротовая полость коричневая. В толще основания каждого зуба на

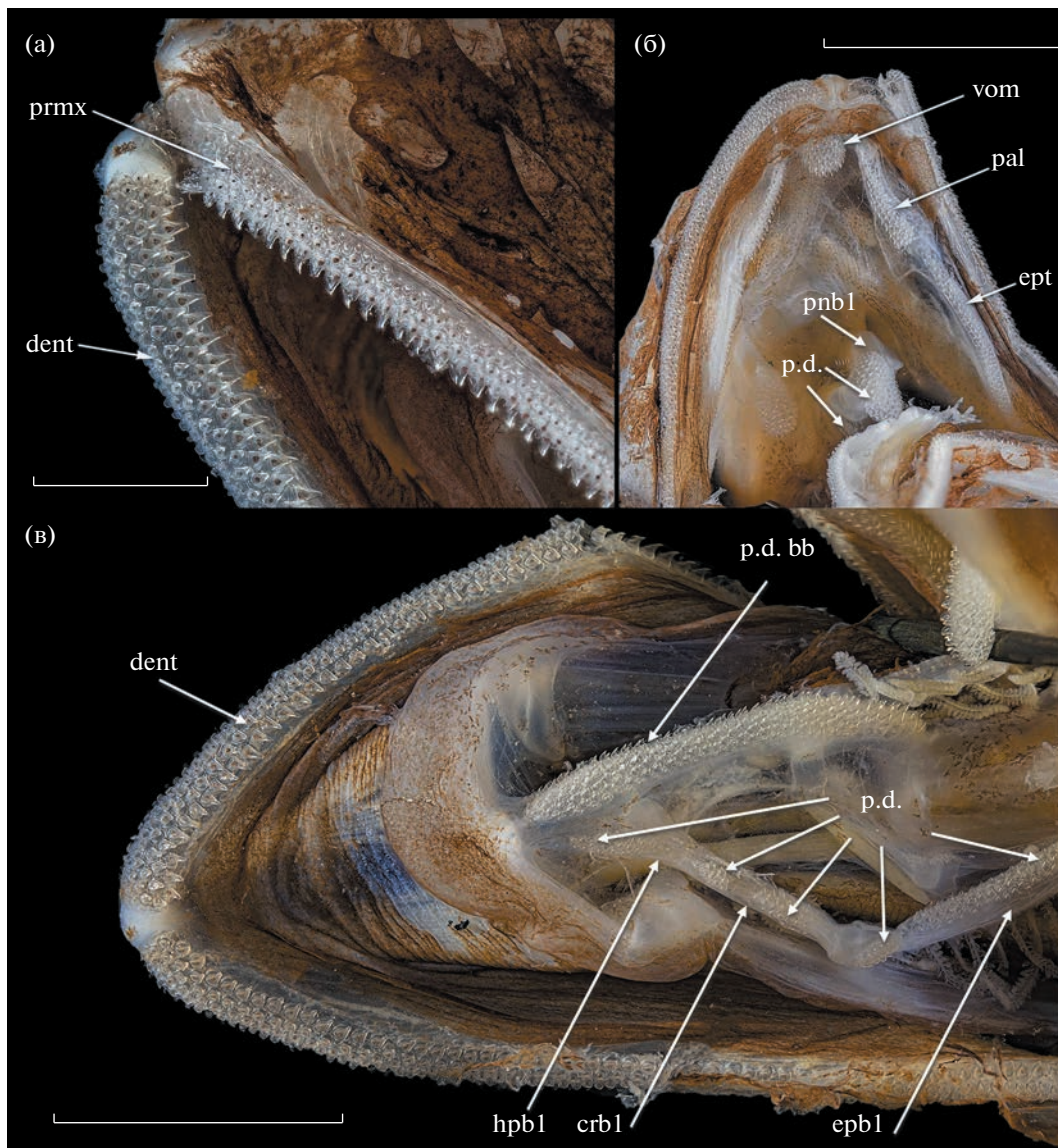


Рис. 4. Особенности озубления челюстей, некоторых элементов нейрокраниума, нёбно-крыловидной, гиоидной и жаберной дуг голотипа *Cetomimus paxtoni* sp.nov.: а – верхняя и нижняя челюсти, б – нёбо и элементы верхней части скелета жаберных дуг, в – нижняя челюсть и элементы скелета жаберных дуг. prmx – praemaxillare, dent – dentale, vom – vomer, pal – palatinum, ept – ectopterygoideum; pnbl, hpb1, crb1 и epb1 – соответственно pharyngobranchiale, hypobranchiale, ceratobranchiale и epibranchiale первой жаберной дуги; bb – basibranchiale, p.d. – platium dentale. Масштаб, мм: а – 0,5, б – 5, в – 2.

обеих челюстях у голотипа имеется крупный, округлый меланофор коричневого цвета.

Этимология. Вид назван в честь Д.Р. Пакстона (J.R. Paxton) – замечательного австралийского ихтиолога, внёсшего выдающийся вклад в изучение рыб семейства Cetomimidae.

Сравнительные замечания. *C. paxtoni* вместе с *C. picklei*, *C. compunctus* и *C. hempeli* принадлежит к группе видов, обладающих 3½ жаберными дугами. Согласно описанию *C. picklei*, известному лишь по голотипу, основным диагностическим признаком, отличающим этот вид от

других представителей рода, является очень малое число пор в канале боковой линии (10 против 15–28) (Gilchrist, 1922). Эту же информацию далее тиражировали и в более поздних работах, посвящённых описанию новых видов и составу фауны китовидковых рыб (Harry, 1952; Maul, 1969; Angulo, 2015). Между тем, необходимо иметь в виду и публикацию Пакстона и Брэя (Paxton, Bray, 1986), в которой приводится фотография голотипа *C. picklei*, а также ряд важных диагностических признаков этого вида, отсутствующих в работе Гилхриста (Gilchrist, 1922). Из переописания и

фотографии *C. picklei* следует, что этот вид обладает вытянутым и относительно узким телом, а в канале его боковой линии насчитывается 21 пора, а не 10, как было указано в первоописании. Этот вид имеет маленькое отверстие за третьей жаберной дугой, что свидетельствует о наличии укороченной рудиментарной четвёртой жаберной дуги (общее число дуг $3\frac{1}{2}$), 56 позвонков, а также участок кавернозной ткани, простирающейся вдоль основания анального плавника — с первого по шестой его луч. Кавернозная ткань на других частях тела *C. picklei* отсутствует. Таким образом, согласно вышеприведённым данным, *C. paxtoni* хорошо отличается от *C. picklei* заметно меньшим числом позвонков (42–48 против 56), меньшим числом пор в туловищном канале боковой линии (17–18 против 21), а также несколько большим числом лучей в спинном, грудном и анальном плавниках (соответственно 17–18 против 16; 20 против 18 и 18 против 16). У *C. paxtoni* по сравнению с *C. picklei* больше длина верхней челюсти (25.3–26.7 против 12.3% SL) и максимальная высота тела (15.4–15.8 против 14.3), а также меньше антедорсальное расстояние (69.7–72.5 против 76.9% SL).

C. paxtoni отличается от *C. compunctus* отсутствием кавернозной ткани перед и на передней части основания спинного плавника, а также на дорсальной и вентральной частях хвостового стебля; у него меньше позвонков (42–48 против 52) и пор в туловищном канале боковой линии (17–18 против 26), меньше число лучей в грудном плавнике (20 против 23–24), меньше максимальная высота тела (15.4–15.8 против 25.4% SL), длина головы (30.1–30.6 против 35.2% SL), а также длина основания спинного и анального плавников (соответственно 14.7–15.6 против 20.4 и 16.6–17.5 против 19.7% SL) и, напротив, больше длина верхней челюсти (25.3–26.7 против 20.8% SL), диаметр глаза (1.8–1.9 против 0.5% SL), антедорсальное и антеанальное расстояния (соответственно 69.7–72.5 против 59.9 и 67.7–72.1 против 59.5% SL).

C. paxtoni отличается от типовых экземпляров *C. hempeli* отсутствием кавернозной ткани перед и на начале основания спинного плавника, а также некоторыми меристическими и пластическими признаками — числом пор в туловищном канале боковой линии (17–18 против 20), числом лучей в грудном плавнике (20 против 22–23), максимальной высотой тела (15.4–15.8 против 17.9–18.6% SL), длиной головы (30.1–30.6 против 34.3–35.3% SL), длиной верхней челюсти (25.3–26.7 против 27.9–32.7% SL), антедорсальным расстоянием (69.7–72.5 против 75.0–78.2% SL) и длиной основания анального плавника (16.6–17.5 против 14.3–15.4% SL). Данные о *C. hempeli* также приведены в обзоре китовидных рыб из вод Мексиканского залива (Tolley et al., 1989). Однако сведения о внешнем виде четырёх пойманных экземпляров, приведённые в этой работе, очень скудны, а подсчёты

некоторых меристических признаков имеют довольно большой разброс значений, что, возможно, свидетельствует о причислении авторами к *C. hempeli* разных видовых форм. Поэтому вопрос о конспецифичности упомянутых рыб типовым экземплярам в значительной мере остаётся открытым, в связи с чем мы предпочли не ссылаться на эти материалы, как на 100% адекватно идентифицированные.

Основным признаком, отличающим *C. paxtoni* от *C. craneae*, *C. teevani* и *C. gillii*, составляющих отдельную видовую группу, является отсутствие у трёх последних видов рудиментарной четвёртой жаберной дуги и, как следствие, отверстия за третьей жаберной дугой.

Помимо этого важного, на наш взгляд, признака *C. paxtoni* отличается от *C. craneae* отсутствием кавернозной ткани перед и на основании спинного плавника, меньшим числом пор в канале боковой линии (17–18 против 22) и лучей в грудном плавнике (20 против 23), а также рядом пропорций тела и головы — меньшими максимальной высотой тела (15.4–15.8 против 20.9% SL), антедорсальным расстоянием (69.7–72.5 против 76.7% SL), длиной головы (30.1–30.6 против 36.7% SL), длиной верхней челюсти (25.3–26.7 против 28.9% SL), шириной межглазничного промежутка (11.3–11.5 против 14.9% SL) и большим диаметром глаза (1.80–1.90 против 0.85% SL).

C. paxtoni отличается от *C. teevani* отсутствием пятна кавернозной ткани перед и на основании спинного плавника, очень крупными порами канала боковой линии, ширина которых равна ширине канала (у *C. teevani* поры относительно маленькие, их ширина не превышает половину ширины канала боковой линии); отсутствием крупных клапановидных выростов по заднему краю перемычек между порами в каудальной части боковой линии, вдвое превышающих по длине горизонтальный диаметр пор. *C. paxtoni* также отличается от *C. teevani* меньшим числом позвонков (42–48 против 50), меньшими максимальной высотой тела (15.4–15.8 против 21.5% SL), длиной головы (30.1–30.6 против 37.8% SL) и верхней челюсти (25.3–26.7 против 30.1% SL), а также длиной основания спинного плавника и антедорсальным расстоянием (соответственно 14.7–15.6 против 19.9 и 69.7–72.5 против 77.6% SL).

C. paxtoni внешне весьма похож на *C. gillii*, однако помимо отмеченных выше различий в строении жаберного аппарата новый вид отличается от голотипа *C. gillii* несколько большим числом лучей в грудном, спинном и анальном плавниках (соответственно 20 против 16, 17–18 против 16 и 18 против 16), меньшими длиной головы (30.1–30.6 против 36.4% SL) и антедорсальным расстоянием (69.7–72.5 против 75.0% SL), а также максимальной высотой тела (15.4–15.8 против 22.8% SL).

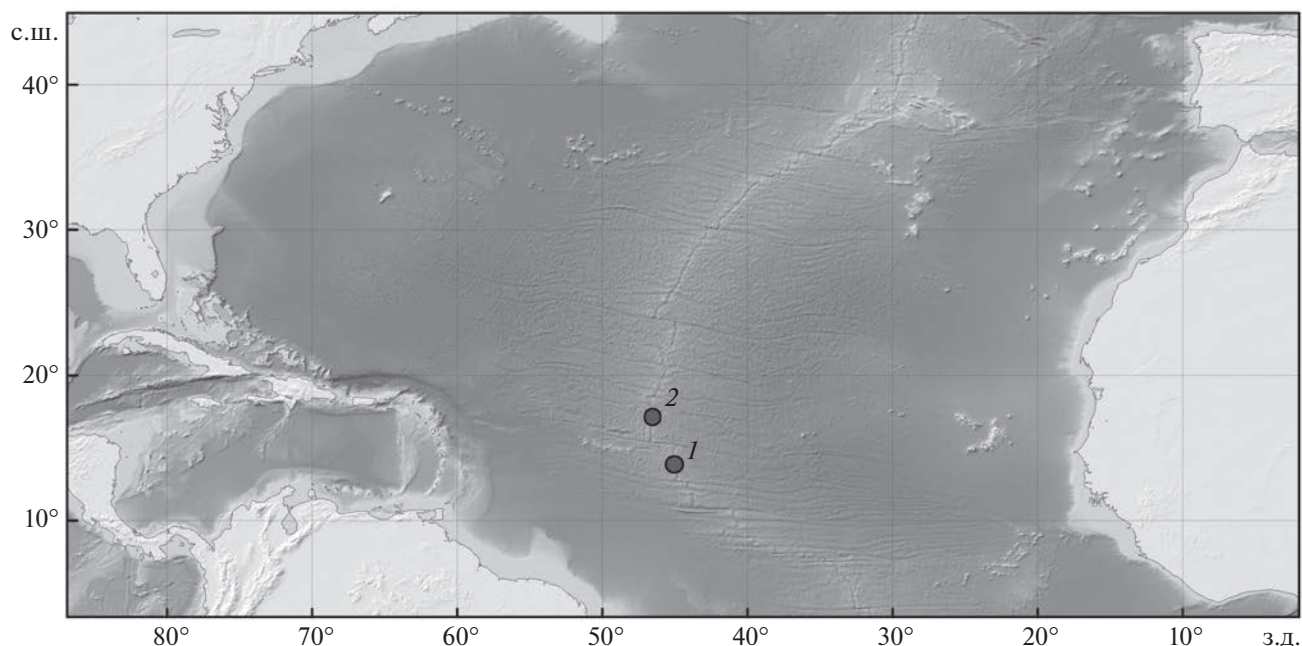


Рис. 5. Места поимки голотипа (1) и паратипа (2) *Cetomimus paxtoni* sp. nov. в Центральной Атлантике.

Из данных литературы, в которых приведены некоторые сведения о морфологических признаках других экземпляров *C. gillii*, пойманных в Атлантическом (9 экз.) (Parr, 1928; Harry, 1952; Tolley et al., 1989) и Тихом (1 экз.) океанах (Angulo, 2015), следует, что число лучей в грудном плавнике (16, редко 17) у этого вида, по-видимому, является довольно консервативным, мало изменчивым признаком, пригодным для его идентификации.

Экземпляр рода *Cetomimus* SL 41.0 мм из Индийского океана, описанный Брауером (Brauer, 1906) как *C. gillii* и позднее переописанный Моулем (Maul, 1969), который указал на его явные отличия от голотипа *C. gillii*, на наш взгляд, довольно схож с *C. paxtoni* по наличию 3½ жаберных дуг и отверстия за третьей жаберной дугой; отсутствию кавернозной ткани на других участках тела, кроме начала основания анального плавника; наличию близких значений числа пор в туловищном канале боковой линии (около 19 против 17–18) и лучей в грудном, спинном и анальном плавниках (соответственно 21 против 20, 19 против 17–18 и 19 против 18). При этом указанный экземпляр при несколько меньшей длине тела отчетливо отличается от *C. paxtoni* по ряду пластических признаков – у него больше максимальная высота тела (25.6 против 15.4–15.8% SL), антедорсальное расстояние (76.8 против 69.7–72.5% SL), длина основания спинного и анального плавников (22.4 против 14.7–15.6 и 22.0 против 16.6–17.5% SL), а также длина головы и верхней челюсти (соответственно 35.4 против 30.1–30.6 и 31.7 против 25.3–26.7% SL). Исходя из различий в пропорциях тела

резонно возникают сомнения в конспецифичности *C. paxtoni* и этого экземпляра. Возможно, мы имеем дело с ещё одним не описанным видом, относящимся к той же видовой группе.

C. paxtoni хорошо отличается от *C. kerdops* (подрод *Psapharocetus*) широко закруглённым (против приострённого) в дорсальной проекции рылом и далеко расставленными (против сходящимися) друг от друга в вентральной проекции задними окончаниями правого и левого anguloarticulare нижней челюсти (Harry, 1952).

Распространение. Голотип и паратип *C. paxtoni* пойманы в тропических водах Центральной Атлантики, в пелагиали над рифтовой долиной САХ (рис. 5), на горизонтах соответственно 1500–0 и 2680–0 м.

Молекулярно-генетический анализ. Филогенетическая реконструкция положения основных родов (*Cetostoma*, *Gyrinomimus*, *Danacetichthys*, *Ditropichthys*, *Procetichthys*) семейства Cetomimidae (рис. 6) по результатам анализа COX-1 мтДНК в целом согласуется с опубликованными ранее данными (Johnson et al., 2009; Кобылянский и др., 2020). Что же касается видового состава рода *Cetomimus*, необходимо сразу оговориться, что в силу малого числа собранных образцов, имеющих в базах генетических данных, эти молекулярно-генетические исследования находятся в начальной стадии. Поэтому число номинальных видов *Cetomimus*, описанных по морфологическим признакам, значительно превосходит такое, зарегистрированное в базах NCBI и BOLD, при том что зачастую они даже не определены до

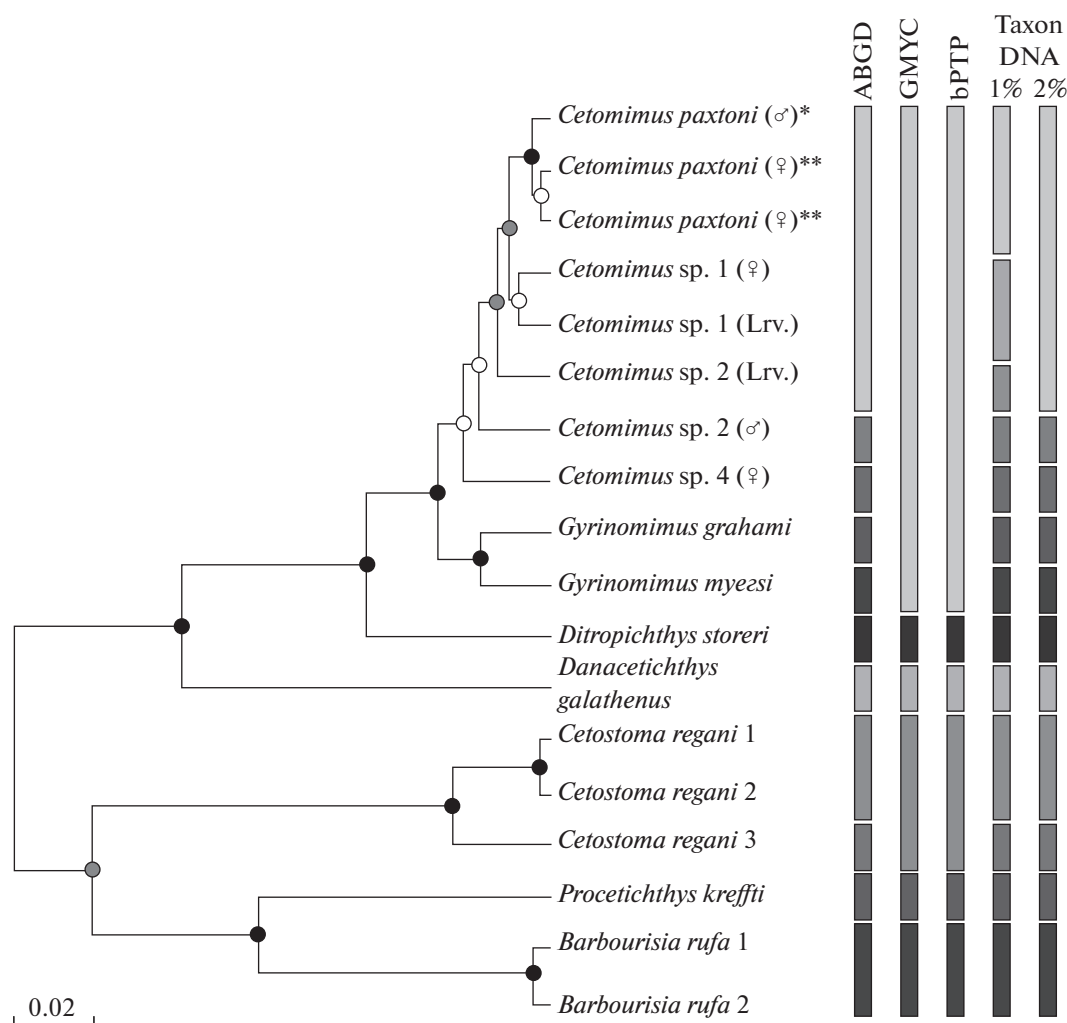


Рис. 6. Определение межвидовых границ в семействе Cetomimidae на основании изменчивости *COX-1* мтДНК (таблица). Столбики обозначают число групп последовательностей *COX-1* мтДНК, выделяемых с использованием разных методов: АВГД, GMYC, bPTP и выделение кластеров (видов) на основании K2P- дистанций при заданных значениях (1 и 2%) межвидовой дивергенции. Филогенетические связи отображены в виде байесовской ультраметрической дендрограммы. Поддержка узлов ветвления (постериорная вероятность): ● ≥ 0.95 , $0.95 > \bullet \geq 0.75$, ○ < 0.75 . Для представителей рода *Cetomimus* указана жизненная форма (♂ – самец, ♀ – самка, Lrv. – личинка), * голотип, ** паратип. Масштаб длины ветвей указан слева внизу в абсолютных величинах числа замен на сайт.

видового уровня. Тем не менее, если оперировать известными генетическими данными, то число кластеров (потенциальных видов) в роде *Cetomimus* варьирует от одного до пяти в зависимости от использованного подхода. С применением автоматической оценки уровня межвидовых различий (АВГД), равно как и с использованием стандартного для большинства видов рыб уровня межвидовой дивергенции 2% в настоящее время удаётся выделить только три группы последовательно. Отдельными видами оказываются самец *Cetomimus* sp. 3 из тропической Южной Атлантики (ON810779) и самка *Cetomimus* sp. 4 (AP010881, = *Cetomimus* Atl. sp. 1 из работы: Johnson et al., 2009), а также совокупность всех прочих известных гаплотипов *Cetomimus*, включая *C. paxtoni*.

При более расширенном подходе и 1%-ном уровне межвидовой дивергенции в роде *Cetomimus* на кладограмме выделяются пять кластеров, составляющих максимальное их число. В одном кластере вместе с новым видом *C. paxtoni* оказываются североатлантические образцы: два самца – SCAFB1317-09, 43°48'32" с.ш., 58°55'19" з.д. и AP010887, 39°50'46" с.ш., 67°19'59" з.д., а также одна самка UKFBJ1157-08, 39°57'32" с.ш., 67°19'48" з.д. (на рис. 6 не обозначены). Все они, по-видимому, также могут быть причислены к виду *C. paxtoni*, однако мы не включили их в типовой материал, поскольку не имели возможности ознакомиться с ваучерными экземплярами. Кроме того, в дополнение к уже упомянутым выделяются ещё два потенциально валидных вида – *Cetomimus* sp. 1, сам-

ка которого была поймана у берегов Гренландии (GLF133-14, 62°01'12" с.ш., 40°10'48" з.д.), а личинка — вблизи побережья Флориды (AP010885, 25°30' с.ш., 79°19' з.д.), а также *Cetomimus* sp. 2, известный лишь по поимке его личинки в Южной Атлантике в районе Китового хребта (ON810778). Оцените принадлежность упомянутых здесь гаплотипов *Cetomimus* к какому-либо из уже описанных номинальных видов пока не представляется возможным, поскольку для этого необходимо детальное сравнение ваучерных экземпляров (если они имеются в музейных коллекциях) с типовыми материалами, по которым были произведены первоописания данных видов. Проведённый анализ лишь позволяет сделать предварительный вывод о том, что у глубоководных китовидковых рыб рода *Cetomimus* межвидовая дивергенция может быть неглубокой, ниже стандартного порогового значения 2%. Обычно это связывают с недавними процессами дивергенции (радиации) и небольшим эволюционным возрастом видов (Pereira et al., 2013). Этот вопрос требует дальнейшего изучения с привлечением новых материалов для морфологических и молекулярно-генетических исследований этой группы рыб. Тем не менее, полученные результаты свидетельствуют о большом значении данных ДНК-баркодинга для идентификации видов китовидковых рыб и дальнейшего развития молекулярной систематики Cetomimidae.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена по теме государственного задания FMWE-2021-0008.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кобылянский С.Г., Гордеева Н.В., Котляр А.Н.* 2020. Новые находения редкого вида *Rondeletia bicolor* (Stephanoberycsoidei) над Срединно-Атлантическим хребтом и некоторые вопросы филогении семейства *Rondeletiidae* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 60. № 1. С. 16–25. <https://doi.org/10.31857/S0042875220010099>
- Abe T., Marumo R., Kawaguchi K.* 1965. Description of a new cetomimid fish from Suruga Bay // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 12. № 3–6. P. 57–63. <https://doi.org/10.11369/jji1950.12.57>
- Angulo A.* 2015. *Cetomimus gillii* Goode & Bean, 1895 (Cetomimiformes: Cetomimidae): range extension and first record in the Tropical Eastern Pacific // *Mar. Biodivers. Rec.* V. 8. Article e22. <https://doi.org/10.1017/S1755267215000019>
- Bermingham E., McCafferty S., Martin A.P.* 1997. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian isthmus // *Molecular systematics of fishes*. San Diego et al.: Acad. Press. P. 113–128. <https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50009-9>
- Brauer A.* 1906. Die Tiefsee-Fische. L. Systematischer Teil. Jena: G. Fischer, 432 p.
- Bucklin A., Ortman B.D., Jennings R.M. et al.* 2010. A “Rosetta Stone” for metazoan zooplankton: DNA barcode analysis of species diversity of the Sargasso Sea (Northwest Atlantic Ocean) // *Deep Sea Res. Part II. Top. Stud. Oceanogr.* V. 57. № 24–26. P. 2234–2247. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.09.025>
- Craddock J.E., Mead G.W.* 1970. Midwater fishes from the Eastern South Pacific Ocean // *Sci. Res. Southeast Pac. Exped. Contribut. Anton Bruun Rept.* № 3. P. 1–46.
- Drummond A., Rambaut A.* 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees // *BMC Evol. Biol.* V. 7. Article 214. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-214>
- Drummond A.J., Suchard M.A., Xie D. et al.* 2012. Bayesian Phylogenetics with BEAUti and the BEAST v.1.7 // *Mol. Biol. Evol.* V. 29. № 8. P. 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>
- Elz A., Schwenke P., Park L.* 2012. NWFSC forensic marinefish voucher collection (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/JQ354000>. Version 08/2022).
- Gilchrist J.D.F.* 1922. Deep-sea fishes procured by the S.S. “Pickle” (Part I) // *Report of the fisheries and marine biological survey, Union of South Africa.* № 2. P. 41–79.
- Hanner R.* 2009. Data Standards for BARCODE Records in INSDC (BRIs) // *BARCODE Data Standards v.2.4*. P. 1–4. (<https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/96518/BARCODE%20Data%20Standards%20v2.4.pdf?sequence=1&isAllowed=y>. Version 08/2022).
- Harry R.R.* 1952. Deep-sea fishes of the Bermuda Oceanographic Expeditions, families Cetomimidae and Rondeletidae // *Zoologica.* V. 37. Pt. 1. P. 55–72. <https://doi.org/10.5962/p.184690>
- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L. et al.* 2003. Biological identifications through DNA barcodes // *Proc. R. Soc. Lond. B.* V. 270. № 1512. P. 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- Hebert P.D.N., Stoeckle M.Y., Tyler S. et al.* 2004. Identification of Birds through DNA Barcodes // *PLoS Biol.* V. 2. № 10. Article e312. P. 1657–1663. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020312>
- Hubert N., Hanner R., Holm E. et al.* 2008. Identifying Canadian freshwater fishes through DNA barcodes // *PLoS One.* V. 3. № 6. Article e2490. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002490>
- Johnson G.D., Paxton J.R., Sutton T.T. et al.* 2009. Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and extreme sexual dimorphism unite three fish families // *Biol. Lett.* V. 5. № 2. P. 235–239. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0722>
- Kenchington E.L., Baillie S.M., Kenchington T.J. et al.* 2017. Barcoding Atlantic Canada’s mesopelagic and upper bathypelagic marine fishes // *PLoS One.* V. 12. № 9. Article e0185173. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185173>
- Kimura M.* 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // *J. Mol. Evol.* V. 16. № 2. P. 111–120. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kozlov A.M., Darriba D., Flouri T. et al.* 2019. RAXML-NG: A fast, scalable, and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference // *Bioinformatics.* V. 35.

- № 21. P. 4453–4455.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz305>
- Maul G.E.* 1969. On the genus *Cetomimus* (Cetomimidae) with the description of a new species // *Bocagiana*. № 18. P. 1–12
- Meier R., Shiyang K., Vaidya G. et al.* 2006. DNA barcoding and taxonomy in Diptera: a tale of high intraspecific variability and low identification success // *Syst. Biol.* V. 55. № 5. P. 715–728.
<https://doi.org/10.1080/10635150600969864>
- Miller M.A., Pfeiffer W., Schwartz T.* 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees // Gateway Computing Environments Workshop (GCE). New Orleans: IEEE. P. 1–8.
<https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Parr A.E.* 1928. Deep-sea fishes of the order Iniomi from the waters around the Bahama and Bermuda Islands // *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* V. 3. № 3. P. 1–193.
- Paxton J.R.* 1986. Family Cetomimidae // *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*. Paris: UNESCO. V. 2. P. 524–525.
- Paxton J.R.* 1989. Synopsis of the whalefishes (family Cetomimidae) with descriptions of four new genera // *Rec. Aust. Mus.* V. 41. № 2. P. 135–206.
<https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.41.1989.141>
- Paxton J.R., Bray D.J.* 1986. Order Cetomimiformes // *Smiths' Sea fishes*. Berlin: Springer. P. 433–434.
- Paxton J.R., Trnski T., Johnson G.D.* 2016. Cetomimidae // *The living marine resources of the Eastern Central Atlantic*. Rome: FAO. V. 3. Pt. 1. P. 2174–2182.
- Pereira L.H., Hanner R., Foresti F. et al.* 2013. Can DNA barcoding accurately discriminate megadiverse Neotropical freshwater fish fauna? // *BMC Genet.* V. 14. Article 20.
<https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-20>
- Posada D.* 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging // *Mol. Biol. Evol.* V. 25. № 7. P. 1253–1256.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msn083>
- Puillandre N., Lambert A., S. Brouillet S. et al.* 2012. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation // *Mol. Ecol.* V. 21. № 8. P. 1864–1877.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x>
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al.* 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // *Systematic Biol.* V. 67. № 5. P. 907–904.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Sahu S.K., Singh R., Kathiresan K.* 2016. Multi-gene phylogenetic analysis reveals the multiple origin and evolution of mangrove physiological traits through exaptation // *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* V. 183. Pt. A. P. 41–51.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.021>
- Tolley S.G., Gartner J.V., Lancraft T.M.* 1989. Whalefishes (Beryciformes: Cetomimoidei) of the gulf of Mexico // *Bull. Mar. Sci.* V. 45. № 3. P. 671–677.
- Villesen P.* 2007. FaBox: an online toolbox for FASTA sequences // *Mol. Ecol. Notes.* V. 7. № 6. P. 965–968.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01821.x>
- Ward R.D.* 2009. DNA barcode divergence among species and genera of birds and fishes // *Mol. Ecol. Res.* V. 9. № 4. P. 1077–1085.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02541.x>
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al.* 2005. DNA barcoding Australia's fish species // *Philos. Trans. R. Soc. B.* V. 360. № 1462. P. 1847–1857.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>
- Zhang J., Kapli P., Pavlidis P. et al.* 2013. A General species delimitation method with applications to phylogenetic placements // *Bioinformatics.* V. 29. № 22. P. 2869–2876.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt499>

УДК 597.556.31

МАЛЁК *RHINOPIAS* CF. *ARGOLIBA* (SCORPAENIDAE) ИЗ ТРОПИЧЕСКОЙ ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ

© 2023 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}, Дж. Маклейн^{3, **}

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

³Музей естественной истории, Лондон, Великобритания

*E-mail: prokartster@gmail.com,

**E-mail: j.maclaine@nhm.ac.uk

Поступила в редакцию 27.10.2022 г.

После доработки 21.11.2022 г.

Принята к публикации 29.11.2022 г.

Описан малёк *Rhinopias* cf. *argoliba* стандартной длиной 28 мм, пойманный в западной части Тихого океана к востоку от Филиппин. Он характеризуется незавершённым метаморфозом с сохранением таких личиночных черт, как развитое ошипление костей головы и её относительно ровный дорсальный контур, отсутствие чешуи и ветвящихся лучей в плавниках (кроме брюшного), неукороченный предпоследний колючий луч спинного плавника. Сравнение этого экземпляра с мальками *R. aphanes* стандартной длиной 11–22 мм выявило диагностическую значимость ювенильной пигментации грудного плавника, утрачиваемой взрослыми рыбами. Разные авторы неоднократно предполагали тождественность родов *Rhinopias* и *Pogonoscorpius*. Малоизученный *Pogonoscorpius sechellensis*, сохраняющий черты строения, свойственные представителям *Rhinopias* только на ранних стадиях онтогенеза, возможно, является неотеническим видом этого рода.

Ключевые слова: *Rhinopias*, *Pogonoscorpius*, морфология, онтогенетическое развитие, неотения.

DOI: 10.31857/S0042875223030189, **EDN:** BYUNOY

Индо-пацифические роды скорпеновых *Hipposcorpaena* Fowler, 1938, *Pogonoscorpius* Regan, 1908, *Pteroidichthys* Bleeker, 1856, *Pteropelor* Fowler, 1938 и *Rhinopias* Gill, 1905 (включая *Peloropsis* Gilbert, 1905) были отнесены Мандрицей (2001) к трибе *Pteroidichthyini*. Представители этих родов легко отличимы по их своеобразной форме тела с характерно высокой и сжатой с боков головой, вогнутым дорсальным контуром рыла и выступающими орбитами. Первое детальное исследование этой группы провели Эшмайер с соавторами (Eschmeyer et al., 1973), которые ревизовали род *Rhinopias*, синонимизировали с ним номинальный род *Peloropsis* и кратко охарактеризовали все остальные вышеперечисленные роды. Позже были описаны новые экземпляры и несколько новых видов в роде *Rhinopias* (Condé, 1977; Dinesen, Nash, 1982; Randall, DiSalvo, 1997; Randall, 2001; Мандрица, 2002; Motomura, Johnson, 2006; Прокофьев, 2020), подтверждена валидность монотипичного рода *Hipposcorpaena* (Motomura, Senou, 2005), в то время как *Pteropelor* был сведён в синонимы *Pteroidichthys* в ревизии этого рода (Motomura, Kanade, 2015). *Pogonoscorpius* остаётся последним из родов в этой группе, чья валидность вызывает сомнения. Но,

хотя он никогда не был формально синонимизирован с *Rhinopias*, начиная с работы Эшмайера с соавторами (Eschmeyer et al., 1973) предполагалось, что при более детальном анализе *Pogonoscorpius* может быть помещён в состав *Rhinopias*.

Представители рода *Rhinopias* ранних стадий развития плохо известны. Имеется единственная публикация (Fourmanoir, 1976), в которой очень кратко описаны два малька *R. aphanes* стандартной длиной (*SL*) 16 и 22 мм из вод у Новой Каледонии. Поэтому обнаружение малька *Rhinopias SL* 28 мм в водах к востоку от Филиппин представляет несомненный интерес. В настоящей статье приведено его описание и сравнение с морфологически сходными таксонами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения и терминология соответствуют принятым ранее (Eschmeyer et al., 1973; Motomura, Johnson, 2006). Последний луч в вертикальных плавниках, разделённый до основания, указан как 1½. Число лучей *S* указано отдельно для верхней и нижней лопастей, римскими цифрами даны краевые лучи, арабскими – главные.

Число жаберных тычинок приведено как число тычинок на *epibranchiale* + число тычинок на *seratobranchiale* (включая угловую); позвонковая формула дана как число туловищных + хвостовых позвонков. Изученный экземпляр, изначально фиксированный и хранившийся в формалине, был переведён в 70%-й этанол. Этикеточные данные нового экземпляра приведены при его описании. В качестве сравнительного материала изучены: *Pogonoscorpius sechellensis*, голотип *SL* 51.7 мм, BMNH 1908.3.23.172, Сейшелы; *Rhinopias aphanes* *SL* 11.1 мм, MNHN 1980-380, Новая Каледония; *R. eschmeyeri* *SL* 145 мм, ИО РАН 6/№, Вьетнам: зал. Фантьет; *R. cf. argolibia* *SL* 110 мм, ЗИН 49340, 25°14' ю.ш., 159°46' в.д.; *R. xenops*, рентгенограмма, BPBM 33504, Гавайи.

В тексте и таблице использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V* и *C* – спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники и число лучей в них; *sp. br* – число жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге, *n* – число экземпляров, НИС – научно-исследовательское судно, РТАК – разноглубинный трал Айзекса–Кидда, ст. – океанографическая станция; ЗИН – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; ИО РАН – Институт океанологии РАН, Москва; BMNH – Музей естественной истории, Лондон, Великобритания; BPBM – Музей Бишопы, Гонолулу, США; MNHN – Национальный музей естественной истории, Париж, Франция.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Rhinopias cf. argolibia Eschmeyer, Hirosaki et Abe, 1973

(рис. 1, 2)

Материал. ИО РАН 03642 *SL* 28 мм, 10°28' с.ш., 126 29' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7198, РТАК № 31, проба 46, 100–0 м, трос 360 м, 23:47–00:52, 13–14.02.1975 г.

О п и с а н и е. Счётные и пластические признаки представлены в таблице.

Тело высокое и сильно сжатое с боков (рис. 1), его дорсальный контур заметно выпуклый, наибольшая высота лишь вдвое меньше *SL*; хвостовой стебель равной длины и высоты; наименьшая высота тела 3.7 раза содержится в наибольшей. Голова крупная, 1.2 раза в наибольшей высоте тела, её дорсальный контур резко повышается от вершины рыла к затылку; орбиты почти не выступающие.

Рот большой, косой; нижняя челюсть выступает вперёд, несёт слабый подбородочный выступ без усиковидного придатка; верхняя челюсть заметно расширена кзади, оканчивается под передней третью зрачка. *Anguloarticulare* образует треугольный выступ в области нижнечелюстного сустава. В челюстях и на сошнике мелкие зубы, на нёбных костях они не определяются. Передняя

ноздря несёт длинный усиковидный вырост у заднего края (рис. 2); задняя ноздря в виде поры, со слегка приподнятыми краями. Каналы сейсмодатированной системы головы широкие, хорошо видны сквозь кожу, но поры в них не развиты, за исключением нескольких инфраорбитальных. Нет щели позади четвёртой жаберной дуги.

Носовые шипы маленькие, простые, по одному с каждой стороны. Преорбитальный шип не развит, замещён серией мелких зазубрин. Надглазничный гребень приподнятый, пластинчатый, несёт мелкие тупые шипики и оканчивается единственным заострённым постокулярным шипом, широким в основании, направленным латерокаудально, примерно в половину диаметра зрачка по длине. Межглазничный промежуток между надглазничными гребнями плоский. Parietalные и нухальные гребни протяжённые, мелко зазубренные; нухальные шипы крупные, расходящиеся, с обеих сторон простые, заострённые, с зазубренным дорсальным краем. Височные гребни протяжённые, соединяющиеся с надглазничными у постеродорсального края орбит, несут маленький птеротикальный шип (с левой стороны отсутствует). Посттемпоральный шип единственный (нижний), шельфовидный, оканчивается острой вершиной. Край *posttemporale* образует лопастевидный выступ над жаберной крышкой позади посттемпорального шипа. Три лакримальных шипа; передний направлен вперёд, слабо выступает за край кости; средний и задний лакримальные шипы хорошо развиты. Средний (второй) лакримальный шип несколько крупнее и массивнее заднего (третьего), направлен вниз и вперёд; третий шип направлен вниз и назад. Подглазничная опора образует маленький шельфовидный выступ в основании второго и третьего лакримальных шипов и два крошечных приострённых выступа недалеко от её окончания; в остальном гладкая. Преоперкулярных шипов четыре, второй и третий наибольшие, содержатся в диаметре орбиты 1.4 раза. Два расходящихся оперкулярных шипа, нижний более развит. Оперкулярная лопасть хорошо развита, на вершине закруглена (рис. 2).

D высокий, непрерывный, начинается немного впереди вертикали верхнего конца жаберного отверстия, длина его передних колючих лучей от первого к четвёртому постепенно увеличивается, 10-я и 11-я колючки заметно короче 12-й. Начало *A* расположено под концом колючей части *D*, колючие лучи *A* постепенно увеличиваются в длине, одинаковой толщины. Последние мягкие лучи в *D* и *A* разделены до основания, в *D* этот луч соединён перепонкой с верхним краем хвостового стебля, в *A* свободный. *P* длинный, веерообразный, оканчивается на уровне конца основания *A*. *V* прикрепляется слегка впереди основания *P*, позади вертикали начала *D*, достигает основания первого колючего луча *A*. *C* закруглённый, укладывается в длине голо-

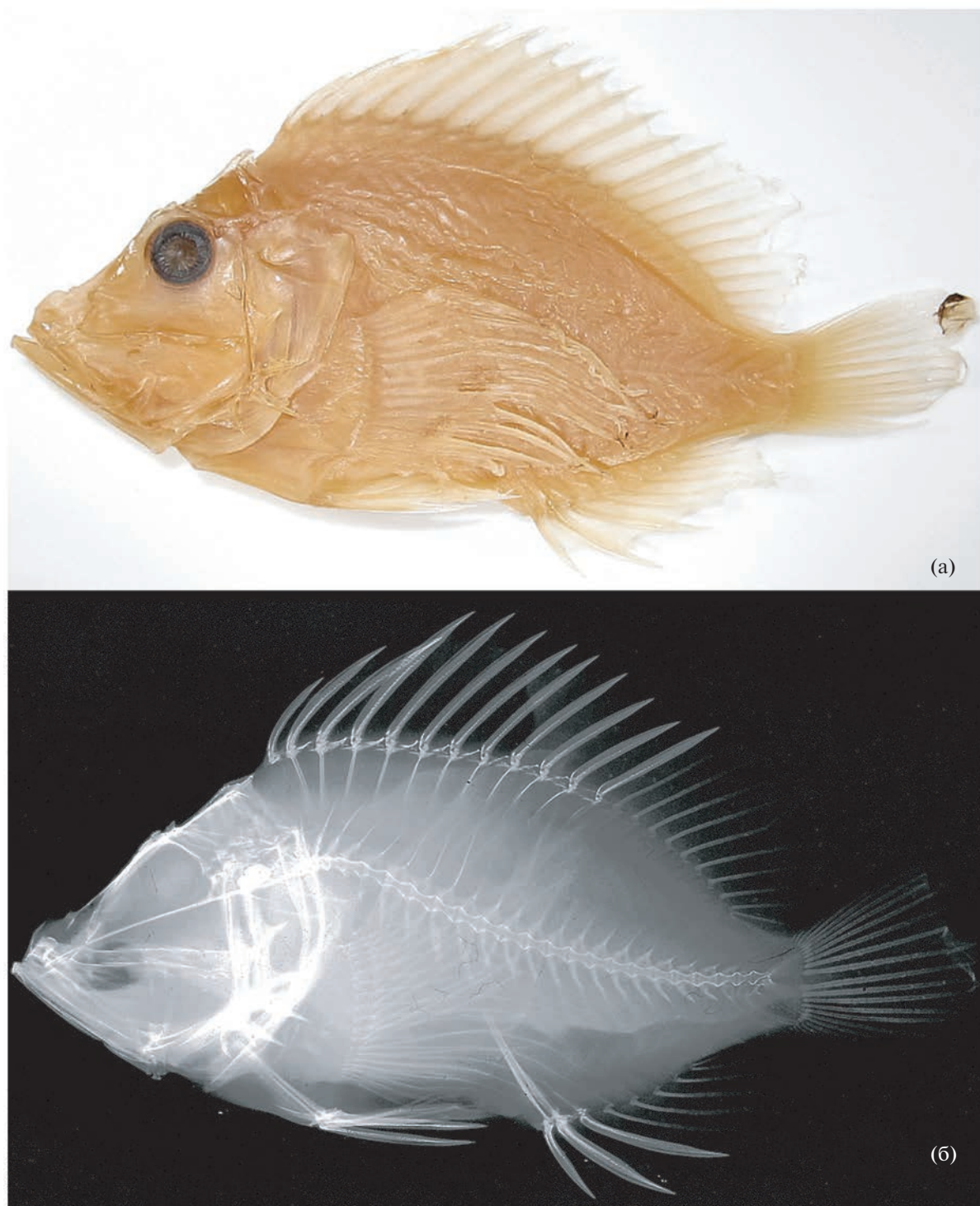


Рис. 1. *Rhinopias* cf. *argoliba*, малёк ИО РАН 03642 SL 28 мм: а – общий вид, б – рентгенограмма.

вы 1.4 раза. Все мягкие лучи *D*, *A* и *P* неветвящиеся; мягкие лучи *V* ветвятся. Лучи *P* заключены в массу соединительной ткани, более толстой, чем межлучевая перепонка.

Чешуя, за исключением туловищного канала боковой линии, отсутствует; около 19 трубчатых

чешуй в боковой линии от posttemporale до уровня четвёртого мягкого луча *D* (посередине между дорсальным контуром и срединной линией тела) и три прободённые чешуйки вдоль срединно-боковой линии на хвостовом стебле. Кожные мочки на голове, теле и плавниках отсутствуют.

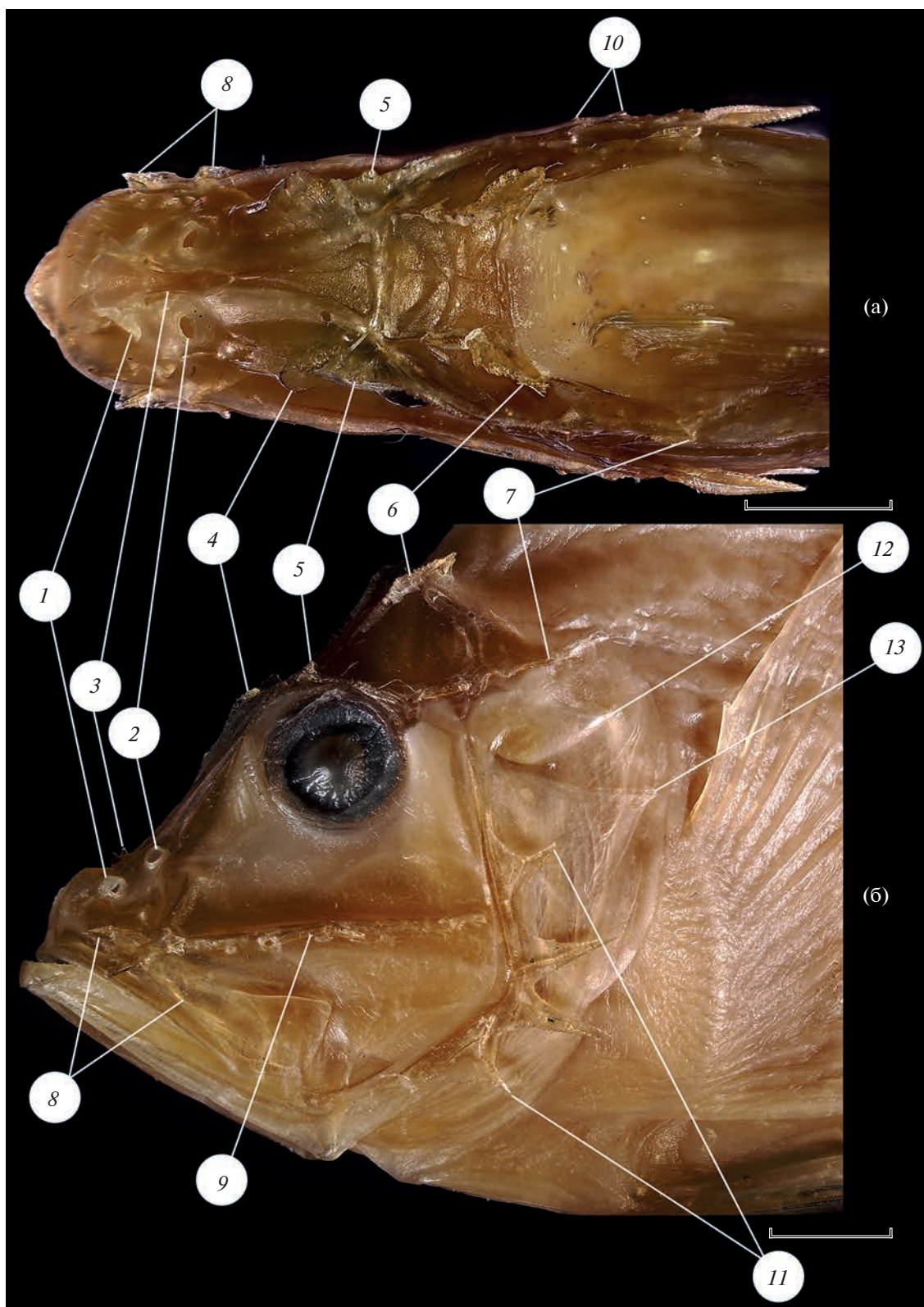


Рис. 2. *Rhinopias cf. argoliba*, ошипление головы малька ИО РАН 03642 SL 28 мм: а, б – вид соответственно сверху и сбоку; 1 – передняя ноздря, 2 – задняя ноздря, 3 – носовой шип, 4 – надглазничный гребень, 5 – постокулярный шип, 6 – нухальный шип, 7 – нижний посттемпоральный шип, 8 – шипы lacrimale, 9 – подглазничная опора, 10 – мелкие шипики у заднего конца подглазничной опоры, 11 – преоперкулярные шипы, 12 – верхний оперкулярный шип, 13 – нижний оперкулярный шип. Масштаб: 2 мм.

Пластические и меристические признаки *Rhinopias* и *Pogonoscorpius* с 18 лучами в грудном плавнике *P*

Признак	<i>Rhinopias argoliba</i>		<i>Rhinopias cea</i> голотип (Randall, DiSalvo, 1997)	<i>Rhinopias xenops</i> <i>n</i> = 4 (Eschmeyer et al., 1973)	<i>Pogonoscorpius sechellensis</i> голотип
	ИО РАН 03642	голотип (Eschmeyer et al., 1973)			
<i>SL</i> , мм	28	129	156	107–129	51.7
			<i>B</i> % <i>SL</i>		
Длина головы	41.1	46	43.8	46–48	44.3
Максимальная высота тела	50.0	43	46.4	41–44	40.2
Минимальная высота тела	13.4	(?)	11.1	(?)	10.3
Длина хвостового стебля	13.4	(?)	11.6	(?)	12.7
Антелдорсальное расстояние	30.4	37	28.6	38–40	40.2
Антеанальное расстояние	64.3	(?)	71.4	(?)	75.0
Антелекторальное расстояние	41.1	(?)	42.0	(?)	47.8
Антевентральное расстояние	37.5	(?)	38.7	(?)	45.3
Длина <i>P</i>	42.9	29	28.7	31–37	28.0
Длина колочего луча <i>V</i>	21.4	(?)	13.0	(?)	14.5
Длина <i>V</i>	25.0	23	24.1	26–30	22.2
Длина <i>C</i>	28.6	25	24.2	29–30	27.1
Длина основания <i>D</i>	64.3	(?)	62.5	(?)	60.5
Длина основания <i>A</i>	23.2	(?)	17.3	(?)	20.5
Длина первого колочего луча <i>D</i>	12.5	(?)	8.0	(?)	9.3
Длина второго колочего луча <i>D</i>	17.9	(?)	12.7	(?)	13.7
Длина третьего колочего луча <i>D</i>	17.9	16	17.0	24–36*	18.0
Длина четвёртого колочего луча <i>D</i>	25.0	16	17.9	24–29	18.2
Длина пятого колочего луча <i>D</i>	25.0	(?)	15.6	(?)	18.4
Длина предпоследнего (11-го) колочего луча <i>D</i>	16.1	9	8.0	9–11	11.0
Длина последнего (12-го) колочего луча <i>D</i>	17.9	10	10.9	13–14	14.5

Окончание	Признак	<i>Rhinopias argoliba</i>			<i>Rhinopias cea</i>	<i>Rhinopias xenops</i>	<i>Pogonoscorpis sechellensis</i>
		ИО РАН 03642	голотип (Eschmeyer et al., 1973)	ЗИН 49340			
	Длина наибольшего мягкого луча <i>D</i>	22.5	(?)	15.6	16.6	(?)	16.1
	Длина первого колочего луча <i>A</i>	14.3	7	9.4	7.5	9–12	8.3
	Длина второго колочего луча <i>A</i>	21.4	13	14.6	14.1	17–21	14.9
	Длина третьего колочего луча <i>A</i>	22.5	16	15.1	14.7	17–21	16.4
	Длина наибольшего мягкого луча <i>A</i>	21.4	(?)	16.5	22.7	(?)	20.1
	Длина рыла	13.4	21	17.0	20.9	19–20	19.9
	Горизонтальный диаметр глаза	9.8	8	7.3	8.0	9	8.1
	Ширина межглазничного промежутка	9.8	4	4.6	5.0	4–5	5.2
	Длина верхней челюсти	18.6	(?)	25.2	25.3	(?)	22.6
	Длина нижней челюсти	25.0	23	31.8	(?)	24–25	29.8
	Длина наибольшего преоперкулярного шипа	7.1	(?)	1.4	(?)	(?)	2.1
				Меристические признаки			
	<i>D</i>				XII + 9½		
	<i>A</i>				III + 5½		
	<i>P</i>				18		
	<i>V</i>				I + 5		
	<i>C</i>	iv + 7 + 6 + vi	(?)	iv + 7 + 6 + v	iv + 7 + 7 + iv	? + 7 + 6 + iv**	iv + 7 + 6 + v
	<i>sp. br</i>	7 + 14	7 + 16	6 + 12	6 + 16	6–7 + 15–17	7 + 12
	Элементов ложножабры	12/13	(?)	(?)	31	(?)	17
	Позвонковая формула				9 + 15		

Примечание. (?) – признак не известен; * голотип имеет значительно более длинный третий колочий луч *D* (36% *SL*), чем другие экземпляры (24–30% *SL*); ** данные по экземпляру ВРВМ 33504.



Рис. 3. *Rhinopias aphanes*, малёк MNHN 1980-380 SL 11 мм, общий вид.

Пигментация отсутствует, кроме двух скопленных буроватых меланофоров в базальной части *P* между 6–8-м и 10–12-м лучами. Кончики срединных лучей *P* и верхней лопасти *C* черноватые.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изученный малёк характеризуется высоким и сильно сжатым с боков телом, *A* III + 5½, *P* 18, отсутствием в *P* свободных от перепонки лучей и отсутствием тимпанальных шипов, что в комбинации среди всех скорпеновидных рыб характерно только для родов *Rhinopias* и *Pogonoscorpius* (Eschmeyer et al., 1973; Poss, 1999; Motomura, Senou, 2005; Motomura, Kanade, 2015). В составе рода *Rhinopias* описано шесть видов: *R. aphanes* Eschmeyer, 1973, *R. argoliba* Eschmeyer, Hirotsaki et Abe, 1973, *R. cea* Randall et DiSalvo, 1997, *R. eschmeyeri* Condé, 1977, *R. frondosa* (Günther, 1892) и *R. xenops* (Gilbert, 1905) (Fricke et al., 2022). Монотипичный род *Pogonoscorpius* до сих пор известен только по голотипу *Pogonoscorpius sechellensis* Regan, 1908 – взрослой рыбе SL всего лишь ~ 52 мм, пойманной в западной части Индийского океана у Сейшельских о-вов (Regan, 1908). Высказывалось мнение (Motomura et al., 2018) о принадлежности к роду *Pogonoscorpius* вида *R. argoliba*, известного по немногим находкам в тропической Индо-Вест-Пацифике (Н. Motomura, личное сообщение 2022 г.), из которых описаны только голотип из вод у Южной Японии (Eschmeyer et al., 1973) и второй экземпляр из Кораллового моря (Мандрица, 2002). Формально вышперечисленные виды можно разделить на две

группы по числу лучей в *P*: к видам с 15–17 лучами принадлежат *R. aphanes*, *R. eschmeyeri* и *R. frondosa*, к видам с 18 лучами – *R. argoliba*, *R. cea*, *P. sechellensis* и *R. xenops*. Изученный нами малёк принадлежит ко второй группе, от всех видов которой он отличается более высоким телом и длинными *P* (соответственно 50 и 43% SL против 40–47 и 28–37% SL). Мы не склонны считать эти различия проявлениями онтогенетической изменчивости, так как у малька *R. aphanes* SL 11 мм (рис. 3) значения этих показателей укладываются в пределы изменчивости у рыб SL 57–178 мм (Dinesen, Nash, 1982; Motomura, Johnson, 2006), хотя, возможно, они представляют собой крайний случай индивидуальной изменчивости.

Такие признаки изученного малька, как почти прямой дорсальный контур рыла с едва выступающими орбитами и отсутствием выемки позади них, развитое ошипление головы, отсутствие чешуи и ветвящихся лучей в плавниках (кроме *V*), безусловно, являются личиночными чертами и свидетельствуют о его незавершённом метаморфозе. Эти же черты строения отображены для мальков *R. aphanes* SL 16 и 22 мм (Fourmanoir, 1976. Fig. 46) и прослеживаются на фотографии малька этого вида SL 11 мм, любезно присланной Х. Мотомурой (рис. 3). Таким образом, у молоди *Rhinopias* SL < 30 мм характерные для взрослых рыб диагностические признаки ещё не сформированы.

Меристические и морфометрические признаки видов *Rhinopias* с 18 лучами в *P* суммированы в таблице. Как видно, различия по этим характери-

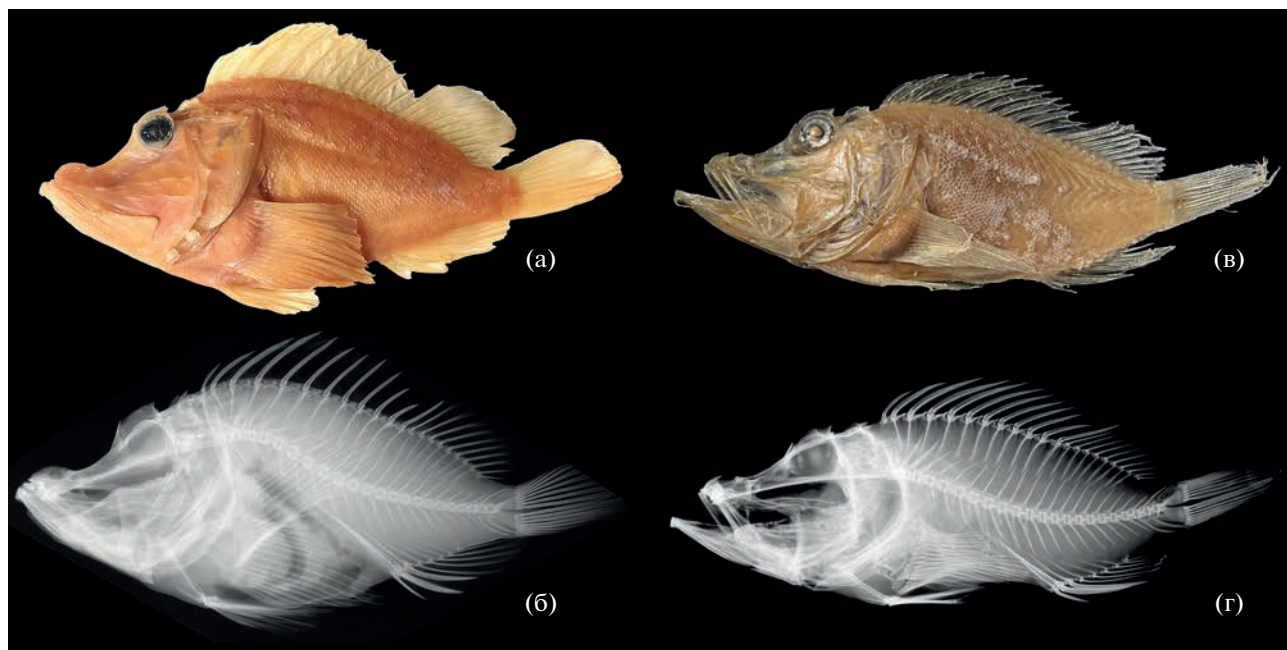


Рис. 4. *Rhinopias* cf. *argoliba* ЗИН 49340 SL 110 мм (а, б) и *Pogonoscorpius sechellensis* BMNH 1908.3.23.172, голотип SL 52 мм (в, г): а, в — общий вид; б, г — рентгенограмма.

стикам между видами невелики. По высоте тела к описываемому мальку наиболее близки *R. argoliba* и *R. cea*, но нахождение последнего вида, описанного из вод у о-ва Пасхи, в водах Западной Пацифики, маловероятно. Предпоследний колючий луч *D* у нашего малька, в отличие от *R. argoliba* (рис. 4а, 4б), не укорочен, однако та же ситуация наблюдается у малька *R. aphanes* SL 11 мм (у взрослых представителей вида эта колючка значительно короче соседних). Поэтому данную особенность также следует считать ювенильным состоянием. Мы условно относим нашего малька к *R. argoliba*, который, возможно, представляет собой комплекс близких видов. Так, для голотипа *R. argoliba* указаны только “один или два ветвистых луча в каждом” *P* (Eschmeyer et al., 1973. P. 289), тогда как у экземпляра из Кораллового моря таковых четыре (Мандрица, 2002). У нашего малька этот признак установить нельзя, так как ветвление лучей происходит на поздних стадиях онтогенеза. Возможно, видоспецифичной чертой нашего малька является необычно широкий межглазничный промежуток (9.8% SL), равный диаметру глаза, тогда как у всех других видов он заметно меньше последнего и укладывается в пределы 4–7% SL.

Малоизученный *P. sechellensis* определённо не конспецифичен *R. argoliba* вопреки высказывавшимся ранее предположениям (Motomura et al., 2018). Голотип этого вида (рис. 4в, 4г) характеризуется наиболее прогонистым телом, сильно выдающимся вперёд симфизом нижней челюсти, несущим снаружи усиковидный придаток. Голо-

тип *P. sechellensis* имеет SL лишь ~ 52 мм и характеризуется рядом особенностей, которые мы трактуем как ювенильные (слабо выступающие над дорсальным контуром головы орбиты, отсутствие глубокой выемки дорсального контура позади них, не укороченный предпоследний колючий луч *D* и отсутствие ветвистых лучей *P*), однако он имеет дефинитивное ошипление головы и полностью развитый чешуйный покров. Мы предполагаем, что голотип *P. sechellensis* является взрослой особью; таким образом, возможно, этот вид является неотеническим представителем рода *Rhinopias*.

Специфическими чертами, по крайней мере отдельных видов *Rhinopias* на ранних стадиях онтогенеза, очевидно, являются особенности пигментации *P*. Так, для метаморфозирующего малька *R. aphanes* характерно присутствие широкой, хотя и прерывистой, субдистальной полосы (изображённой также и в работе Фурмануа (Fourmanoir, 1976)), тогда как у *R. cf. argoliba* пигментация представлена двумя небольшими скоплениями в базальной части этого плавника. У взрослых особей *P* окрашены совершенно иначе (Eschmeyer et al., 1973; Motomura, Johnson, 2006).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны Х. Мотомуре (Hiroyuki Motomura, Kagoshima University Museum, Japan) за ценные консультации и предоставление неопубликованных данных; Л. Гудейл (Lucie Goodayle, BMNH), М. Бискойто (Manuel Biscoito, Museu de História Natu-

ral do Funchal, Madeira) и М.В. Назаркину (ЗИН) за помощь в работе, фото- и рентгеносъёмку.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана Российским научным фондом, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мандрица С.А. 2001. Сейсмодатированная система и классификация скорпеновидных рыб. Пермь: Изд-во ПГУ, 392 с.
- Мандрица С.А. 2002. Новые находки редких скорпеновых рыб из родов *Pteropelor* и *Rhinopias* (Scorpaenidae) в Индийском и западной части Тихого океанов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 4. С. 567–570.
- Прокофьев А.М. 2020. Новые данные по ихтиофауне прибрежья Южного Вьетнама // Там же. Т. 60. № 1. С. 26–39.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220010142>
- Condé B. 1977. Nouvelles observations sur les scorpenidés du genre *Rhinopias* à Maurice // *Rev. Fr. Aquariol., Herpetol.* V. 4. № 1. P. 19–20.
- Dinesen Z.D., Nash W.J. 1982. The scorpionfish *Rhinopias aphanes* Eschmeyer from Australia // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 29. № 2. P. 179–184.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.29.179>
- Eschmeyer W.N., Hirosaki Y., Abe T. 1973. Two new species of the scorpionfish genus *Rhinopias*, with comments on related genera and species // *Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4.* V. 39. № 16. P. 285–310.
- Fourmanoir P. 1976. Formes post-larvaires et juvéniles de poissons côtiers pris au chalut pélagique dans le sud-ouest Pacifique // *Cah. Pacif.* V. 19. P. 47–88.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2022. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 11/2022)
- Motomura H., Johnson J.W. 2006. Validity of the poorly known scorpionfish, *Rhinopias eschmeyeri*, with redescrptions of *R. frondosa* and *R. aphanes* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) // *Copeia*. V. 2006. № 3. P. 500–515.
[https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2006\)2006\[500:VOT-PKS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2006)2006[500:VOT-PKS]2.0.CO;2)
- Motomura H., Kanade Y. 2015. Review of the scorpionfish genus *Pteroidichthys* (Scorpaenidae), with descriptions of two new species // *Zootaxa*. V. 4057. № 4. P. 490–510.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4057.4.2>
- Motomura H., Senou H. 2005. Validity of the scorpionfish genus *Hipposcorpaena* Fowler and a redescription of *H. filamentosa* Fowler (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) // *Zool. Stud.* V. 44. № 2. P. 210–218.
- Motomura H., Matsuura K., Khan M. 2018. *Pogonoscorpius sechellensis* // The IUCN Red List of Threatened Species 2018. e.T114177913A115546768.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T114177913A115546768.en>
- Poss S.G. 1999. Scorpaenidae Scorpionfishes (also, lionfishes, rockfishes, stingfishes, stonefishes, and waspfishes) // *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2. Mugilidae to Carangidae.* Rome: FAO. P. 2291–2352.
- Randall J.E. 2001. Notes on the scorpaenid genus *Rhinopias* // *IOP Diving News*. V. 12. P. 5–7.
- Randall J.E., DiSalvo L.H. 1997. *Rhinopias cea*, a new species of scorpionfish from Easter Island // *Bull. Mar. Sci.* V. 60. № 3. P. 1035–1039.
- Regan C.T. 1908. No. XIV. — Report on the marine fishes collected by Mr. J. Stanley Gardiner in the Indian Ocean // *Trans. Linn. Soc. London.* V. 12. № 3. P. 217–255. Pls. 23–32.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1908.tb00199.x>

УДК 597.554.3.591.471.4

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АЛТАЙСКИХ ОСМАНОВ РОДА *OREOLEUCISCUS* (CYPRINIDAE) ПОПУЛЯЦИЙ РЕК ТРЁХ ВОДНЫХ СИСТЕМ МОНГОЛИИ

© 2023 г. А. Н. Мироновский¹, *, Е. Е. Слынько^{2, 3}

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

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

³Российский биотехнологический университет – Росбиотех, Москва, Россия

*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 08.06.2022 г.

После доработки 24.07.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Анализ структуры морфологического разнообразия алтайских османов рода *Oreoleuciscus* в р. Урт (водная система р. Тэсийн-Гол) даёт основания рассматривать эту популяцию как полиморфную, состоящую из трёх форм, отчётливо дифференцируемых по комплексу признаков. Соотношение различий между этими формами и формами, ранее выявленными в реках Завхан (водная система Котловины Больших Озёр) и Туин (водная система Долины Озёр), позволяет предположить, что признаки, рассматриваемые в исследовании, адаптивно пластичны, и выявленная структура морфологического разнообразия рода в большой степени определяется локальными особенностями условий обитания.

Ключевые слова: алтайские османы рода *Oreoleuciscus*, многомерные онтогенетические каналы, морфологическое разнообразие, диверсификация, векторы изменчивости.

DOI: 10.31857/S0042875223030128, **EDN:** BYLQYX

Изучение популяций и внутривидовых форм разных групп живых организмов важно для исследования не только процессов микроэволюции, но и адаптации к локальным условиям среды. Алтайские османы, или горные ельцы (род *Oreoleuciscus*), – своеобразная группа карповых рыб (Cyprinidae), обитающих в бессточных озёрах и озёрно-речных системах Алтая и Северо-Западной Монголии, изучена сравнительно мало. Нативная ихтиофауна этих водоёмов, расположенных на высотах от 700 до 2200 м над уровнем моря, отличается бедностью видового состава, и в некоторых водоёмах османы являются единственными представителями рыб (Дгебуадзе, 1982; Баасанжав и др., 1983; Dgebuadze et al., 2012).

Род *Oreoleuciscus* описан более ста лет назад (Варпаховский, 1889), однако фенотипическое разнообразие алтайских османов столь велико, что у исследователей и поныне нет единого взгляда на число слагающих данный род видов, подвидов и форм с неопределённым таксономическим статусом. Это отражено в целом ряде обзорных публикаций (Васильева, 1985; Golubtsov et al., 1999; Bogutskaya, 2001; Kottelat, 2006; Dgebuadze et al., 2012; Kartavtsev et al., 2016). Авторы настоящего исследования придерживаются классификации рода *Oreo-*

leuciscus, представленной в работе Дгебуадзе с соавторами (Dgebuadze et al., 2012).

По данным генетических исследований, популяции *Oreoleuciscus* отчётливо разделяются на группы, соответствующие трём географическим регионам (Слынько, Дгебуадзе, 2009; Слынько, Боровикова, 2012). Одна группа популяций, соответствующая ранее описанному виду *O. potanini* (Kessler, 1879), населяет водные системы Котловины Больших Озёр, относящейся к Центрально-Азиатскому бессточному бассейну. Вторая группа соответствует другому ранее описанному виду *O. humilis* Warpachowski, 1889 и населяет водоёмы Долины Озёр того же бассейна. Уровень генетических различий между двумя этими группами популяций предсказуемо соответствует видовому. Популяции третьей из выявленных вышеуказанными авторами групп населяют бассейн Северного Ледовитого океана, в частности водные системы рек Селенга, Орхон, Тэсийн-Гол и оз. Увс-Нур. Уровень генетической обособленности ледовитоморских популяций от центральноазиатских также соответствует видовому, и в статье Слынько и Боровиковой (2012) ледовитоморские османы рассматриваются в качестве самостоятельного вида *O. manchini*. К сожалению, из-за отсутствия видово-

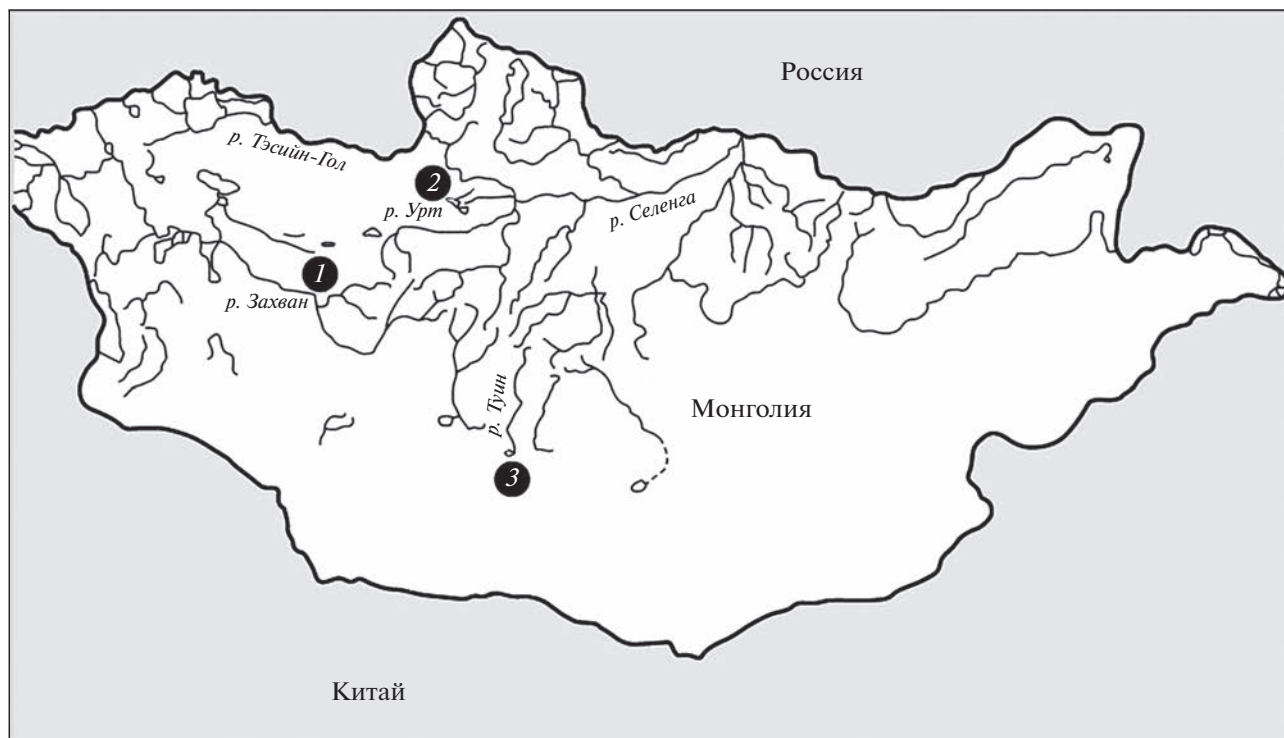


Рис. 1. Карта-схема района исследования. Реки: 1 – Завхан, 2 – Урт, 3 – Туин.

го описания в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (2004) это название является помен *nudum*, поэтому в нашей работе популяция ледовитоморской р. Урт (один из объектов настоящего исследования) обозначена как *Oreoleuciscus* sp.

В озёрах алтайские османы часто образуют экологические формы, различающиеся по типу питания и морфологии (Дгебуадзе, 1982; Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1984, 1985; Мироновский и др., 2018, 2019). Речные популяции горных ельцов считали мономорфными. Лишь недавно морфологически дифференцируемые формы выявлены в р. Завхан (Котловина Больших Озёр) у *O. potanini* (Дгебуадзе и др., 2017) и в р. Туин (Долина Озёр) у *O. humilis* (Мироновский и др., 2019). Следует отметить аналогичную ситуацию у африканских усачей рода *Labeobarbus*. Долгое время исследователи полагали, что симпатрическое формообразование в этой группе рыб имеет место лишь в озёрных условиях, однако недавно симпатрические формы усачей обнаружены в фаунистически обеднённых (подобно монгольским) рыбных сообществах рек Эфиопского нагорья (Levin et al., 2020; Golubtsov et al., 2021). В том же регионе в водной системе р. Голубой Нил обнаружены симпатрические формы рыб рода *Garra* (Levin et al., 2021).

В настоящей работе, продолжающей цикл, посвящённый изучению изменчивости османов в разных локальностях, приведён сравнительный анализ

структур фенотипического разнообразия упомянутой выше популяции *Oreoleuciscus* sp. р. Урт (= Уртын), впадающей в оз. Сангийн-Далай водной системы р. Тэсийн-Гол, и популяций *O. potanini* в р. Завхан и *O. humilis* в р. Туин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на материале, собранном 02.06.2006 г. в нижнем течении р. Урт – 49°17' с.ш., 99°00' в.д. (рис. 1). Рыб ловили жаберными сетями с ячейей 12–60 мм, поймано 30 экз. стандартной длиной (*SL*) 95–144 мм, большинство особей попали в сети с ячейей 12–18 мм. Как и в пробах из рек Завхан и Туин (Дгебуадзе и др., 2017; Мироновский и др., 2019), при визуальной оценке габитуса морфологически различных групп особей в улове не выявлено – выборка выглядела однородной.

Для камеральной обработки фиксировали повarenной солью головы рыб вместе с костью плечевого пояса *cleithrum*. После изготовления сухих остеологических препаратов измеряли 13 признаков (рис. 2), ранее использованных при изучении изменчивости алтайских османов и других групп карповых рыб (Васильева, Устарбеков, 1991; Mina et al., 1996; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский и др., 2018).

Данные промеров обрабатывали с помощью алгоритмов пакета прикладной биостатистики NTSYS 2.02k – кластерный анализ и анализ главных компонент (АГК) и пакета StatSoft Statistica 6 – дис-

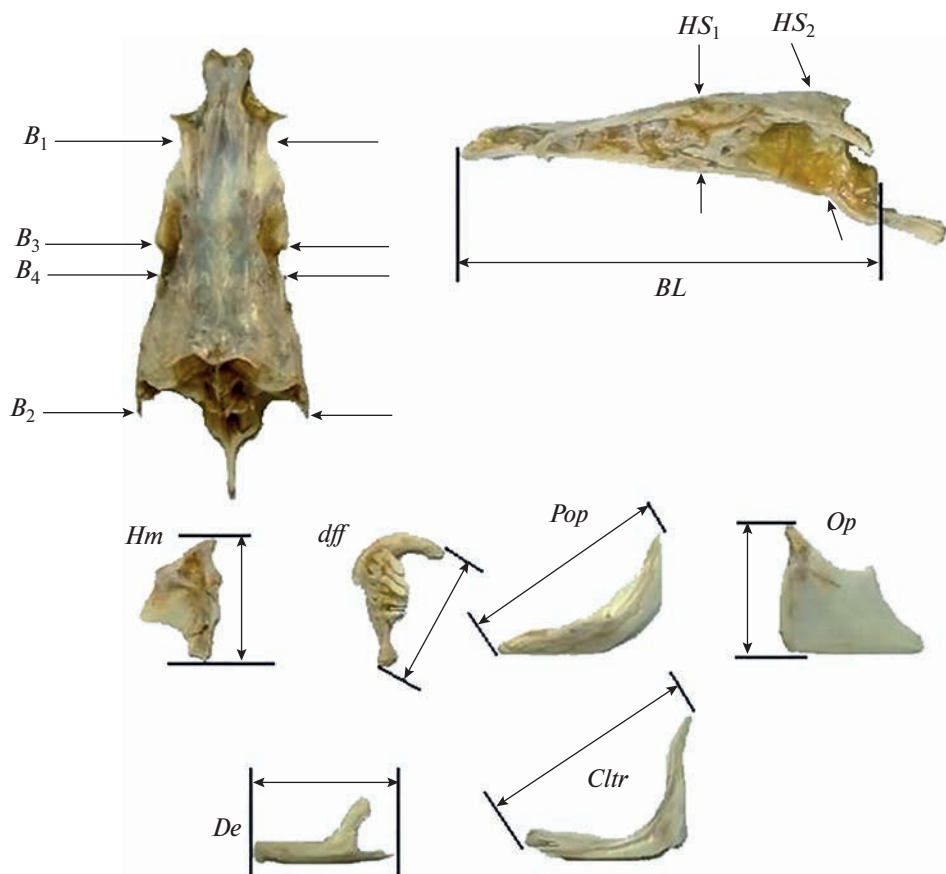


Рис. 2. Схема остеологических промеров: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂* и *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, *Hm* – высота hyomandibulare, *dff* – расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба, *Pop* – длина по диагонали праеоперкулум, *Op* – высота operculum, *De* – длина dentale, *Cltr* – длина по диагонали кости плечевого пояса cleithrum.

криминантный анализ. В расчётах использовали индексы – отношения абсолютных значений промера к длине черепа (*BL*). Далее при упоминании того или иного признака имеется в виду его индекс, а не сам промер. Степень разобъённости объектов в пространстве признаков оценивали, вычисляя многомерную таксономическую дистанцию (Rohlf, 1998). Кластерный анализ матриц сходства проводили невзвешенным парно-групповым методом, его результаты представлены дендрограммой. В АГК собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице. Длину вектора принимали равной единице. При анализе распределения выборок в координатах трёх первых главных компонент (ГК) использовали наложение кратчайшей связывающей сети.

Наряду с традиционным алгоритмом АГК применён метод, основанный на построении многомерных онтогенетических каналов. Такой подход, хорошо себя зарекомендовавший при изучении фенотипического разнообразия ряда видов карповых, позволяет оценить соотношение межгрупповых раз-

личий с различиями размеров особей, слагающих сравниваемые группы (Mina et al., 1996; Мина, 2001; Дгебуадзе и др., 2017; Мироновский и др., 2019).

Кроме особей *Oreoleuciscus* sp. из р. Урт в работе использованы выборки, послужившие основой наших предыдущих исследований фенотипического разнообразия речных популяций алтайских османов – 37 экз. *O. potanini* SL 133–188 мм из р. Завхан (Дгебуадзе и др., 2017) и 38 экз. *O. humilis* SL 78–136 из р. Туин (Мироновский и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 3 представлены результаты дискриминантного анализа выборок османа из трёх изученных рек по совокупности рассматриваемых остеологических параметров. В пространстве первой и второй дискриминантных функций распределение чётко разобъёны. При этом особи *Oreoleuciscus* sp. обособлены от особей *O. potanini* и *O. humilis* примерно в той мере, в какой последние обособлены друг от друга. Важно отметить, что на этом ри-

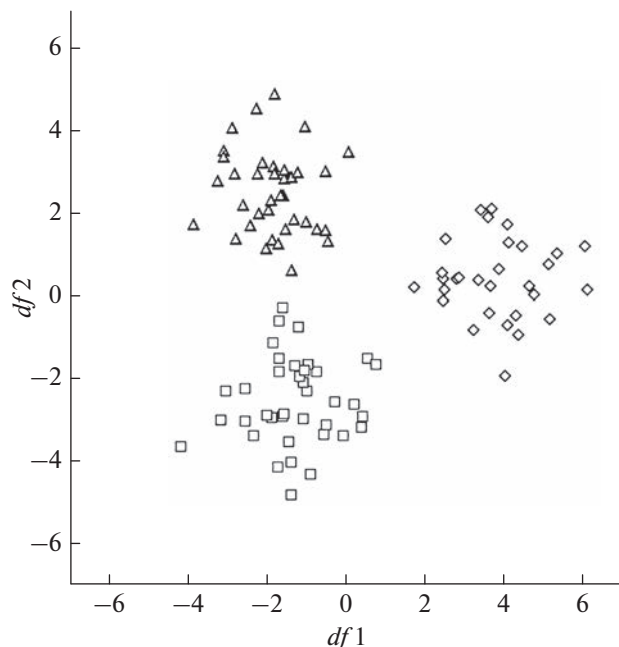


Рис. 3. Распределение особей османа *Oreoleuciscus potanini* из р. Завхан (Δ), *O. humilis* из р. Туин (\square) и *Oreoleuciscus* sp. из р. Урт (\diamond) в координатах первой (df_1) и второй (df_2) дискриминантных функций.

сунке выборки разных видов различаются с выраженным хиатусом, тогда как размерные ряды (SL) особей анализируемых выборок перекрываются в любом сочетании. Из этого следует, что различия по анализируемым параметрам не могут быть лишь следствием изменения пропорций черепа по мере роста рыб. Таким образом, по комплексу рассмотренных признаков особи трёх анализируемых совокупностей различаются на уровне “каждая от каждой”, что свидетельствует в пользу предположения о видовой самостоятельности *Oreoleuciscus* sp., выдвинутого на основе генетических данных (Слынько, Боровикова, 2012).

Алгоритм дискриминантного анализа, использованный выше, предназначен для проверки гипотезы о различиях заведомо разных групп особей, в рассматриваемом случае — аллопатрических видов. О наличии заведомо разных групп особей в реке Урт априори известно не было, хотя основания предположить их существование представляются очевидными по аналогии с морфологическими формами османов рек Завхан и Туин. Такое предположение можно проверить, используя алгоритмы кластерного анализа и метод ГК (Айвазян и др., 1989).

Как следует из данных рис. 4, в пространстве рассматриваемых признаков точки, соответствующие особям выборки из р. Урт, образуют отчетливо разобъединенные группы, обозначенные цифрами 1, 2 и 3. Состав кластеров дендрограммы на рис. 4а полностью совпадает с составом трёх по-

лигонов на плоскости двух первых ГК на рис. 4б; соответствующие онтогенетические каналы на рис. 4в разобъединены, а соотношение различий по длине черепа (ось абсцисс) и по ГК1 комплекса анализируемых признаков (ось ординат) не даёт оснований рассматривать различия совокупностей 1, 2 и 3 как различия разных размерных групп мономорфной популяции, отражающие изменения пропорций по мере роста особей. Более вероятно, что, подобно популяциям рек Завхан и Туин (Дгебуадзе и др., 2017; Мироновский и др., 2019), популяция р. Урт полиморфна и состоит из трёх симпатричных форм.

Из данных таблицы следует, что в АГК изменчивости особей в р. Урт единицу превышают собственные значения лишь двух первых ГК, то есть, согласно правилу Кайзера (Kaiser, 1960), только в них сосредоточена упорядоченная конструктивная изменчивость — “сигнал”. В ГК3, ГК4, ГК5, ГК6 ... и далее преобладает “шум”, то есть изменчивость стохастическая, случайная. Это даёт основания полагать, что распределение особей в координатах ГК1 и ГК2 на рис. 4б с достаточными полнотой и точностью отражает фенотипические отношения особей анализируемого множества. Дисперсия по ГК1 без малого четырёхкратно превышает дисперсию по ГК2, при этом только ГК1 отражает различия между формами, тогда как по ГК2 распределения любой пары форм перекрываются почти полностью. Из этого следует, что именно различиями между особями разных форм определяется первый (основной) вектор дисперсии (изменчивости) в данной локальности.

Рис. 5 иллюстрирует отношения трёх форм популяции р. Урт, двух форм популяции р. Завхан и двух форм популяции р. Туин на уровне среднестатистических оценок признаков каждой формы. Сумма дисперсии, объясняемой ГК1, ГК2 и ГК3, составляет более 98% (таблица). Единицу превышают собственные значения лишь трёх первых ГК, что позволяет рассматривать трёхмерную ординацию на рис. 5 как достаточно полно характеризующую меж- и внутригрупповую изменчивость. Как и на рис. 4б, формы внутри каждой популяции между собой различаются главным образом по ГК1 — более 60% общей дисперсии (таблица). Формы р. Завхан от форм р. Туин отличаются прежде всего по ГК2, а в обособление форм р. Урт от форм рек Завхан и Туин примерно равные вклады вносят ГК2 и ГК3, при этом значения объяснённой дисперсии в ГК2 и в ГК3 — 19.9 и 18.2% соответственно — почти равны между собой и заметно ниже дисперсии по ГК1 (примерно в три раза каждая). Таким образом, при анализе диверсификации морфологических форм трёх разных видов в трёх разных водных бассейнах главный вектор изменчивости (ГК1) определяет различия между формами внутри каждого вида, а не различия видов между собой. При этом морфологические дистанции меж-

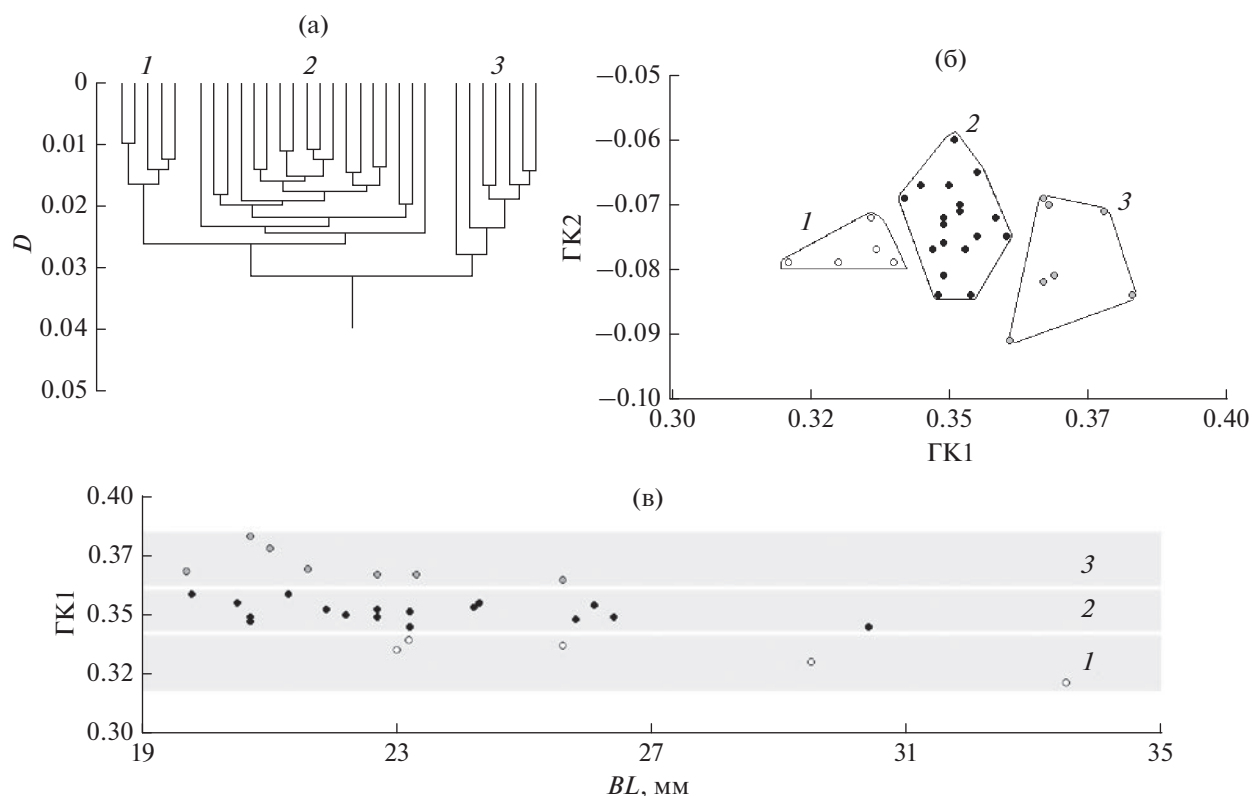


Рис. 4. Результаты многомерного анализа морфологической изменчивости алтайского османа *Oreoleuciscus* sp. популяции р. Урт: а – дендрограмма сходства особей: D – многомерная таксономическая дистанция (по: Rohlf, 1998); б – распределение особей на плоскости двух первых главных компонент (ГК1 и ГК2) изменчивости рассматриваемых признаков; в – распределение особей на плоскости онтогенетических каналов: BL – длина основания черепа, 1–3 – внутривидовые морфологические формы.

ду наиболее удалёнными в пространстве признаков формами одного бассейна в некоторых случаях больше морфологических дистанций между наиболее близкими формами разных бассейнов.

Ситуация может показаться неожиданной, вместе с тем для её объяснения можно предложить вполне, как представляется, вероятную рабочую гипотезу. Вновь обратимся к работам по оценке генетических параметров трёх рассматриваемых видов османов, где показано, что соотношения различий между ними по последовательности гена *Cyt b* митохондриальной (мт) ДНК и по результатам анализа изоферментов не совпадают (Слынько, Дгебуадзе, 2009; Слынько, Боровикова, 2012). По гену *Cyt b* мтДНК между собой ближе *O. potanini* и предполагаемый вид *Oreoleuciscus* sp., по изоферментам – *O. humilis* и *O. potanini*. Авторы полагают, что такая разница в результатах изоферментного анализа и анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей гена *Cyt b* обусловлена “селективной значимостью” изоферментов, межвидовые различия которых в большей степени определяются особенностями условий существования в рассматриваемых регионах (Слынько, Боровикова, 2012. С. 732). Такое предположение не

лишено оснований, хотя в данном контексте, на наш взгляд, уместнее говорить об адаптивной пластичности, чем о селективной значимости. Кратчайшая связывающая сеть на рис. 5 показывает, что *O. humilis* и *O. potanini* оказываются ближайшими соседями и в пространстве морфологических параметров – аналогично их близости по изоферментам в цитируемой работе.

Вышесказанное даёт основания предположить, что изменчивость рассматриваемых параметров морфологии, подобно изменчивости изоферментов, в большей степени обусловлена локальными адаптациями. Исходя из этого предположения высокий уровень различий между некоторыми формами одного вида в сравнении с не столь большими различиями между сходными формами разных видов на рис. 5 можно объяснить тем, что наиболее контрастные по условиям обитания биотопы в одной реке различаются между собой сильнее наиболее сходных биотопов разных рек. Это определяет необходимость дальнейших исследований, которые должны быть направлены на изучение экологических условий обитания выявленных форм в рассматриваемых реках, равно как и увеличение числа рассматриваемых признаков за счёт тех, для

Собственные векторы и собственные значения первых главных компонент (ГК) изменчивости особей рода *Oreoleuciscus* в исследованных реках

Признак и другие показатели	Особь р. Урт (рис. 4б)			Формы из рек Урт, Завхан и Туин (рис. 5)			
	ГК1	ГК2	ГК3	ГК1	ГК2	ГК3	ГК4
B_3	0.353	0.040	0.255	0.278	0.412	0.113	0.155
B_2	0.369	0.001	0.103	0.342	0.249	-0.062	-0.043
B_1	0.194	0.501	-0.136	0.315	0.258	-0.176	0.592
B_4	0.327	0.231	0.071	0.265	0.412	0.165	-0.334
HS_1	0.304	0.216	0.022	0.098	0.175	0.616	-0.188
HS_2	0.283	0.360	0.152	0.304	-0.340	0.154	0.120
Hm	0.316	0.071	-0.372	0.363	-0.015	0.154	-0.109
dff	0.247	-0.418	0.216	0.287	-0.266	-0.322	-0.258
$Cltr$	0.296	-0.206	-0.274	0.338	-0.058	-0.269	-0.262
Pop	0.267	-0.445	0.269	0.285	-0.385	0.132	-0.285
Op	0.273	-0.196	0.081	0.341	-0.177	-0.181	0.311
De	0.167	-0.242	-0.734	0.089	-0.364	0.521	0.371
Собственные значения	5.956	1.626	0.939	7.212	2.390	2.186	0.133
Объяснённая дисперсия (ОД), %	49.63	13.54	7.82	60.10	19.92	18.21	1.10
Накопленная ОД, %	49.63	63.18	71.01	60.10	80.02	98.23	99.34

B_1 – B_3 – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; B_4 – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; HS_1 , HS_2 – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, Hm – высота hyomandibulare, dff – расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба, $Cltr$ – длина по диагонали кости плечевого пояса cleithrum, Pop – длина по диагонали праеорперкулум, Op – высота operculum, De – длина dentale.

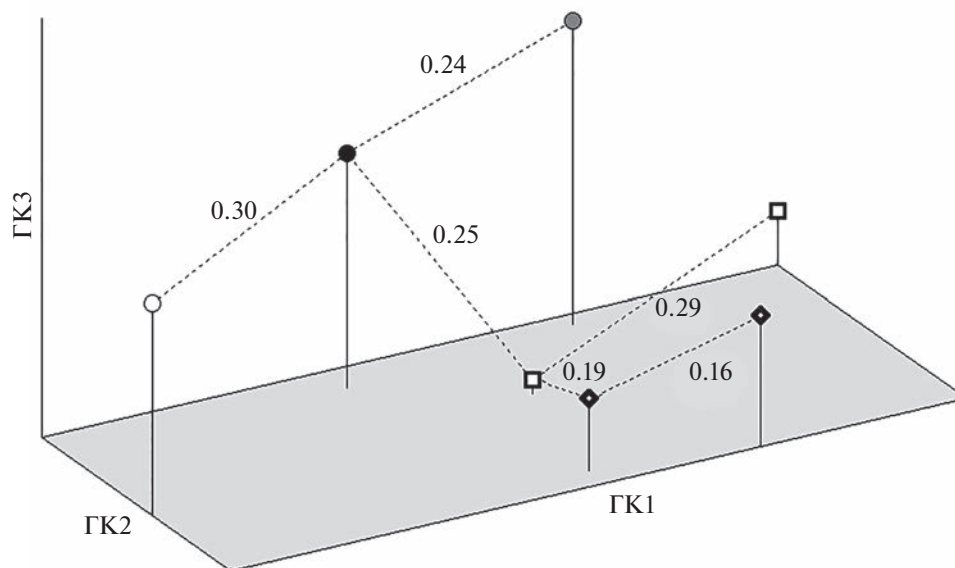


Рис. 5. Распределение форм османа *Oreoleuciscus* sp. р. Урт (○, ●, ●), *O. potanini* р. Завхан (◆) и *O. humilis* р. Туин (□) в пространстве трёх первых главных компонент (ГК) с наложением кратчайшей связывающей сети. Цифрами обозначены значения многомерной таксономической дистанции (по: Rohlf, 1998).

которых убедительно показана высокая адаптивная пластичность при смене условий обитания (Баранов, Васильев, 2022).

ВЫВОДЫ

1. Анализ изменчивости комплекса морфологических параметров показывает, что популяция османа р. Урт (система р. Тэсийн-Гол) не мономорфна и, подобно популяциям османов рек Завхан (Котловина Больших Озёр) и Туин (Долина Озёр), подразделена на морфологически дифференцируемые формы.

2. Соотношение различий между морфологическими формами османов из рек Урт, Завхан и Туин позволяет предположить, что рассмотренные в исследовании признаки адаптивно пластичны, и выявленная структура разнообразия изученных популяций *O. potanini*, *O. humilis* и *Oreoleuciscus* sp. реки Урт в большой степени определяется локальными особенностями условий обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Совместной российской-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АН Монголии за содействие в организации работ в Монголии, а также Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) и Б.А. Лёвину (ИБВВ РАН), нашедшим время ознакомиться с первыми вариантами рукописи и сделать ценные критические замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5, № FFER-2021-0006) и ИБВВ РАН (№ 121051100109-1 и № 121051100104-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С.А., Бухитабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. 1989. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 607 с.

Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С. 102–224.

Баранов В.Ю., Васильев А.Г. 2022. Фенотипическая пластичность инвазионных популяций ротана (*Percottus glenii*) при колонизации водоёмов // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 15. № 3. С. 18–37. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-18-37>

Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1984. Опыт исследования морфологической изменчивости рыб рода *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae) методами многомерной статистики // Зоол. журн. Т. 63. № 4. С. 563–572.

Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1985. Морфометрический анализ алтайских османов (*Ore-*

leuciscus; Pisces, Cyprinidae) водоемов МНР: многомерный подход // Там же. Т. 64. № 8. С. 1199–1212.

Варнаховский Н.А. 1889. Монография нового рода карповых рыб (*Oreoleuciscus*). СПб.: Тип. Императ. АН, 79 с.

Васильева Е.Д. 1985. О таксономическом статусе некоторых форм рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 2. С. 196–211.

Васильева Е.Д., Устарбеков А.К. 1991. Морфология черепа шемаи *Chalcalburnus chalcoides* (Cyprinidae) // Там же. Т. 31. Вып. 4. С. 556–564.

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., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трех озер Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 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>

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2004. М.: Т-во науч. изд. КМК, 223 с.

Мина М.В. 2001. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // Онтогенез. Т. 32. № 6. С. 471–476.

Мироновский А.Н., Слынько Ю.В., Касьянов А.Н., Горошкова Т.В. 2018. Сравнительный анализ изменчивости экологических форм алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) в озёрах Айраг, Хяргас и Ногон (Западная Монголия) // Экология. № 3. С. 214–219. <https://doi.org/10.7868/S036705971803006X>

Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2019. Морфологическая дифференциация алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке Туин, Долина Озёр, Монголия // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 105–109. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010077>

Слынько Ю.В., Боровикова Е.А. 2012. Филогеография алтайских османов (*Oreoleuciscus* sp., Cyprinidae, Pisces) по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 48. № 6. С. 726–736.

Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. 2009. Популяционно-генетический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из водоемов Монголии // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 632–645.

Bogutskaya N.G. 2001. A revision of Altai osmans of the genus *Oreoleuciscus* (Leuciscinae, Cyprinidae) with a description of a new species, *O. angusticephalus*, from river Kobdo (Hovd) system, West Mongolia // Proc. Zool. Inst. V. 287. P. 5–43.

Dgebuadze Yu. Yu., Mendsaikhan B., Dulmaa A. 2012. Diversity and distribution of Mongolian fish: recent state, trends and studies // Erforsch. Biol. Ress. Mongolei (Halle/Saale). V. 12. P. 219–230.

Golubtsov A.S., Berendzen P.B., Cynthia A. 1999. Morphological variation and taxonomic status of Altai osmans, *Ore-*

- oleuciscus*, from the upper reaches of the Ob River system // J. Fish Biol. V. 54. № 4. P. 878–899.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02039.x>
- Golubtsov A.S., Korostelev N.B., Levin B.A.* 2021. Monsters with a shortened vertebral column: A population phenomenon in radiating fish *Labeobarbus* (Cyprinidae) // PLoS ONE. V. 16. № 1. Article e0239639.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239639>
- Kaiser H.F.* 1960. The application of electronic computers to factor analysis // Educ. Psychol. Meas. V. 20. № 1. P. 141–151.
<https://doi.org/10.1177/001316446002000116>
- Kartavtsev Yu.Ph., Batischeva N.M., Bogutskaya N.G. et al.* 2016. Molecular systematics and DNA barcoding of Altai osmans, *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae, and Leuciscinae), and their nearest relatives, inferred from sequences of cytochrome *b* (*Cyt-b*), cytochrome oxidase *c* (*Co-I*), and complete mitochondrial genome // Mitochondrial DNA Part A. V. 28. № 4. P. 502–517.
<https://doi.org/10.3109/24701394.2016.1149822>
- Kottelat M.* 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank, 103 p.
- Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Yu.Yu. et al.* 2020. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // Sci. Rep. V. 10. № 1. Article 7192.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64350-4>
- Levin B., Simonov E., Franchini P. et al.* 2021. Rapid adaptive radiation in a hillstream cyprinid fish in the East African White Nile River basin // Mol. Ecol. V. 30. № 21. P. 5530–5550.
<https://doi.org/10.1111/mec.16130>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* 1996. 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>
- Rohlf F.J.* 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system (Version 2.02k). N.Y.: Exeter softw. Publ., 31 p.

УДК 597.58.591.5/9

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЕРЧАКА-ЯОКА *МУОХОСЕРФАЛУС* *ЯОК* (СОТТИДАЕ) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. В. В. Панченко^{1, *}, А. Н. Вдовин², Л. Л. Панченко³

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

²Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

³Владивостокский государственный университет экономики и сервиса – ВГУЭС, Владивосток, Россия

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

Поступила в редакцию 16.05.2022 г.

После доработки 30.05.2022 г.

Принята к публикации 01.06.2022 г.

Выявлено, что в российских водах Японского моря обитают две внутривидовые группировки керчака-яока *Муохосерфалус* *яок* – северная и южная. В летний сезон группировки разделены между собой широким участком акватории – от 45° до 48° с.ш. Ядро северной группировки в это время располагается в кутовой части Татарского пролива, южной – в зал. Петра Великого. Летом керчак-яок предпочитает верхнюю часть шельфа с глубинами до 80 м (южная группировка) и до 60 м (северная). Молодь тяготеет к меньшим глубинам, чем взрослые рыбы. В холодное время года основная масса рыб южной группировки по-прежнему концентрируется в зал. Петра Великого, смещаясь к кромке шельфа и на материковый склон. Некоторая часть самцов остаётся до весны в прибрежье на нерестилищах на охране кладок икры. Особи северной группировки на зиму массово покидают мелководную куттовую часть Татарского пролива и скапливаются в глубоководной части акватории у средней области о-ва Сахалин. Особи северной группировки достигают длины 67 см, максимальные размеры рыб в южной группировке гораздо выше – до 75 см.

Ключевые слова: керчак-яок *Муохосерфалус* *яок*, распределение, плотность, глубина, размеры, температура, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875223020170, **EDN:** UPXNOR

Керчак-яок *Муохосерфалус* *яок* – преимущественно бореальный приазиатский вид семейства рогатковых (Cottidae), обитающий в северной части Тихого океана от берегов Кореи и Японии до Берингова пролива и вдоль американского побережья на юг до зал. Пьюджет-Саунд, а также встречающийся в арктических водах южной части Чукотского моря (Линдберг, Красюкова, 1987; Amaoka et al., 1995; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Фадеев, 2005; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). Это один из наиболее крупных и многочисленных представителей семейства, играющий значительную роль в донных сообществах (Токранов, 1988, 2017, 2018; Борец, 1997; Вдовин и др., 2004; Соломатов, 2004; Матвеев, Терентьев, 2016).

Сезонное распределение керчака-яока в российских водах Японского моря описано ранее (Панченко, 2003), однако речь в этой работе шла

только о его батиметрических предпочтениях в целом для района, без учёта региональных особенностей. Цель настоящей работы – выявить дискретность в распределении керчака и определить возможные причины разобщённости его пространственных группировок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены данные донных траловых съёмок, выполненных в июле–сентябре 2001–2017 гг. – в период гидрологического лета (Зуенко, 2008), а также в октябре–декабре (гидрологическая осень) и в марте–мае (весна). С начала XXI в. траления в акватории российской зоны Японского моря выполняли по типовой расширенной сетке станций донными тралами с длиной верхней подборы 23.2 или 27.1 м, ячейей в кутце 30 × 30 мм и вшитой в кутец селективной вставкой дели ячейей 10 × 10 мм. Для обследования

Таблица 1. Число тралений (N) и промеренных особей (n , экз.) керчака-яока *Muchocephalus jaok* у материкового побережья российских вод Японского моря в разные сезоны 1983–2017 гг.

Глубины, м	Весна		Лето		Осень	
	N	n	N	n	N	n
2–5			51	22	18	21
6–10	4	11	284	810	70	124
11–20	41	279	503	2753	145	864
21–40	283	2980	645	13525	126	1197
41–60	206	1877	471	7649	112	596
61–80	214	722	594	2919	137	323
81–100	178	217	210	27	83	43
101–150	262	185	267	12	113	22
151–200	172	256	91		98	22
201–250	212	180	128	4	91	9
251–300	112	26	53		87	6
301–400	250	39	100		110	
401–515	226	5	87		88	
>515	293		67		74	
Всего	2453	6777	3551	27721	1352	3227

мелководной зоны на юге (зал. Петра Великого), применяли и меньший трал – с длиной верхней подборы 14.6 м с такой же мелкоячейной делью в кутце. При недостатке материала для весеннего и осеннего периодов по некоторым участкам привлекли архивные данные ТИНРО по результатам съёмки начиная с 1983 г., выполненных донными тралями различных модификаций как с применением, так и без применения селективной вставки. Существенной разницы в размерном составе керчака-яока в ловах с применением и без применения вставки не отмечено. Отсутствие явных различий размеров вылавливаемых рыб показано для подобных ловов и на примере другого представителя семейства Cottidae – нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Панченко, 2013).

Всего выполнено 7356 тралений на глубинах 2–935 м со скоростью 1.8–3.5 (в среднем 2.7) узла, большинство из которых сопровождалось измерением температуры придонного слоя воды. Промерено 37725 экз. керчака-яока (табл. 1).

Для получения сравнимых результатов для каждого трала уловы керчака-яока пересчитывали на плотность по формуле: $P = B/S$, где P – плотность (удельная численность), экз/км²; B – улов, экз.; S – площадь траления, км²; коэффициенты уловистости при пересчёте не вводили. Частоту встречаемости определяли как отношение числа результативных тралений к их общему числу в определённом батиметрическом интервале и выражали в процентах.

При анализе рассматривали в том числе и распределение керчака-яока на различных этапах жизненного цикла. Самцы этого вида в Японском море созревают на пятом–шестом году жизни при абсолютной длине (TL) 32–34 см, самки – на седьмом–восьмом году при TL 41–43 см (Панченко, 2002а, 2002б). В связи с этим особей $TL \leq 32$ см относили к неполовозрелым рыбам или молодым, а > 43 см – к взрослым.

Анализ пространственного распределения выполняли с использованием программного пакета Surfer. По особенностям распределения керчака-яока в летний период было выделено шесть районов. Два района располагались в южной области: район 1 – от южной границы российских вод до м. Поворотный (зал. Петра Великого), район 2 – акватория от м. Поворотный до м. Страшный. Разделял южную и северную области центральный район 3 – от м. Страшный до м. Крестовоздвиженский. В северную область входили район 4 – от м. Крестовоздвиженский до 50° с.ш.; район 5 – на север от 50° с.ш. (кутовая часть Татарского пролива) и район 6 – вдоль островного побережья на юг от 50° с.ш. (центральная и южная часть о-ва Сахалин) (рис. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во время работ во все сезоны керчак-яок в основном концентрировался в крайнем южном районе 1 – в зал. Петра Великого (рис. 2). В летний период высокие концентрации рыб были характерны и для крайнего северного района 5 – в

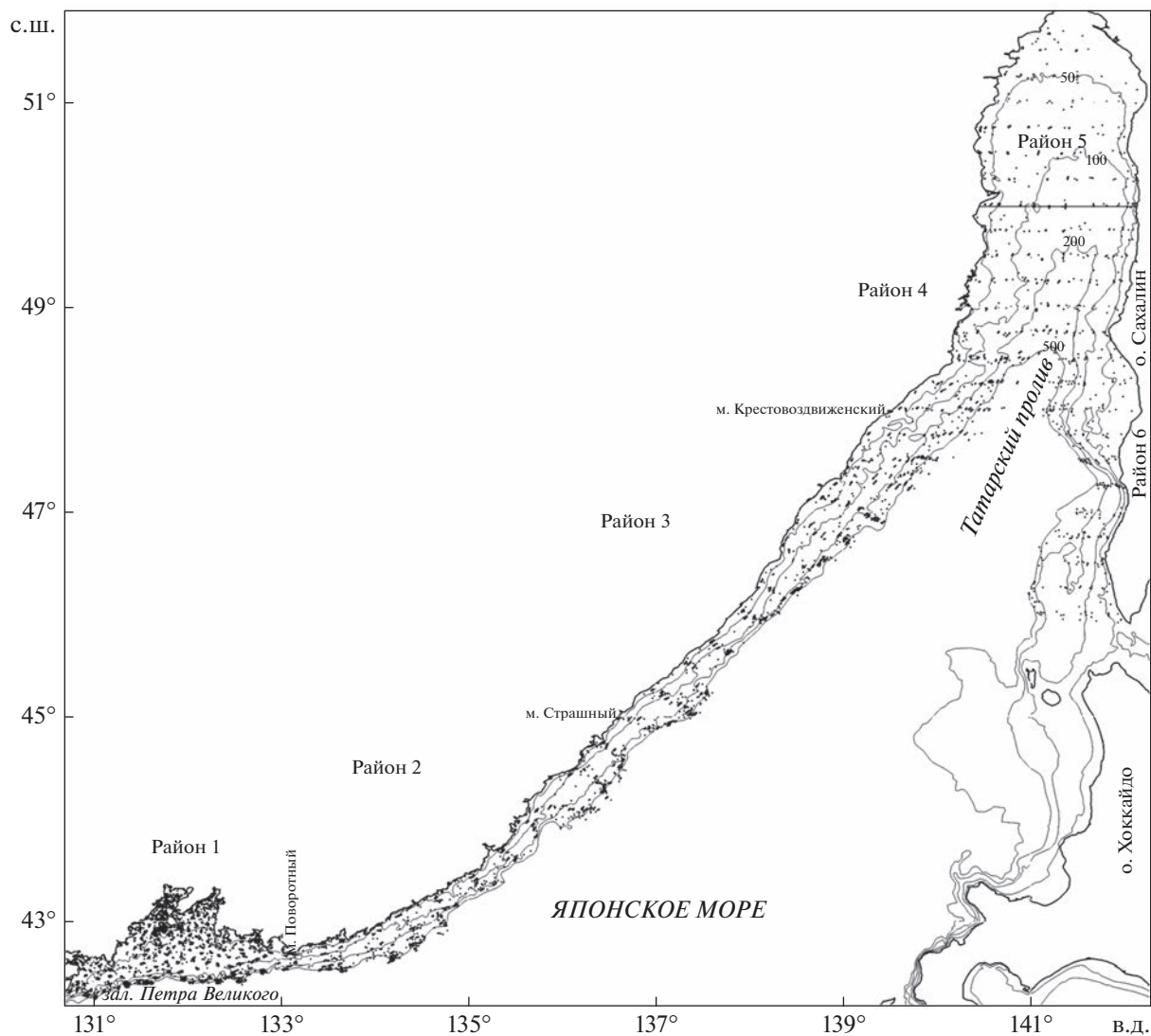


Рис. 1. Карта-схема тралений (●) и выделенных районов обитания керчака-яока *Myoxocephalus jaok* в российских водах Японского моря: (—) — изобаты.

кутовой части Татарского пролива, в основном выше 50° с.ш. В это время между южными и северными скоплениями отмечен полный разрыв в распределении вида, охватывающий весь протяжённый центральный район 3 (рис. 2б). В весенний и осенний периоды (рис. 2а, 2в) в центральной части исследованной акватории у материкового побережья зарегистрированы эпизодические, в основном штучные, поимки керчака-яока.

В летний период особи керчака-яока встречались в основном начиная с минимальных обследованных глубин, значения которых на различных участках варьировали от 10 до 20 м, кроме зал. Петра Великого, где обследовали и меньшие глубины. Батиметрический диапазон обитания керчака-яока как на юге, так и на севере был сходен. Минимальная глубина его обнаружения в кут-

вой части Татарского пролива соответствовала минимальной глубине траления — 10 м. Во всех трёх проведённых здесь на этой глубине ловах отмечали значительные уловы исследуемого вида. В зал. Петра Великого минимальная глубина тралений составила 2 м, особей же керчака-яока начали эпизодически отмечать от 3-метровой изобаты. Это соответствует результатам работ сетями и неводами, показавшим, что в зал. Петра Великого обитание мельче 3 м для керчака-яока не характерно (Панченко, 2002б). Высокой встречаемости рыб в тралениях и соответственно их значительной плотности в минимальном из обследованных диапазоне глубин 2–5 м не отмечено (табл. 2).

Максимальная глубина обнаружения в летний сезон керчака-яока в кутовой части Татар-

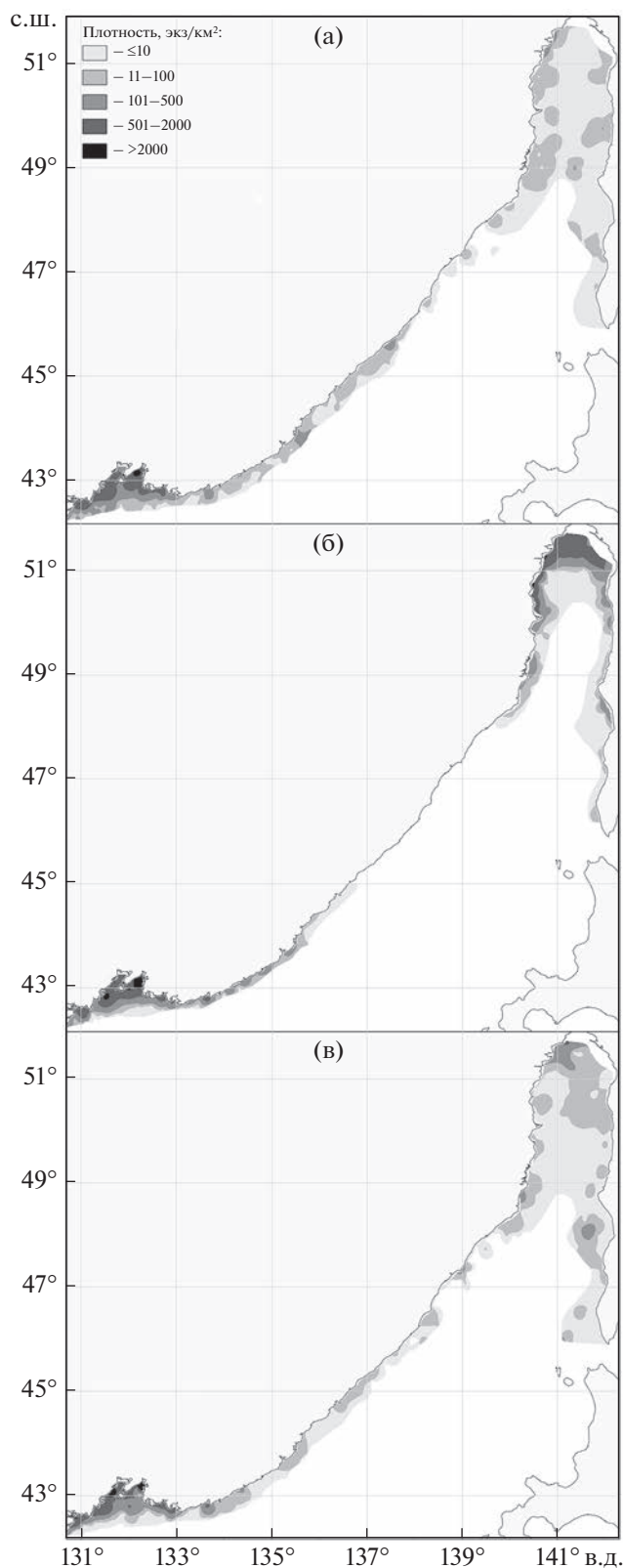


Рис. 2. Сезонное распределение керчака-яока *Moxocephalus jaok* в российской зоне Японского моря: а – весна, б – лето, в – осень.

ского пролива (район 5) составила 113 м, а в зал. Петра Великого (район 1) – немногим больше 129 м. На остальной акватории распространение керчака-яока также в основном не превышало этих глубин, однако в центральной области у побережья Западного Сахалина (район 6) максимальная глубина поймки составила 150 м, а севернее зал. Петра Великого (в районе 2) – 211 м.

Предпочитаемые глубины керчака-яока в летний период на юге и на севере несколько различались. На севере, в кутовой части Татарского пролива (район 5), по величине плотности и частоте встречаемости лидировали глубины 10–40 м (табл. 2). Конечно же, в связи с относительно небольшим количеством тралений в северном районе 5 на глубинах до 20 м сложно судить о точности полученных здесь абсолютных показателей плотности и частоты встречаемости, однако и на основании имеющихся ловов можно сделать вывод о том, что глубины 10–20 м, наряду с диапазоном 21–40 м, являются для керчака-яока глубинами предпочтения.

В зал. Петра Великого (район 1) в мелководной зоне летом также отмечали скопления керчака-яока: высокие уловы фиксировали, начиная с 6-метровой изобаты (табл. 2). Однако в диапазоне 6–10 м была высока доля тралений без уловов вида или с единичными его поймками. В результате как плотность, так и частота встречаемости на этих глубинах в заливе оказались гораздо ниже, чем в северном районе 5. С дальнейшим увеличением глубин заселённость керчаком-яоком вод зал. Петра Великого возрастала и в диапазоне 11–20 м удельная численность и частота встречаемости приблизились к показателям северного района 5. На глубинах 21–40 м рассматриваемые показатели в двух районах вышли на один уровень: соответственно 1733 экз/км² и 91% в зал. Петра Великого, 1712 экз/км² и 96% в кутовой части Татарского пролива. Глубже, на 41–60 м, в зал. Петра Великого существенного снижения плотности керчака-яока не произошло, а частота встречаемости даже несколько повысилась, что позволяет отнести здесь этот диапазон наряду с диапазоном 21–40 м к глубинам наибольшего предпочтения вида. Заметим, что в диапазоне глубин 41–60 м температурный фон залива в среднем соответствовал 5,7°C. В кутовой же части Татарского пролива, где на глубинах 41–60 м столь высоких концентраций керчака-яока не отмечали, средняя температура составила лишь 1,5°C. В последнем районе на глубинах 41–60 м удельная численность по сравнению с предыдущим диапазоном (21–40 м) уменьшилась более чем в четыре раза (до 391 экз/км²), а частота встречаемости на 25% (до 71%). Уменьшение количественных характеристик до подобных значений на юге, в зал. Петра Великого, произошло только в диапазоне 61–80 м. Глубже повсеместно

Таблица 2. Средние значения плотности (P) керчака-яока *Myoxocephalus jaok* и температуры (T) придонного слоя воды, частота встречаемости (ЧВ) вида в уловах и число выполненных тралений (N) в летний период в южном районе 1 (зал. Петра Великого) и северном районе 5 (кутовая часть Татарского пролива) на различных глубинах

Глубины, м	Район 1				Район 5			
	P , экз/км ²	T , °С	ЧВ, %	N	P , экз/км ²	T , °С	ЧВ, %	N
2–5	141	18.1	18	51				
6–10	521	17.4	41	280	1531		100	3
11–20	891	14.9	60	466	957	15.4	88	8
21–40	1733	10.4	91	472	1712	10.0	96	54
41–60	1361	5.7	93	359	391	1.4	71	45
61–80	344	3.3	64	452	60	1.1	33	45
81–100	9	2.2	9	128	2	1.4	4	27
101–150	2	1.7	3	134	2	1.6	10	21
151–200	0	1.4	0	30	0	1.4	0	5
>200	0	1.0	0	139				

отмечали лишь эпизодические, как правило штучные, уловы керчака-яока.

В летний период в зал. Петра Великого на глубинах ≤ 5 м регистрировали только молодь $TL \leq 16$ см (рис. 3а). Хотя несколько глубже, к 10-метровой изобате, максимальный размер рыб был уже 52 см, всё же $>80\%$ рыб в диапазоне 6–10 м составляли особи $TL \leq 32$ см, т.е. неполовозрелые. В кутовой части Татарского пролива в этот период у 10-метровой изобаты были отмечены особи $TL \leq 27$ см (рис. 3б), т.е. однозначно относящиеся к неполовозрелым рыбам. С увеличением глубины повсеместно увеличивалась доля более крупных особей, но неполовозрелые рыбы присутствовали в уловах и далее. У ядра южной группировки керчака-яока лишь с глубины ~ 90 м, а у северной – от 75 м размеры рыб стали соответствовать только взрослым особям. На остальной акватории обитания керчака-яока с возрастанием глубины также прослеживается увеличение доли рыб с большими как минимальными, так и средними размерами.

Минимальные и средние размеры рыб, присутствующих в летний период в уловах в южном районе 1 (зал. Петра Великого), оказались меньшими, чем в прилегающем районе 2, хотя по максимальным размерам отмечено обратное. В зал. Петра Великого наименьшая особь имела TL 4, наибольшая – 70 (в среднем 32.2) см. В прилегающем же районе 2 эти показатели составили соответственно 20 и 65 (40.3) см. Такая же закономерность (большой разброс размеров рыб в основном районе обитания по сравнению с прилегающими при меньшем среднем размере) отмечена и для севера. В северном районе 5 (кутовая часть Татарского пролива) размеры рыб летом варьировали от 5 до 64 (28.8), в прилегающем к материковому побережью районе 4 – от 19 до 58 (36.3), а в прилегающем к острову районе 6 – от 25 до 51 (36.8) см.

Сравнивая размерный состав керчака-яока в летний период безотносительно глубин обитания, заметим, что в северной области доля молоди в уловах была большей, чем в южной. Это просматривается

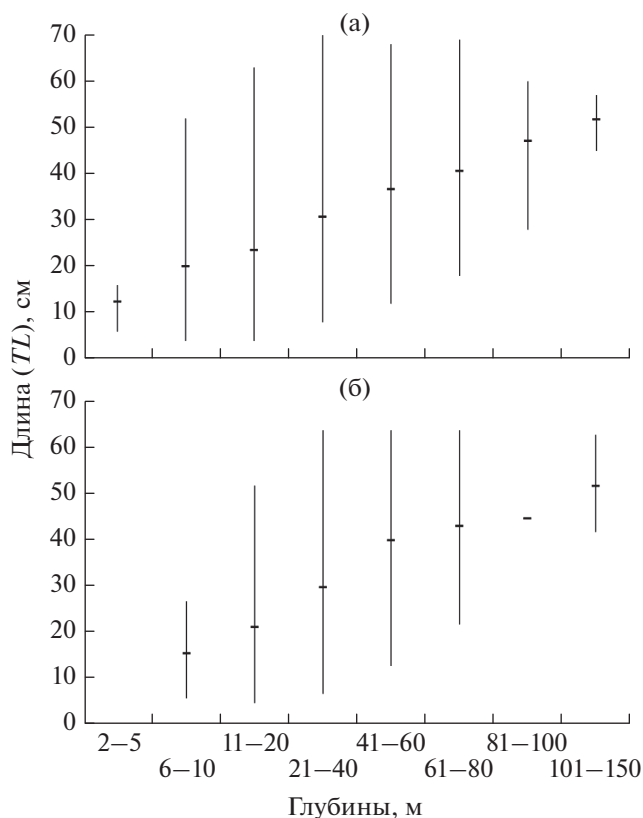


Рис. 3. Размерный состав керчака-яока *Myoxocephalus jaok* в летний период в траловых уловах на различных глубинах: а – зал. Петра Великого (район 1), б – кутовая часть Татарского пролива (район 5); (–) – среднее значение, (|) – пределы варьирования показателя.

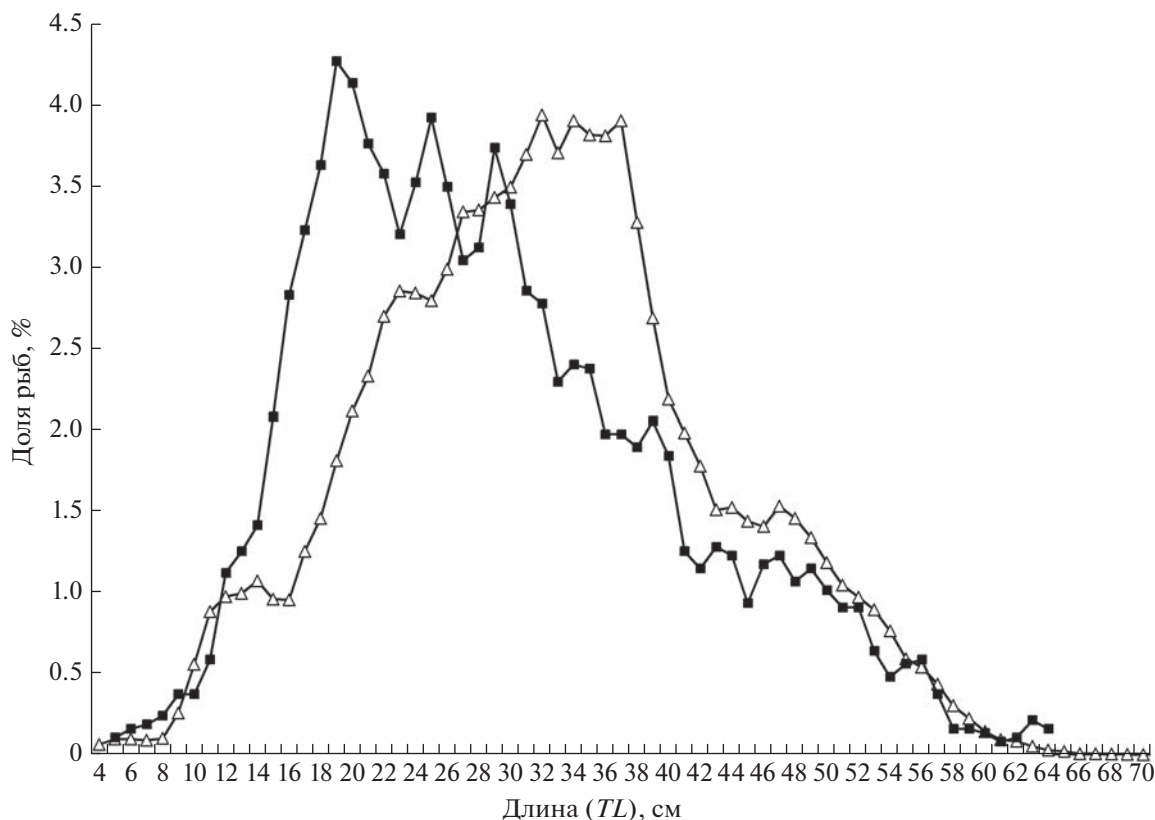


Рис. 4. Размерный состав керчака-яока *Muxocephalus jaok* из южной (районы 1–2, —△—) и северной (районы 4–6, —■—) группировок в траловых уловах в летний период безотносительно глубин обитания.

ривается как на примере только районов 1 и 5, так и при объединении в южную область районов 1 и 2, а в северную — районов 4, 5, 6 (напомним, что в центральном районе 3 уловы керчака-яока в летний период не отмечены). В указанной северной области лидерство в уловах принадлежало неполовозрелым рыбам TL 17–32 см, в южной же доминировали особи TL 27–38 см, т.е. неполовозрелые и созревающие рыбы (рис. 4). Стоит заметить, что на севере наименьшие глубины (около 10 м) обследовали лишь в 2015 г. Не исключено, что большое количество отмеченной здесь молодежи было обусловлено наличием урожайного поколения. В мелководной зоне северного района, на глубинах до 10 м, абсолютно доминировали рыбы TL 13–19 см. По аналогии с темпом роста рыб в южном районе можно предположить, что это были в основном особи в возрасте 1+. В зал. Петра Великого керчак-яок за первый год жизни, который завершается в конце весны, достигает в среднем до 12–13 см, а к концу второго года средний размер составляет 21–22 см (Панченко, 2002а). При использовании многолетних данных по мелководью предположено, что размерный состав рыб из северной области может оказаться ближе к таковому из южной области.

Весной и осенью керчак-яок был распределён по акватории более равномерно (рис. 2а, 2в), чем летом (рис. 2б). В северной области повысилась плотность рыб в районах 4 (у материка) и 6 (у острова) при уменьшении плотности в кутовой части Татарского пролива (район 5). В южной области возросла удельная численность в районе 2. В центральном районе 3, являющемся в летний период раздельной зоной между южной и северной группировками, отмечали поимки особей керчака-яока эпизодически. Повсеместно расширились глубины обитания за счёт смещения рыб в мористую часть районов. Наибольшая глубина обнаружения керчака-яока в предзимовальные и постзимовальные месяцы в южной области (районы 1 и 2) составила 418 м, в северной (районы 4–6) — 492 м. В центральном же районе 3, где, вероятно, в весенний, осенний и зимний периоды происходит перекрытие особей северной и южной группировок, керчака-яока отмечали наиболее глубоко — на 515 м. Говорить же объективно о минимальных глубинах его обитания в наиболее близкие к зимовальному периоду месяцы (декабрь и март) мы можем лишь в отношении зал. Петра Великого. Здесь в отличие от остальной акватории за эти месяцы мы имеем данные тралений в верхней части шельфа начиная с 6 м. На остальной акватории

минимальные глубины тралений в декабре и марте располагались в диапазоне 20–50 м. В зал. Петра Великого керчак-яок в это время отмечался с 6 м – минимальных глубин исследования, причём уже начиная с этих глубин он был представлен как неполовозрелыми, так и взрослыми особями.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования показали, что в российских водах Японского моря обитают две внутривидовые группировки керчака-яока, разделённые в летний период между собой районом у материкового побережья от м. Страшный до м. Крестовоздвиженский (примерно от 45° до 48° с.ш.). В холодный период года края группировок сближаются в центральной области и, возможно, перекрываются.

По широтному распространению группировки можно охарактеризовать как северная и южная. Центр северной располагается летом в кутевой части Татарского пролива, южной – в зал. Петра Великого. В широкой мелководной шельфовой зоне этих районов в тёплый период года сосредотачивается основное количество молоди соответствующих группировок. На остальной рассматриваемой акватории столь обширных пригодных для летнего нагула мелководных участков нет. Большая географическая разобщённость кутевой части Татарского пролива и зал. Петра Великого предопределяет в летнем распределении керчака-яока разрыв у центральной материковой области. Отход рыб на зимовку к свалу глубин способствует растеканию части рыб вдоль материкового побережья соответственно в южном и северном направлениях и возможному смыканию в центральной области.

Особь южной группировки достигают больших, чем особь северной, размеров. В летний период в крайнем южном районе (зал. Петра Великого) максимальный размер отмеченных особей керчака-яока составил 70 см, тогда как в северной области (Татарский пролив) – 64 см. По архивным данным ТИНРО, в другие сезоны максимальные размеры керчака-яока в южной области ещё выше. В зал. Петра Великого в начале января 1985 г. при работах на рыболовном сейнере “Способный” была зарегистрирована особь этого вида TL 75 см. Следующая по величине особь имела TL 74 см и была отмечена сотрудником ТИНРО М.С. Стрельцовым в тралениях, проведённых на большом морозильном рыболовном траулере (БМРТ) “Мыс Бабушкина” в начале декабря 1985 г. южнее м. Страшный (между 44° и 45° с.ш.). Судя по географическому положению поимки, особь также относилась к южной группировке рыб.

Регистрация в южной области в осенний период более крупных, чем летом, особей может быть обусловлена случайностью поимки представленных в незначительных количествах особей пре-

дельных размерно-возрастных групп. В случае же если отмеченная нами в российских водах Японского моря тенденция увеличения размеров рыб в южном направлении проявляется и далее на юг, это может быть объективно обусловлено миграцией рыб из более южных районов – из корейских вод. Заметим, что и в северной области, у Западного Сахалина, по данным работ 1985 г. на БМРТ “Мыс Бабушкина”, осенью максимальный размер (до 67 см) отмечаемых здесь особей керчака-яока был выше, чем летом. В работе Ким Сен Тока (2001), описывающей миграции рыб у юго-западной части Сахалина, указывается, что керчак-яок относится к видам, смещающимся на зимовку в более северные участки склона. При этом приводится карта, на которой его зимовальные скопления в водах Татарского пролива располагаются лишь у Западного Сахалина в верхнем отделе материкового склона в районе 48° с.ш. Так как мы в расположенной южнее акватории у Западного Сахалина в летний период значительных концентраций керчака-яока не обнаружили, можно предположить, что речь в указанной выше работе идёт о подходе на зимовку рыб из более южного района – от о-ва Хоккайдо. В таком случае к Западному Сахалину в район 48° с.ш. подходят на зимовку как особи, концентрирующиеся, судя по представленным в нашей работе данным, в летний период северней – в кутевой части Татарского пролива, так и южнее – у о-ва Хоккайдо. В первую очередь речь здесь идёт о половозрелых особях, так как молодь керчаков предпочитает зимовать в шельфовой зоне (Ким Сен Ток, 2001). На зимовку части молоди керчака-яока в шельфовой зоне на глубинах <100 м при отрицательной температуре воды указано и на примере других районов (Борец, 1997).

Возникает вопрос: является ли прослеженная нами для Японского моря тенденция уменьшения размеров керчака-яока в северном направлении общей для ареала вида тенденцией уменьшения размеров с юга на север, или же является следствием местных условий Японского моря? К сожалению, выявить это не представляется возможным из-за противоречивости представленных в литературе сведений. По данным Токранова (1988, 2017, 2018), максимальный размер керчака-яока в прикамчатских водах, т.е. на севере ареала, составляет 70 см; по мнению же Матвеева и Терентьева (2016), этот показатель гораздо больший – 85 см. В последнем случае настораживающим фактором является то, что приводимый указанными авторами максимальный размер многоиглового керчака *M. polyacanthocephalus* идентичен – 85 см, хотя последний, в отличие от керчака-яока, считается самым крупным представителем семейства Cottidae (Токранов, 1988, 2017; Борец, 1997; Новиков и др., 2002; Фадеев, 2005).

Ким Сен Ток (2001) утверждал, что для обитающей в водах Татарского пролива группировки

керчака-яока характерно образование зимовальных скоплений только со стороны островного побережья. При этом он указывал, что наибольшая глубина обитания вида здесь в это время составляет 448 м. Судя по нашим ловам в постзимовальный период, когда часть особей остаётся в местах зимовки, этот показатель составляет не менее 492 м. Возможно, как отмечено нами для центральной области, некоторые особи керчака-яока и в северной, и в южной областях также способны опускаться глубже 500 метров.

Образование в зимовальный период в Татарском проливе скоплений керчака-яока только со стороны о-ва Сахалин подтверждается и нашими данными о его распределении по акватории в весенний и осенний периоды. Обусловлено это благоприятным здесь гидрологическим режимом, так как юго-западная часть Сахалина находится под воздействием тёплого Цусимского течения, проходящего вдоль Японских о-вов (Зуенко, 2008). Для Татарского пролива у материкового побережья характерен суровый режим вод в отличие от акватории о-ва Сахалин. В северной части пролива по окончании тёплого периода формируется подповерхностный слой вод с пониженной температурой и солёностью. Низкая солёность в кутовой части пролива обусловлена интенсивностью материкового стока, по большей части р. Амур. Указанный подповерхностный слой вод опускается за счёт зимней конвекции в придонные области и образует холодный подстилающий слой. Вдоль материкового побережья он распространяется далеко на юг, вплоть до южной оконечности Татарского пролива. С продвижением в широтном направлении далее гидрологический режим остаётся сходным вплоть до акватории зал. Петра Великого, где начинает ощущаться влияние южных субтропических вод.

К зимовальному периоду в описываемых водах повсеместно происходит расширение батиметрического диапазона обитания керчака-яока за счёт его массового отхода на зимовку к краю шельфа и в верхний отдел материкового склона (Панченко, 2003). Вполне закономерно в связи с этим уменьшение относительно летнего в осенний и весенний периоды плотности рыб в мелководной кутовой части Татарского пролива. Однако заметим, что на сходных глубинах в южном районе (зал. Петра Великого) снижение удельной численности оказалось выражено в меньшей степени. При этом в мелководной зоне здесь в смежные с зимними месяцы, как указывалось выше, обитали не только неполовозрелые, но и взрослые рыбы. Обусловлено это проходящим нерестом. В северной части ареала (прикамчатских водах) керчак-яок нерестится в декабре–январе в районе 100-метровой изобаты (Токранов, 1988; Борец, 1997). На юге же — в зал. Петра Великого — нерест протекает в мелководной зоне (Панченко, 2001). Здесь на одном из

участков в ноябре на глубинах 6–8 м в сетных ловах в массе отмечали преднерестовых особей керчака-яока, большей частью самцов, видимо, подходящих на нерестилища первыми. После перерыва в исследованиях на этом участке при водолазных погружениях в марте обнаружены развивающиеся кладки икры керчака-яока, находящиеся под охраной самцов. В сети в это время также попадались лишь особи этого пола. Таким образом, в южной группировке рыб не все взрослые особи смещаются на зимовку в мористую часть. Некоторая часть самцов остаётся для охраны икры в мелководной зоне. Выклев личинок керчака-яока после прошедшего в зимний период нереста происходит в апреле (Sokolovskaya, 1994; Соколовский, Соколовская, 2008).

У керчака-яока северной группировки нерест в мелководной зоне кутовой части Татарского пролива маловероятен, принимая во внимание суровый в зимний период гидрологический режим и снижение здесь концентраций вида в осенний и весенний периоды по сравнению с летним. Вопрос, располагаются ли нерестилища северной группировки рыб, как и на севере ареала, в глубоководной зоне, или же размножение проходит в мелководной зоне у побережья Юго-Западного Сахалина, где режим вод смягчается заходящим тёплым течением, требует дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы установили, что в российских водах Японского моря обитают две внутривидовые группировки керчака-яока, которых по широтному распространению можно охарактеризовать как северную и южную. Особи северной группировки достигают TL 67 см, южной гораздо больших размеров — до 75 см.

В летний сезон группировки разделены между собой широким участком от 45° до 48° с.ш., при этом ядро северной группировки располагается в кутовой части Татарского пролива, южной — в зал. Петра Великого. Эти два района в отличие от остальной акватории обладают протяжённой шельфовой зоной, где в тёплое время концентрируется основное количество молоди соответствующих группировок. Взрослые рыбы также летом придерживаются в основном верхней части шельфа, но на больших, чем молодь, глубинах. В целом керчак-яок южной группировки предпочитает в тёплое время года глубины ≤ 80 м, а северной несколько меньшие — ≤ 60 м.

В осенне-весенний период края группировок сближаются в срединной части исследованной акватории у материкового побережья, где между 46° и 48° с.ш. эпизодически наблюдаются уловы керчака-яока. В холодное время года основная масса рыб южной группировки по-прежнему кон-

центрируется в зал. Петра Великого, смещаясь к кромке шельфа и на материковый склон, хотя некоторая часть самцов остаётся до весны в прибрежье на нерестилищах на охране кладок. Особи северной группировки на зиму массово покидают мелководную куттовую часть Татарского пролива и скапливаются в глубоководной срединной области акватории у о-ва Сахалин.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность сотрудникам ТИНРО, принимавшим участие в сборе ихтиологического материала в рейсах, в особенности Д.В. Антоненко, М.И. Бойко, Д.В. Измятинскому, П.В. Калчугину, В.А. Нуждину, М.С. Стрельцову, Г.В. Швыдкому.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А.* 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф.* 2004. Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 168–190.
- Зуенко Ю.И.* 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.
- Ким Сен Ток.* 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В.* 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Матвеев А.А., Терентьев Д.А.* 2016. Промысел, многолетняя динамика биомассы, распределение и размерный состав массовых видов рогатковых Cottidae у западного побережья Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 41. С. 17–42. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.41.17-42>
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.* 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Панченко В.В.* 2001. Особенности размножения керчака-яока *Myoxocephalus jaok* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 27. № 2. С. 133–134.
- Панченко В.В.* 2002а. Возраст и рост керчаков рода *Myoxocephalus* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 4. С. 481–488.
- Панченко В.В.* 2002б. Сезонное распределение бычков рода *Myoxocephalus* (Cottidae) в прибрежной зоне залива Петра Великого (Японское море) // Там же. Т. 42. № 1. С. 64–69.
- Панченко В.В.* 2003. Сезонное батиметрическое распределение керчака-яока *Myoxocephalus jaok* (Cottidae) в северной части Японского моря // Там же. Т. 43. № 6. С. 783–788.
- Панченко В.В.* 2013. Размерно-возрастной состав и динамика численности нитчатого шлемоносца *Gymnoscanthus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2 (54). С. 208–218.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г.* 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф.* 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Соломатов С.Ф.* 2004. Характеристика ихтиофауны морских вод северного Приморья (Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 205–219.
- Токранов А.М.* 1988. Размножение массовых видов керчаковых рыб прикамчатских вод // Биология моря. № 4. С. 28–32.
- Токранов А.М.* 2017. Рогатковые рыбы рода *Myoxocephalus* (Cottidae) прикамчатских вод и проблемы использования их ресурсов // Сб. тр. Всерос. науч. конф. V Балтийский морской форум. “Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов”. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 75–80.
- Токранов А.М.* 2018. Особенности питания керчака-яока *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829) (Cottidae) и его место в трофической системе прикамчатских вод // Мор. биол. журн. Т. 3. № 3. С. 43–56. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.3.05>
- Фадеев Н.С.* 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр, 366 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.
- Атаока К., Nakaya К., Yabe М.* 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Sokolovskaya T.G.* 1994. Species structure of ichthyoplankton of Peter the Great Bay, Sea of Japan on spring-summer season // Abstr. 45th Arctic Sci. Conf. “Bridges of the Science between North America and the Russian Far East”. Book 1. Vladivostok: Dal'nauka. P. 145.

УДК 597.556.13.591.5.574.9

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛЕТУЧИХ РЫБ (ЕХОСОЕТИДАЕ), МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ПТИЦ И ЧЕРЕПАХ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АТЛАНТИКИ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ РЕЙСОВ 43–45 НИС “АКАДЕМИК НИКОЛАЙ СТРАХОВ”)[#]

© 2023 г. И. Б. Шаховской*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: ilisha@yandex.com

Поступила в редакцию 22.06.2022 г.

После доработки 15.10.2022 г.

Принята к публикации 17.10.2022 г.

Представлены результаты визуальных наблюдений за летучими рыбами (Ехосоетidae), морскими млекопитающими, птицами и черепахами, которые выполнены главным образом в северной части Центральной Атлантики по ходу движения судна и на станциях. Составлены карты количественного распределения обнаруженных животных, а также карта распределения удельной биомассы летучих рыб. По численности и биомассе летучих рыб изученный район Атлантики к югу от 30° с.ш. является одним из самых продуктивных в Мировом океане, и сравнение с данными за предыдущие годы не обнаруживает признаков снижения продуктивности в нём. Появление больших количеств саргассовых водорослей (*Sargassum*) в районе исследования предположительно оказало положительное влияние на численность птиц и четырёхкрылых летучих рыб (подсемейство Cypselurinae); в то же время оно, по-видимому, оказало негативное влияние на численность двукрылых летучих рыб (род *Ехосоetus*). В результате вместо доминировавших по численности в течение почти столетия двукрылых летучих рыб в районе исследования стали значительно преобладать четырёхкрылые летучие рыбы. Изучена взаимосвязь между количеством летучих рыб и птиц и некоторыми параметрами окружающей среды. Предпринята попытка оценки влияния различных факторов среды на количественное распределение летучих рыб и птиц с использованием математических моделей.

Ключевые слова: летучие рыбы, Ехосоетidae, морские млекопитающие, птицы, морские черепахи, *Sargassum*, количественное распределение, визуальный учёт, Центральная Атлантика.

DOI: 10.31857/S0042875223030207, EDN: BZCAJI

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА АЗОВСКОЙ ХАМСЫ *ENGRAULIS ENCRASICOLUS MAEOTICUS* (ENGRAULIDAE) НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ИЗОБРАЖЕНИЙ ОТОЛИТОВ

© 2023 г. М. В. Чесалин*

Институт биологии южных морей РАН – ИнБИОМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: chesalin.mikhail@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.06.2022 г.

После доработки 06.07.2022 г.

Принята к публикации 11.07.2022 г.

Для уточнения определения возраста азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* оценены размеры отолитов сеголеток и радиусы годовых колец в отолитах особей разных возрастных групп. Проанализированы отолиты 380 рыб, отловленных в Азовском море в октябре–ноябре 2018 г. и у северо-западного побережья Кавказа в феврале 2019 г. С применением программы ImageJ измерена наибольшая длина отолита и построены профили интенсивности отражённого света вдоль трансекты по длине отолита. У сеголеток средней абсолютной длиной 70.9 ± 6.7 мм в октябре–ноябре радиус отолитов в среднем составил 0.95 ± 0.08 мм, а в феврале при средней длине рыб 66.6 ± 10.6 мм – 0.86 ± 0.15 мм. У самых мелких сеголеток длиной 48–55 мм расстояние от центра отолита до конца светлой опаковой зоны варьировало от 0.54 до 0.72 (в среднем 0.63 ± 0.04) мм. Радиусы до центра тёмной гиалиновой зоны отолитов для разных возрастных групп хамсы по осреднённым данным составили: $R_1 - 0.94 \pm 0.09$, $R_2 - 1.23 \pm 0.08$ и $R_3 - 1.40 \pm 0.07$ мм. Настоящее исследование направлено на развитие автоматических методов определения возраста рыб по пикам профилей на изображениях отолитов.

Ключевые слова: азовская хамса *Engraulis encrasicolus maeoticus*, отолит, обработка цифровых изображений, возраст, радиус годового кольца.

DOI: 10.31857/S0042875223030050, **EDN:** BYBDBK

Определение возраста и роста рыб необходимо при изучении динамики численности, составлении прогнозов будущих уловов, промысловой разведке рыб, их выращивании в естественных водоёмах и водохранилищах, акклиматизации, изучении внутривидовой структуры популяций и оценке рыбопродуктивности водоёмов (Чугунова, 1959). Данные о возрасте рыб нужны для понимания жизненно важных особенностей видов и популяций (продолжительность жизни, возраст пополнения и наступления половозрелости, длительность репродуктивного периода, смертность, возрастная структура), которые используют при оценке запасов (Panfili et al., 2002; Moore et al., 2019).

Изучением возраста рыб занимаются в специализированных лабораториях во многих европейских странах. С 1990-х годов начались обмены отолитами и семинары для перекрёстной проверки определения возраста европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) из разных районов Восточной Атлантики (Astudillo et al., 1990; Villamor, Uriarte, 1996; Uriarte, 2002; Uriarte et al., 2007). В 2008–2009, 2014–2016 и 2020 гг. были проведены рабочие совещания по методам чтения

отолитов рыб из Атлантики и Средиземного моря (ICES, 2010, 2017, 2020), в результате которых был разработан международный протокол и согласованы критерии визуального определения возраста этого вида из атлантических и средиземноморских районов (ICES, 2017). Рекомендации по определению возраста основных промысловых и других видов рыб в европейских морях обобщены в руководствах (Carbonara, Follesa, 2019; Vitale et al., 2019). В 2019 г. в Турции по проблеме определения возраста черноморского анчоуса, называемого в Азово-Черноморском регионе хамсой, был проведён первый международный семинар, на котором согласован протокол визуального определения возраста черноморской и азовской хамсы по годовым кольцам на отолитах (Akkus et al., 2019).

До настоящего времени методика определения возраста рыб по отолитам и другим регистрирующим структурам (чешуе, костям) в большинстве случаев основана на визуальном исследовании под бинокулярным микроскопом и зависит от субъективной интерпретации специалиста-оператора. В частности, у семи экспертов из разных стран (Турция, Грузия, Украина и Румыния) отмечен низкий

уровень согласия (54%) в определении возраста 60 пар отолитов черноморской хамсы, отловленной у побережья Турции в разные месяцы (Akkus, 2019), и это привело к необходимости стандартизации процедуры определения возраста и разработки единого протокола для повышения точности и достоверности получаемых данных, которые используются при оценке запасов этого вида.

Ещё в 1960-х годах Мина (1965, 1967) на примере отолитов трески предложил так называемый фотометрический способ, основанный на фотографировании шлифа отолита под микроскопом и последующего помещения негатива в микрофотометр, в котором свет, проходя через негатив, попадает на фотоэлемент и возбуждает фототок. Далее ток поступает на гальванометр и на фотобумаге или пластине вычерчивается волнообразная кривая, по которой можно судить об изменениях оптической плотности негатива отолита на разных участках от центра к периферии. Поднятия этой кривой соответствуют более светлым opakовым зонам отолита, провалы же — более тёмным гиалиновым зонам (Мина, 1965). В дальнейшем методику анализа цифровых изображений, профилей яркости и спектрального анализа отолитов и чешуи промысловых рыб, а также других морских объектов развивал Васильков (Васильков, Левада, 1977; Васильков, 1979, 2006, 2007, 2009).

Зарубежные исследователи многократно пытались использовать компьютерную технику для определения возраста рыб (Fawel, 1974; Frie, 1982; Campana, 1987; McGowen et al., 1987; Messieh et al., 1989; Panfili et al., 1990; Fablet, 2006). Первые системы автоматического или полуавтоматического определения возраста рыб по отолитам были основаны на анализе одномерной (1D) плотности распределения света вдоль луча (трансекты), направленной от центра (ядра) к краю отолита (Panfili et al., 1990; Troadec, 1991; Masy, 1995; Welleman, Storbeck, 1995; Cailliet et al., 1996; Robertson, Morrison, 1999; Takashima et al., 2000). Позднее эти системы продвинулись в направлении использования двухмерных (2D) моделей, когда исследователи трансформировали выбранный сегмент или целый отолит в прямоугольную систему координат, а затем уже анализировали профили интенсивности проходящего света с помощью дескрипторов Фурье или вейвлет-анализа (Troadec et al., 2000; Palmer et al., 2005; Formella et al., 2007; Fablet et al., 2008). Недавно были применены рентгеновские технологии сканирования с помощью компьютерного томографа для создания изображений срезов регистрирующих структур промысловых рыб, которые можно реконструировать в виртуальные трёхмерные (3D) изображения, вращая их и просматривая в любой плоскости (Metscher, 2009; Geraghty et al., 2012; Parsons et al., 2018; Moore et al., 2019).

В 2007–2009 гг. под эгидой Европейской комиссии с целью автоматизации процесса определения возраста рыб (трески *Gadus morhua*, морской камбалы *Pleuronectes platessa* и европейского анчоуса) по изображениям отолитов был выполнен проект AFISA (Automated FISH Ageing), результаты которого детально представлены в заключительном отчёте (Mahé, 2009). При этом была разработана специальная программа TNPC (Traitement Numérique des Pièces Calcifiées — Numerical Treatment of Calcified Structures) для автоматического определения возраста по отолитам и чешуе рыб (Mahé et al., 2011). Наиболее полный обзор работ по компьютерным методам определения возраста рыб приведён в статье Фишера и Хантера (Fisher, Hunter, 2018). В процессе изучения формы отолитов и определения возраста рыб стали использовать различные программы анализа изображений, в основном разработанные для микроскопической техники, в том числе ImageJ (Abramoff et al., 2004) и ImagePro (Whitman, Johnson, 2016) со специальным модулем ObjectJ, в котором прописана методика автоматического подсчёта годовых колец на отолитах рыб и расчёта межгодовых приростов (Denéchaud et al., 2018). В последние годы для повышения качества и стандартизации процесса определения возраста рыб, а также анализа формы отолитов появились специализированные компьютерные программы, такие как SmartDots (ICES, 2019) и OTOLaB (Nava et al., 2018).

В настоящем исследовании для определения возраста азовской хамсы *E. encrasicolus maeoticus* Pusanov, 1926 использовали программу анализа изображений ImageJ, подобно тому, как это сделано для отолитов северной путассу *Micromesistius poutassou* (Gonçalves et al., 2017). Следует отметить, что в недавней публикации по систематике анчоусов рода *Engraulis* было предложено выделить прибрежных анчоусов, в том числе азовских, в отдельный вид *Engraulis maeoticus* Pusanov et Zeeb, 1926 (Bonhomme et al., 2021).

Основная цель работы — определить радиусы годовых зон в отолитах азовской хамсы, чтобы уточнить правильность определения возраста рыб. Азовская хамса составляет около половины российского промышленного вылова рыб в Азово-Черноморском бассейне (Шляхов и др., 2018), но опубликованные данные по её возрасту и росту единичны (Попова, 1954; Деметьева, 1958; Корнилова, 1960; Воловик, Козлитина, 1983; Chesalin et al., 2020), а сведения о размерах годовых колец в отолитах отсутствуют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом служили пробы азовской хамсы из уловов донных ловушек в южной части Азовского моря в октябре–ноябре 2018 г. и траловых уловов в Чёрном море в месте зимовки рыб в рай-

оне г. Анапа в феврале 2019 г. Всего были исследованы отолиты 380 рыб, в том числе 111 экз. возрастной группы 0+ (сеголетки и зимующие сеголетки), 130 – 1+ (двухлетки и зимующие двухлетки), 91 – 2+ (трёхлетки и зимующие трёхлетки) и 48 – 3+ (четырёхлетки и зимующие четырёхлетки).

Наиболее крупные правый и левый отолиты (сагитты) извлекали из головы рыбы, тщательно промывали водой и очищали, а затем хранили сухими в микропробирках типа Эппендорф с соответствующей нумерацией. Для исследования возраста рыб отолиты помещали по одному слуховой бороздкой вниз в раствор глицерина (70% глицерина, 20% этанола и 10% воды), просматривали целиком в отражённом свете на чёрном фоне под стереомикроскопом Olympus SZX16 (“Olympus Corp.”, Япония) и фотографировали с применением цифровой камеры Olympus UC-50 и программного обеспечения Olympus Stream при увеличении $\times 25$. Для получения однородного освещения отолита использовали боковые осветители. Возраст рыб определяли визуально по количеству тёмных зимних гиалиновых колец в отражённом свете, если они были хорошо выражены на роструме, антироструме и построструме отолита, как это рекомендуется в протоколе определения возраста азовской и черноморской хамсы (Akkus et al., 2019). Если тёмное кольцо внутри отолита было узким и не просматривалось вокруг отолита или, по крайней мере, в двух вышеуказанных частях, то его считали ложным (дополнительным кольцом).

Измерения изображений отолитов проводили с использованием программы ImageJ (Abràmoff et al., 2004), имеющейся в свободном доступе (<https://imagej.net>). Сначала устанавливали шкалу (Set Scale) и калибровали изображение. Далее измеряли наибольшую длину отолита (OL) от конца рострума до конца построструма и вдоль этой линии строили график профиля (Analyze → Plot Profile). Этот график представляет собой двумерное изображение интенсивности распределения пикселей вдоль выбранной линии в оттенках серого или плотности распределения отражённого света и характеризует тёмные и светлые зоны отолита. Иногда линию трансекты немного смещали вправо или влево, чтобы она прошла через более характерные зоны, поэтому строили несколько профилей, затем их сравнивали и выбирали наиболее показательный график для анализа. Программа ImageJ создаёт высокочастотный профиль, поэтому на графиках наблюдается множество мелких пиков, которые предварительно сглаживали, применяя к изображению отолита фильтр (Process → Filters → Gaussian Blur Sigma 3). График профиля каждого отолита сохраняли в формате JPEG, а цифровые данные — в таблице Excel с соответствующей нумерацией отолита. При этом шкала абсцисс показывала длину с шагом измерений 1.72 мкм, а шкала ординат — интенсивность в пикселях.

Для определения радиусов годовых зон проводили линию из центра (ядра, примордиума) отолита к широкому заднему краю построструма, как это рекомендовано в протоколе ИКЕС (ICES, 2017). Далее строили профиль интенсивности отражённого света и на графике находили снижения, соответствующие той или иной тёмной гиалиновой зоне, а в таблице Excel отмечали расстояние до минимального значения на графике, которое принимали за радиус годового кольца. Затем эти расстояния усредняли, кроме того, по ним были построены графики частотного распределения радиусов годовых колец для разных возрастных групп.

Для оценки возраста рыбы по графикам профиля отолита необходимо учитывать некоторые технические особенности, связанные со структурой отолита. Оtolиты рыб имеют изогнутую наружную поверхность и внутреннюю кристаллическую структуру, поэтому на снимках могут появляться блики, которых нужно избегать. Для большинства отолитов к их краю характерно резкое понижение интенсивности отражённого света, не связанное с тёмной гиалиновой зоной. В то же время на самом краю отолита зачастую происходит преломление света (блик), которое приводит к резкому подъёму кривой на графике, но не является проявлением светлой опаковой зоны. Поэтому край отолита не учитывают как годовое кольцо.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая длина тела (TL) азовской хамсы варьировала от 48 до 139 мм, масса — от 0.45 до 13.30 г (таблица). Более крупные рыбы были отловлены в октябре—ноябре 2018 г. по сравнению с февралём 2019 г., однако для соответствующих возрастных групп различия в длине тела были не очень значительны.

Размеры отолитов увеличиваются с размерами рыб, причём этот процесс замедляется у особей длиной > 110 мм (рис. 1). В целом зависимость длины отолита от общей длины тела азовской хамсы можно описать линейным уравнением: $OL = 0.02586 TL$, $R^2 = 0.93$.

Типичные отолиты особей разных возрастных групп азовской хамсы представлены на рис. 2. Опаковая зона формируется в летний сезон, в период активного откорма и роста этих летненерестующих рыб. В отражённом свете опаковая зона матово-белого цвета, а гиалиновая зона тёмная. Ядро отолита в большинстве случаев слабо выражено или представлено тёмным кольцом, которое в некоторых случаях может быть довольно широким. По тонкому краю отолита обычно просматривается узкая тёмная зона, которая не является зимним гиалиновым кольцом.

Длина сеголеток (возрастная группа 0+) из Азовского моря в октябре—ноябре 2018 г. составляла 55—

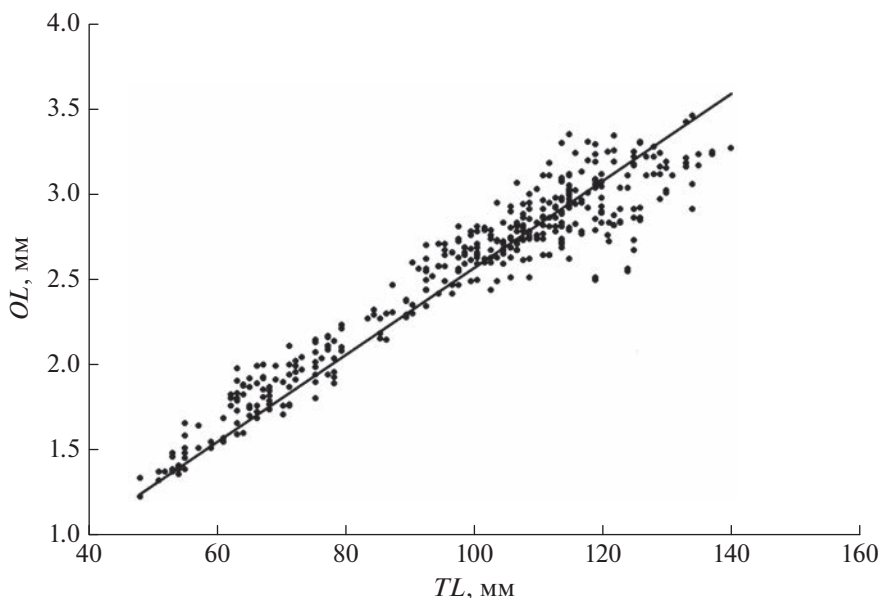


Рис. 1. Связь длины отолита (*OL*) с общей длиной тела (*TL*) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*. $OL = 0.02586TL$, $R^2 = 0.93$.

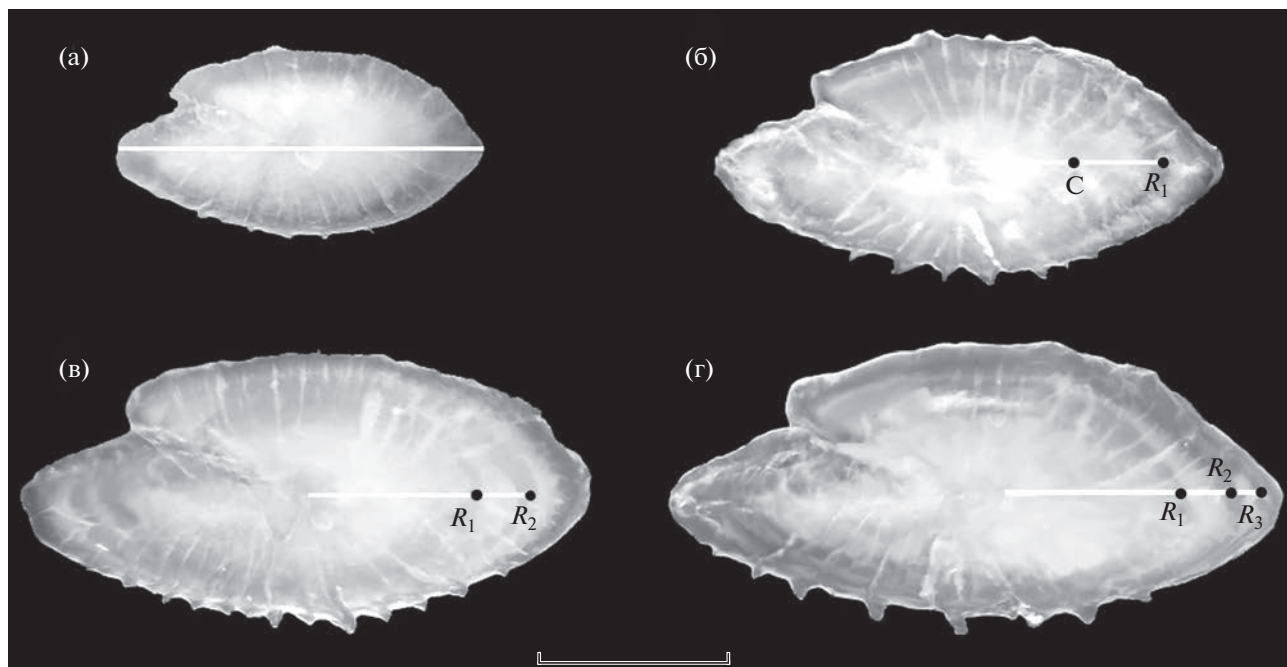


Рис. 2. Типичные отолиты особей азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* разных возрастных групп: а – сеголеток (возраст 0+, *TL* 78 мм), б – двухлеток (1+, 105 мм), в – трёхлеток (2+, 114 мм), г – четырёхлеток (3+, 128 мм); R_1 – R_3 – радиусы гиалиновых зон, С – дополнительное кольцо (чек). Масштаб: 1 мм.

87 (в среднем 70.9 ± 6.7) мм, масса – 0.73–3.69 (1.98 ± 0.62) г. В феврале 2019 г. в районе Анапы в зимовальных скоплениях азовской хамсы отмечено много молоди, а средние длина и масса зимующих сеголеток составили соответственно 66.6 ± 10.6 мм и 1.34 ± 0.64 г. Абсолютное большин-

ство отолитов рыб возраста 0+ в отражённом свете полностью матово-белые (рис. 2а). Средняя длина отолитов в октябре–ноябре была 1.88 ± 0.14 , а в феврале – 1.74 ± 0.29 мм (таблица). Радиус отолитов (от центра до заднего края) у этих рыб в среднем оценён соответственно в 945 ± 76 и 858 ± 147 мкм. Радиус

Длина и масса азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* разных возрастных групп, размеры отоликов и расстояния до годовых колец

Параметр	Возрастная группа			
	0+	1+	2+	3+
Азовское море, октябрь–ноябрь 2018 г.				
Число рыб, экз.	48	57	65	40
Общая длина рыбы, мм	$\frac{70.9 \pm 6.7}{55-87}$	$\frac{101.9 \pm 6.0}{86-113}$	$\frac{115.9 \pm 5.5}{106-128}$	$\frac{125.7 \pm 6.1}{114-139}$
Масса рыбы, г	$\frac{1.98 \pm 0.62}{0.73-3.69}$	$\frac{6.39 \pm 1.14}{3.97-8.99}$	$\frac{8.81 \pm 1.03}{5.79-11.36}$	$\frac{10.45 \pm 1.23}{7.38-13.30}$
Длина отоликов, мм	$\frac{1.88 \pm 0.14}{1.66-2.31}$	$\frac{2.66 \pm 0.13}{2.14-2.98}$	$\frac{2.94 \pm 0.15}{2.69-3.30}$	$\frac{3.17 \pm 0.13}{2.91-3.46}$
Радиус отоликов, мкм	$\frac{945 \pm 76}{792-1131}$	$\frac{1302 \pm 66}{1162-1431}$	$\frac{1428 \pm 68}{1233-1600}$	$\frac{1536 \pm 83}{1420-1792}$
Радиус гиалиновой зоны, мкм:				
R_1		$\frac{929 \pm 66}{772-1131}$	$\frac{924 \pm 95}{723-1124}$	$\frac{920 \pm 112}{734-1190}$
R_2			$\frac{1229 \pm 80}{1061-1392}$	$\frac{1205 \pm 83}{1040-1361}$
R_3				$\frac{1307 \pm 70}{1207-1550}$
Чёрное море (район г. Анапа), февраль 2019 г.				
Число рыб, экз.	63	73	26	8
Общая длина рыбы, мм	$\frac{66.6 \pm 10.6}{48-86}$	$\frac{101.5 \pm 6.3}{87-114}$	$\frac{114.7 \pm 4.6}{107-124}$	$\frac{119.3 \pm 3.7}{107-124}$
Масса рыбы, г	$\frac{1.34 \pm 0.64}{0.45-3.02}$	$\frac{5.25 \pm 1.08}{3.01-7.49}$	$\frac{7.28 \pm 1.03}{5.39-8.57}$	$\frac{8.44 \pm 1.45}{6.75-10.68}$
Длина отоликов, мм	$\frac{1.74 \pm 0.29}{1.23-2.32}$	$\frac{2.69 \pm 0.14}{2.20-2.96}$	$\frac{2.93 \pm 0.19}{2.50-3.31}$	$\frac{3.04 \pm 0.26}{2.61-3.39}$
Радиус отоликов, мкм	$\frac{858 \pm 147}{601-1162}$	$\frac{1227 \pm 84}{992-1471}$	$\frac{1448 \pm 109}{1209-1609}$	$\frac{1515 \pm 105}{1324-1690}$
Радиус гиалиновой зоны, мкм:				
R_1		$\frac{961 \pm 78}{787-1122}$	$\frac{921 \pm 94}{720-1159}$	$\frac{931 \pm 107}{720-1159}$
R_2			$\frac{1220 \pm 86}{1064-1364}$	$\frac{1213 \pm 127}{1020-1371}$
R_3				$\frac{1365 \pm 87}{1223-1495}$

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – пределы варьирования показателя.

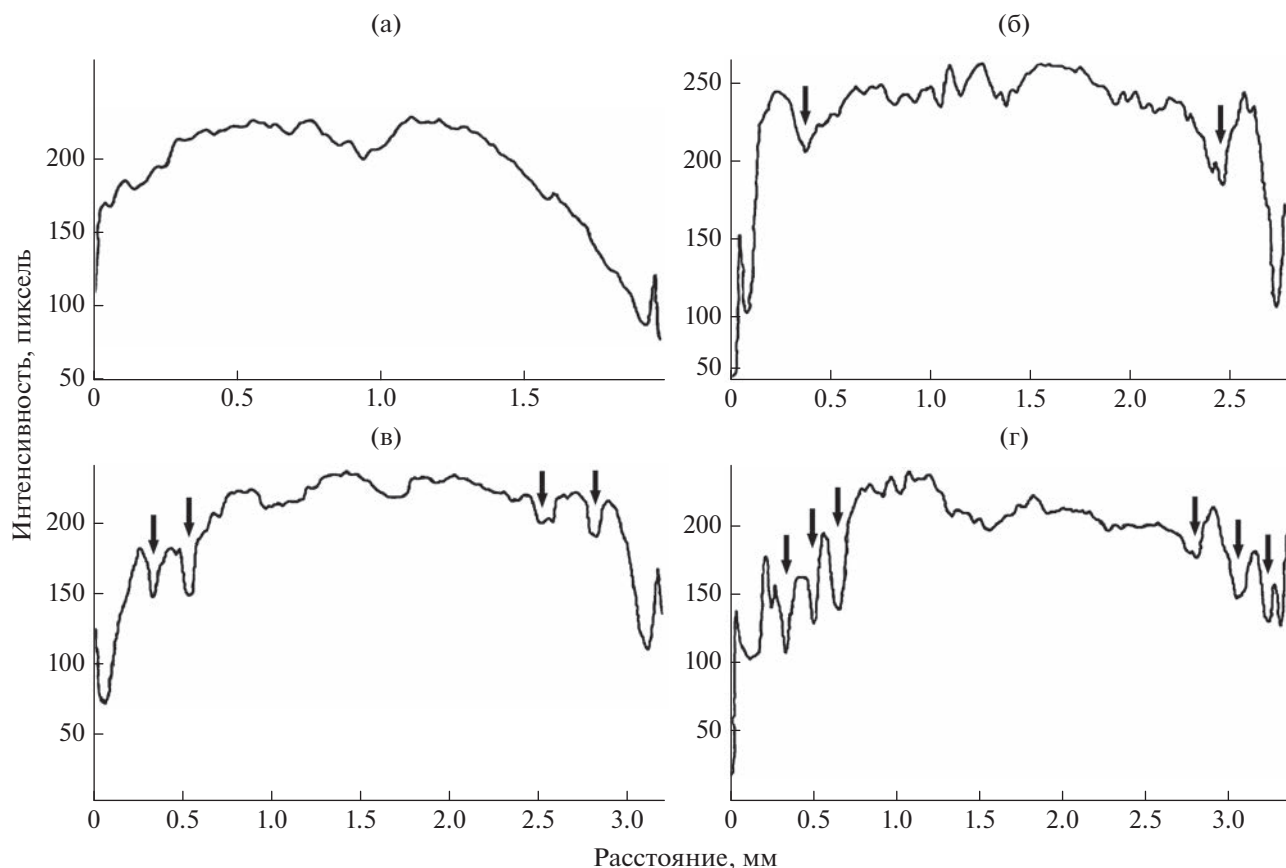


Рис. 3. Профили интенсивности отражённого света вдоль трансекты по длине отолида особей азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* разных возрастных групп: а – сеголетка (возраст 0+, TL 78 мм), б – двухлетка (1+, 105 мм), в – трёхлетка (2+, 114 мм), г – четырёхлетка (3+, 128 мм); (↓) – положение тёмных гиалиновых зон.

отолида больше, чем радиус конца светлой опаковой зоны примерно на ширину узкой тёмной зоны по краю отолида (~90 мкм). Изредка в отолидах сеголеток наблюдали узкое, иногда неполное, кольцо, расположенное на расстоянии 300–790 мкм (в среднем 525 ± 117 мкм) от центра, составлявшее примерно 58% радиуса отолида. На профиле распределения интенсивности света вдоль изображения отолида сеголетки заметно небольшое понижение вблизи центра отолида, затем повышение линии с обеих сторон от центра в светлой опаковой зоне и постепенное её понижение к краям отолида (рис. 3). Резкий пик в конце профиля, как указано выше, можно объяснить преломлением света на краях отолида.

Размеры отобранных для исследования рыб возрастной группы 1+ составили в среднем ~102 мм, а длина их отолидов была 2.66 ± 0.13 мм в октябре–ноябре 2018 г. и 2.69 ± 0.14 мм в феврале 2019 г. Внутри отолида хорошо просматривалось одно тёмное гиалиновое кольцо (R_1), за которым следует светлая опаковая зона (рис. 2б). Гиалиновое кольцо располагалось на расстоянии 772–1131 мкм от центра к задней части отолида, в среднем 929 ± 66 мкм

в октябре–ноябре 2018 г. и 961 ± 78 мкм в феврале 2019 г. Ширина тёмной зоны варьировала от 40 до 100 мкм. Наличие гиалинового кольца просматривается в виде понижений линии профиля света вначале и в конце графика, которые отмечены стрелками (рис. 3б).

Средняя длина тела рыб в возрасте 2+ была ~115–116 мм. Размеры отолидов увеличились в среднем до 2.93–2.94 мм. В этих отолидах можно наблюдать две тёмные гиалиновые зоны (рис. 2в). Радиус середины первой зоны (R_1) в исследованные месяцы составил в среднем 921 и 924 мкм, а расстояние от центра до середины второй тёмной зоны (R_2) – 1220 и 1229 мкм. Ширина первой тёмной гиалиновой зоны варьировала от 30 до 80 мкм, второй – 20–60 мкм. На графиках профиля заметно по два минимума в передней и задней частях, отмеченные стрелками (рис. 3в).

Длина тела рыб возрастной группы 3+ составила в среднем 125.7 мм в октябре–ноябре 2018 г. и 119.3 мм в феврале 2019 г. Средняя длина отолидов увеличилась соответственно до 3.17 и 3.04 мм. На этих отолидах можно наблюдать уже три тём-

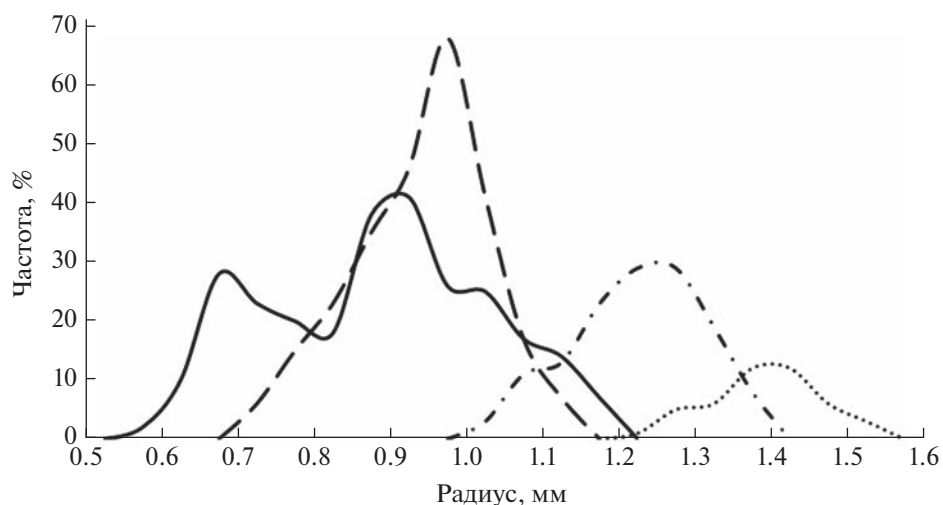


Рис. 4. Частоты распределения радиусов отолитов сеголеток (—) и радиусов до середины гиалиновых зон (годовых колец) у особей разных возрастных групп азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*: (—) — 1+, (- · -) — 2+, (· · ·) — 3+.

ных кольца (рис. 2г), располагающихся от центра на расстоянии в среднем 920 и 931 мкм (R_1), 1205 и 1213 мкм (R_2), 1307 и 1365 мкм (R_3) соответственно в октябре—ноябре и феврале. На графике профиля отолита четырёхлетки выделяются по три минимума в передней и задней части, соответствующие положению трёх годовых гиалиновых колец (рис. 3г).

Правильность определения возраста была проверена с применением анализа частотного распределения радиусов середины тёмных гиалиновых зон (рис. 4). Распределения радиусов колец R_1 , R_2 , R_3 были нормальными согласно тесту Колмогорова—Смирнова ($p > 0.05$) и одномодальными. При этом распределение радиусов отолитов сеголеток (R_{0+}) оказалось двухмодальным, что соответствовало наличию двух размерных групп.

ОБСУЖДЕНИЕ

Необходимость определения радиусов годовых колец в отолитах азовской хамсы возникла в связи с тем, что в протоколе определения возраста европейского анчоуса (ICES, 2017) на основании работы Уриарте с соавторами (Uriarte et al., 2016) описано множество дополнительных (ложных) колец, так называемых чеков (C — check) — C05, C08, C12, C15, C18, C22, C25. Первая цифра обозначает возрастной класс, а вторая — примерное расстояние ожидаемого годового прироста отолита (20, 50 или 80%). Кроме того, в работе Эрнандес с соавторами (Hernández et al., 2013) на основе анализа отолитов отловленного осенью европейского анчоуса из Бискайского залива показано, что часто встречающееся тёмное кольцо, расположенное на расстоянии в среднем 0.8 мм от центра, формируется примерно на 90-е сут жизни

рыб, поэтому оно является чеком, а не годовым кольцом. Положение о том, что кольцо, находящееся на расстоянии $< 850 \pm 100$ мкм от центра отолита, должно считаться ложным чеком вошло в протокол определения возраста европейского анчоуса из Восточной Атлантики и Средиземного моря (ICES, 2017, 2020). Однако на совещании в Турции это правило не было принято, и рабочая группа решила, что пока не будут проведены исследования радиусов годовых колец у азовских и черноморских анчоусов, первое полное и хорошо выраженное кольцо следует принимать за первое годовое кольцо, не учитывая расстояние от ядра отолита (Akkus, 2019).

В настоящей работе особое внимание уделено анализу структуры и размеров отолитов сеголеток хамсы, чтобы определиться с закладкой первого годового кольца. Радиус отолитов сеголеток составил в среднем 0.86–0.95 мм, при этом расстояние от центра до конца светлой опаковой зоны — 0.78–0.88 мм. Интересно отметить, что в наших исследованиях выявлены две размерные группы сеголеток с модальными размерными классами TL 50–55 и 75–80 мм, причём мелкие сеголетки появились в уловах в феврале 2019 г. У самых мелких сеголеток TL 48–55 мм (22 экз.) из февральской пробы расстояние от центра отолита до конца светлой опаковой зоны варьировало от 0.54 до 0.72 (в среднем 0.63 ± 0.04) мм. Размеры отолитов сеголеток и ширина опаковой зоны позволяют представить местоположение первого годового кольца и уточнить наличие дополнительных колец в первый год жизни. Как указано выше, в отолитах некоторых сеголеток отмечено находящееся на расстоянии в среднем 0.53 ± 0.12 мм от центра кольцо, которое можно считать ложным, так

как его радиус меньше, чем радиус отолитов у самых мелких сеголеток.

В отношении методики измерения радиусов годовых и ложных колец нужно подчеркнуть, что Эрнандес с соавторами (Hernández et al., 2013) проводили измерения от центра отолита до внутреннего края тёмного кольца, потому что у многих анчоусов внешнее гиалиновое кольцо не было полностью сформировано. В настоящей работе выбрана методика, при которой минимальные значения интенсивности отражённого света приходились примерно на середину тёмной зоны. Радиусы годовых колец у азовской хамсы по осреднённым данным составили: $R_1 - 0.94 \pm 0.09$ мм ($n = 262$), $R_2 - 1.23 \pm 0.08$ мм ($n = 135$) и $R_3 - 1.40 \pm 0.07$ мм ($n = 45$). Эти радиусы значительно меньше, чем у европейского анчоуса из Бискайского залива, которые были оценены соответственно в 1.30 ± 0.15 , 1.59 ± 0.13 и 1.75 ± 0.12 мм (Hernández et al., 2013). Измеренные расстояния в обоих случаях немного меньше радиусов соответствующих “истинных” годовых колец, тем не менее они позволяют представить типичное положение годовых колец и помогают определиться с дополнительными кольцами в отолитах рыб.

Очевидно, что скорость роста и размеры особей разных возрастных групп рыб существенно меняются в разные годы в зависимости от температуры воды, гидролого-гидрохимического её режима и особенно качества корма и обеспеченности пищей. При благоприятных условиях роста рыб их отолиты более крупные с более широкой опаковой зоной, поэтому радиусы годовых колец могут значительно различаться. Известно, что азовский подвид хамсы достигает меньшей максимальной длины и имеет темп роста ниже, чем у атлантических, средиземноморских и даже черноморских анчоусов (Шевченко, 1980; Chashchin, 1996; Chesalin et al., 2020). Вероятно, что и абсолютные размеры отолитов и радиусов годовых колец у разных форм европейского анчоуса и в разные годы будут различны, тем не менее подобные исследования нужны и помогут в верификации возраста рыб.

В целом подход к измерению расстояний от центра до годовых колец с использованием программы ImageJ можно отнести к дополнительным средствам изучения возраста организмов по слоистым структурам. Очевидно, что он показывает лучшие результаты, когда зоны более контрастные, без плавных переходов, а пики яркости света лучше выражены и могут быть легко подсчитаны. Этот процесс может быть автоматизирован, однако к результатам нужно относиться с большой осторожностью. Как показали многочисленные исследования, компьютерные системы до настоящего времени не позволили перейти от субъективных оценок возраста к автоматизированным объективным оценкам. Морисон с соавторами (Morison et al.,

2005) заметили, что ни одна из лабораторий по оценке возраста рыб не смогла заменить экспертов компьютерной техникой.

Основная проблема заключается в том, что простой подсчёт количества колец или пиков на графиках может привести к неправильным оценкам возраста рыбы, так как на некоторых отолитах имеются дополнительные кольца (нерестовые, неполные, двойные, ложные), особенно в центральной части, в которой они появляются в основном в первые годы жизни. Формирование годовых колец имеет региональные особенности и происходит в разные периоды года, что также необходимо учитывать при определении возраста. В настоящее время только хороший эксперт может отличить годовые и дополнительные кольца и дать их правильную интерпретацию, учитывая периоды роста, нереста и другие биологические особенности вида. Поэтому полностью автоматизированные системы определения возраста рыб по регистрирующим структурам пока отсутствуют. Тем не менее современное развитие техники анализа изображений, компьютерного зрения и автоматической обработки данных должно найти своё применение и при оценке возраста рыб, чтобы перейти от субъективных оценок к автоматизированным объективным оценкам.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено в рамках государственного задания “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом” (№ 121041400077-1), а также при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований “Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)” (проект № АААА-А18-118081390041-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильков В.П. 1979. Изучение ритмов роста методом математического спектрального анализа склеритограмм чешуи. М.: Изд-во МГУ, 24 с.
- Васильков В.П. 2006. Анализ цифровых изображений кальцифицированных структур для оценки возрастных маркеров. Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 226 с.
- Васильков В.П. 2007. Применение анализа цифровых изображений для оценивания возраста промысловых объектов // Изв. ТИНРО. Т. 149. С. 138–161.
- Васильков В.П. 2009. Методы и алгоритмы обработки изображений и сигналов для выделения и оценки временных маркеров в биологических слоистых структурах // Мат. биология и биоинформатика. Т. 4. Вып. 1. С. 21–35. <https://doi.org/10.17537/2009.4.21>

- Васильков В.П., Левада Т.П. 1977. Опыт машинного определения возраста у рыб Тихого океана // Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ. Вып. 7. С. 12–17.
- Воловик С.П., Козлитина С.В. 1983. Об оценке возможного улова азовской хамсы *Engraulis encrasicolus* (L.) (Engraulidae) в связи с ростом и структурой ее популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 1. С. 27–38.
- Дементьева Т.Ф. 1958. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы // Тр. ВНИРО. Т. 44. С. 30–62.
- Корнилова В.П. 1960. Биология и промысел азовской хамсы (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pus.) // Тр. Аз.-Черномор. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 18. С. 50–73.
- Мина М.В. 1965. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолидах рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 4 (37). С. 732–735.
- Мина М.В. 1967. Отолит как регистрирующая структура. М.: Изд-во МГУ, 13 с.
- Попова В.П. 1954. Черноморский период жизни азовской хамсы // Тр. ВНИРО. Т. 28. С. 65–74.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шевченко Н.Ф. 1980. Географическая изменчивость анчоуса в морях средиземноморского бассейна // Вопр. ихтиологии. Т. 20. № 1. С. 20–31.
- Шляхов В.А., Шляхова О.В., Надолинский В.П., Перевалов О.А. 2018. Промыслово-биологические показатели рыболовства для важнейших распределенных запасов водных биоресурсов Черного моря как основа их регионального оценивания // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 86–103.
https://doi.org/10.47921/2619-1024_2018_1_1_86
- Abrahamoff M., Magalhães P., Ram S. 2004. Image processing with ImageJ // Biophotonics Int. V. 11. № 7. P. 36–42.
- Akkus G., Chashchin A.K., Gucu A.C. 2019. Otolith age reading protocols for the anchovy and their applicability to the Black Sea region // Report of FAO-GFCM Workshop on age reading of selected Black Sea species (anchovy and rapa whelk). Trabzon: FAO-GFCM. P. 30–35.
- Astudillo A., Lucio P., Prouzet P., Uriarte A. 1990. Summary of the results concerning the otolith reading exercise on anchovy held in San Sebastián (Spain) in January 1990 // Working Document to the 1990 ICES Working Group on the assessment of the Stocks of sardine, horse mackerel and anchovy. Copenhagen: ICES, 123 p.
- Bonhomme F., Meyer L., Arbiol C. et al. 2021. Systematics of European coastal anchovies (genus *Engraulis* Cuvier) // J. Fish Biol. V. 100. № 2. P. 594–600.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14964>
- Cailliet G.M., Botsford L.W., Brittnacher J.G., et al. 1996. Development of a computer-aided age determination system: evaluation based on otoliths of bank rockfish off California // Trans. Am. Fish. Soc. V. 125. № 6. P. 874–888.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1996\)125<0874:DOA-CAA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1996)125<0874:DOA-CAA>2.3.CO;2)
- Campana S. 1987. Image analysis for microscope based observation: an inexpensive configuration // Can. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 1569. 20 p.
- Carbonara P., Follesa M.C. (eds.). 2019. Handbook on fish age determination: a Mediterranean experience // Studies and Reviews. № 98. Rome: FAO. 180 p.
- Chashchin A. 1996. The Black Sea populations of anchovy // Sci. Mar. V. 60. Suppl. 2. P. 219–225.
- Chesalin M., Nikolsky V., Yuneva T. 2020. Biological characteristics of Azov anchovy (*Engraulis encrasicolus maeoticus* A.) in 2016–2017 and 2017–2018 fishing seasons // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 20. № 7. P. 559–570
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v20_7_06
- Denechaud C., Thorsen A., Vischer N. 2018. ObjectJ: Measuring growth rings in fish otoliths, 5 p. (https://sils.fnwi.uva.nl/bcb/objectj/examples/otoliths/MD/Tutorial_Otoliths_ObjectJ.pdf. Version 07/2022).
- Fablet R. 2006. Statistical learning applied to computer-assisted fish age and growth estimation from otolith images // Fish. Res. V. 81. № 2–3. P. 219–228.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.07.013>
- Fablet R., Pujolle S., Chessel A. et al. 2008. 2D image-based reconstruction of shape deformation of biological structures using a level-set representation // Comput. Vis. Image Underst. V. 111. № 3. P. 295–306.
<https://doi.org/10.1016/j.cviu.2007.12.005>
- Fawel J. 1974. The use of image analysis in the ageing of fish // The ageing of fish. London: Unwin Brothers. P. 103–107.
- Fisher M., Hunter E. 2018. Digital imaging techniques in otolith data capture, analysis and interpretation // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 598. P. 213–231.
<https://doi.org/10.3354/meps12531>
- Formella A., Vazquez J.M., Cernadas E., et al. 2007. Age reading of cod otoliths based on image morphing, filtering and Fourier analysis // Proc. 7th IASTED Int. Conf. on visualization, imaging, and image processing, VIIP 2007. Anaheim: ACTA Press. P. 207–212.
- Frie R.V. 1982. Measurements of fish scales and back-calculation of body lengths using a digitizing pad and microcomputer // Fisheries. V. 7. № 5. P. 5–8.
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1982\)007<0005:MOF-SAB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1982)007<0005:MOF-SAB>2.0.CO;2)
- Geraghty P.T., Jones A.S., Stewart J., Macbeth W.G. 2012. Micro-computed tomography: an alternative method for shark ageing // J. Fish Biol. V. 80. № 5. P. 1292–1299.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03188.x>
- Gonçalves P., Silva V., Murta A., et al. 2017. Image Analysis as a tool to age estimations in fishes: An approach using Blue Whiting on ImageJ // Technological innovation for smart systems. DoCEIS 2017. IFIP advances in information and communication technology. V. 499. Cham: Springer. P. 167–174.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-56077-9_15
- Hernández C., Villamor B., Barrado J. et al. 2013. Validation of the first annulus in young of the year anchovy and sardine // Workshop on micro increment daily growth in European anchovy and sardine (WKMIAS). ICES CM 2013/ACOM:51. Copenhagen: ICES. P. 32–37.
- ICES. 2010. Report of the Workshop on age reading of European anchovy (WKARA). ICES CM 2009/ACOM:43. Copenhagen: ICES, 122 p.
- ICES. 2017. Report of the Workshop on age estimation of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). ICES CM 2016/SSGIEOM:17. Copenhagen: ICES, 223 p.

- ICES. 2019. ICES SmartDots Web Application Manual, 20 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.4603>
- ICES. 2020. Workshop on age validation studies of small pelagic species (WKVALPEL) // ICES Sci. Rep. V. 2. № 15. 76 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5966>
- Macy W.I. 1995. The application of digital image processing to aging of long-finned squid, *Loligo pealei*, using the statolith // Recent developments in fish otolith research. Columbia: Univ. South Carolina Press. P. 283–302.
- Mahé K. 2009. Project № 044132. Automated fish ageing (AFISA): final activity report. Boulogne-sur-Mer: IFREMER, 174 p. (www.ices.dk/about-ICES/projects/EU-RFP/EU%20Repository/AFISA/FP6%20AFISA%20Final%20Activity%20Report.pdf. Version 07/2022).
- Mahé K., Fave S., Couteau J. 2011. TNPC User guide. Brest et al.: IFREMER et al., 74 p. (<http://archimer.ifremer.fr/doc/00032/14288>. Version 07/2022).
- McGowen M., Prince E., Lee D. 1987. An inexpensive microcomputer-based system for making rapid and precise counts and measurements of zonation in video displayed skeletal structures of fish // Age and growth of fish. Ames: Iowa State Univ. Press. P. 385–395.
- Messiah S.N., MacDougal C., Claytor R. 1989. Separation of Atlantic herring stocks in the southern Gulf of St. Lawrence using digitized otolith morphometrics and discriminant function analysis // Can. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci. № 1647. 22 p.
- Metscher B.D. 2009. MicroCT for comparative morphology: simple staining methods allow high-contrast 3D imaging of diverse non-mineralised animal tissues // BMC Physiol. V. 9. Article 11. <https://doi.org/10.1186/1472-6793-9-11>
- Moore B.R., Maclaren J., Peat C., et al. 2019. Feasibility of automating otolith ageing using CT scanning and machine learning // New Zealand Fish. Assessment Report 2019/58, 23 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.29670.16960>
- Morison A.K., Burnett J., McCurdy W.J., Moksness E. 2005. Quality issues in the use of otoliths for fish age estimation // Mar. Freshw. Res. V. 56. № 5. P. 773–782. <https://doi.org/10.1071/MF04217>
- Nava E., Villar E.I., Clemente M.C., et al. 2018. Digital imaging tool to enhance otolith microstructure for estimating age in days in juvenile and adult fish // IEEE J. Ocean. Eng. V. 43. № 1. P. 48–55. <https://doi.org/10.1109/JOE.2016.2644998>
- Palmer M., Álvarez A., Tomás A., Morales-Nin B. 2005. A new method for robust feature extraction of otolith growth marks using fingerprint recognition methods // Mar. Freshw. Res. V. 56. № 5. P. 791–794. <https://doi.org/10.1071/MF04207>
- Panfili J., Ximenes M.-C., Do Chi T. 1990. Age determination of eels in the French Mediterranean lagoons using classical methods and an image analysis system // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr. V. 75. № 6. P. 745–754. <https://doi.org/10.1002/iroh.19900750608>
- Panfili J., de Pontual H., Troadec H., Wright P.J. 2002. Manual of fish sclerochronology. Brest: IFREMER-IRD, 464 p.
- Parsons K.T., Maisano J., Gregg J., et al. 2018. Age and growth assessment of western North Atlantic spiny butterfly ray *Gymnura altavela* (L. 1758) using computed tomography of vertebral centra // Environ. Biol. Fish. V. 101. № 1. P. 137–151. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0687-x>
- Robertson S.G., Morison A.K. 1999. A trial of artificial neural networks for automatically estimating the age of fish // Mar. Freshw. Res. V. 50. № 1. P. 73–82. <https://doi.org/10.1071/MF98039>
- Takashima Y., Takada T., Matsuishi T., Kanno Y. 2000. Validation of auto-counting method by NIH image using otoliths of white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* // Fish. Sci. V. 66. № 3. P. 515–520. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2000.00081.x>
- Troadec H. 1991. Frequency demodulation on otolith numerical images for the automation of fish age estimation // Aquat. Living Resour. V. 4. № 4. P. 207–219. <https://doi.org/10.1051/alr:1991022>
- Troadec H., Benzinou A., Rodin V., Le Bihan J. 2000. Use of deformable template for two-dimensional growth ring detection of otoliths by digital image processing: Application to plaice (*Pleuronectes platessa*) otoliths // Fish. Res. V. 46. № 1–3. P. 155–163. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00142-9](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00142-9)
- Uriarte A. 2002. 2001 Anchovy otolith exchange programme from subarea VIII and Division IXa // Annex to PELASS-ES report. EU study Project. EC DG XIV Contract №99/010. Copenhagen: ICES, 12 p. (<https://www.ices.dk/community/Documents/PGCCDBS/ANCHOVY%20OTOLITH%20EXCHANGE%20REPORT%202001.pdf>. Version 07/2022).
- Uriarte A., Dueñas C., Duhamel E., et al. 2007. 2006 Anchovy otolith workshop // Working Document to the 2007 ICES Planning Group on Commercial Catch, Discards and Biological Sampling (PGCCDBS). ICES CM 2007/ACFM:09. Copenhagen: ICES, 58 p. (https://www.ices.dk/community/Documents/PGCCDBS/ANCHOVY%20OTOLITH%20WORKSHOP%202006_REPORT_DEF.PDF. Version 07/2022).
- Uriarte A., Rico I., Villamor B., et al. 2016. Validation of age determination using otoliths of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay // Mar. Freshw. Res. V. 67. № 7. P. 951–966. <https://doi.org/10.1071/MF15092>
- Villamor B., Uriarte A. 1996. Results of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) exchange programme in 1996 // Working Document to the 1996 ICES Working Group on the assessment of mackerel, horse mackerel, sardine and anchovy. Copenhagen: ICES, 7 p. (<https://www.ices.dk/community/Documents/PGCCDBS/Anchovy%20Otolith%20Exchange%201996.pdf>. Version 07/2022)
- Vitale F., Worsøe Clausen L., Ní Chonchúir G. (eds.) 2019. Handbook of fish age estimation protocols and validation methods. ICES Coop. Res. Rept. № 346. 180 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5221>
- Welleman H., Storbeck F. 1995. Automatic ageing of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) otoliths by means of image analysis // Recent developments in fish otolith research. Columbia: Univ. South Carolina Press. P. 271–282.
- Whitman G., Johnson R.C. 2016. Imaging of otoliths for analysis of fish age and growth: a guide for measuring daily increments in adult and juvenile otoliths using Image-Pro Premier®, Davis: Univ. California, Center Watershed Sci., 10 p.

УДК 597.08

ПРЯМОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА И РОСТА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КОЛЮЧЕГО ЛУЧА СПИННОГО ПЛАВНИКА СИНЕГО ТУНЦА *THUNNUS THYNNUS* (SCOMBRIDAE), ВЫРАЩЕННОГО В МОРСКИХ САДКАХ, В СРАВНЕНИИ С ДИКИМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ[#]

© 2023 г. Н. Милатосу¹, П. Мегалофоноу¹, *

¹Афинский национальный университет имени Каподистрии, Афины, Греция

*E-mail: ptegalo@biol.uoa.gr

Поступила в редакцию 07.09.2022 г.

После доработки 30.11.2022 г.

Принята к публикации 26.12.2022 г.

Основной целью представленного исследования была оценка возраста и роста атлантического синего тунца, выращенного в аквакультуре, и выявление возможных различий в росте между аквакультурными и дикими экземплярами. В общей сложности исследовано 806 экземпляров длиной от 102 до 284 см, выращенных на греческой тунцовой ферме в Средиземном море. Для оценки возраста был использован первый луч первого спинного плавника. Предполагаемый возраст варьировал от 3 до 20 лет, и воспроизводимость метода его оценки была высокой. Доля среднего числа отсутствующих колец в возрасте из-за васкуляризации колебалась от 27.8 до 40.0% при средней величине 33.5%. Существенных различий в количестве отсутствующих колец между 6- и 18-месячными выращенными экземплярами одной и той же возрастной группы не наблюдали. Модель роста Бергаланфи была адаптирована к средним данным “длина–возраст” и к средним данным “масса тела–возраст”. Расчисленные уравнения роста были следующими: $L_t = 296.6(1 - e^{(-0.114)(t + 1.026)})$ и $W_t = 591.6(1 - e^{(-0.100)(t + 1.755)})^3$. Результаты показали, что процесс выращивания ускоряет рост атлантического синего тунца, что также было очевидно по изученным возрастным структурам. По сравнению с предыдущими исследованиями роста дикого синего тунца из Средиземного моря средняя масса тела у искусственно выращенных рыб была выше, чем у диких особей, во всех возрастных группах, а длина аквакультурного синего тунца была выше у молодых рыб в возрасте до 6 лет.

Ключевые слова: атлантический синий тунец, возраст, рост, колючий луч спинного плавника, аквакультура, Средиземное море.

DOI: 10.31857/S0042875223030104, **EDN:** BYKFUF

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.556.331.1.591.134

ВОЗРАСТ, РОСТ, СОЗРЕВАНИЕ И СМЕРТНОСТЬ СПИКАРЫ *SPICARA FLEXUOSA* (SPARIDAE) ИЗ АКВАТОРИИ КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2023 г. Д. Н. Куцын*

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

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 19.04.2022 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 28.04.2022 г.

Приведены результаты исследования половой и размерно-возрастной структуры, роста, созревания, половой инверсии, динамики гонадосоматического индекса и смертности 1948 экз. спикары *Spicara flexuosa*, выловленных в акватории Крыма в 2020–2021 гг. Общее соотношение полов в уловах смещено в сторону самок (3.5 : 1.0), инверсия пола у 50% самок отмечена при общей длине тела 13.5 ± 0.05 см в возрасте 3+. Максимальная длина самок составляет 15.1 см, самцов – 22.0 см; масса – соответственно 29.0 и 132.2 г. Предельный возраст самок и самцов – соответственно 4 и 7 лет. Рассчитаны значения параметров уравнения Бергаланфи: для самок асимптотическая длина составляет 15.69 см, асимптотическая масса – 32.0 г, константа роста – 0.49 год^{-1} ; для самцов – соответственно 18.32 см, 59.7 г и 0.44 год^{-1} . Значение показателя степени в уравнении зависимости массы от длины для самок составляет 2.68 (отрицательная аллометрия), для самцов – 3.00 (изометрия). Созревание 50% самок происходит при длине 10.34 ± 0.21 см в возрасте 1+. Пик нереста приходится на июнь. Коэффициенты общей, естественной и промысловой смертности для обоих полов – соответственно 1.2, 1.9 и 0.3 год^{-1} ; коэффициент эксплуатации – 0.25, что свидетельствует о низкой промысловой нагрузке. Установлено, что для *S. flexuosa* северных популяций характерны большие максимальные размеры, более высокий темп роста и большая продолжительность жизни.

Ключевые слова: спикара *Spicara flexuosa*, жизненный цикл, возраст, рост, созревание, гонадосоматический индекс, смертность, Крым, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875223020145, EDN: UPVPIU

Спикара *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810 – морской вид лучепёрых рыб семейства Sparidae. Обитает преимущественно в придонных слоях воды с глубинами до 130 м (Şalcioğlu et al., 2021). Распространён в Средиземном море и прилегающей акватории Атлантического океана вдоль западных берегов Пиренейского п-ова. В Чёрном море встречается повсеместно, редко – в Керченском проливе и южной части Азовского моря (Световидов, 1964). Вид является протогинным гермафродитом: большая часть особей рождается самками, но в ходе онтогенеза часть самок инвертирует в самцов. Играет заметную роль в промысле прибрежных демерсальных видов рыб, занимая третье место в вылове после султанки *Mullus barbatus* и калкана *Scophthalmus maeoticus* (Кожурин и др., 2018). Является объектом любительского рыболовства.

Значительная часть работ, посвящённых *S. flexuosa*, затрагивает проблему таксономического статуса вида, его филогеографии (Şalcioğlu et al., 2021), морфологической (Vasilieva, Salekhova, 1983; Mi-

nos et al., 2013) и генетической (Imsiridou et al., 2011; Bektas et al., 2018; Şalcioğlu et al., 2021) дифференциации. В настоящее время принято, что *S. flexuosa* является самостоятельным видом, отличным от близкородственного *S. taena*. Длительное время эти виды считались синонимичными (Fricke et al., 2022). В литературе описаны популяционные характеристики и некоторые биологические особенности спикары из Эгейского (Mater et al., 2001; Malkav, 2002; Soykan et al., 2010; Saygılı et al., 2016; Cengiz, Paruğ, 2021), Ионического (Mytilineou, Papaconstantinou, 1991) и Мраморного (Saygılı et al., 2016) морей, прибрежных вод Туниса (Hattour et al., 1985), Сицилийского пролива (Ragonese et al., 2003). Некоторое количество работ посвящены возрасту, росту, размножению и смертности *S. flexuosa* юго-восточной части Чёрного моря (İsmen, 1995; Şahin, Genç, 1999; Dalgiç et al., 2021). Биологические особенности спикары из северной части Чёрного моря представлены в монографии Салеховой (1979). При этом отсутствуют данные по возрасту,

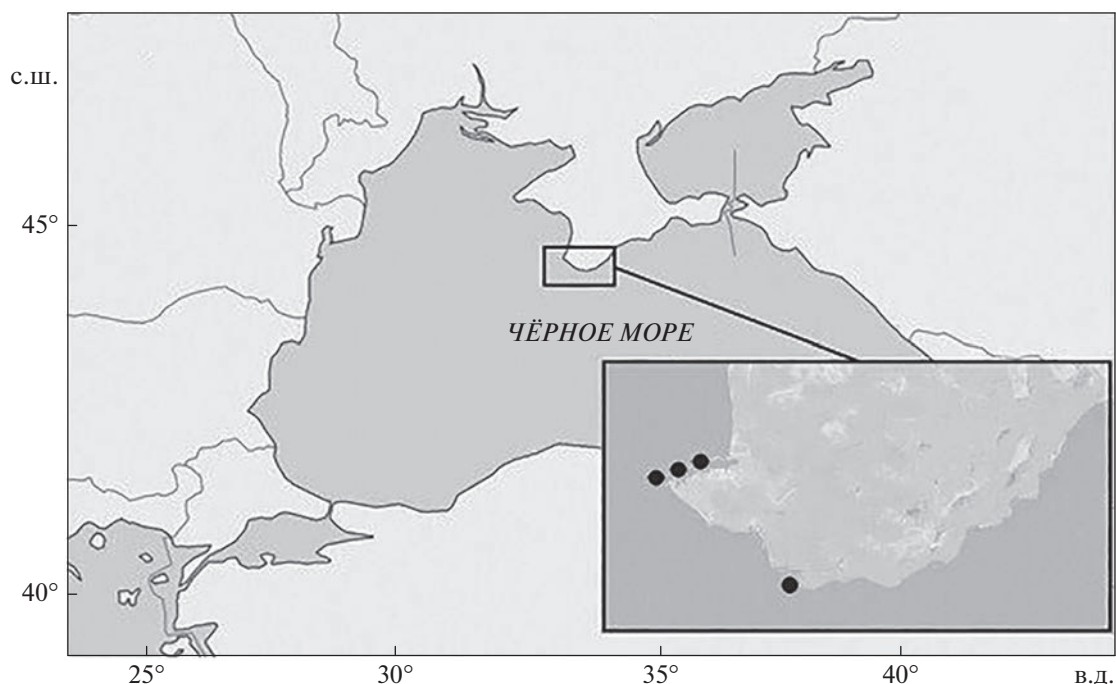


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) — места отбора проб.

росту, созреванию и смертности *S. flexuosa* в современных условиях.

Одной из главных задач современной ихтиологии является изучение влияния климатических изменений на жизненные циклы рыб (McKenzie et al., 2021). Некоторые представления об этом влиянии позволяет получить анализ изменчивости биологических особенностей особей (продолжительность жизни, максимальные размеры тела, рост, созревание, смертность и так далее) разных географических популяций (Audzijonyte et al., 2020). Изучение влияния факторов среды на основные параметры жизненного цикла *S. flexuosa* поможет пониманию физиологических и эволюционных механизмов, определяющих изменчивость этого вида. На основе этих знаний могут быть разработаны рекомендации по рациональной организации промысла.

Цель работы — изучить половую и размерно-возрастную структуру, рост, созревание, инверсию пола, динамику гонадосоматических индексов и смертность *S. flexuosa* Крыма, а также проанализировать эколого-географическую изменчивость некоторых биологических параметров этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы отбирали с апреля по декабрь в 2020–2021 гг. Акватория сбора материала охватывала участок Юго-Западного Крыма от б. Ласпи на юге до б. Севастопольская на севере (рис. 1). В каче-

стве орудий лова использовали донные ставные невода с ячейей в кутце 10 мм, установленные на глубинах 2–20 м. Объём исследованного материала составил 1948 экз., из них 1901 экз. с определением возраста.

Биологический анализ включал измерение длины — общей (TL), по Смитту (FL) и стандартной (SL) с точностью 0.1 см, общей массы тела с точностью 0.1 г, массы гонад (GW) с точностью до 0.001 г. Устанавливали половую принадлежность особи и зрелость гонад по 5-балльной шкале (Manual ..., 1974). Особь считали половозрелой, если стадия зрелости её гонад в период нереста (апрель–август) составляла 4 или 5 баллов.

В качестве регистрирующей структуры использовали отолиты (сагитты). После очистки и просушки их просматривали в отражённом свете на тёмном фоне при 20-кратном увеличении микроскопа. Границей годового прироста считали проксимальную часть опаковой зоны (зоны летнего прироста) (рис. 2). Годовые кольца подсчитывали в направлении пострострального края. Для валидации этого подхода изучали динамику формирования опакового прироста в течение года. Измеряли радиус отолита как прямую, соединяющую ядро отолита и постростральный край (с точностью до 0.01 мм). Проводили обратные расчисления длины по формуле Фрейзера–Ли (Lee, 1920): $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$, где S_i — радиус годового кольца, соответствующий возрасту i ; L_c — TL рыбы при поимке; S_c — радиус отолита (OR) при поим-

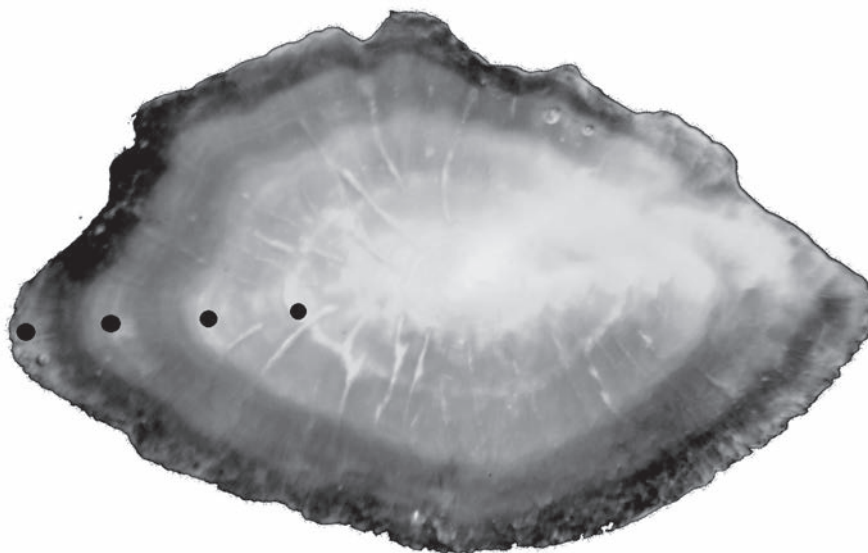


Рис. 2. Отолит 4-годовалого самца *Spicara flexuosa* TL 17.5 см, выловленного в апреле: (●) – летние приросты; видно начало формирования опакового прироста у рострального и пострострального краёв отолита.

ке; c – свободный коэффициент линейной регрессии TL от OR .

Для моделирования линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979):

$L = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$ и $W = W_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b$, где L_{∞} – предельная (асимптотическая) длина, W_{∞} – асимптотическая масса; k – константа, характеризующая скорость приближения к L_{∞} или W_{∞} ; t_0 – возраст, при котором длина и масса рыбы в рассматриваемой модели равна 0; b – показатель степени в зависимости массы от длины ($W = aTL^b$). Для оценки качества моделей Берталанфи рассчитывали долю объяснённой дисперсии (долю дисперсии TL , объяснённую изменением возраста). Для оценки темпа роста рассчитывали начальную мгновенную скорость роста (Gallucci, Quinn, 1979): $G_{init} = kL_{\infty}$, индексы линейного и весового роста (Pauly et al., 1988): $\phi' = \lg k + 2 \lg L_{\infty}$ и $\phi = \lg k + (2 \lg W_{\infty})/3$. При расчётах параметров роста использовали результаты обратных расчислений.

При изучении созревания использовали логистическую модель $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-a(TL-b)}]$, где Y_{TL} – доля половозрелых особей при длине TL , a – угловой коэффициент, b – точка перегиба, соответствующая длине, при которой созревают 50% особей (TL_{50}) в принятой модели (Shiraishi et al., 2010). Аналогичный подход применили при описании инверсии пола: $M_{TL} = 100/[1 + e^{-a(TL-b)}]$, где M_{TL} – доля самцов при длине TL . Гонадосоматический индекс рассчитывали как отношение массы гонад к общей массе тела.

Для определения общей смертности (Z) строили линейную регрессию: $\ln N_t = a + bt$, где t – возраст, N_t – численность особей в возрасте t . В данной модели $Z = -b$ (Cadima, 2003). Естественную смертность (M) определяли по эмпирической формуле (Pauly, 1980): $\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_{\infty} + 0.6543 \log k + 0.463 \log T$, где T – среднегодовая температура поверхности моря. Промысловую смертность (F) рассчитывали как разницу между общей и естественной смертностью (Рикер, 1979): $F = Z - M$, коэффициент эксплуатации (E) вычисляли по формуле (Gulland, 1971): $E = F/Z$.

Для оценки влияния факторов среды на жизненный цикл применяли корреляционный анализ Спирмена и множественный регрессионный анализ. Рассматривали следующие факторы: среднегодовую температуру поверхности воды (SST) и разницу SST между летним и зимним сезоном ($dSST$) по опубликованным данным (Shaltout, Omstedt, 2014), среднегодовую первичную продукцию (PP) и солёность (S). При анализе возрастной структуры применяли критерий χ^2 . Для оценки достоверности различий распределений по длине, массе и возрасту между полами использовали непараметрический критерий Колмогорова–Смирнова. Для оценки достоверности различий показателя степени в зависимости массы от длины между полами использовали критерий Фишера, для определения изометричности зависимости – критерий Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1987). Статистический анализ осуществляли с использованием программ MS Excel и Statistica 12.

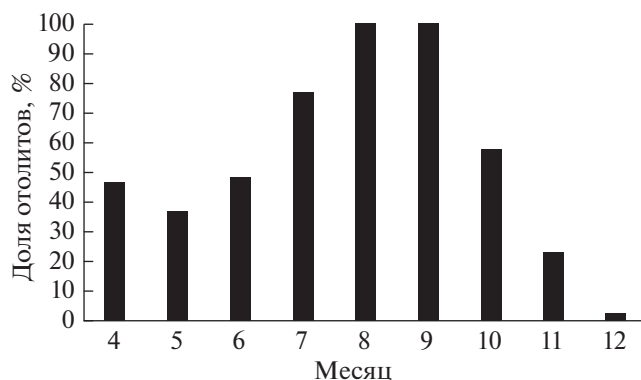


Рис. 3. Доля отолитов с opakовым краем у *Spicara flexuosa* в апреле–декабре 2020–2021 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика формирования приростов на отолитах

Opakovый край на отолитах чаще всего встречался у особей *S. flexuosa*, выловленных в летний период и ранней осенью (рис. 3). В июне доля отолитов с opakовым краем составляла ~50% и к августу достигала 100%. Транслуцентный краевой прирост начинал встречаться в октябре и чаще отмечался в зимние месяцы. Таким образом, opakовая зона роста на отолитах формируется, главным образом, в период размножения и единожды в течение года. Возраст, определённый посредством подсчёта opakовых зон, будет близок к биологическому. В случае, если на отолитах особей, пойманных с мая по июль, наблюдается транслуцентный край, предполагаемый возраст будет соответствовать числу opakовых колец плюс один год.

Половая структура и инверсия пола

Для *S. flexuosa* характерен протогинный гермафродитизм, т.е. большинство особей рождается самками, которые при достижении определенных длины и возраста инвертируются в самцов. Это обстоятельство находит отражение в половой структуре популяции. Так, во всей половозрелой части выборки отмечено заметное преобладание самок, чья доля составляла 76.0%, в то время как доля самцов – 21.7%. Ещё 2.3% приходилось на особей, у которых как женские, так и мужские гонады были одинаково хорошо развиты, т.е. рыбы находились в стадии половой инверсии. Чаще всего таких особей регистрировали после окончания нерестового периода (сентябрь–октябрь). До трёхгодовалого возраста преобладали самки, после чего соотношение полов выравнивалось, и среди четырёхгодовалых преобладали самцы (рис. 4). В возрастных группах пяти-, шести- и семигодовалых самки не встречались, что свидетельствует об их инверсии в самцов. Первых особей, у которых развиты как женские, так и мужские гонады, реги-

стрировали со второго (1+) по пятый (4+) годы жизни, наибольшей доли (4.8%) они достигали в группе 3–3+, когда соотношение самок и самцов примерно равное. Таким образом, именно в этом возрасте происходит наиболее интенсивное превращение самок в самцов. Небольшая доля особей с развитыми гонадами обоих полов может объясняться скоротечностью процесса половой инверсии.

Инверсия пола связана с достижением самкой определенных размеров. Выяснилось, что этот процесс у *S. flexuosa* хорошо описывается логистической кривой, аналогичной той, что описывает половое созревание (рис. 5). Модель имеет следующий вид: $M_{TL} = 100/[1 + e^{-1.73(TL-13.5)}]$. Согласно модели, 50% самок инвертируются в самцов при $TL 13.5 \pm 0.05$ см.

Размерная и возрастная структура

Общая длина самок *S. flexuosa* варьировала в пределах 7.4–15.1 (в среднем 11.1 ± 0.03) см, самцов – 7.3–19.0 (15.0 ± 0.03) см (рис. 6а). Следует отметить, что в декабре 2013 г. мы зарегистрировали самца $TL 22$ см и массой 132.2 г. Межполовые различия распределений TL статистически значимы (тест Колмогорова–Смирнова: $n_f = 1455$, $n_m = 418$, $p < 0.001$).

Масса самок находилась в пределах 3.3–29.9 (12.0 ± 0.1) г, самцов – 3.2–64.5 (30.0 ± 0.5) г (рис. 6б). Межполовые различия распределения по массе статистически значимы (тест Колмогорова–Смирнова: $n_f = 1455$, $n_m = 418$, $p < 0.001$).

Максимальный возраст самок *S. flexuosa* составлял 4 года, самцов – 7 лет (рис. 6в). Межполовые различия распределения по возрасту статистически значимы ($\chi^2 = 1076$, $df = 6$, $p < 0.001$).

Из вышеизложенного следует, что протогинный гермафродитизм *S. flexuosa* заметным образом отражается на характере распределений по линейным размерам, массе и возрасту: самцы существенно крупнее и старше самок.

Рост

Данные по линейному и весовому росту *S. flexuosa* из акватории Крыма сведены в табл. 1. Представлены данные по TL , полученные в результате обратных расчислений. В формуле Фрейзера–Ли для обратных расчислений использовали значение свободного коэффициента линейной регрессии TL от OR , равное 2.33 для самок и 1.34 – для самцов. Оценки длины самок по результатам обратных расчислений статистически значимо ниже наблюдаемых (тест Колмогорова–Смирнова: $p < 0.001$). Для самцов небольшая статистически значимая разница в оценках отмечена в возрастных группах со 2-го по 4-й годы ($p < 0.05$). Указанные различия у самок на первом году жизни могут

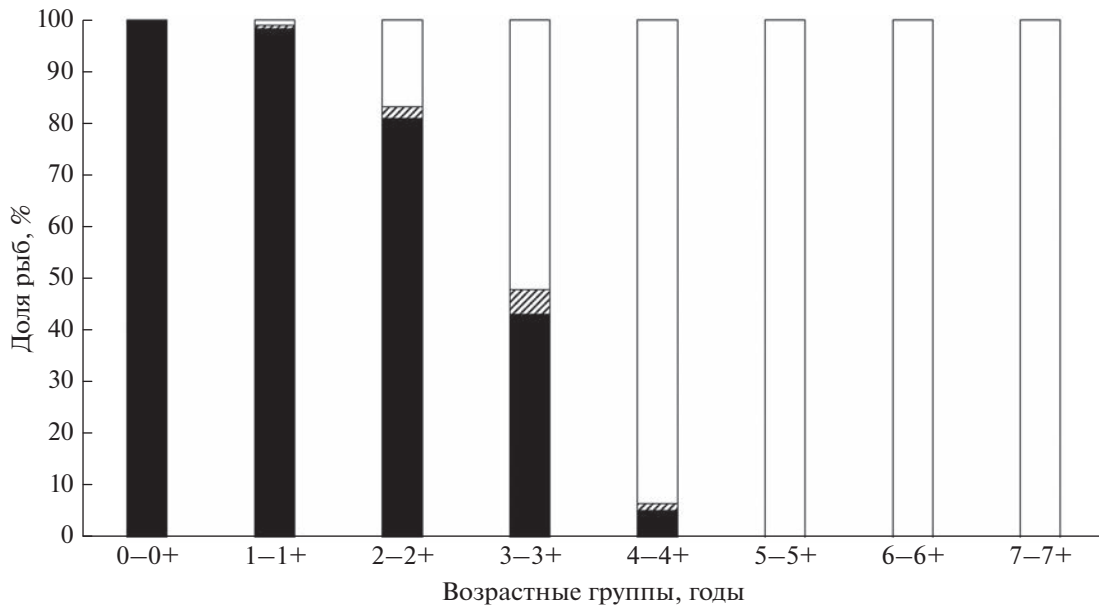


Рис. 4. Соотношение полов у *Spicara flexuosa* в разных возрастных группах: (■) – самки, (□) – самцы, (▨) – особи, имеющие развитые яичники и семенники.

быть обусловлены селективностью донного невода, улавливающего только самых крупных годовиков. В связи с этим при моделировании роста использовали результаты обратных расчислений, дающих более корректную информацию о длине годовиков. Другим вероятным объяснением может являться феномен Ли (Рикер, 1979): наиболее крупные особи являются медленнорастущими, в связи с чем расчисленные оценки длин в младших возрастных группах будут ниже наблюдаемых.

Наиболее высокие значения приростов длины отмечены на первом году жизни (табл. 1). В дальнейшем темп линейного роста закономерно снижался, особенно у самок. К концу четвертого года жизни, когда большинство самок инвертируют в самцов, абсолютный годовой прирост составлял 1.3 см. Если самка инвертирует в самца, темп роста снижается не так существенно и к концу жизненного цикла длина особи может достигать 19 см и массы 65 г.

Наибольшее значение абсолютного прироста массы тела у *S. flexuosa* отмечено после половой инверсии на 6-м году жизни и составило 17.2 г. Однако вклад в биомассу популяции у этой возрастной группы невелик в связи с низкой численностью. В соответствии с распределением по возрастным группам наибольший вклад в годовой прирост биомассы популяции (40.3%) вносят трёхлетние особи. Годовой прирост самок этого возраста составлял 5.6 г, самцов – 11.2 г.

Связь общей массы и общей длины у *S. flexuosa* акватории Крыма описывается следующими степенными уравнениями: самки – $W = 0.0203 TL^{2.68}$

($R^2 = 0.88$), самцы – $W = 0.0097 TL^{3.00}$ ($R^2 = 0.91$), оба пола – $W = 0.0108 TL^{2.94}$ ($R^2 = 0.95$). Для самок $b = 2.68 \pm 0.03$, для самцов $b = 3.00 \pm 0.05$, для обоих полов $b = 2.94 \pm 0.02$; межполовые различия b значимы при $p < 0.05$ (критерий Фишера: $F = 177.5$). Весовой рост самок при $p < 0.05$ следует характеризовать как отрицательный аллометрический (критерий Стьюдента: $t = 10.7$), самцов – изометрический ($t = 0$). В случае с объединённой выборкой обоих полов прослеживается незначительная от-

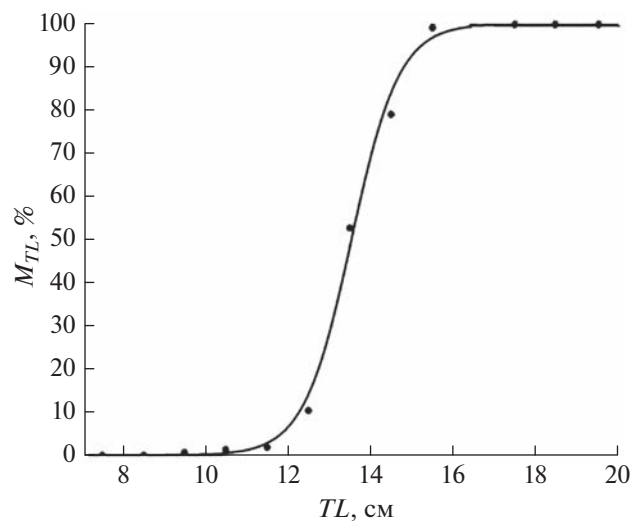


Рис. 5. Логистическая кривая, описывающая инверсию пола самок *Spicara flexuosa* в зависимости от общей длины (TL); M_{TL} – доля самцов при длине TL.

КУЦЫН

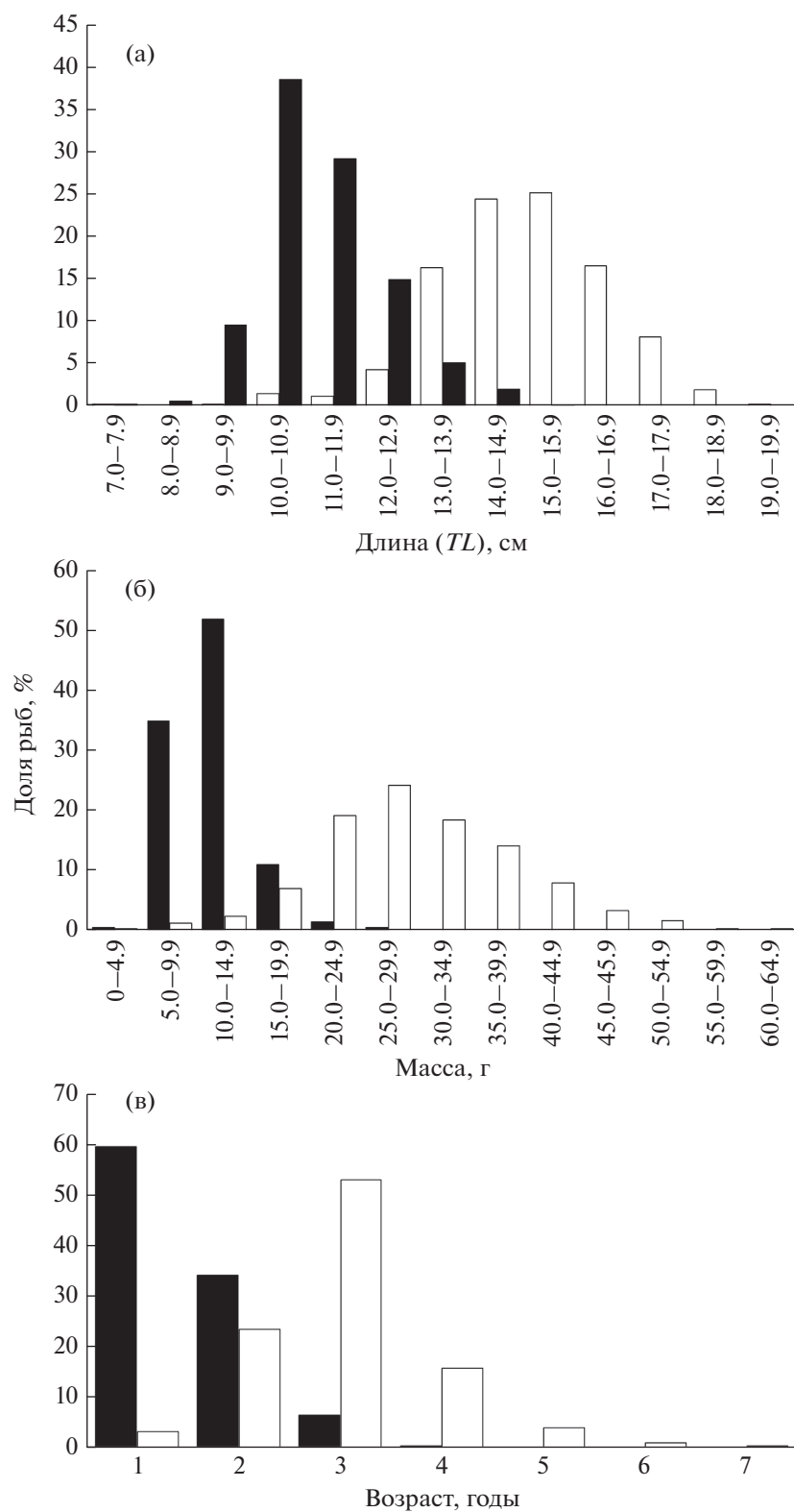


Рис. 6. Размерный (а), весовой (б) и возрастной (в) состав самок и самцов *Spicara flexuosa* в уловах донных ставных неводов (ячей 12 мм) в акватории Крыма в 2020–2021 гг. Обозначения см. на рис. 4.

Таблица 1. Общая длина и масса *Spicara flexuosa* акватории Крыма в разных возрастных группах

Возраст, годы	Длина, см				Масса, г	
	эмпирические данные		обратные расчисления		Самки	Самцы
	Самки	Самцы	Самки	Самцы		
1	10.25 ± 0.06 166	10.08 ± 0.79 6	8.83 ± 0.02 1396	9.18 ± 0.04 415	8.70 ± 0.13 166	9.90 ± 1.73 6
2	11.63 ± 0.04 432	13.31 ± 0.10 83	11.49 ± 0.04 560	12.40 ± 0.05 402	13.20 ± 0.15 433	22.60 ± 0.52 83
3	13.16 ± 0.10 87	15.18 ± 0.06 205	13.10 ± 0.09 92	14.58 ± 0.06 304	18.80 ± 0.39 88	33.80 ± 0.46 205
4	14.47 ± 0.18 3	16.36 ± 0.11 63	14.30 ± 0.21 4	15.86 ± 0.10 85	23.40 ± 4.43 3	42.02 ± 1.04 63
5		16.81 ± 0.21 15		16.51 ± 0.15 21		45.50 ± 2.08 15
6		18.05 ± 0.37 4		17.51 ± 0.51 5		62.70 ± 3.90 4
7		18.30 1		18.30 1		49.9 1

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартная ошибка, под чертой – число особей. Для оценки значений средней длины и массы по наблюдаемым данным использовали часть выборки, собранную с ноября по июль, когда размеры рыб наиболее близки к биологическому возрасту (Салехова, 1979).

рицательная аллометрия ($t = 3$), связанная с большей долей самок. Отрицательная аллометрия может быть обусловлена изменением пропорций тела в ходе онтогенеза (когда тело становится более прогонистым) или уменьшением его плотности (Рикер, 1979). В этом случае, вероятно, плотность тела самок снижается в связи с дегенерацией яичников в ходе инверсии пола.

Линейный рост *S. flexuosa* акватории Крыма хорошо описывается следующими уравнениями Берталанфи (рис. 7): самки – $TL = 15.69[1 - e^{-0.49(t + 0.69)}]$, самцы – $TL = 18.32[1 - e^{-0.44(t + 0.58)}]$. Объяснённая дисперсия для модели роста самок составляет 74%, для модели роста самцов – 87%. Следует иметь в виду, что в связи с протогинным гермафродитизмом предельная длина самок *S. flexuosa* в модели (L_{∞}) не характеризует размеры в конце жизненного цикла, а указывает на максимальные размеры, при которых осуществляется инверсия пола. Таким образом, для описания и сравнения особенностей роста *S. flexuosa* целесообразно использовать параметры моделей, полученные для самцов.

Уравнения Берталанфи, описывающие весовой рост *S. flexuosa* акватории Крыма, имеют следующий вид: самки – $W = 32.0[1 - e^{-0.49(t + 0.69)}]^{2.68}$, самцы – $W = 59.7[1 - e^{-0.44(t + 0.58)}]^{3.00}$. Согласно параметрам моделей, начальная мгновенная скорость роста $G_{init} = 8.06$ см/год, индекс линейного роста $\phi' = 2.08$, весового роста $\phi = 0.69$. Сравнительно высокие значения параметра k свидетель-

ствуют о быстром достижении предельных размеров, что характерно для видов с коротким жизненным циклом.

Половое созревание

В связи с тем что для *S. flexuosa* характерен протогинный гермафродитизм, все самцы являлись половозрелыми. Поэтому целесообразно представить логистическую модель, описывающую созревание самок (рис. 8).

Половое созревание *S. flexuosa* акватории Крыма начинается при достижении возраста 1 год. Первые созревающие самки имели длину 9.0 см. Связь доли половозрелых рыб с общей длиной описывается следующей логистической функцией: $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-0.96(TL - 10.34)}]$. Согласно модели, созревание 50% самок происходит при $TL = 10.34 \pm 0.21$ см. Максимальная общая длина неполовозрелых самок составляет 13 см.

Динамика гонадосоматического индекса (ГСИ)

Первых готовых к нересту особей *S. flexuosa* регистрировали в начале апреля (рис. 9). Пик зрелости гонад самок приходился на июнь, когда ГСИ достигал значений $10.10 \pm 0.33\%$, самцов – на май со значениями ГСИ $5.00 \pm 1.46\%$. В июле значения ГСИ несколько снижались: до $8.00 \pm 1.07\%$ у самок и $2.26 \pm 0.41\%$ у самцов. В августе нерестовая актив-

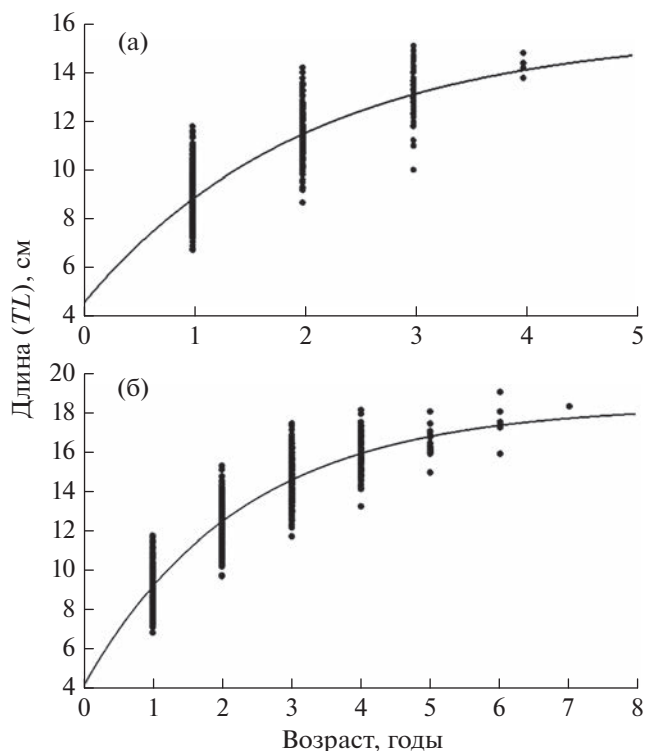


Рис. 7. Кривые линейного роста *Spicara flexuosa* акватории Крыма, описываемые уравнениями Бергаланфи: а – самки, б – самцы, (●) – эмпирические данные, (—) – кривая роста.

ность резко снижалась, последние готовые к размножению особи встречались в начале сентября.

Смертность

Коэффициент общей смертности *S. flexuosa* акватории Крыма, по нашим данным, составляет 1.2 год^{-1} , естественной смертности – 0.9 год^{-1} , промышленной смертности – 0.3 год^{-1} . Сравнительно высокое значение коэффициента естественной смертности у *S. flexuosa* во многом связано с коротким жизненным циклом. При этом промышленная смертность невелика, коэффициент эксплуатации составляет 0.25, что свидетельствует о низком уровне промышленной нагрузки ($E < 0.5$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для половой и размерно-возрастной структуры популяций, роста рыб, динамики их полового созревания и смертности характерна популяционная и видовая специфичность, при этом указанные биологические показатели приспособительно меняются в соответствии с условиями среды (Никольский, 1974). Поэтому изучение эколого-географической и временной изменчивости этих показателей позволяет расширить наши пред-

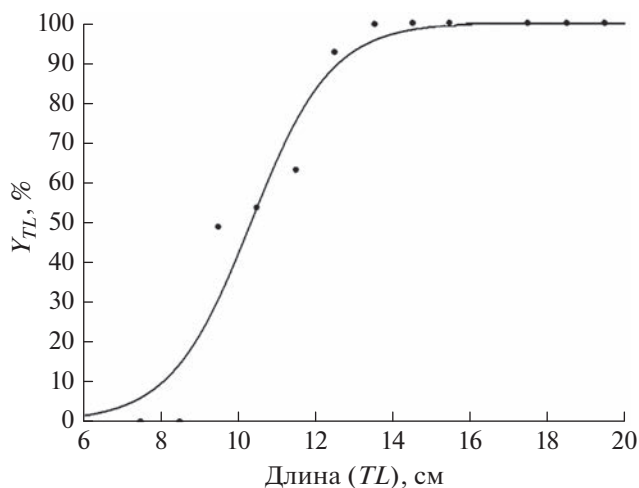


Рис. 8. Доля половозрелых самок (Y_{TL}) *Spicara flexuosa* акватории Крыма в зависимости от длины (TL).

ставления о направлении адаптивных изменений в условиях антропогенного воздействия и потепления климата. Рассмотрим изменчивость некоторых биологических параметров *S. flexuosa*.

Половая структура, диморфизм и протогиния

Соотношение полов в популяции, характер распределения особей разного пола по размерным и возрастным группам, изменения соотношения полов во время размножения и в онтогенезе у разных видов рыб различны и отражают специфику взаимосвязей популяции со средой (Никольский, 1974). Как уже отмечалось выше, характерной особенностью *S. flexuosa* является протогиния – форма гермафродитизма, когда в начале жизненного цикла особи функционируют как самки, а после одного или нескольких икрометаний – как самцы. Во многом этим обусловлены половая структура и половой диморфизм *S. flexuosa*. Для самцов характерны большие размеры, их возрастная структура смещена в сторону старших возрастных групп. Темп роста самцов выше, что, по всей видимости, связано с особенностями гормональной регуляции метаболизма. Самцы обладают более яркой окраской, особенно в период размножения, а также отличаются от самок рядом морфологических особенностей (Салехова, 1979).

Выраженный половой диморфизм указывает на различную роль самок и самцов в размножении и заботе о потомстве. Самцы *S. flexuosa* помимо осеменения икры строят гнездо, охраняют кладку и обеспечивают уход за ней. Согласно наблюдениям Салеховой (1979), охраняющие гнездо самцы испытывают сильное давление со стороны хищников. Крупные самцы, по всей видимости, лучше справляются с заботой о потомстве, что обеспе-

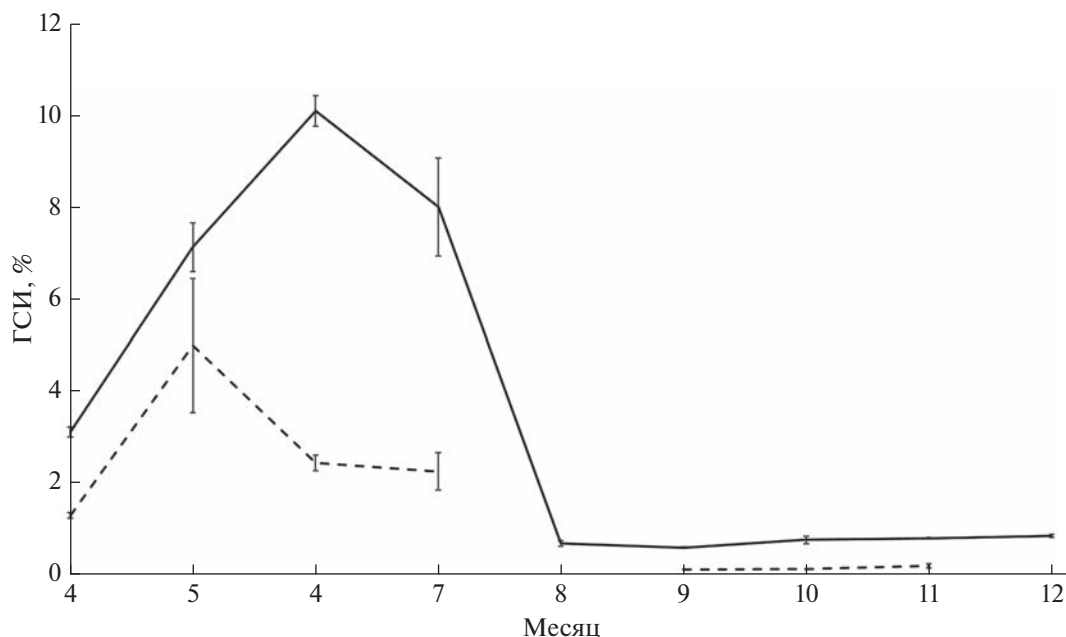


Рис. 9. Сезонная динамика гонадосоматического индекса (ГСИ) *Spicara flexuosa* акватории Крыма: (—) — самки, (- - -) — самцы, (⊥) — стандартная ошибка.

чивает закрепление этого признака и протогинии в целом.

Половой диморфизм, обусловленный у *S. flexuosa* протогинией, приводит к сегрегации по экологическим нишам, способствует снижению внутривидовой конкуренции и улучшению обеспеченности пищей. Другим преимуществом протогинии следует считать значительную скорость воспроизводства и быстрое восстановление численности: высокая доля быстросозревающих самок обеспечивает соответствующий уровень популяционной плодовитости. Однако по этой же причине протогинные виды уязвимы при высоком уровне селективной смертности, которая может привести к острой нехватке самцов и падению воспроизводительной способности. Это обстоятельство следует учитывать при организации промысла и определении промысловой меры, которая у *S. flexuosa* должна быть не ниже размеров, при которых происходит инверсия пола, т.е. TL 13.5 см. Кроме того, промысловое изъятие крупных особей оптимально с точки зрения экономической целесообразности, поскольку вклад в прирост биомассы этой размерно-возрастной группой наиболее высок (см. раздел “Рост”).

Географическая и экологическая изменчивость жизненного цикла *S. flexuosa*

Особенности роста и развития, предельные размеры и возраст водных пойкилотермных животных тесно связаны с температурой окружаю-

щей среды (Verberk et al., 2021). К настоящему времени известно, что в пределах ареала вида при снижении температуры в направлении к высоким широтам скорость развития и темп роста снижаются, а предельные размеры при этом увеличиваются (Pauly, 1998). В условиях потепления климата чаще всего наблюдается обратная закономерность: сокращение предельных размеров рыб при увеличении темпа роста на ранних этапах жизненного цикла. Для этих явлений предложен ряд объяснений из областей физиологии, биохимии и эволюции. Чаще всего сокращение предельных размеров на фоне увеличения температуры связывают с растущими потребностями кислорода (с увеличением скорости обмена веществ), отрицательной аллометрией роста площади поверхности органов дыхания по отношению к объёму тела и влиянием отбора (Pauly, 1981; Verberk et al., 2021). Следует отметить, что описанные выше правила не универсальны и сталкиваются с рядом исключений (Audzijonyte et al., 2020). Это связано с тем, что влияние температуры происходит в комплексе с другими факторами среды: трофическими условиями, численностью и плотностью популяции, давлением конкурентов и хищников, солёностью, промысловой нагрузкой, загрязнением и многими другими. Меняющиеся в пространстве или во времени температурные условия создают лишь физиологические предпосылки для изменения траектории роста и максимальных размеров. Их реализация в конечном счёте будет зависеть от результатов отбора. Тем не менее, когда трофические условия благоприятны, а сила воздействия прочих факто-

ров не принимает экстремальный характер, влияние температуры на рост и размеры водных пойкилотермных организмов можно считать наиболее значимым (Verberk et al., 2021).

В соответствии с вышесказанным, у *S. flexuosa*, обитающей у северных границ ареала в условиях сравнительно низких температур, должны быть наиболее крупные размеры и низкий темп роста в начале жизненного цикла, а также высокая продолжительность жизни. Из данных табл. 2 следует, что это правило в значительной степени соблюдается. В целом для представителей северных популяций характерны большие размеры (L_{∞}) и продолжительность жизни (A_{\max}). Максимальная TL у *S. flexuosa* Чёрного моря составляет 23.5 см (Karadurmuş et al., 2021), в то время как в Ионическом море и у берегов Туниса соответственно 16.9 и 18.3 см (Mytilineou, Papatconstantinou, 1991; Natour et al., 1985).

При этом, вопреки ожиданиям, темп роста у представителей северных популяций не ниже, чем у южных. Так, индекс линейного роста у *S. flexuosa* Чёрного и Эгейского морей чаще выше (в среднем 2.13), чем в Ионическом и на юге Средиземного моря (в среднем 2.08). Начальная мгновенная скорость роста у представителей популяции из акватории Крыма (8.06 см/год) выше, чем у особей у берегов Греции (6.44 см/год) и Туниса (4.53 см/год). Подобный характер географической изменчивости роста, когда у представителей северных популяций выше и размеры, и темп роста, отмечен нами для атерин Чёрного моря — *Atherina boyeri* и *A. hepsetus* (Kutsyn, Samotoy, 2022). Шульц и Коновер (Schultz, Conover, 1997), анализируя широтную изменчивость роста атлантической атерины *Menidia menidia*, также отмечали увеличение размеров и темпа роста в северном направлении. Изучив особенности депонирования энергии в период активного роста и её использование в ходе зимней диапаузы, авторы приходят к выводу, что увеличение размеров — адаптивная реакция в ответ на сезонность.

В условиях высоких широт особи, обладающие более высоким темпом роста на первом году жизни, быстрее депонируют энергию, их смертность во время зимовки ниже, а нерест эффективнее. Это обеспечивает адаптивное преимущество быстрорастущим особям и закрепляется отбором (Schultz, Conover, 1997). Сравнительно крупные размеры и высокий темп роста у *S. flexuosa* Чёрного моря, обитающей в условиях сезонности, можно объяснить похожими эволюционными закономерностями.

Географическая изменчивость *S. flexuosa* обусловлена неоднородностью условий обитания в пределах бассейна Средиземного моря. Среди наиболее значимых факторов среды — температура, сезонность, продуктивность и солёность. Изучение влияния этих факторов в природных условиях

представляет значительные сложности в связи с комплексностью и многовекторностью их воздействия. Для получения надёжных выводов о роли факторов среды в формировании жизненного цикла *S. flexuosa* необходимо большое количество данных из разных участков ареала. Тем не менее в данный момент мы располагаем сведениями, чтобы дать предварительную оценку.

Согласно итогам корреляционного анализа, наиболее заметная отрицательная связь обнаруживается между максимальными размерами особей и температурой поверхности моря (табл. 3). Корреляция характеристик роста G_{init} и ϕ' , а также максимального возраста (A_{\max}) с SST тоже носит отрицательный характер. Похожим образом рассмотренные параметры коррелируют с солёностью. Однако двухфакторный регрессионный анализ (для SST и S) указывает, что температура заметнее влияет на максимальные размеры: $L_{\max} = 42.5 - 1.5SST + 0.16S$. Корреляция сезонности ($dSST$) и первичной продукции (PP) с основными параметрами жизненного цикла выражена слабее. Для параметров L_{\max} , ϕ' и A_{\max} трёхфакторная регрессия (SST , PP и S ; $dSST$ исключён из анализа ввиду его мультиколлинеарности с SST) будет иметь вид соответственно: $L_{\max} = 49.4 - 1.84SST - 0.02PP + 0.23S$, $\phi' = 3.33 - 0.08SST - 0.002PP + 0.016S$ и $A_{\max} = -19.9 + 1.03SST + 0.11PP - 0.23S$. Исходя из уравнений, возможное влияние температуры на жизненный цикл *S. flexuosa* выше, чем солёности. Влияние первичной продукции при этом минимально. Таким образом, можно заключить, что чем выше температура, тем короче жизненный цикл, ниже темпы роста и размеры *S. flexuosa*. Этот вывод в значительной степени подтверждается сравнением наших данных с результатами, полученными Салеховой (1979) для спикары акватории Крыма. Среднегодовая температура поверхностных вод Чёрного моря в начале 1980-х составляла 14.9°C (Shaltout и Omstedt, 2014), что на 0.8°C ниже современных значений. Максимальная длина *S. flexuosa*, зарегистрированная в этот период, составляла 22.8 см, а L_{∞} 22 см (Салехова, 1979), что несколько выше, чем в современных условиях (соответственно 19 и 18.3 см).

Учитывая описанный выше характер изменчивости жизненного цикла *S. flexuosa*, можно предположить, что в условиях дальнейшего потепления климата у представителей популяции акватории Крыма произойдёт снижение максимальных размеров тела и темпа роста в начале жизненного цикла. Можно ожидать, что выживаемость во время зимовки и эффективность воспроизводства особей с низким темпом роста увеличатся и давление отбора на эту группу снизится. При этом возможно сокращение продолжительности жизни.

Таблица 2. Параметры уравнений Берталанфи и индексы роста *Spicara flexiosa* из различных участков ареала (для наших данных указаны 95%-ные доверительные интервалы)

Регион	Пол	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	t_0 , год	b	G_{init} , см/год	ϕ'	L_{max} , см	A_{max} , годы	Источник информации
Чёрное море: — Крым	Самки	15.69 ± 1.3	0.49 ± 0.13	-0.69 ± 0.23	2.89	7.69	2.08	15.1	4	Наши данные
	Самцы	18.30 ± 0.6	0.44 ± 0.05	-0.58 ± 0.11	3.00	8.06	2.17	22.0	7	
	Самки	17.10	0.50	-0.35		8.55	2.17	17.8	6	Салехова, 1979
	Самцы	22.00	0.29	-0.76	2.99	6.38	2.15	22.8	7	
	Самки	22.70	0.24	-2.31		2.45	2.09	20.6	7	Dalgıç et al., 2021
	Самцы	38.30	0.06	-6.38	2.97	2.30	1.95	21.8	7	
	Самки	33.50	0.13	-2.85		4.36	2.17	21.7	6	Şahin, Genç, 1999
	Самцы	27.40	0.19	-2.40		5.20	2.15	22.5	6	
	То же	20.05	0.44	-0.01		8.82	2.25	18.5	5	İsmen, 1995
Мраморное море »	»	17.20	0.52	-1.04	3.32	8.93	2.19	18.1	4	Saygılı et al., 2016
	»	18.70	0.35	-1.98	3.06	8.47	2.27	18.8	6	Saygılı et al., 2016
Эгейское море — северная часть — Измир	Самки	17.1* (18.5)	0.31	-0.26	2.16	4.63	1.93	13.7* (14.9)	4	Mater et al., 2001
	Самцы	18.3* (19.7)	0.25	-0.64	2.57	6.11	2.08	15.5* (16.8)	4	
	Самки	19.05	0.23	-2.23		4.38	1.92			Malkav, 2002
— Саросский залив	Самцы	23.97	0.28	-2.28		6.71	2.21			
	Самки	22.10	0.27	-1.42	3.34	5.97	2.12	15.9	3	Cengiz, Paruğ, 2021
	Самцы	20.60	0.39	-1.11	3.29	8.03	2.22	18.3	5	
— центральная часть	То же	21.99	0.26	-1.165	2.99	5.72	2.10	20.0	7	Soykan et al., 2010
	Самки	16.3* (17.7)	0.31	-1.89	3.04	5.47	1.99	12.4* (13.5)	5	Mytilineou,
Ионическое море, Патры	Самцы	17.5* (18.9)	0.34	-1.90	3.11	6.44	2.09	15.6* (16.9)	5	Parasconstantinou, 1991
	То же	24.7* (26.7)	0.165	-0.97	3.09	4.53	2.08	16.9* (18.3)	7	Hattour et al., 1985

Примечание. Данные в таблице представлены в порядке от северных границ ареала к южным. * Авторы использовали длину тела по Смитту (FL). В скобках указаны значения TL , рассчитанные по формуле: $TL = 1.07FL + 0.25$, $R^2 = 0.99$. t_0 — условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; b — показатель степени в уравнении зависимости массы от длины. Здесь и в табл. 3: L_{∞} — асимптотическая длина общая длина (TL), k — константа скорости роста, G_{init} — начальная мгновенная скорость роста, ϕ' — индекс линейного роста, L_{max} — максимальная зарегистрированная TL , A_{max} — максимальный зарегистрированный возраст.

Таблица 3. Корреляция некоторых параметров жизненного цикла *Spicara flexuosa* с факторами среды

Фактор среды	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	G_{init} , см/год	φ'	L_{max} , см	A_{max} , годы
<i>SST</i>	-0.03	-0.18	-0.19	-0.30	-0.75	-0.26
<i>dSST</i>	0.09	0.06	0.03	0.09	0.62	0.38
<i>PP</i>	-0.26	0.08	0.03	-0.16	0.03	0.35
<i>S</i>	-0.15	-0.06	-0.06	-0.20	-0.69	-0.28

Примечание. *SST* – среднегодовая температура поверхности моря, *dSST* – разница *SST* между летним и зимним сезоном, *PP* – среднегодовая первичная продукция, *S* – солёность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена по теме государственного задания № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кожурин Е.А., Шляхов В.А., Губанов Е.П.* 2018. Динамика уловов промысловых рыб Крыма в Чёрном море // Тр. ВНИРО. Т. 171. С. 157–169.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В.* 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.
- Рикер У.Е.* 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Салехова Л.П.* 1979. Смаридовые рыбы морей средиземноморского бассейна. Киев: Наукова думка, 169 с.
- Световидов А.Н.* 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Audzijonyte A., Richards S.A., Stuart-Smith R.D. et al.* 2020. Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming // Nat. Ecol. Evol. V. 4. P. 809–814. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1171-0>
- Bektas Y., Aksu I., Kalayci G. et al.* 2018. Genetic differentiation of three *Spicara* (Pisces: Centranchthidae) species, *S. maena*, *S. flexuosa* and *S. smaris*: and intraspecific substructure of *S. flexuosa* in Turkish coastal waters // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 18. № 2. P. 301–311. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_2_09
- Bertalanffy L.* 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. V. 10. P. 181–213.
- Cadima E.L.* 2003. Fish stock assessment manual // FAO Fish. Tech. Pap. № 393. 161 p.
- Cengiz Ö., Paruğ Ş.* 2021. Growth Parameters of Blotched Picarel (*Spicara maena* Linnaeus, 1758) From Saros Bay (Northern Aegean Sea, Turkey) // Acta Nat. Sci. V. 2. № 1. P. 40–48. <https://doi.org/10.29329/actanatsci.2021.314.7>
- Dalgıç G., Ergün İ.O., Onay H., Ceylan Y.* 2021. Determination of some biological characteristics and population parameters of the blotched picarel (*Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810) distributed in the Eastern Black Sea (Rize-Hopa) // Mar. Sci. Tech. Bull. V. 10. № 2. P. 142–153. <https://doi.org/10.33714/masteb.814299>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* (eds.). 2022. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2022).
- Gallucci V.F., Quinn T.J.* 1979. Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model // Trans. Am. Fish. Soc. V. 108. № 1. 14–25. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1979\)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2)
- Gulland J.A.* 1971. The fish resources of the ocean. West Byfleet: Fishing News (Books) Ltd., 255 p.
- Hattour A., Turki B., Zammouri N.* 1985. Quelques aspects de la biologie de l'espèce *Spicara flexuosa* (Rafinesque, 1810) des eaux tunisiennes // Bull. Inst. Natl. Sci. Tech. Oceanogr. Peche Salammbou. V. 12. P. 143–162 (in French).
- Imsiridou A., Minos G., Gakopoulou A. et al.* 2011. Discrimination of two picarel species *Spicara flexuosa* and *Spicara maena* (Pisces: Centranchthidae) based on mitochondrial DNA sequences // J. Fish Biol. V. 78. № 1. P. 373–377. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02858.x>
- İsmen A.* 1995. Growth, mortality and yield per recruit model of picarel (*Spicara smaris* L.) on the eastern Turkish Black Sea coast // Fish. Res. V. 22. № 3–4. P. 299–308. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(95\)94955-P](https://doi.org/10.1016/0165-7836(95)94955-P)
- Karadurmuş U., Ustaoglu D., Aydin M.* 2021. A new maximum length of the *Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810 in the coastal waters of the Turkey // Turk. J. Marit. Mar. Sci. V. 7. № 1. P. 75–83. <https://doi.org/10.52998/trjmms.937882>
- Kutsyn D., Samotoy I.* 2022. Age, growth, reproduction and mortality of Mediterranean sand smelt *Atherina hepsetus* (Atherinidae) from the Crimea region (the Black Sea) // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 52. Article 102235. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102235>
- 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.
- Malkav S.* 2002. Investigation of the biological features of the picarel (*Spicara flexuosa*, Rafinesque, 1810) distributing in Izmir Bay: MSc Thesis. Izmir: Ege Univ., 41 p.
- Manual of fisheries science. 1974. Pt. 2: Methods of resource investigation and their application. FAO Fish. Tech. Rept. № 115. 214 p.
- Mater S., Malkav S., Bayhan B.* 2001. Investigation of the biological features of the picarel (*Spicara flexuosa* Rafinesque, 1810) distributing in Izmir Bay // J. Fish. Aquat. Sci. V. 8. № 1–2. P. 25–32.
- 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>
- Minos G., Imsiridou A., Katselis G. 2013. Use of morphological differences for the identification of two picarel species *Spicara flexuosa* and *Spicara maena* (Pisces: Centracanthidae) // *Mediterr. Mar. Sci.* V. 14. № 3. P. 26–31.
<https://doi.org/10.12681/mms.423>
- Mytilineou C., Papaconstantinou C. 1991. Age and growth of *Spicara flexuosa* (Raf. 1810) in the Patraikos Gulf (Greece) // *Sci. Mar.* V. 55. № 3. P. 483–490.
- Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks // *ICES J. Mar. Sci.* V. 39. № 2. P. 175–192.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175>
- 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>
- Pauly D., Moreau J., Prein M. 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // *ICLARM Conf. Proc.* V. 15. P. 469–479.
- Ragonese S., Fiorentino F., Garofalo G. et al. 2003. Distribution, abundance and biological features of picarel (*Spicara flexuosa*), Mediterranean (*Trachurus mediterraneus*) and Atlantic (*T. trachurus*) horse mackerel based on experimental bottom-trawl data (MEDITS, 1994–2002) in the Strait of Sicily // *MedSudMed Tech. Doc.* V. 5. P. 100–114.
- Şahin T., Genç Y. 1999. Türkiye'nin doğu Karadeniz kıyılarındaki izmarit balığı (*Spicara smaris* Linnaeus, 1758)'nin bazı biyolojik özellikleri // *Turk. J. Zool.* V. 23. № 1. P. 149–155 (in Turkish).
- Şalcioğlu A., Gubili C., Krey G. et al. 2021. Molecular characterization and phylogeography of Mediterranean picarels (*Spicara flexuosa*, *S. maena* and *S. smaris*) along the coasts of Turkey and the Eastern Mediterranean // *Reg. Stud. Mar. Sci.* V. 45. Article 101836.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101836>
- Saygılı B., İşmen A., İhsanoğlu M.A. 2016. Age and growth of blotched picarel (*Spicara maena* Linnaeus, 1758) in the Sea of Marmara and Northern Aegean Sea // *EgeJFAS.* V. 33. № 2. P. 413–449.
<https://doi.org/10.12714/egejfas.2016.33.2.08>
- Schultz E.T., Conover D.O. 1997. Latitudinal differences in somatic energy storage: adaptive responses to seasonality in an estuarine fish (Atherinidae: *Menidia menidia*) // *Oecologia.* V. 109. № 4. P. 516–529.
<https://doi.org/10.1007/s004420050112>
- Shaltout M., Omstedt A. 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea // *Ibid.* V. 56. № 3. P. 411–443.
<https://doi.org/10.5697/oc.56-3.411>
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al. 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrostoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu // *Jpn. Agric. Res. Q.* V. 44. № 2. P. 197–206.
<https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1987. *Introduction to Biostatistics.* N. Y.: Freeman, 363 p.
- Soykan O., Ilkyaz A.T., Metin G., Kinacigil H.T. 2010. Growth and reproduction of blotched picarel (*Spicara maena* Linnaeus, 1758) in the central Aegean Sea, Turkey // *Turk. J. Zool.* V. 34. № 4. P. 453–459.
<https://doi.org/10.3906/zoo-0903-29>
- Vasilieva E.D., Salekhova L.P. 1983. The precision of diagnoses of the *Spicara* (Perciformes. Centracanthidae) species based on osteological features // *Zool. J.* V. 62. № 7. P. 1044–1056.
- 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>

УДК 597.553.2.574.34.001.891.57

РОЛЬ ПОВТОРНО НЕРЕСТУЮЩИХ ОСОБЕЙ В ВОСПРОИЗВОДСТВЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* (SALMONIDAE). МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

© 2023 г. М. Ю. Алексеев*

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

*E-mail: mal@pinro.ru

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.

После доработки 19.08.2022 г.

Принята к публикации 25.08.2022 г.

Анализ многолетних промыслово-биологических данных позволил определить долю повторно нерестующих особей (“остатка”) в популяциях атлантического лосося (сёмги) *Salmo salar*, населяющего крупные реки Кольского п-ова. На имитационной математической модели осуществлена оценка вклада повторно нерестующих особей в динамику численности популяции атлантического лосося. Показано, что по мере увеличения величины “остатка” модельная популяция становится более устойчива к промыслу, но влияние таких рыб на динамику численности ощутимо проявляется только при их относительном количестве в нерестовом стаде более 5%. Приведена интерпретация результатов различных модельных экспериментов. Роль повторно нерестующих лососей может быть связана не столько с их количественным вкладом в процесс воспроизводства, сколько с поддержанием генетического разнообразия популяции в рамках характерной для рассматриваемого вида репродуктивной стратегии.

Ключевые слова: атлантический лосось *Salmo salar*, воспроизводство, повторный нерест, нерестовая марка, автоколебания, математическая модель, Кольский полуостров.

DOI: 10.31857/S0042875223020017, **EDN:** UPQLUO

В отличие от дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* атлантический лосось *Salmo salar* способен нереститься повторно, иногда многократно, по некоторым сообщениям – до пяти раз (Ducharme, 2011). В отечественных и зарубежных публикациях рассмотрены разные стороны биологии повторно нерестующих лососей – “остатка”: их встречаемость в нерестовом стаде, особенности роста и возрастной структуры (Мельникова, 1962; Jonsson et al., 1991; Алексеев, Криксунов, 1999; Зубченко и др., 2007), посленерестовая выживаемость, миграции и питание в межнерестовый период (Бакштанский, Яковенко, 1976; Gray et al., 1987; Niemelä et al., 2006; Hublely et al., 2008; Halttunen et al., 2013), плодовитость и качество икры (Reid, Chaput, 2012), физиологические механизмы при переходе отнерестившихся лососей в гиперосмотическую среду (Talbot et al., 1992) и другие частные вопросы.

Влияние повторно нерестующих особей на популяционную динамику сёмги в целом остаётся за рамками исследований. В связи с этим цель настоящей работы – методом имитационного моделирования количественно оценить вклад повторно

нерестующих особей в воспроизводство популяции лосося. Для достижения цели систематизировали данные по возрастной структуре лососёвой популяции, усовершенствовали математическую модель и, применив её, изучили влияние разных величин доли “остатка” на динамические свойства популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужил атлантический лосось, населяющий реки Умба, Варзуга (бассейн Белого моря), Кола и Тулома (бассейн Баренцева моря) (рис. 1). Сбор материала осуществляли ежегодно на рыбоучётных заграждениях в течение всего нерестового хода вида. Дополнительно использовали ретроспективные данные, собранные в разные годы на реках Мурманской области.

Факт повторного нереста устанавливали по числу производителей, а именно при обнаружении так называемой “нерестовой метки”. Формирование этого отличительного признака начинается в период преднерестовых морфологических изменений лосося, а максимальное разрушение че-

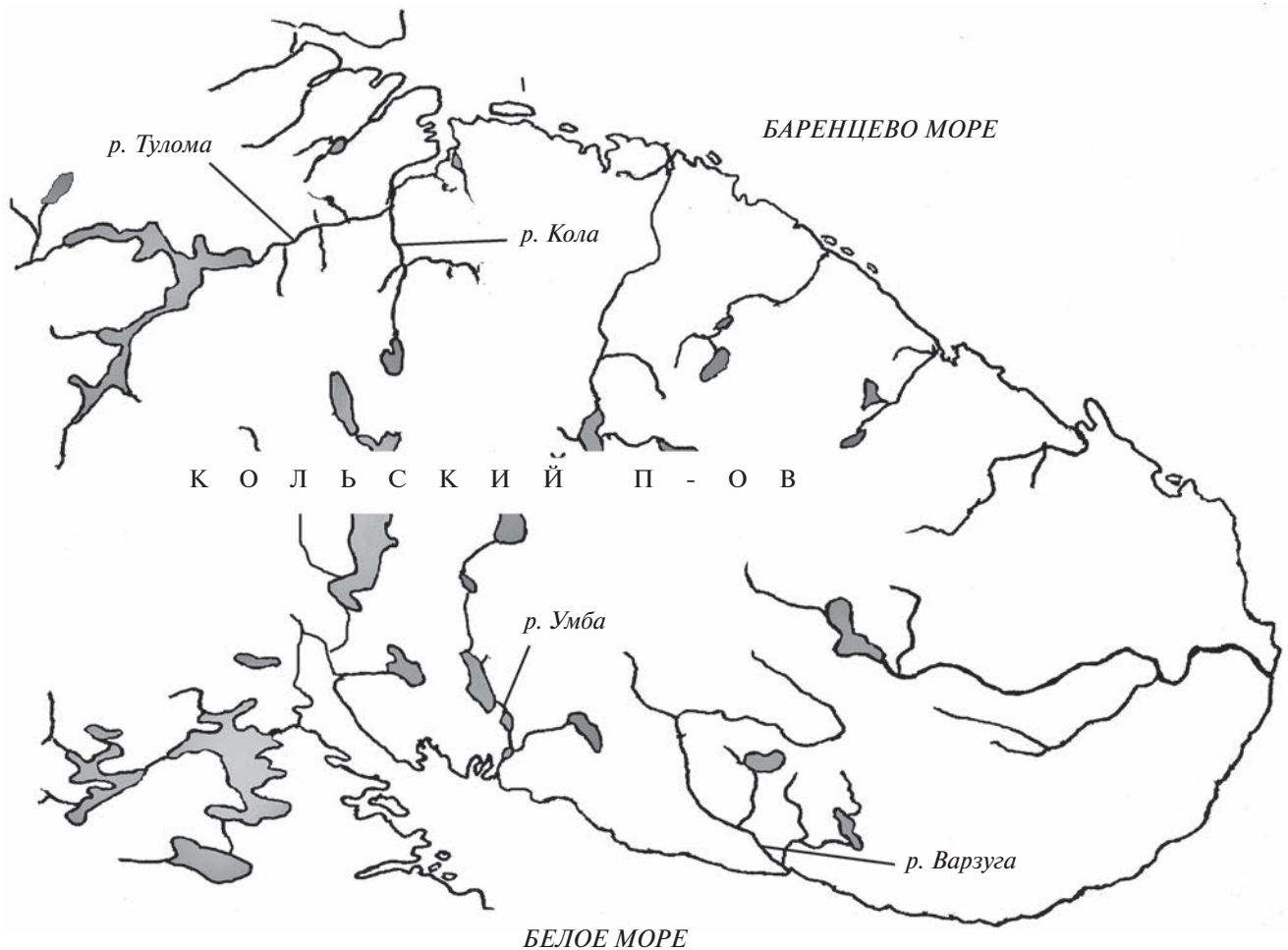


Рис. 1. Карта-схема расположения рек района исследований.

шуйной пластинки наблюдается у вальчаков (отнерестившихся рыб). После ската в море чешуя постепенно восстанавливается и продолжает расти, образуя новые склериты, но следы разрушений сохраняются, образуя нерестовую метку (Мартынов, 1987).

В качестве инструмента исследования использовали имитационную математическую модель лососёвого стада, разработанную ранее в целях прогнозирования численности атлантического лосося в реках, оценки интенсивности промысла и его оптимизации (Алексеев, 2003; Алексеев и др., 2006). В алгоритм усовершенствованной модели дополнительно ввели информацию о численности повторно нерестующих рыб. Блок-схема модели представлена на рис. 2.

Модель состоит из нескольких функциональных разделов, описывающих основные популяционные процессы, свойственные определённому лососёвому стаду. Каждый последующий раздел оперирует данными, полученными предыдущим и, в свою очередь, даёт исходные данные для после-

дующего. Модель отражает как внутренние, авторегуляторные процессы, свойственные популяции атлантического лосося, так и переменные внешние воздействия. Модель описывает следующие этапы популяционной динамики: выживание молоди в период от икры до двухлетки, когда на популяцию действуют механизмы плотностной регуляции; естественную смертность молоди, постсмолтов и взрослых рыб в период морского нагула; созревание и вступление в нерест (в том числе повторный); промысловую смертность и продуцирование икры.

Процесс формирования пополнения выражен уравнением Рикера (1979) в интерпретации Криксунова (1995). За величину запаса (E) принимается количество икры (Fec), содержащейся в самках, составляющих нерестовое стадо (P). Число двухлеток, полученных от нереста данного года, образует пополнение. Значение коэффициента компенсаторной смертности из уравнения Рикера (a) — 1.694×10^{-10} (экз. \times сут) $^{-1}$, а коэффициента независимой от плотности смертности (b) — 7.429×10^{-3} сут $^{-1}$.

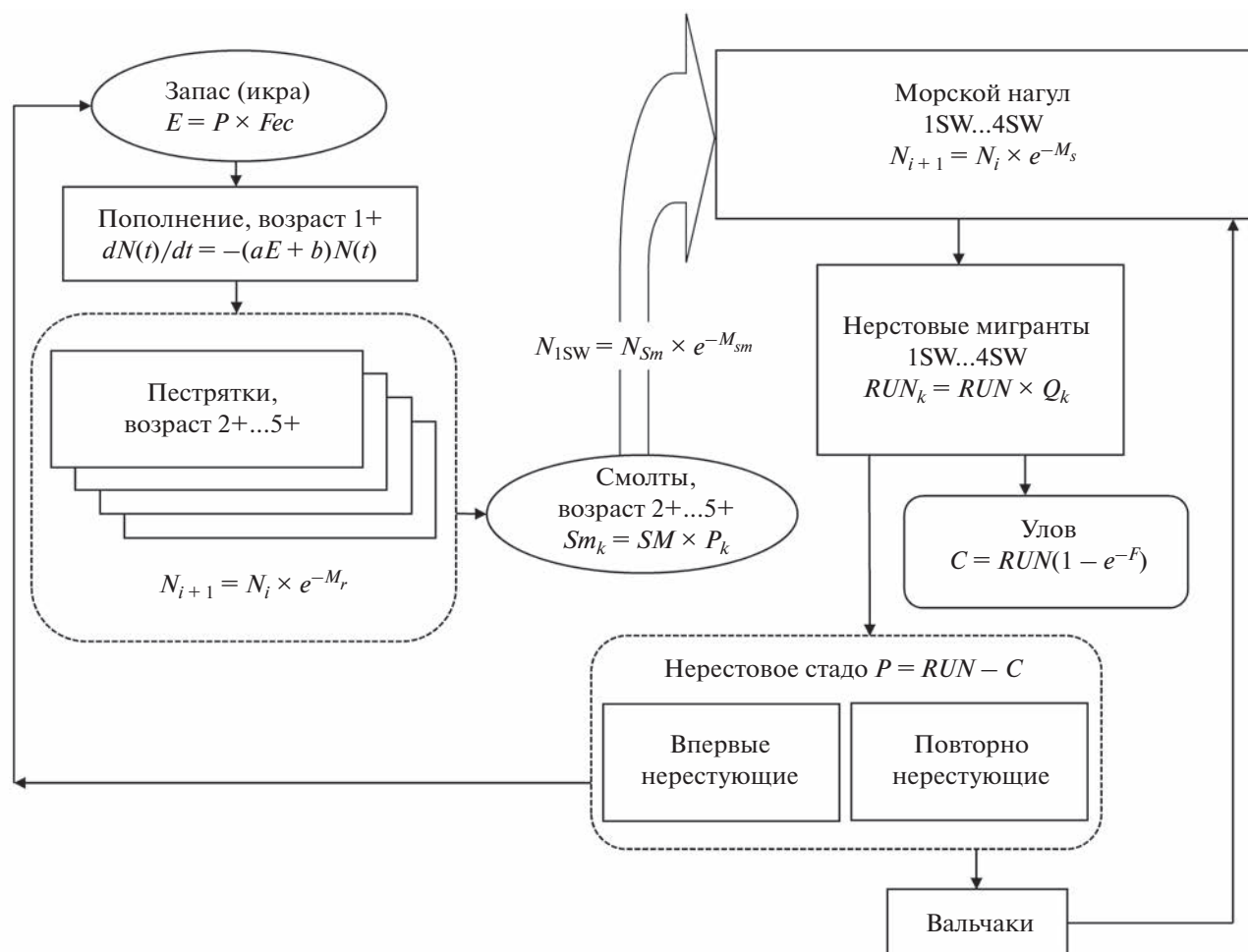


Рис. 2. Блок-схема модели стада атлантического лосося *Salmo salar*: Fec — относительная плодовитость, N_i — численность рыб в предшествующий год, N_{i+1} — численность рыб в текущем году; Sm_k , RUN_k — численность соответственно смолтов и нерестовых мигрантов в возрасте k ; P_k , Q_k — доля соответственно рыб и нерестовых мигрантов в возрасте k . По другим показателям и коэффициентам см. пояснения в тексте статьи.

Величину коэффициента естественной смертности (M_r) в мальковый речной период начиная с возраста двухлетки принимали постоянной (0.18 год^{-1}). Естественную убыль рыб после первого года морского нагула (M_s) также принимали постоянной (0.16 год^{-1}).

Переход на гипоосмотический тип водно-солевого обмена скатившихся в море смолтов сопряжён с повышенной смертностью, поэтому значение коэффициента естественной смертности (M_{sm}) в течение первого года морского нагула установили на уровне 1.9 год^{-1} . Такую же величину коэффициента смертности применяли и в отношении скатившихся в море вальчаков.

Долю смолтов (Sm), вступающих в кададрную миграцию в том или ином возрасте, как и долю рыб разного возраста, достигших половой зрелости и совершающих нерестовую миграцию (RUN), определяли по среднелетним величинам.

Промысел (C) осуществляется в реке равномерно в течение всей миграции. Значение коэффициента промысловой смертности (F) устанавливали произвольно. Не затронутая промыслом часть нерестовых мигрантов формирует фонд икры.

Долю повторно нерестующих рыб в нерестовом стаде вводили в модель произвольно в виде постоянной величины (от 0.01 до 0.50).

Схема модели повторяет присущий сёмге жизненный цикл и охватывает период в 110 лет. Алгоритм вычислений и графическое отображение полученных результатов созданы с использованием компьютерной программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе многолетних наблюдений установлено, что основная масса повторно нерестующих лососей заходит в реки в самом начале нерестового хо-

Доля повторно нерестующей сёмги *Salmo salar* в разных реках Мурманской области, %

Период, гг.	Туллома	Кола	Варзуга	Западная Лица	Умба	Источник информации
1952–1955	$\frac{1.5}{0.7-2.4}$	$\frac{7.4}{4.0-13.8}$				Азбелев и др., 1956
1976–1992			$\frac{3.2}{0.8-8.7}$	$\frac{0.1}{0.0-1.6}$		Архивные данные ПИНРО
1980–1988					$\frac{0.5}{0.1-1.0}$	Зубченко и др., 2007
1984–1994					$\frac{0.2}{0-1.0}$	Алексеев, Криксунов, 1999
1987–2000	$\frac{0.7}{0-2.5}$					Наши данные
2007–2017	$\frac{0.9}{0-2.0}$	$\frac{0.2}{0-0.6}$	$\frac{1.9}{0.6-3.7}$			То же

Примечание. Над чертой – среднее значение, под чертой – пределы варьирования показателя.

да, вместе с крупными впервые нерестующими особями. По этой причине в мае–начале июня возрастной состав сёмги в уловах наиболее разнообразен и может включать 16 и более возрастных комбинаций.

Возраст атлантического лосося складывается из числа лет, проведённых в реке в период малькового развития (обычно от 2 до 5), и лет, проведённых в море (от 1 до 4). Сочетания разного речного и морского возраста образуют большое разнообразие возрастов. Лососи, возвращающиеся на повторный нерест, имеют в целом такую же возрастную структуру, что и впервые нерестующие особи. Разница состоит только в наличии нерестовой метки. По этому признаку повторно нерестующих рыб можно разделить на две основные группы. К первой группе относятся лососи, перезимовавшие после первого нереста и скатившиеся в море весной, совершившие непродолжительный морской нагул и вернувшиеся летом того же года. Это рыбы в возрасте: 2+1+SM+, 3+1+SM+, 4+1+SM+, 5+1+SM+, 2+2+SM+, 3+2+SM+, 4+2+SM+, 5+2+SM+. Общее обозначение: R+SW+SM+, где R – речной мальковый период, SW – период морского нагула, SM – нерестовая метка.

Вторая группа объединяет производителей, которые после первого нереста и ската провели полный год в море, нагуливаясь в традиционных отдалённых районах Северной Атлантики. В этом случае обозначение возраста выглядит так: 2+1+SM+1+, 3+2+SM+1+, а в общем виде: R+SW+SM+1+.

Крайне редко в уловах встречаются лососи с двумя нерестовыми метками или с перерывом в два года между нерестами: R+SW+SM+1+SM+, R+SW+SM+2+.

Доля повторно нерестующих лососей в нерестовом стаде, как правило, невелика. В таблице приведены данные, характеризующие величину этого показателя в ряде рек в различные временные отрезки. Численность повторно нерестующей сёмги в популяциях большинства рек чаще всего составляет 1–2%. Вероятно, большая разница значений (на порядок) обусловлена особенностями условий обитания лососёвого стада, сложившимися в каждой конкретной реке. Кроме того, значительны и межгодовые колебания этого показателя в пределах одной и той же популяции.

Современное соотношение “остатка” (повторно нерестующей сёмги) и “пополнения” (производителей, впервые мигрирующих на нерест) в нерестовом стаде сёмги в реках Мурманской области представляется типичным для этого вида. По сообщению Йокикокко и Ютила (Jokikokko, Jutila, 2005) в р. Симойоки (бассейн Балтийского моря) средняя доля повторных производителей составляла от 0.5 до 2.8% в разные периоды. Доля повторно нерестующих лососей в р. Лахаве (Новая Шотландия) варьирует в пределах 3–6% (Hubley et al., 2008). Существует упоминание, что в р. Печора доля “остатка” в нерестовом стаде сёмги некогда составляла 50% против нынешних 4–11% (Решетников и др., 2016).

Сопоставление результатов наблюдений, проведённых в реках Тулома, Кола и Варзуга, с ретроспективными данными показывает некоторое сокращение доли повторно нерестующей сёмги (таблица), что, вероятно, является отражением общей депрессии численности вида, вызванной неадекватным рыболовством (Алексеев, Криксунов, 1999; Алексеев и др., 2006). И наоборот, устранение неблагоприятных факторов в популяции лосося запускает процесс естественного восстановления, в том числе увеличение доли повторно нере-

ствующих рыб. Например, в канадской р. Мирами-чи оптимизация промысла повлекла увеличение доли “остатка” с <5 до 25% (Reid, Chaput, 2012).

Реализация модели показала, что при неизменных условиях существования и отсутствии промысла для динамики популяции атлантического лосося характерна автономная ритмика в форме периодического процесса — гармонических незатухающих колебаний с периодом 13 лет и амплитудой от двух до десяти тысяч особей (рис. 3а). Собственная периодическая компонента, свойственная ряду популяций, в том числе популяциям атлантического лосося, обусловлена математическими свойствами используемой функции пополнения (Криксунов, 1995).

Повышение F до значения 0.7 год^{-1} приводит к постепенному затуханию автоколебаний и стабилизации численности. Увеличение интенсивности промысла ведёт к дальнейшему росту численности с максимумом при $F 1.4–1.5 \text{ год}^{-1}$. Равновесное состояние популяции при этом сохраняется. Дальнейшее усиление промысловых нагрузок до уровня, обеспечивающего изъятие 90% нерестового стада и выше, приводит к скачкообразному переходу системы в неравновесное состояние и быстрому, через 50 лет, исчезновению запаса (рис. 3а).

Включение в модель доли повторно нерестующих рыб в реально наблюдаемом диапазоне значений (от 0 до 0.05) не оказывает на нерестовое стадо сколько-либо заметного воздействия. Дальнейшее увеличение доли повторно нерестующих рыб в модели до 0.1 и далее (до 0.2 и выше) ведёт к постепенному увеличению амплитуды осцилляций при отсутствии промысла (рис. 3б, 3в). Чем больше доля повторно нерестующих лососей, тем больший пресс промысла способна выдержать популяция.

Форсированное увеличение в модели доли повторно нерестующих рыб до нереально высоких значений приводит к нарушениям колебательной ритмики — появлению чередующихся осцилляций разной амплитуды. При изъятии 90% нерестового стада численность асимптотически стремится к нулю в течение более чем столетнего периода, т.е. устойчивость популяции к промыслу значительно повышается (рис. 4).

Расчёты показали, что даже запредельное увеличение доли повторно нерестующих производителей не приводит к столько же внушительному росту численности запаса — по сравнению с ситуацией полного отсутствия повторно нерестующих рыб при отсутствии промысла и при относительной величине “остатка” в 50% средняя численность популяции увеличивается всего лишь на 17%. Лимитирующим фактором являются численные значения параметров функции, описывающей процесс пополнения. Функция Рикера отражает рекуррентную зависимость между каждым последующим и предшествующим состоянием популя-

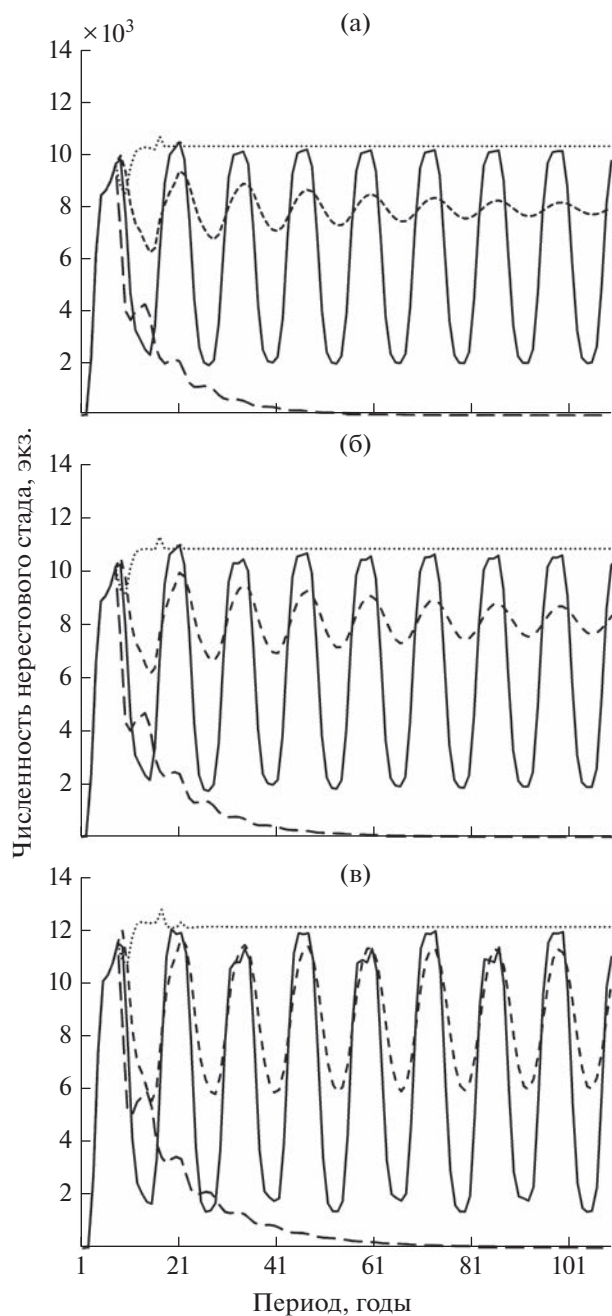


Рис. 3. Поведение модельной популяции атлантического лосося *Salmo salar* при отсутствии повторно нерестующих рыб (а), доле таких рыб 5 (б), 20% (в) и разном промысловом усилии при коэффициенте промысловой смертности, равном 0 (—), 0.5 (---), 1.4 (····) и 3.0 (— · —).

ции (Криксунов, Бобырев, 2007), что в свою очередь связано с наличием плотностного фактора, отражающего экологическую ёмкость среды. Иначе говоря, если кормовой ресурс реки может обеспечить воспроизводство максимум 10–15 тыс. лососей, то ожидать возврата большего количества не

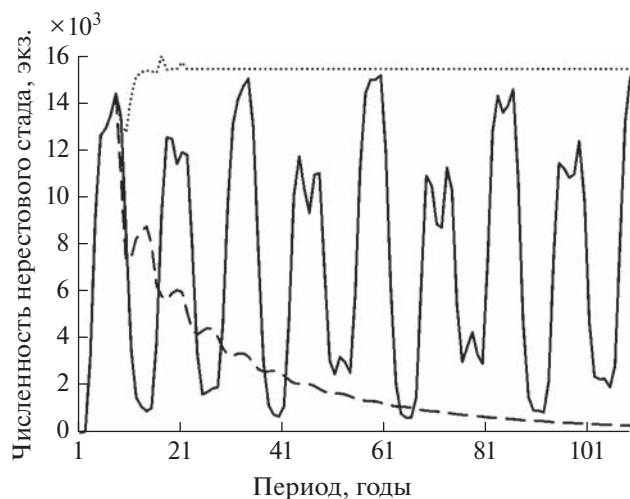


Рис. 4. Поведение модельной популяции атлантического лосося *Salmo salar* при величине “остатка” 50%. Обозначения см. на рис. 3.

следует, даже при избыточном количестве откладываемой икры.

ОБСУЖДЕНИЕ

Причины, определяющие сроки начала нерестовой миграции, равно как и повторного нереста изучены недостаточно, но, вероятно, наступление сроков созревания и формирования стратегий жизненного цикла является итогом совокупного воздействия экологических, генетических факторов и физиологического статуса (Moblely et al., 2021). Существует также оригинальная гипотеза, согласно которой биохимический механизм реализации смерти сёмги после нереста может быть выключен под воздействием глохий европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera* L.), паразитирующих на жабрах лососей (Зюганов, 2005).

С эволюционной точки зрения, существование явления повторного нереста у лососей должно иметь приспособительное значение. Очевидно, что вид атлантический лосось сочетает две репродуктивные стратегии — моноциклию, предполагающую единственный в жизни репродуктивный эпизод (как, например, у дальневосточных лососей), и полициклию, характеризующуюся распределением репродуктивных усилий во времени, что свойственно большинству видов (Hughes, 2017). Наличие и соотношение внутри популяции разных жизненных стратегий в конечном счёте определяет репродуктивный успех всей популяции. В любом случае растянутость репродуктивного процесса является одним из элементов репродуктивной стратегии. Увеличению промежутка времени, за который сёмга одной генерации становится половозрелой, способствуют мозаич-

ность возрастного состава, наличие представителей осенней сезонной расы и повторно нерестующих особей. Набор этих факторов позволяет растянуть процесс размножения одной когорты на семь и более лет. Расширение темпоральных границ процесса воспроизводства обеспечивает возможность скрещивания представителей разных генераций, что в свою очередь способствует устойчивости полиморфизма и сохранению внутривидовой генетической компоненты (Алтухов, 1995).

Помимо этого следует учесть и переменчивые условия жизни в реке, которые наряду с плотностным фактором определяют урожайность той или иной когорты. Как правило, за чередой благоприятных для эмбриогенеза и развития молоди лет следуют неблагоприятные годы. Распределение репродуктивного усилия на длительный период можно рассматривать в качестве демпфера, позволяющего увеличить шанс для части потомства развиваться в благоприятные для этого годы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современных популяциях атлантического лосося, населяющего реки Кольского п-ова, относительная численность рыб, нерестящихся повторно, невелика и находится в диапазоне от доли процента до 5%.

На имитационной математической модели показано, что постепенное увеличение доли повторно нерестующих особей в нерестовой части популяции атлантического лосося приводит к возрастанию амплитуды автоколебаний и повышению устойчивости популяции к промыслу. Эта закономерность начинает ощутимо проявляться только при условии превышения относительным количеством повторно нерестующих рыб величины 5%. Наблюдаемое в настоящее время ничтожное количество таких рыб слабо влияет на процесс воспроизводства и динамические свойства системы и не приводит к заметному повышению численности.

Факт повторного нереста у атлантического лосося наряду с множеством возрастных комбинаций и наличием сезонных рас, свойственных этому виду, следует рассматривать в качестве приспособительного явления, одного из элементов стратегии воспроизводства, выражающейся в растягивании репродуктивного усилия во времени, что обеспечивает скрещивание рыб из разных когорт, способствуя тем самым сохранению внутривидовой генетической разнообразия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую признательность сотрудникам ПИНРО А.В. Зубченко за ценные замечания по тексту рукописи, И.В. Самохвалову и А.Г. Потуткину за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбелев В.В., Громов Г.Д., Лагунов И.И. 1956. О повторном нересте семги // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР. С. 131–140.
- Алексеев М.Ю. 2003. Изучение динамики численности нерестового стада атлантического лосося реки Тулома с помощью математической модели // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 2 (14). С. 246–263.
- Алексеев М.Ю., Криксунов Е.А. 1999. Современное состояние стада семги реки Умба // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 224–231.
- Алексеев М.Ю., Зубченко А.В., Криксунов Е.А. 2006. Применение имитационного математического моделирования для оценки величины нелегального вылова семги (*Salmo salar* L.) в реке Умба // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 2 (26). С. 318–325.
- Алтухов Ю.П. 1995. Внутрипопуляционная компонента генного разнообразия. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // Соросов. образоват. журн. № 1. С. 32–43.
- Бакитанский Э.Л., Яковенко М.Я. 1976. Миграция вальчаков атлантического лосося из р. Варзуга // Тр. ВНИРО. Т. 33. С. 33–38.
- Зубченко А.В., Калюжин С.М., Веселов А.Е. и др. 2007. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Умба (Кольский полуостров). Петрозаводск: Скандинавия, 164 с.
- Зюганов В.В. 2005. Долгожитель-паразит, продлевающий жизнь хозяина. Жемчужница *Margaritifera margaritifera* выключает программу ускоренного старения у лосося *Salmo salar* // Докл. РАН. Т. 403. № 5. С. 701–705.
- Криксунов Е.А. 1995. Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 302–321.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. 2007. Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб // Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты. М.: Ижевск: НИЦ Регулярная и хаотическая динамика; Институт компьютерных исследований. С. 453–471.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР, 36 с.
- Мельникова М.Н. 1962. Методика и результаты меченая вальчаков семги в р. Варзуга в 1958–1959 гг. // Науч.-тех. бюл. ГосНИОРХ. № 15. С. 78–81.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Новоселов А.П. 2016. Современное состояние лососеобразных рыб в водоемах европейского Северо-Востока // Тр. ВНИРО. Т. 162. С. 6–11.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Ducharme L.J.A. 2011. Atlantic salmon returning for their fifth and sixth consecutive spawning trips // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 6. P. 1661–1664. <https://doi.org/10.1139/f69-149>
- Gray R.W., Cameron J.D., McLennan A.D. 1987. Artificial reconditioning, spawning and survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., kelts in salt water and survival of their F1 progeny // Aquac. Res. V. 18. № 4. P. 309–326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1987.tb00321.x>
- Halttunen E., Jensen J.L.A., Næsje T.F. et al. 2013. State-dependent migratory timing of postspawned Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 70. № 7. P. 1063–1071. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0525>
- Hubley P.B., Amiro P.G., Gibson A.J.F. et al. 2008. Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat // ICES J. Mar. Sci. V. 65. № 9. P. 1626–1634. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn129>
- Hughes P.W. 2017. Review between semelparity and iteroparity: empirical evidence for a continuum of models of parity // Ecol. Evol. V. 7. № 20. P. 8232–8261. <https://doi.org/10.1002/ece3.3341>
- Jokikokko E., Jutila E. 2005. Effect of fishing regulation on the occurrence of repeat spawners and age distribution of Atlantic salmon in a northern Baltic river // Fish. Manag. Ecol. V. 12. № 5. P. 341–347. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2005.00457.x>
- Jonsson N., Hansen L.P., Jonsson B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge // J. Anim. Ecol. V. 60. № 3. P. 937–947. <https://doi.org/10.2307/5423>
- Mobley K.B., Aykanat T., Czorlich Y. et al. 2021. Maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*, Salmonidae): a synthesis of ecological, genetic, and molecular processes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 31. № 3. P. 523–571. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09656-w>
- Niemelä E., Orell P., Erkinaro J. et al. 2006. Previously spawned Atlantic salmon ascend a large subarctic river earlier than their maiden counterparts // J. Fish Biol. V. 69. № 4. P. 1151–1163. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01190.x>
- Reid J.E., Chaput G. 2012. Spawning history influence on fecundity, egg size, and egg survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, New Brunswick, Canada // ICES J. Mar. Sci. V. 69. № 9. P. 1678–1685. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss091>
- Talbot C., Stagg R., Eddy F. 1992. Renal, respiratory and ionic regulation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts following transfer from fresh water to seawater // J. Comp. Physiol. B. V. 162. № 4. P. 358–364. <https://doi.org/10.1007/BF00260764>

УДК 597.08

ОПИСАНИЕ СТЕРОИДОСЕКРЕТОРНЫХ КЛЕТОК ПРИ РАЗВИТИИ И АТРЕЗИИ ООЦИТОВ ЛОБАНА *MUGIL CEPHALUS* (MUGILIDAE) В ЛАГУНЕ ЭЛЬ-БАРДАВИЛЬ, ЕГИПЕТ[#]

© 2023 г. М. А. Муса¹, *, Ф. А. Эль-Мессади², Н. А. Халил¹

¹Национальный институт океанографии и рыболовства, Каир, Египет

²Университет Менуфии, Шибин-эль-Ком, Египет

*E-mail: mostafa_mousa2002@yahoo.com

Поступила в редакцию 26.09.2022 г.

После доработки 14.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Проанализированы изменения стероидосекреторных клеток в процессе созревания ооцитов лобана *Mugil cephalus* в лагуне Эль-Бардавилль. Выделено пять периодов развития ооцитов: превителлогенез, вителлогенез (начальный, средний, поздний) и преднерестовый. На стадиях вителлогенеза выявлены признаки аномальной атрезии ооцитов. В атретических фолликулах гранулёзные клетки преобразуются в активные фагоцитарные клетки, переваривающие и потребляющие желток ооцитов. С использованием гистохимических и ультраструктурных методов показано, что фолликулярные клетки развивающихся ооцитов – клетки теки и гранулёзные – являются компонентами гормонального синтеза. В слоях теки и гранулёзных клеток прослежены количественные и качественные изменения, сопровождающие оогенез, что отражается в существенном увеличении числа, размера и состава жировых включений. Таким образом, на основе гистологических и ультраструктурных данных описаны изменения стероидогенных клеток в оогенезе. Представленная информация является полезной для знаний в сфере охраны и устойчивой эксплуатации популяции лобана в лагуне Эль-Бардавилль.

Ключевые слова: лобан *Mugil cephalus*, гистология, стероидогенез, атрезия, яичник, лагуна Эль-Бардавилль, Египет.

DOI: 10.31857/S0042875223030141, **EDN:** BYQILK

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

СОСТАВ ПИЩИ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО КОНГЕРА *CONGER CONGER* (CONGRIDAE) В ТУРЕЦКИХ ВОДАХ ЭГЕЙСКОГО МОРЯ[#]

© 2023 г. Б. Байхан¹, Б. Тайлан¹, *

¹Университет Эги, Измир, Турция

*E-mail: burcu.taylan@ege.edu.tr

Поступила в редакцию 12.04.2022 г.

После доработки 09.11.2022 г.

Принята к публикации 09.11.2022 г.

Исследованы состав пищи и репродуктивные особенности атлантического угря *Conger conger* (Linnaeus, 1758) в турецких водах Эгейского моря для сравнения полученных данных в течение всех четырех сезонов и с таковыми из других районов Средиземного моря. Всего было исследовано 100 особей. В желудках особей рассматриваемого вида обнаружены жертвы 19 таксонов, принадлежащие к трём крупным группам (головоногие моллюски, ракообразные и рыбы). Согласно индексу относительной значимости ракообразные были доминирующей пищей в рационе особей размером менее 50 см, в то время как рыбы преобладали в пище особей длиной от 75 до 100 см. Гистологический анализ 80 яичников показал, что самки были представлены неполовозрелыми (20%) и созревающими (80%) особями. Созревающие самки имели яйцеклетки превителлогенной (16% всех рыб) и ранней вителлогенной (64%) стадий развития. Диаметр ооцитов составлял 80–476 мкм: у превителлогенных 80–240 мкм, у ранних вителлогенных – 245–476 мкм. Незрелые самки имели яичники с диаметром яйцеклеток < 30 мкм.

Ключевые слова: атлантический конгер *Conger conger*, состав пищи, созревание гонад, размножение, Эгейское море.

DOI: 10.31857/S0042875223030013, **EDN:** BXQOME

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ КРАСНОГО ПАГРА *PAGRUS MAJOR* (SPARIDAE) В КОРЕЙСКОМ ПРОЛИВЕ[#]

© 2023 г. С. Джин¹, Д. Г. Ким¹, Г. Ц. Сеонг¹, Д. Й. Канг¹, Дж. М. Йеонг², Х. Дж. Ким², Г. В. Бак¹, *

¹Институт морской промышленности, Центр морского биообразования и исследований,
Колледж морских наук, Национальный университет Кёнсан, Чинджу, Республика Корея

²Исследовательский центр рыбных ресурсов, Национальный институт
рыбохозяйственных наук, Пусан, Республика Корея

*E-mail: gwbaeck@gnu.ac.kr

Поступила в редакцию 26.10.2022 г.

После доработки 05.12.2022 г.

Принята к публикации 06.12.2022 г.

Исследована экология питания 1046 экземпляров красного пагра *Pagrus major*, пойманных снюрреводом и донным тралом в Корейском проливе с января по декабрь 2018 года. Длина особей по Смитту варьировала от 18.4 до 70.4 см. Красный пагр — плотоядный вид, который питался в основном беспозвоночными: стрекающими, крабами и головоногими моллюсками. Его рацион включал также небольшое количество амфипод, неполнохвостых раков, офиур, брюхоногих моллюсков, полихет и т.д. Рассчитанный трофический индекс составил 3.57. По мере роста красного пагра доля его относительно мелких жертв, таких как неполнохвостые раки и офиуры, уменьшается, а доля крупных жертв (стрекающие, крабы и головоногие моллюски) увеличивается. Для пагра самых крупных размеров (длиной ≥ 45 см) основной добычей являются головоногие моллюски и рыбы. Кроме того, с увеличением размеров тела у красного пагра, как правило, значительно увеличивается величина средней массы пищи на желудок (односторонний тест ANOVA: $p < 0.05$). Состав рациона красного пагра претерпевал сезонные изменения. Головоногие моллюски были доминирующей пищей во все сезоны. Весовая доля крабов была выше летом и осенью, в то время как потребление стрекающих было самым высоким зимой. Анализ PERMANOVA показал значительные различия состава пищи между различными размерными классами и сезонами. Интенсивность питания в зависимости от размерного класса и сезона существенно не различалась (односторонний тест ANOVA: $p > 0.05$). Анализ стратегии питания красного пагра показал, что вид является универсальным потребителем и использует широкую пищевую нишу.

Ключевые слова: *Pagrus major*, красный пагр, экология питания, Корейский пролив.

DOI: 10.31857/S0042875223030062, **EDN:** BYCQCF

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.553.2.574.34

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПОЛНЕНИЯ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) ОСТРОВА ИТУРУП

© 2023 г. В. И. Островский¹, *, А. М. Каев²

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

²Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: Ostrovskiy@tinro.khv.ru

Поступила в редакцию 17.06.2022 г.

После доработки 15.07.2022 г.

Принята к публикации 18.07.2022 г.

На основе данных о численности 53 поколений горбуши *Oncorhynchus gorbusha* о-ва Итуруп (производители на нерестилищах, покатная молодь и возврат половозрелых рыб) путём нелинейного регрессионного анализа построена модель, описывающая зависимость численности половозрелых потомков горбуши от начальной численности поколений и влияния внешних факторов. Моделью объяснимо около 80% изменчивости пополнения, причём оно в большей степени зависит от влияния внешних факторов, действующих в пресноводный период жизни. Наиболее тесно изменчивость пополнения связана с факторами, ассоциированными с гидрологическим режимом рек. Зависимость пополнения от количества скатывающейся с нерестилищ молоди, описываемая кривой куполообразной формы, свидетельствует о лимитирующем влиянии плотностных факторов на становление численности горбуши в течение морского периода жизни. При этом не выявлено статистически значимого влияния количества молоди, выпускаемой с рыбоводных заводов, на динамику численности пополнения.

Ключевые слова: горбуша, динамика численности, моделирование, вероятные факторы, остров Итуруп.

DOI: 10.31857/S0042875223030153, EDN: BYVWZA

Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* – высокочисленный вид, во многом определяет результаты лососёвого промысла на российском Дальнем Востоке. Велико её значение и на о-ве Итуруп, который по среднемноголетнему вылову этого вида занимает второе место в Сахалино-Курильском регионе после юго-восточного побережья о-ва Сахалин. Однако численность рыб, возвращающихся на нерест после нагула в морских водах (возврат), на Итурупе вдвое выше, чем на юго-восточном побережье Сахалина в расчёте как на единицу площади нерестилищ, так и на одного условного производителя в реках (Каев, 2022). Большая численность горбуши на Итурупе является следствием весьма благоприятных условий воспроизводства. В реках они связаны с высокой долей грунтовых вод в баланс речного годового стока, что в сочетании с мягкими снежными зимами способствует выживанию потомства в эмбриональный и личиночный периоды развития (Чупахин, 1975). А после ската из рек благоприятные условия нагула обеспечиваются как высокой продуктивностью

морских вод в районе южных Курильских о-вов (Бродский, 1955, 1959; Uda, 1963; Рассашко, Кайгородов, 1977; Налетова и др., 1997; Шунтов, 2001), так и плотными скоплениями зоопланктона непосредственно у побережья Итурупа в зоне обитания мальков (Ефанов и др., 1990; Каев, Чупахин, 2002; Чебанова и др., 2018). Наличие таких условий позволило отнести Итуруп к зоне экологического оптимума воспроизводства горбуши (Глубоковский, 1995; Gritsenko, Klovach, 1998). Тем не менее и для этого острова характерны большие межгодовые изменения численности возвратов – от 1.6 до 33.1 млн экз. в 1978–2021 гг. (Каев, 2022), которые не всегда удавалось предвидеть при разработке промысловых прогнозов. Так, в процессе реализации прогнозов в 1980–2010 гг. в восьми случаях фактические уловы в 1.5 раза отклонялись от прогнозной величины, а в трёх случаях разница превысила двукратный уровень (Каев, 2011).

Классическими однофакторными моделями не удаётся удовлетворительно аппроксимировать зависимость возврата от численности производи-

телей (родителей), так как помимо ошибок оценки численности родителей и потомков существует множество природных факторов, влияющих на становление численности лососей (Коновалов, 1985), в то время как в процессе мониторинга условий воспроизводства регистрируют лишь некоторые из них. Свою долю неопределённости вносит заводское разведение горбуши, объёмы которого весьма существенны на Итурупе — примерно 40% суммарной численности скатывающейся из рек молоди дикого и заводского происхождения, причём с амплитудой этой доли для разных поколений от 14 до 78% (Каев, 2022). Проблема в том, что существуют разные точки зрения на роль заводского разведения горбуши в формировании её промыслового запаса: от безоговорочного признания его весомого вклада (Хоревин, 1994; Романчук, 2000) до сомнений в его эффективности (Mogita et al., 2006; Каев, 2012). Данные отолитного маркирования особей заводского происхождения до сих пор не внесли ясность в этот вопрос, свидетельствуя скорее всего о более высокой выживаемости рыб дикого происхождения (Стекольщикова, 2015).

Численность популяций зависит от рождаемости, определяющей начальную численность поколений, и от смертности, во многом зависящей от климатических условий. Попытки описания динамики численности, зависящей от двух факторов, однофакторными моделями корректны лишь при допущении постоянства фактора, не включённого в модель. Так, классические модели запас—пополнение анализируют влияние на динамику единственного фактора, определяющего начальную численность поколений, что может быть справедливым лишь при постоянстве климатических условий, влияющих на смертность рыб (Максименко, Антонов, 2003). Однако во многих исследованиях убедительно показана зависимость изменчивости численности поколений лососей в связи с различными климатическими индексами (Klyashtorin, 2001; Кляшторин, Любушин, 2005; Котенев и др., 2010, 2015; Бугаев, Тепнин, 2011; Бугаев и др., 2021). Результаты таких работ, в противоположность результатам работ на основе моделей запас—пополнение, отражают вторую составляющую динамики численности — смертность.

Вероятно, в периоды относительно стабильной численности нерестовой части запаса пополнение сильнее зависит от влияния внешних факторов, в периоды относительно стабильных условий воспроизводства — от численности производителей, но вопрос о соотношении ролей этих факторов в формировании пополнения пока остаётся открытым (Максименко, Антонов, 2003). При анализе открытых систем данный вопрос может быть решён только с привлечением методов математического моделирования.

Цель работы — проанализировать причины изменчивости возврата горбуши о-ва Итуруп. Полагаем, что достижение поставленной цели позволит оценить степень влияния начальной численности поколений и климатических факторов на формирование подходов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Множественный регрессионный анализ выполнили на основе многолетних данных о численности горбуши на разных этапах жизненного цикла (заход производителей на нерестилища, покатная миграция молоди, возврат рыб соответствующих поколений) и доступных сведений, характеризующих условия воспроизводства этого вида в реках и нагула молоди в прибрежных водах о-ва Итуруп. Учитывая моноцикличность и за редкими исключениями двухлетний жизненный цикл горбуши, термин “возврат” в равной степени обозначает как численность поколения при завершении морского периода жизни, так и численность пополнения, ибо возврат полностью состоит из впервые созревающих рыб.

Численность скатившейся из рек молоди определяли по данным её выпусков с лососёвых рыбозаводов (ЛРЗ) и числа покатников дикого происхождения, которое рассчитывали по результатам учёта в реках Рыбцкая (СахНИРО) и Оля (Сахалинский филиал Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов — далее Сахрыбвод), адаптированным к небольшим рекам методом выборочных обловов (Воловик, 1967; Каев, 2010). Данные учёта экстраполировали на другие реки через индекс ската, характеризующий соотношение в контрольных реках численности заходов производителей и последующего ската молоди (Каев и др., 2020). Численность горбуши в возвратах поколений оценивали по величине уловов и заходах производителей в реки. Данные по биомассе вылова соответствуют официальной статистике. Расчёт числа выловленных рыб по пятидневкам осуществляли на основе их средней массы, определённой при биологических анализах горбуши из промысловых уловов. Оценку численности производителей на нерестилищах осуществляли сотрудники Сахрыбвода с помощью визуального учёта при пешем обходе рек. В малых водотоках вели тотальный подсчёт рыб, в крупных определяли плотность скоплений производителей на отдельных площадках нерестилищ с дальнейшей экстраполяцией результатов на весь нерестовый фонд вида (Шевляков и др., 2013). В процессе стандартизации этих данных для оценки суммарного захода рыб на нерестилища использовали результаты обследования так называемых реперных рек, имеющих важное значение в воспроизводстве горбуши, обследование которых

проводят за некоторым исключением ежегодно. Таким образом систематизировали данные по численности рыб в поколениях 1976–2019 гг. нереста (Каев, 2022). Для поколений 1967–1975 гг. нереста выполнили стандартизированный расчёт только числа выловленных рыб, уточнения по численности производителей на нерестилищах в реперных реках не внесли из-за утери первичных результатов обследований. В процессе корректировки ранее проведённых расчётов суммарных заходов производителей в реки в 1976–2007 гг. отклонения от первоначальных величин составили от -3.6 до 0.8% , в среднем -0.7% . Столь небольшие расхождения не могли существенно исказить тенденции в изменениях численности производителей, вследствие чего в анализе использовали ранее полученные данные по суммарному заходу производителей в реки о-ва Итуруп в 1967–1975 гг. (Каев, Чупахин, 2003), что позволило удлинить ряд с 44 до 53 анализируемых поколений.

О погоднo-климатических условиях в районе воспроизводства (среднемесячные значения температуры воздуха, сумма месячных осадков, максимальное количество суточных осадков в разных месяцах) судили по данным метеопункта, расположенного на о-ве Итуруп (синоптический индекс станции 32174, координаты: $45^{\circ}15'$ с.ш., $147^{\circ}53'$ в.д.; <http://www.pogodaiklimat.ru/history/32174.htm>. Version 01/02/2022). Метеопункт расположен практически в центральной части зоны воспроизводства горбуши на охотоморском побережье острова, в пределах которой естественное воспроизводство и заводское разведение вида обеспечивают формирование промыслового запаса (Каев, 2022). Из-за отсутствия сведений по метеоусловиям в отдельные годы из 53 поколений горбуши с учётом этих условий для анализа доступны данные только для 51 поколения. О температуре поверхности моря (SST) с мая по июль, то есть в период обитания молоди горбуши в морском прибрежье острова (Каев, Чупахин, 2002), судили по данным спутникового зондирования акватории между $44^{\circ}48'$ и $46^{\circ}42'$ с.ш. и $146^{\circ}12'$ и $148^{\circ}06'$ в.д., взятых на сайте NOAA Earth System Research Laboratory (Kalnay et al., 1996). Значения SST указанного полигона соответствовали непосредственным измерениям температуры воды в бух. Китовая, судя по имеющимся данным за 1968–1995 гг. ($r = 0.71$, $p < 0.001$).

Первичный выбор факторных переменных основан на анализе диаграмм рассеяния, сглаженных полиномом 2-й степени. Критерием для выбора служили значения скорректированных коэффициентов детерминации (R^2), этим же критерием оперировали при определении последовательности включения переменных в модель на основе анализа остатков. Усложнение модели за счёт дополнительных переменных вели при условии статистически значимого увеличения доли дисперсии зависимой переменной, объяснённой влия-

нием анализируемого фактора (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007). Увеличение этой доли принимали статистически значимым, если нулевая гипотеза об отсутствии такого увеличения, оценённая по критерию Фишера, отвергалась с вероятностью не менее 95%. Тесная корреляционная связь между отобранными переменными не выявлена, что позволяет рассматривать их в качестве отдельных статистических признаков. Значения коэффициентов уравнений подбирали методом итераций.

При выявлении возможных факторов, влияющих на изменения численности пополнения у лососей рода *Oncorhynchus*, в качестве исходной величины обычно принимают число рыб, пропущенных в реки для нереста (Островский, Пономарев, 2009, 2020). Однако на Итурупе очень велика доля молоди заводского происхождения, что может существенно отразиться на расчётных значениях выживаемости рыб разных поколений, принимая во внимание отсутствие достоверных оценок выживаемости рыб дикого и заводского происхождения. Поэтому в качестве исходных величин использовали численности молоди, скатившейся с нерестилищ и выпущенной с ЛРЗ. Уровень точности оценок заходов производителей в реки и ската молоди с нерестилищ примерно одинаков. Учёт производителей осуществляют во многих реках, однако его проводят методом визуального подсчёта рыб при пешем обходе (наличие субъективности). Учёт покатной молоди методом выборочных обловов даёт результаты, близкие к реальным, но проводят его всего в двух реках (Каев, 2022). При экстраполяции полученных данных на другие реки через индекс, отражающий число покатников как потомков одного условного производителя, возможно появление ошибок, связанных как с неточностью визуального подсчёта производителей, так и с разной плотностью заполнения ими нерестилищ. Однако есть основания полагать, что потенциальная потеря потомства в результате разрушения уже существующих гнёзд или стресса производителей при их сверхплотных скоплениях (Коновалов, 1989; Островский, 1995) не столь значима для Итурупа в условиях высокой интенсивности промысла, когда численность производителей на нерестилищах, как правило, находится около или ниже оптимума (Каев, 2022). Для краткости изложения молодь дикого и заводского происхождения именуется как дикая и заводская.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Связь численности половозрелых потомков с изменчивостью практически всех факторных переменных либо не выявлена, либо относительно слабая. Наиболее сильно возврат зависит от численности дикой молоди. Эту зависимость аппроксимировали несколькими вариантами уравнений –

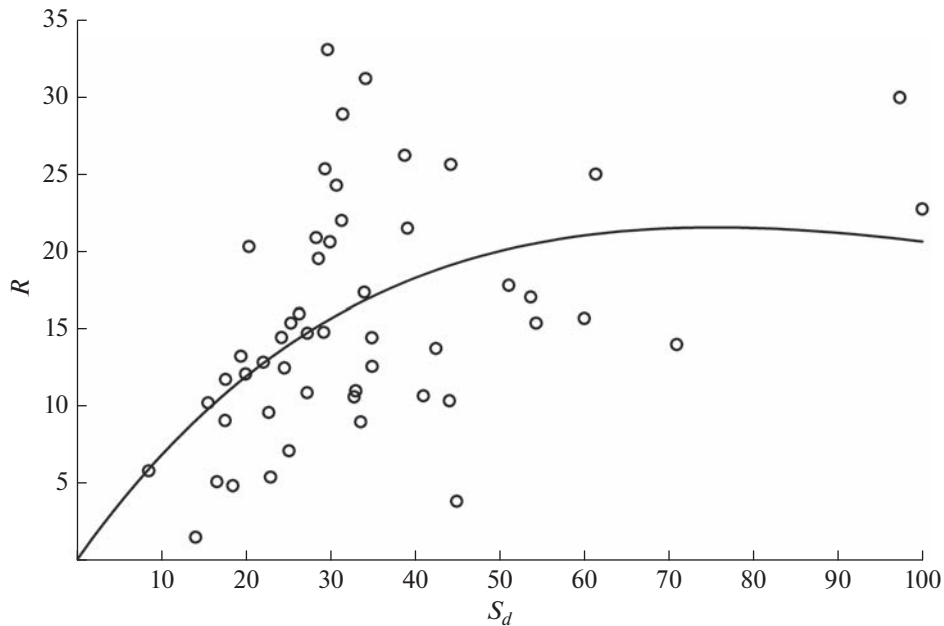


Рис. 1. Зависимость возврата горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (R , млн экз.) о-ва Итуруп от численности дикой молоди (S_d , %), сглаженная уравнением (1) (см. текст и табл. 1).

Рейша с соавторами, Людвиг–Уолтерса, Бивертон–Холта (Максименко, Антонов, 2003), степенной функцией, полиномом второй степени, но наилучшая аппроксимация (рис. 1), в том числе и в окончательном варианте модели, достигнута при использовании уравнения Рикера (1979), по этой причине оно выбрано в качестве исходного для построения модели:

$$R = aS_d \exp(-S_d/b), \quad (1)$$

где (здесь и далее) R – возврат, тыс. экз., S_d – нормированная (выраженная в процентах от наибольшего значения, как и все факторные переменные в последующих уравнениях) численность дикой молоди. Здесь и в последующих формулах: $a-h$ – коэффициенты уравнений, значения которых приведены в таблицах.

Детерминация пополнения уравнением (1) относительно невысока ($R^2 = 0.215$, но регрессия статистически значима на уровне 0.00061, $F = 13.420$, табл. 1). Распределение остатков регрессии (разность фактических и расчётных значений пополнения) не обладает значимыми эксцессом ($E_x = 0.156$, $T_{E_x} = 0.238$) и асимметрией ($A_s = 0.455$, $T_{A_s} = 1.364$), т.е. не сильно отклоняется от закона нормального распределения. Таким образом, результаты аппроксимации пополнения уравнением (1) можно признать удовлетворительными.

Отклонения (D_1) фактической численности пополнения (R) от теоретической (Rt_1 , линия регрессии, рис. 1) рассчитывали по формуле: $D_1 = R/Rt_1$. Попытки связать эти отклонения с количеством

заводской молоди как в данном случае, так и на последующих этапах построения модели оказались безуспешными. Наиболее тесно отклонения от регрессии 1 связаны с изменчивостью максимальных суточных осадков в октябре (в год нереста) и в мае (в год покатной миграции молоди). Эти зависимости, по-видимому, отражают уровни осенних и весенних паводков, сходным образом отрицательно влияющих на численность поколений. По этой причине для большей “компактности” модели значения этих признаков перед нормированием суммировали, и зависимость отклонений (D_1) от их изменчивости (рис. 2) выражали экспоненциальной функцией:

$$D_1 = a \exp(-cM), \quad (2)$$

где M – сумма максимальных значений суточного количества октябрьских осадков в год нереста и майских значений в год покатной миграции. Значения коэффициентов уравнения и результаты дисперсионного анализа приведены в таблице 1.

Зависимость возврата от двух факторов (S_d и M) описали уравнением:

$$R = aS_d \exp(-(S_d/b + cM)). \quad (3)$$

Совместным влиянием численности дикой молоди и максимального количества суточных осадков объяснимо 36.8% дисперсии численности пополнения, гипотеза о равенстве коэффициентов нулю маловероятна ($p = 1.6 \times 10^{-5}$, табл. 1). Обоснованность включения в модель переменной M

Таблица 1. Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (1–3) (см. текст)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(1), $R(S_d)$	(2), $D_1(M)$	(3), $R(S_d, M)$
$a \pm ASE$	777.149 ± 103.842	1.521 ± 0.180	1301.26 ± 235.720
$b \pm ASE$	75.510 ± 16.572		64.974 ± 11.058
$c \pm ASE$		0.009 ± 0.003	0.010 ± 0.003
Дисперсионный анализ уравнений			
$D_c : k_c$	2797670000 : 50	8.773 : 50	2797670000 : 50
$D_r : k_r$	2195120000 : 49	6.861 : 49	1768000000 : 48
R^2	0.215	0.218	0.368
F	13.420	13.660	13.975
p	0	0	0
SE	6762.5	0.378	6133.3
Анализ остатков уравнений			
$M \pm SE$	17.641 ± 927.806	0.001 ± 0.052	59.188 ± 832.624
As	0.455	0.290	-0.491
Ex	0.156	1.685	1.219
T_{A_s}	1.364	0.871	-1.473
T_{Ex}	0.238	-0.353	1.862

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: D_r , D_c – остаточная и общая скорректированная сумма квадратов отклонений; k – число степеней свободы, ASE – асимптотическая стандартная ошибка, стандартная ошибка коэффициента асимметрии (SE) равна 0.333, эксцесса – 0.655.

подтверждается высоким значением критерия Фишера ($F = 11.6$, $p < 0.01$).

Описанный алгоритм построения модели и анализа результатов полностью повторяется на последующих этапах усложнения. Отклонения фактической численности возврата от численности, рассчитанной по уравнению (3) (D_2), оказались наиболее тесно связанными с нормированным порядковым номером года нереста рыб (Y). В наблюдаемом диапазоне значений Y эта связь в графическом отображении имеет куполообразный вид (рис. 3). Скорее всего зависимость $D_2(Y)$ отражает влияние долгопериодных циклических изменений условий воспроизводства на возврат, но в рассматриваемом диапазоне значений факторной переменной удовлетворительное описание ($R^2 = 0.213$, $F = 6.573$, $p = 0.003$, табл. 2) достигается уравнением вида:

$$D_2 = a \exp(-((Y - d)/e)^2). \quad (4)$$

Зависимость пополнения от численности дикой молодежи (S_d), максимумов суточных осадков (M) и нормированного порядкового номера года нереста (Y) описали уравнением:

$$R = a S_d \exp\left(-\left(S_d/b + cM + ((Y - d)/e)^2\right)\right). \quad (5)$$

Значения коэффициентов и анализ уравнения (5) приведены в табл. 2.

Дополнение уравнения (3) переменной Y статистически значимо ($F = 11.9$, $p < 0.01$) улучшает описание изменчивости пополнения, коэффициент детерминации увеличивается с 0.368 (табл. 1) до 0.498 (табл. 2). Отклонения от этого уравнения (D_3) закономерно изменяются соответственно сумме осадков (рис. 4) в октябре в год нереста (O):

$$D_3 = a \exp(-((O - f)/g)^2). \quad (6)$$

Уравнение (6) описывает 31.3% дисперсии отклонений от уравнения 5, гипотеза о равенстве коэффициентов нулю отвергается на высоком ($F = 10.9$; $p = 0.0001$) уровне (табл. 2).

Уравнение, включающее четыре факторные переменные, представлено в виде:

$$R = a S_d \exp\left(-\left(S_d/b + cM + ((Y - d)/e)^2 + ((O - f)/g)^2\right)\right). \quad (7)$$

Дополнение уравнения (5) фактором O статистически значимо увеличивает долю объяснённой дисперсии пополнения ($F = 37.8$, $p < 0.01$) на 23.2% – с 49.8 (табл. 2) до 73.0% (табл. 3).

Последним фактором в модель включена средняя температура воздуха в апреле (T) в год миграции молодежи в море (рис. 5) – по мере увеличения значений этого признака численность пополнения уменьшается. Отклонения от регрессии 7 (D_4), свя-

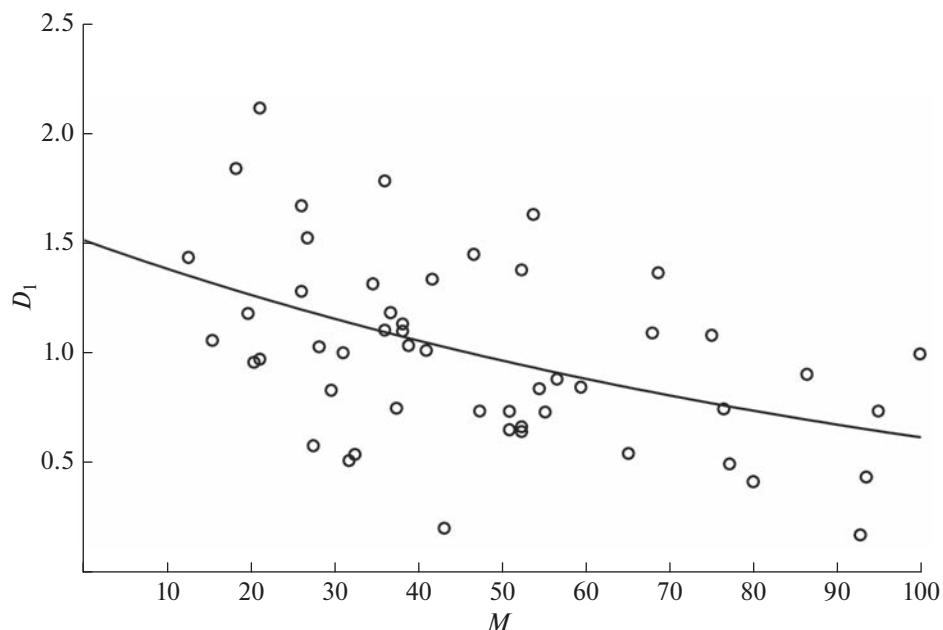


Рис. 2. Связь отклонений от регрессии (1) (D_1) с суммой максимальных значений суточных осадков (M , %) в октябре в год нереста и в мае в год покатной миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (2) (см. текст и табл. 1).

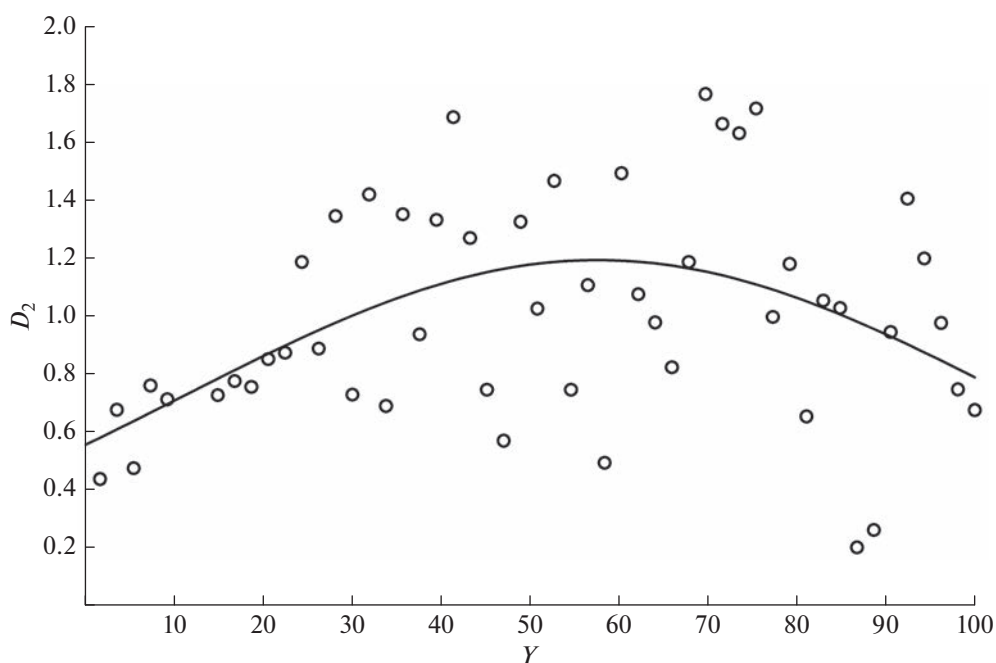


Рис. 3. Связь отклонений от регрессии (3) (D_2) с порядковым номером года нереста (Y , %) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (4) (см. текст и табл. 2).

занные с изменчивостью этого фактора, выразили уравнением:

$$D_4 = a \exp(-hT). \quad (8)$$

Влиянием средней температуры воздуха объяснимо всего 11.8% дисперсии отклонений от ре-

грессии (7) (табл. 3), но гипотеза о равенстве коэффициентов нулю отвергается с вероятностью 98.6% ($F = 6.6$). Решение использовать эту переменную связано с надеждой выявить связь отклонений пополнения с влиянием количества заводской молоди, для чего пытались исключить влияние всех воз-

Таблица 2. Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (4–6) (см. текст)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(4), $D_2(Y)$	(5), $R(S_d, M, Y)$	(6), $D_3(O)$
$a \pm ASE$	1.195 ± 0.076	1607.620 ± 281.549	1.119 ± 0.051
$b \pm ASE$		58.305 ± 8.928	
$c \pm ASE$		0.010 ± 0.003	
$d \pm ASE$	50.707 ± 4.440	61.650 ± 6.122	
$e \pm ASE$	65.827 ± 10.719	71.467 ± 13.381	
$f \pm ASE$			42.615 ± 3.359
$g \pm ASE$			46.191 ± 7.496
Дисперсионный анализ уравнений			
$D_c : k_c$	$7.209 : 50$	$2797670000 : 50$	$5.046 : 50$
$D_r : k_r$	$5.656 : 48$	$1405390000 : 46$	$3.466 : 48$
R^2	0.215	0.498	0.313
F	6.573	11.408	10.934
p	0.003	0.000	0.000
SE	0.347	5588.5	0.272
Анализ остатков уравнений			
$M \pm SE$	0 ± 0.047	65.265 ± 742.326	0.010 ± 0.037
As	-0.225	-0.491	0.092
Ex	-0.101	1.291	-0.541
T_{A_s}	-0.676	-1.473	0.276
T_{Ex}	-0.154	1.862	-0.826

можных маскирующих факторов из числа имеющихся в нашем распоряжении. Однако, как и на предыдущих этапах построения модели, такая связь не выявлена.

Несмотря на относительно слабую связь пополнения с факторной переменной T , дополнение уравнения (7) влиянием этого фактора статистически значимо ($F = 11.37, p < 0.01$) увеличивает долю объяснённой дисперсии пополнения на 5.6% (табл. 3). Итоговая модель представлена в виде:

$$R = aS_d \exp\left(-\left(S_d/b + cM + ((Y-d)/e)^2 + ((O-f)/g)^2 + hT\right)\right). \quad (9)$$

Суммарным влиянием всех факторных переменных объяснимо 78.6% дисперсии возврата. Распределение остатков модели практически не отличается от гауссовского ($T_{A_s} = 1.003, T_{Ex} = -0.89$, табл. 3).

Временная изменчивость пополнения, рассчитанная по уравнению (9), хорошо согласуется с фактическими данными (рис. 6), коэффициент парной корреляции Пирсона между сравниваемыми рядами составляет 0.887. В целом результаты по-

строения модели можно признать удовлетворительными.

Судя по изучению двух популяций горбуши и трёх популяций кеты *O. keta*, воспроизводящихся в реках Хор (бассейн р. Амур), Мы и Иска (впадают с материкового побережья соответственно в Амурский лиман и в Сахалинский залив), основную роль в динамике численности покатной молоди играет её начальная численность, определяемая числом производителей на нерестилищах (Островский, 2014). Внешние факторы в определении численности покатной молоди второстепенны, причём видовая реакция на эти факторы несколько различна – численность поколений кеты сильнее зависит от количества осадков, горбуши – от температуры воздуха. Полученные результаты по горбуше о-ва Итуруп подтверждают первостепенную роль количества молоди, скатывавшейся с нерестилищ (S_d), в формировании численности поколений. Исключение этой переменной из уравнения (9) приводит к значительному уменьшению величины скорректированного коэффициента детерминации модели и к слишком большим ошибкам коэффициентов. В отличие от горбуши указанного выше материкового побережья возврат рыб этого вида на о. Итуруп сильнее

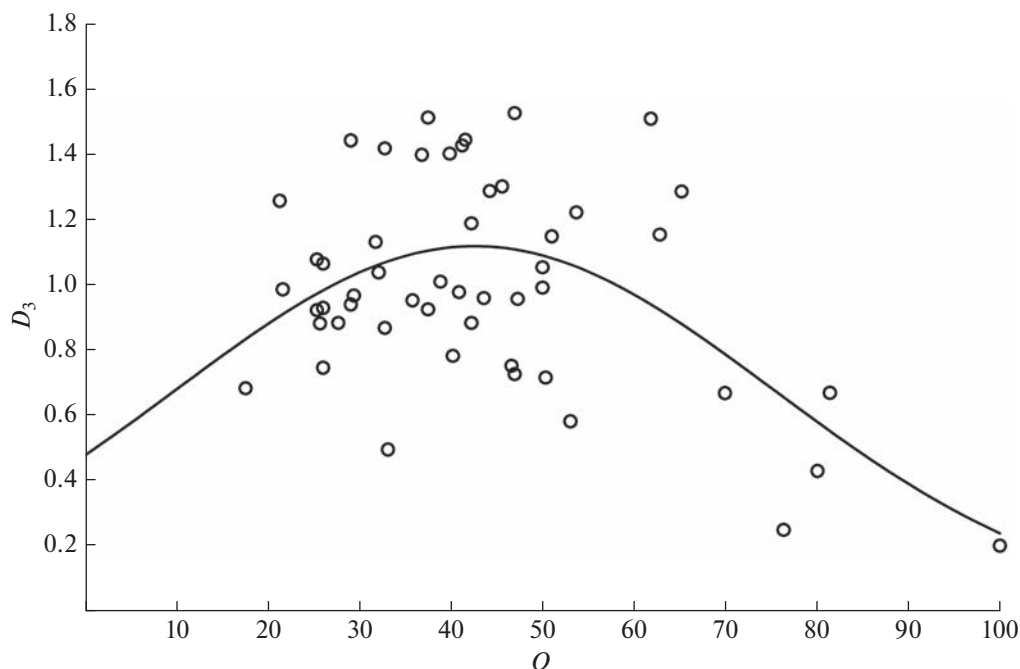


Рис. 4. Связь отклонений от регрессии (5) (D_3) с суммой осадков в октябре (O , %) в год нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (6) (см. текст и табл. 2).

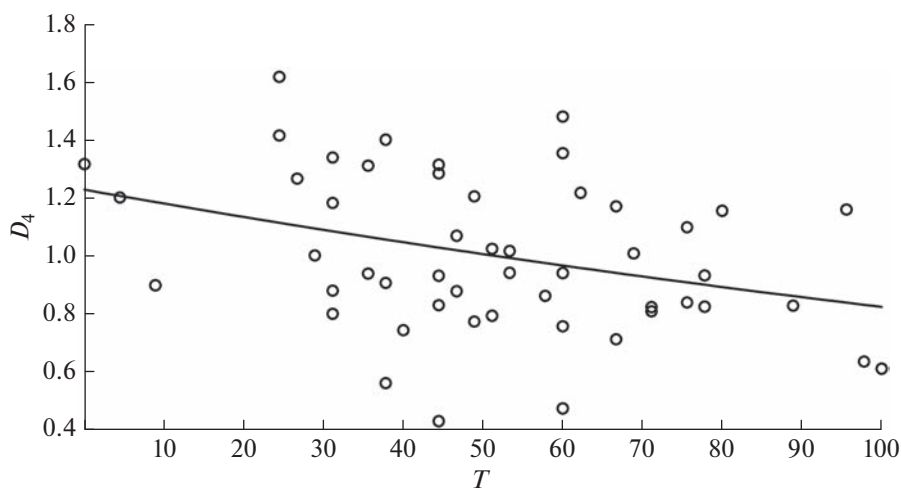


Рис. 5. Зависимость отклонений от регрессии (7) (D_4) от средней температуры воздуха в апреле (T , %) в год покатной миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (8) (см. текст и табл. 3).

зависит не от температуры воздуха, а от количества осадков, что вполне согласуется с особенностью местного климата. Он типично морской — сырой, без резких морозов зимой и сильной жары летом, для него характерно большое количество атмосферных осадков (Рыбы ..., 2012). Поэтому вполне вероятно, что значения температуры воздуха при присущих им небольших колебаниях не выходят за пределы оптимума для воспроизводства горбуши, в то время как сравнительно частое

прохождение тайфунов определяет высокую изменчивость количества дождевых осадков.

Отметим принципиальную разницу в характере связи возврата с максимальными суточными значениями осадков (M) и суммой месячных осадков (O). Первый признак характеризует уровень паводка. Независимо от того, происходит он в октябре (в год нереста) или в мае (в год покатной миграции молоди), чем больше суточное количество осадков, тем сильнее паводок и тем меньше

Таблица 3. Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (7–9) (см. текст)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(7), $R(M, Y, O)$	(8), $D_4(T)$	(9), $R(M, Y, O, T)$
$a \pm ASE$	2154.096 ± 288.403	1.229 ± 0.102	2713.42 ± 360.244
$b \pm ASE$	56.640 ± 5.827		54.989 ± 5.041
$c \pm ASE$	0.012 ± 0.002		0.011 ± 0.002
$d \pm ASE$	61.497 ± 3.454		64.670 ± 3.508
$e \pm ASE$	62.457 ± 7.012		62.337 ± 6.358
$f \pm ASE$	42.741 ± 2.806		41.224 ± 3.493
$g \pm ASE$	44.210 ± 5.705		49.332 ± 7.370
$h \pm ASE$		0.004 ± 0.002	0.005 ± 0.001
Дисперсионный анализ уравнений			
$D_c : k_c$	2797670000 : 50	3.602 : 50	2797670000 : 50
$D_r : k_r$	756240000 : 44	3.177 : 49	598096000 : 43
R^2	0.730	0.118	0.786
F	19.827	6.556	22.562
p	0	0.014	0
SE	4193.7	0.257	3773.6
Анализ остатков уравнений			
$M \pm SE$	7.514 ± 544.576	0 ± 0.035	60.721 ± 484.225
As	0.313	-0.020	0.334
Ex	-0.572	-0.299	-0.582
T_{A_s}	0.940	-0.061	1.003
T_{Ex}	-0.873	-0.457	-0.890

возврат (рис. 2). Повышенные осадки могут приводить к подвижкам грунта вплоть до вымывания из него икринок (осень), а также не полностью “созревших” для миграции мальков (весна), снижая их выживаемость в море. Так, при раскопке площадок на нерестилищах горбуши в р. Кура (южная часть о-ва Сахалин) в ноябре 2009 г. после прохождения мощного паводка не обнаружено живых зародышей, в итоге весной следующего года был крайне слабый скат молоди из этой реки (Каев, 2018), а при обловах молоди в р. Курилка (о. Итуруп) установлено, что во время высокого паводка более половины покнатников при скатывании имели остатки желточного мешка, составлявшего в среднем 35% массы тела (Чупахин, 1975).

Отрицательное влияние второго признака (O) на пополнение проявляется только при дефиците и избытке месячной суммы ноябрьских осадков (рис. 4). В этом случае куполообразная форма кривой связана с двумя процессами, протекающими при нарастании количества осадков. Прежде всего, это накопление влаги в почве, способствующее увеличению выживаемости эмбрионов в нерестовых гнёздах за счёт хорошей фильтрации воды (Чупахин, 1986), однако большие осад-

ки вызывают паводки, приводящие к гибели эмбрионов из-за размыва грунта на нерестилищах (Каев, 2018). В нашем распоряжении не было сведений по уровенному режиму рек или расходам воды, так как при их наличии, вероятно, можно было бы более точно описать изменчивость возврата, чем по косвенным признакам (осадки).

Единственный выявленный фактор, связанный с температурой воздуха в апреле в год покатной миграции (T), по-видимому, проявляется в изменчивости скорости таяния снега и, соответственно, уровня весеннего паводка. Располагая сведениями о температуре поверхности моря с мая по июль, мы предполагали, что с понижением температуры воды возвраты могут уменьшаться вследствие снижения выживаемости молоди на ранних стадиях жизненного цикла (Карпенко, 1998). Однако ни на одном этапе построения модели связь остатков регрессий с данным фактором не выявлена. Действительно, корреляция между выживаемостью поколений (коэффициент возврата – данные по: Каев, 2022) и SST в июне ($r = -0.20$, $p > 0.05$), в течение которого из рек скатывается основная часть молоди, и в июле ($r = 0.14$; $p > 0.05$), когда мальки нагуливаются в заливах острова, практи-

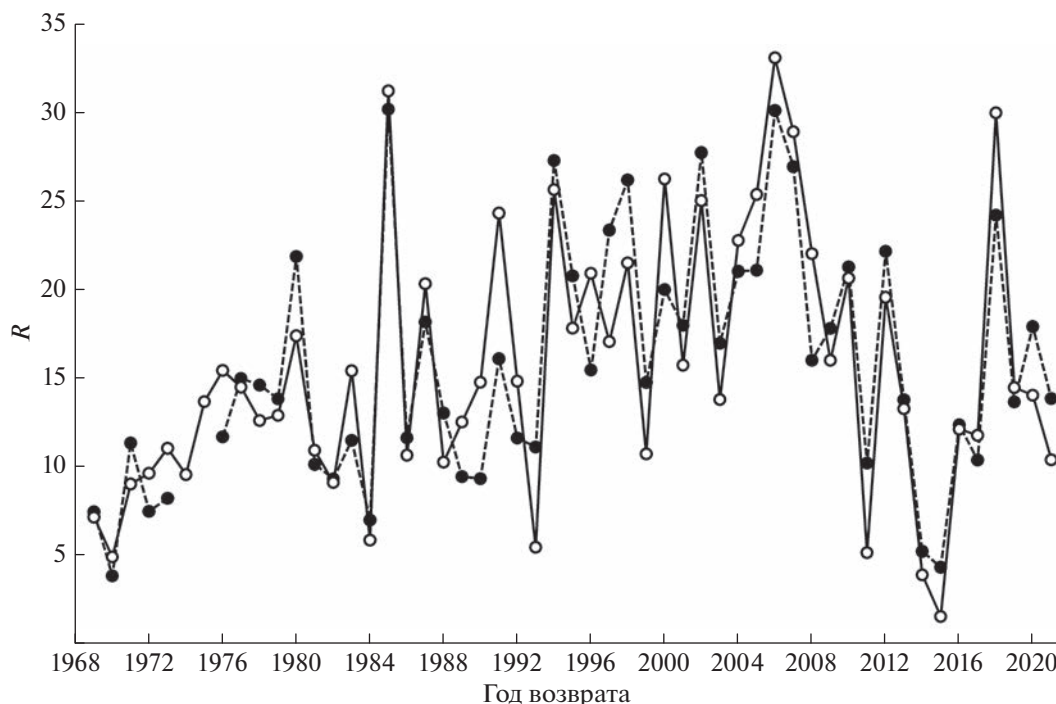


Рис. 6. Динамика фактических (—○—) и рассчитанных по уравнению (9) (см. текст и табл. 3) прогнозных (---●---) возвратов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (R , млн экз.) в 1969–2021 гг. на о-ве Итуруп.

чески отсутствует. Видимо, изменчивость температуры воды в прикурильском районе не выходит за пределы оптимума для молоди.

Характеристика общности условий воспроизводства рыб одного поколения, скорее всего, полностью не исчерпывается действием рассмотренных факторов. Вероятно, есть и иные составляющие динамики пополнения, не включённые в модель, которые медленно изменяются от года к году, что описывается переменной Y (год нереста) (рис. 3). Не исключено, что действие этих факторов проявляется в морской период жизни.

Из результатов анализа следует, что пополнение существенно определяется численностью дикой молоди, влиянием данного фактора объяснимо ~20% изменчивости пополнения (табл. 1). Суммарным влиянием всех факторов объяснимо ~80% дисперсии зависимой переменной (табл. 3), следовательно, в целом пополнение горбуши о-ва Итуруп в большей степени зависит от влияния внешних факторов, чем от начальной численности поколений. По этой причине увеличение “урожая” горбуши за счёт искусственного увеличения начальной численности поколений может нести связанные с этим риски.

Логика искусственного увеличения пополнения горбуши за счёт заводского разведения основана на парадигме прошлого века о прямой связи пополнения с начальной численностью поколений (Леванидов, 1964, 1969; Никольский, 1974).

Это положение принимали как аксиому, а примеры слабого положительного эффекта рыбоводства или его отсутствие (Каев, Игнатьев, 2015; Радченко, 2021) в рамках существующей парадигмы могли быть отнесены только к несовершенству или нарушениям технологии рыборазведения. В то же время следует иметь в виду, что численность живых организмов определяется балансом рождаемости и смертности, которые в свою очередь могут зависеть от плотностных факторов. Поэтому увеличение рождаемости за счёт рыбоводства может быть оправдано лишь при отсутствии факторов, лимитирующих численность поколений на более поздних стадиях онтогенеза.

В нашем случае, как и во многих других (Островский, 2018), зависимость пополнения от численности дикой молоди описывается кривой куполообразной формы. Из этого следует, что пополнение лимитируется плотностными факторами, снижающими выживаемость горбуши после её миграции в море. Причём, судя по характеристикам роста рыб, действие этих факторов проявляется в основном при нагуле молоди в прибрежных морских водах (Каев, 2021). Следовательно, искусственное увеличение её численности за счёт деятельности ЛРЗ может быть не только рискованным по причине слабой зависимости пополнения от численности такой молоди, но и может привести к обратному эффекту — снижению пополнения, если суммарная численность заводской и дикой молоди начинает

превышать критический уровень, определяемый “ёмкостью среды”, что, похоже, и произошло на о-ве Итуруп в последние годы (Каев и др., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существенное значение в формировании пополнения горбуши о-ва Итуруп в рассмотренный период принадлежало начальной численности поколений, однако в решающей степени оно зависело от воздействия внешних факторов. Зависимость численности пополнения от численности покатной молоди в графическом отображении имеет куполообразную форму, что свидетельствует о наличии плотностных факторов, действующих после миграции молоди в море и ограничивающих рост пополнения. То есть численность пополнения может быть малой как по причине дефицита молоди, так и по причине её избытка.

Отклонения в регрессионной зависимости численности пополнения от численности дикой молоди были наиболее тесно связаны с количеством максимальных суточных осадков в октябре (в год нереста) и в мае (в год покатной миграции) — с увеличением значений этих признаков пополнение уменьшалось. Регрессионный анализ не даёт ответа о природе причинно-следственных связей, можно лишь предположить, что данный фактор отражает уровень паводков, отрицательно влияющих на выживаемость рыб.

Отклонения от регрессии, включающей обе факторные переменные (численность молоди и максимумы суточных осадков), частично объяснимы влиянием переменной “год нереста”. Характер этой зависимости позволяет предположить наличие циклической составляющей в динамике численности, которую невозможно объяснить влиянием первых двух факторов. Природа этого фактора не известна, он лишь подчёркивает большее сходство пока не известных условий, влияющих на воспроизводство смежных поколений, по сравнению с условиями воспроизводства поколений, далеко отстоящих друг от друга по временной шкале. Не исключено, что этот фактор влияет на пополнение в морской период жизни горбуши.

Отклонения от регрессии, включающей три перенумерованные переменные, статистически значимо ($p = 0.003$) связаны с изменчивостью суммарного количества осадков в октябре в год нереста. Судя по характеру зависимости можно предположить, что она характеризует общий уровень накопления влаги в предзимний период: по мере её накопления пополнение увеличивается, но при избытке — уменьшается.

Последний фактор — средняя температура воздуха в апреле в год миграции молоди в море, с ростом значений этого фактора пополнение уменьшается. Можно предположить, что данный фак-

тор ассоциирован со скоростью таяния снега и, соответственно, с уровнем весеннего паводка.

Три из пяти включённых в модель факторов косвенно свидетельствуют о существенном влиянии гидрологического режима рек на пополнение, четыре из пяти — о том, что основная причина изменчивости пополнения связана с факторами, действующими в пресноводный период жизни, что ориентирует на перспективные направления исследований динамики численности горбуши о-ва Итуруп.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.М. Чупахину, заложившему основы изучения воспроизводства горбуши на о-ве Итуруп в ранге ежегодного мониторинга.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование не имело спонсорской поддержки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бродский К.А.* 1955. Планктон в северо-западной части Куро-Сию и прикурильских вод Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 18. С. 124–133.
- Бродский К.А.* 1959. Зоопланктон морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 6. С. 6–46.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б.* 2011. Оценка влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 67–87.
- Бугаев А.В., Фельдман М.Г., Тепнин О.Б., Коваль М.В.* 2021. Аномалии температуры поверхности воды в западной части северной Пацифики — потенциальный климатический предиктор прогнозирования численности тихоокеанских лососей Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 46–62. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-46-62>
- Воловик С.П.* 1967. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Глубоковский М.К.* 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Дрейнер Н.Р., Смит Г.* 2007. Прикладной регрессионный анализ. М.: Вильямс, 912 с.
- Ефанов В.Н., Закирова З.М., Каев А.М. и др.* 1990. Термический режим вод и состав зоопланктона в охотоморском побережье острова Итуруп в период нагула молоди лососей // Биология морского планктона. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 53–61.
- Каев А.М.* 2010. Методические аспекты количественного учета покатной молоди лососей в реках Сахалино-Курильского региона // Изв. ТИНРО. Т. 162. С. 194–206.
- Каев А.М.* 2011. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Там же. Т. 167. С. 32–53.
- Каев А.М.* 2018. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе

- как следствие действия экстремальных факторов среды // Там же. Т. 192. С. 3–14.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-3-14>
- Каев А.М. 2021. Особенности роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в поколениях с разным уровнем выживаемости в морском периоде жизни // Там же. Т. 201. № 1. С. 62–75.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-62-75>
- Каев А.М. 2022. Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Там же. Т. 202. № 1. С. 71–91.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-71-91>
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И. 2015. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 95–104.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. СахНИРО. Т. 4. С. 116–132.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Каев А.М., Дзен Г.Н., Сухонос П.С., Бобров И.С. 2020. Оценка численности покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2019 г. // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 1. С. 82–100.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-82-100>
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. 2021. К вопросу об эффективности крупномасштабного заводского разведения кеты (*Oncorhynchus keta*, Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова) // Биология моря. Т. 47. № 6. С. 411–420.
<https://doi.org/10.31857/S0134347521060073>
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, 235 с.
- Коновалов С.М. 1985. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биологические исследования лососевых. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 5–25.
- Коновалов С.М. 1989. Зависимость “родители–потомки” в динамике животных (субпопуляционный уровень) // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 5. С. 632–645.
- Котенев Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. 2010. Изменения климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. промысл. океанологии. Вып. 7. № 1. С. 60–92.
- Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. 2015. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 143–161.
- Леванидов В.Я. 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 65–73.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Там же. Т. 67. 243 с.
- Максименко В.П., Антонов Н.П. 2003. Количественные методы оценки рыбных запасов. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 256 с.
- Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. 1997. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 98–103.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Островский В.И. 1995. Запас, пополнение и динамика численности субизолятов нерки оз. Азабачье // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 5. С. 613–620.
- Островский В.И. 2014. Факторы, влияющие на численность покатной молоди тихоокеанских лососей // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 501–508.
- Островский В.И. 2018. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* р. Иска // Изв. ТИНРО. Т. 194. С. 54–67.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-54-67>
- Островский В.И., Пономарев С.Д. 2009. Зависимость численности потомков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* от численности родителей в реках Охотского района // Там же. Т. 157. С. 120–132.
- Островский В.И., Пономарев А.С. 2020. Зависимость численности потомков кеты *Oncorhynchus keta* Охотского района от численности родителей и условий воспроизводства // Там же. Т. 200. № 3. С. 605–617.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-605-617>
- Поллард Дж. 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 344 с.
- Радченко В.И. 2021. Состояние запасов и промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* (Salmonidae, Salmoniformes) в районах их массового искусственного воспроизводства // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 140–181.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-140-181>
- Рассаико И.Ф., Кайгородов Н.Е. 1977. Качественный и количественный состав планктонных пигментов в районе Курильских островов и северо-западной части Тихого океана // Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука. С. 5–14.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 424 с.
- Романчук Е.Д. 2000. Взаимодействие смешанных популяций горбуши искусственного и естественного воспроизводства в Сахалино-Курильском бассейне // Сб. науч. докл. конф. “Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей”. Хабаровск: Изд-во Хабар. отд. ТИНРО-центра. С. 96–102.
- Рыбы Курильских островов. 2012. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.
- Стеколыщикова М.Ю. 2015. Некоторые результаты мониторинга заводских стад горбуши в зал. Анива (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. Т. 183. С. 51–60.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-183-51-60>
- Хоревин Л.Д. 1994. Значение разведения лососей для поддержания их запасов в Сахалинской области // Матер. V Всерос. совещ. “Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 204–206.

- Чебанова В.В., Френкель С.Э., Зеленихина Г.С. 2018. Связь питания молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* с обилием зоопланктона в прибрежье залива Простор (о. Итуруп) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 608–616.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218050053>
- Чупахин В.М. 1975. Естественное воспроизводство южно-курильской горбуши // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 67–77.
- Чупахин В.М. 1986. Условия формирования численности поколений горбуши острова Итуруп (Курильские острова) // Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф. по проблемам промыслового прогнозирования (долгосрочные аспекты). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 165–166.
- Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. 2013. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюл. № 8 Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 36–57.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 580 с.
- Gritsenko O.F., Klovach N.V. 1998. Regions of optimal reproduction of pink salmon // NPAFC Bull. № 1. P. 405–411.
- Kaev A.M. 2012. Wild and hatchery reproduction of pink and chum salmon and their catches in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // Environ. Biol. Fish. V. 94. № 1. P. 207–218.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9900-5>
- Kalnay E., Kanamitsu M., Kistler R. et al. 1996. The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project // Bull. Amer. Meteor. Soc. V. 77. № 3. P. 437–472.
[https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1996\)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2)
- Klyashtorin L.B. 2001. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting // FAO Fish. Tech. Pap. № 410. Rome: FAO, 86 p.
- Morita K., Morita Sh., Fukuwaka M. 2006. Population dynamics of Japanese pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): Are recent increases explained by hatchery programs or climatic variations? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 63. № 1. P. 55–62.
<https://doi.org/10.1139/f05-207>
- Uda M. 1963. Oceanography of the Subarctic Pacific Ocean // J. Fish. Res. Board Can. V. 20. № 1. P. 119–179.
<https://doi.org/10.1139/f63-011>

УДК 597.551.2.591.15.575.17

ИЗУЧЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ISSR-МАРКЕРОВ У ЩИПОВОК РОДА *COBITIS* (COBITIDAE) В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДОВ, УЧАСТВОВАВШИХ В ОБРАЗОВАНИИ ПОЛИПЛОИДНЫХ ФОРМ ГИБРИДНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ, И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА

© 2023 г. А. А. Волков¹, С. М. Расторгуев², Е. Д. Васильева³ *, В. П. Васильев⁴

¹Филиал по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ВНИИПРХ, пос. Рыбное, Московская область, Россия

²Национальный исследовательский центр – Курчатовский институт, Москва, Россия

³Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

⁴Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 22.07.2022 г.

Принята к публикации 16.09.2022 г.

Впервые проведённый анализ полиморфизма ISSR-фрагментов ДНК методом полимеразной цепной реакции позволил успешно дифференцировать геномы щиповок, предположительно участвовавших в образовании полиплоидных форм гибридного происхождения: *Cobitis taenia*; щиповок из бассейна р. Дунай, диагностируемых как *C. elongatoides*; *C. tanaitica* из бассейна р. Дон и щиповок из оз. Синое, которых ряд авторов также относит к виду *C. tanaitica*. В результате сравнительных морфологических исследований ранее не дифференцируемых форм сделаны следующие выводы: 1) щиповки из Средней Европы с кариотипом $2n = 50$, $NF = 96$ соответствуют диагнозу вида *C. elongatoides*, от ряда близких видов и полиплоидных форм этот вид отличается также расположенным впереди основания брюшных плавников началом спинного плавника и наличием пятна в нижней половине основания хвостового плавника; 2) щиповки оз. Синое и другие популяции Средней Европы с кариотипом $2n = 50$, $NF = 86$ не конспецифичны *C. tanaitica* и, по-видимому, должны рассматриваться в ранге самостоятельного вида *C. megaspila*.

Ключевые слова: ISSR-полиморфизм, *Cobitis taenia*, *C. tanaitica* из р. Дон, *C. elongatoides*, *C. megaspila*.

DOI: 10.31857/S0042875223030244, **EDN:** BZGQQR

Исследования таксономии и филогенетических отношений щиповок рода *Cobitis* (Cobitidae) интенсивно ведут разные научные группы с 1980-х гг., когда было показано, что щиповки, относимые ранее к одному виду *C. taenia* Linnaeus, 1758 (Берг, 1949), в составе которого выделяли отдельные подвиды, на самом деле представлены целым рядом самостоятельных бисексуальных видов, а также полиплоидными однополюми формами разного происхождения (Васильев, Васильева, 1982; Vasil'ev et al., 1989, 2011; Васильева и др., 1989; Васильев и др., 1990, 2007; Ráb, Slavík, 1996; Boroń, Danilkiiewicz, 1998; Boroń, Kotusz, 1999, 2000; Ráb et al., 2000; Šlechtová et al., 2000, 2003; Bohlen, Ráb, 2001; Bohlen et al., 2002; Межжерин, Чудагорова, 2002; Lusk et al., 2003; Doadrio, Perdices, 2005; Janko et al., 2005a, 2005b, 2007, 2018; Majtánová et al., 2016). Эти исследования имеют большое значение не

только для выяснения таксономии и филогенетических отношений бисексуальных видов, но и в плане изучения происхождения полиплоидных форм рыб и механизмов полиплоидной эволюции позвоночных животных. Несмотря на значительный успех, достигнутый за прошедшие годы, ряд вопросов до сих пор нуждается в дальнейшем изучении. К таким проблемам относится выявление родительских видов обнаруженных полиплоидных форм, степени их родства и механизмов, обеспечивающих гибридизацию, а также условий сосуществования полиплоидных форм и родительских видов в пределах бисексуально-клональных или диплоидно-полиплоидных комплексов.

В настоящей работе представлены результаты молекулярно-генетического анализа и сравнительных морфологических исследований в группе диплоидных бисексуальных щиповок, морфологи-



Рис. 1. Места сбора материала: (●) – *Cobitis taenia*, (■) – *C. tanaitica*; реки: 1 – Западная Двина, 2 – Днепр, 3 – Дон.

чески сходных с видом *C. taenia*, которые ранее были предложены в качестве возможных предков ряда полиплоидных форм. Приведено обсуждение результатов в связи с таксономией и номенклатурой дискуссионных форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для молекулярно-генетического анализа использовали собранные авторами материалы (рис. 1), включающие подтвержденные кариологическими данными два вида щиповок, идентифицированных на основе диагностических морфологических характеристик (Васильева, 1984; Васильева, Васильев, 1998). Ваучерные экземпляры проб хранятся в коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ): 1 – обыкновенная щиповка *C. taenia* из верховьев р. Днепр у д. Билино Смоленской обл., 55°13' с.ш., 33°29' в.д., 5 экз. (ЗММУ Р-21805, сборы 23.06.2006 г.) и из р. Западная Двина у г. Ве-

лиж, 55°36' с.ш., 31°12' в.д., 3 экз. (ЗММУ Р-21800, сборы 13.06.2005 г.); 2 – донская щиповка *C. tanaitica* Băcescu et Maier, 1969 из р. Дон у с. Донское Липецкой обл., 52°37' с.ш., 38°59' в.д., 8 экз. (ЗММУ Р-23353, сборы 30.06.2004 г.).

Ткани от свежих рыб, преимущественно грудные плавники, фиксировали 96%-м этиловым спиртом. Помимо собственных сборов использовали материалы, полученные от К. Янко (K. Janko) из Института физиологии и генетики животных, г. Либехов, Чешская Республика. Щиповки, от которых получены ткани для генетического анализа, были идентифицированы К. Янко как *C. elongatoides* Băcescu et Maier, 1969 (р. Комана, Румыния и р. Мур, Австрия) и *C. tanaitica* (оз. Синое, дельта р. Дунай, Румыния). Эти материалы использовали и для генетических исследований в Чехии (Janko et al., 2003, 2007).

Для анализа полиморфизма фрагментов ISSR (Inter Simple Sequence Repeats) с помощью поли-

меразной цепной реакции (ПЦР) (Gupta et al., 1994; Zietkiewicz et al., 1994) выделение ДНК осуществляли стандартным методом органической экстракции (Маниатис и др., 1984).

Реакцию амплификации проводили с использованием трёх праймеров: СА-RT (5'-CACACACA-CACACACART-3'), Т-СА (5'-TCACACACACACA-CACA-3') и СТС-РА (5'-СТССТССТССТССТССТ-СРА-3'). Реакционная смесь объемом 15 мкл для проведения ПЦР содержала (до конечной концентрации): 1X буфер для Taq-полимеразы, 0,75 mM каждого дезоксирибонуклеотидтрифосфата, 2 mM MgCl₂, 4 мкМ праймера, 2 ед. Taq-полимеразы, 200 нг анализируемой ДНК.

ПЦР осуществляли на термоциклере РТС-225 ("MJ Research", США) в течение 65 циклов по следующей схеме: 1) денатурация ДНК (в течение 3 мин при 94°C), 2) денатурация ДНК (20 с при 94°C), 3) отжиг праймеров (45 с при 60°C), 4) элонгация цепи (80 с при 72°C). Конечное удлинение цепи осуществляли в течение 3 мин при 72°C и охлаждение блока – в течение 1 мин при 4°C.

По окончании ПЦР от каждой реакционной смеси отбирали 7 мкл и наносили в лунки 6%-го полиакриламидного геля. Электрофорез проводили при напряжённости электрического поля 7,5 В/см в течение 3 ч. После окрашивания геля бромистым этидием визуализацию результатов электрофореза осуществляли с применением сканера гелей Турphoon 8600 ("Molecular Dynamics", США). Для расчётов коэффициентов сходства индивидуальных ISSR-спектров по Дайсу и построения дендрограмм методом невзвешенных парно-групповых средних с использованием Евклидовых расстояний использовали программу Phoretix 1D ("Nonlinear Dynamics", Великобритания).

Для сравнительного морфологического анализа были использованы следующие выборки щиповок из коллекции ЗММУ.

Cobitis elongatoides: P-16311, р. Малая Тиса, Закарпатский район, 1948 г. (1 экз., самка); P-21221, р. Одер, из кариологически изученной выборки (Bogoń, Kotusz, 1999), сборы Я. Котуша (J. Kotusz) (2 экз., самец и самка).

Cobitis elongatoides и полиплоидные формы (см. ниже): P-18159, руч. Пшовка (Pšovka), бассейн р. Эльба, Чешская республика, 04.11.1989 г., сборщик П. Ряб (P. Ráb) (17 экз.); P-23067, оз. Белеу в нижнем течении р. Прут (бассейн Дуная), Молдова, сборщик А. Мошу (5 экз.); P-23068, русло среднего и нижнего течения р. Прут от г. Унгень до г. Леова, Молдова, сборщик А. Мошу (11 экз.); P-23071, русло р. Раковец (= Раковэц), левый приток верхнего течения р. Прут (бассейн Дуная), Молдова, сборщик А. Мошу (10 экз.); P-23073, русло р. Драгиште, приток р. Прут, Молдова, сборщик А. Мошу (11 экз.).

Cobitis tanaitica – P-20246, р. Дон у х. Рогожкино, 08–27.05.1989 г., сборщик В. Васильев (46 кариотипированных экз.).

Cobitis taenia и полиплоидные формы – P-17065, р. Москва в районе г. Звенигород (16 экз.).

Cobitis vardarensis Karaman, 1928 – P-20725, р. Вардар, Югославия, 22.06.1972 г., сборщик М. Повз (M. Povz) (5 экз.).

Cobitis cf. *megaspila* Nalbant, 1993 – P-23078, р. Раковец, левый приток верхнего течения р. Прут, Молдова, сборщик А. Мошу (5 экз.).

Помимо этих материалов использовали ранее полученные данные по разным видам щиповок из работ, цитируемых в настоящем исследовании.

Корреляцию качественных морфологических признаков оценивали на основе коэффициента корреляции рангов Спирмена (ρ) (Гублер, Генкин, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В проанализированных выборках щиповок генетический полиморфизм был выявлен при использовании двух информативных праймеров: СА-RT и Т-СА. UPGMA-дендрограмма, обобщающая генетические взаимосвязи исследованных видов, представлена на рис. 2. Парное сравнение показало, что все виды хорошо различаются. На дендрограмме, построенной при использовании праймера СА-RT, выделяются характерные кластеры для *C. elongatoides*, *C. taenia*, *C. tanaitica* из бассейна Дона и "*C. tanaitica*" из оз. Синое. В другом случае с использованием праймера Т-СА изменение топологии дерева обусловлено объединением в один кластер особей *C. tanaitica* из бассейна Дона и "*C. tanaitica*" из оз. Синое.

Система молекулярно-генетических маркеров на основе полиморфизма ISSR-фрагментов ДНК позволяет чётко различать четыре изученные формы щиповок: *C. taenia*, *C. tanaitica* s. str. из бассейна р. Дон, щиповок из бассейна Дуная, диагностируемых как *C. elongatoides*, и щиповок из оз. Синое, относимых рядом авторов (Bohlen, Ráb, 2001; Bohlen et al., 2002; Janko et al., 2003, 2007; Majtánová et al., 2016) к виду *C. tanaitica*. Результаты демонстрируют явные преимущества этого метода по сравнению с предшествующими исследованиями на основе других генетических маркеров (изоферментный анализ, *cyt b*), которые не позволяли дифференцировать те или иные формы щиповок, морфологически сходные с видом *C. taenia* (Šlechtová et al., 2003; Janko et al., 2007). Поэтому ПЦР-анализ полиморфных участков ДНК между микросателлитами с использованием разработанной системы из двух праймеров (СА-RT и Т-СА) открывает перспективу успешного анализа генетической структуры полиплоидных форм щиповок разного происхождения.

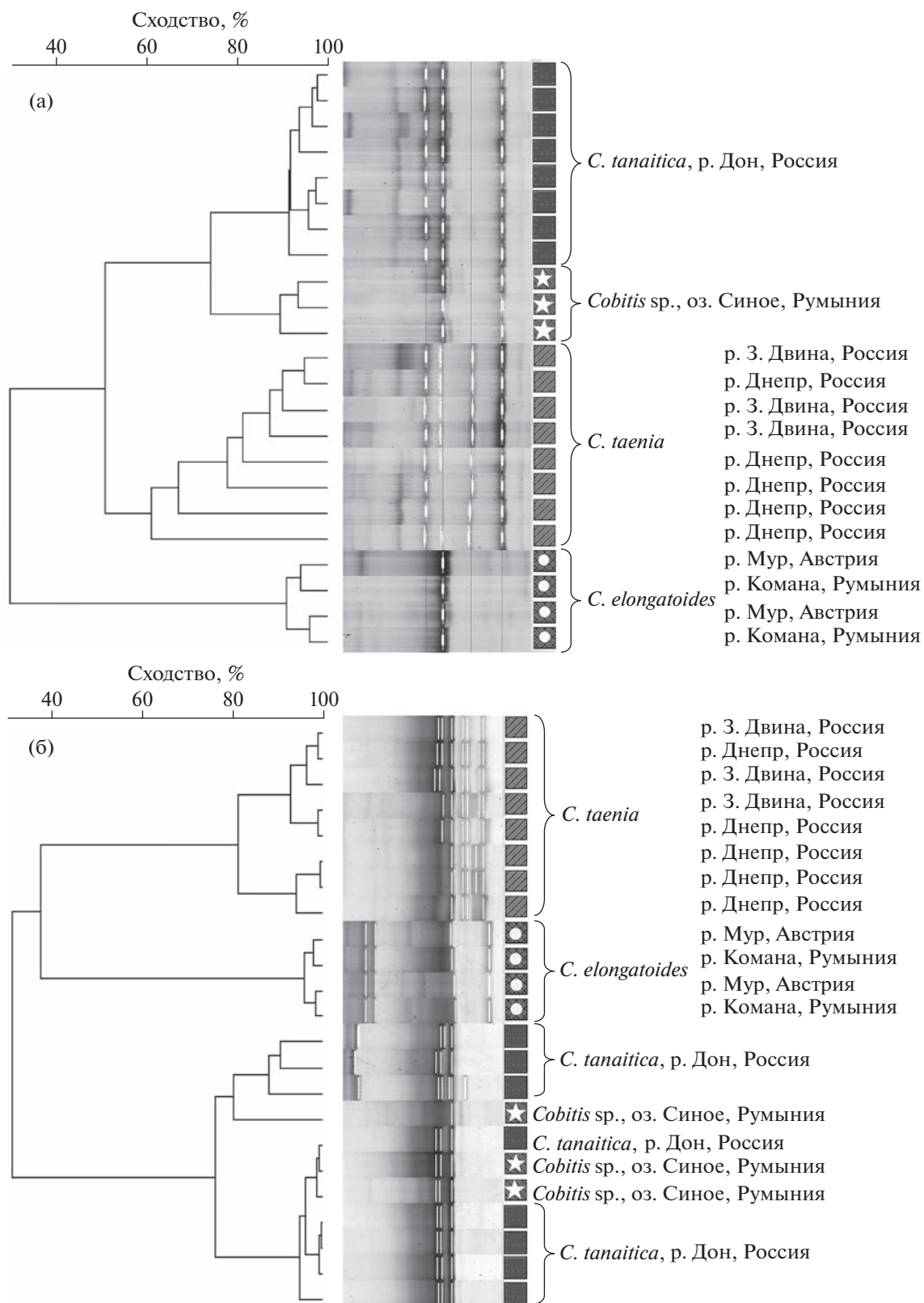


Рис. 2. UPGMA-дендрограмма сходства–различия индивидуальных ISSR-спектров разных видов рода *Cobitis* для двух информативных праймеров: а – CA-RT, б – T-CA. На дорожках геля белыми штрихами выделены видоспецифичные фрагменты ДНК.

Одновременно результаты дают основание для решения ряда таксономических проблем в роде *Cobitis*. Как следует из полученных данных, щиповки из оз. Синое, хотя и наиболее близки к *C. tanaitica* из бассейна р. Дон, тем не менее чётко отличаются от них по молекулярным маркерам (праймер SA-RT). Следует указать, что это – не единственное отличие двух форм щиповок. Кариотип *C. tanaitica* из р. Дон (типичное местонахождение данного вида) характеризуется фиксированной У-аутосомной транслокацией – у самок число хромосом $2n = 50$ (8 мета- (m) + 28 субмета- (sm) + 14 субтелоцентрических (st)), у самцов – $2n = 49$ (9m + 28sm + 12st), число хромосомных плеч (NF) – 86 (Васильева, Васильев, 1998; приводится как *C. rossomeridionalis* Vasil'eva et Vasil'ev, 1998, который следует считать младшим синонимом *C. tanaitica*). Этот кариотип существенно отличается от кариотипа обыкновенной щиповки *C. taenia*, впервые описанного для популяции бассейна р. Волга (Васильева и др., 1989; Vasil'ev et al., 1989), а позднее обнаруженного и в других диплоидных популяциях щиповок, включая исследованных в данной работе щиповок из верховьев Днепра и Западной Двины (Васильев и др., 2007). В настоящее время кариотип обыкновенной щиповки с $2n = 48$, из которых 10 m, 18 sm и 20 субтело-acroцентрических (sta) хромосом, и NF = 76, служит надёжным маркером вида на всём ареале группы европейских близкородственных диплоидных видов и полиплоидных форм (таблица). Вторым маркерным для европейских видов щиповок является кариотип, впервые описанный для диплоидных щиповок из р. Пшовка в Чехии: $2n = 50$ (30m + 16sm + 2st + 2a), NF = 96 (Ráb, Slavík, 1996). Позднее было показано, что щиповки с таким кариотипом, идентифицируемые авторами как *C. elongatoides*, имеют широкий пан-Дунайский ареал и распространены также в бассейнах Балтийского и Северного морей (Boroń, Kotusz, 1999; Ráb et al., 2000), что было подтверждено и молекулярно-генетическими исследованиями (Janko et al., 2003, 2005a).

Что касается кариотипа щиповок из оз. Синое, то здесь следует отметить следующее. Впервые предположение о наличии кариотипа, похожего на кариотип *C. tanaitica*, у щиповок, обитающих к западу от бассейна р. Днестр, было сделано на основе изучения структуры кариотипов полиплоидных форм. Согласно этим исследованиям, геном триплоидных щиповок из бассейна р. Висла включает гаплоидный набор неизвестного вида, чей кариотип предположительно содержит 50 хромосом (12m + 24sm + 14st-a) (Boroń, Danilkiewicz, 1998) и похож на кариотип *C. tanaitica* (Boroń, Kotusz, 2000). Исходно к неизвестному виду *Cobitis* sp. относили и гаплоидный набор с 8m + 13sm-st + 4a, который был вычленен из генома триплоидной формы экземпляров из рек Дые (Dyje, средний

Дунай) и Морава (Ráb et al., 2000). В дальнейшем кариотип, выявленный в геномах данных триплоидов, был отождествлён с кариотипом *C. tanaitica* (Bohlen, Ráb, 2001; Bohlen et al., 2002). Эта точка зрения была принята во всех последующих публикациях по щиповкам Центральной Европы (Lusk et al., 2003; Šlechtová et al., 2003; Janko et al., 2007). Исходя из приведённых формул кариотипов триплоидов и *C. elongatoides*, возможны следующие варианты формулы кариотипа “*C. tanaitica*” из бассейна Дуная и вод Центральной Европы: $16m + 26sm-st + 8a$ (Ráb et al., 2000); $12m + 24sm + 14st-a$ (Boroń, Danilkiewicz, 1998); $10m + 22sm + 18st$ (Lusk et al., 2003). При таких формулах кариотипа NF может варьировать от 82 до 90.

Кариотип диплоидных щиповок из оз. Синое впервые был опубликован в 2007 г. (Janko et al., 2007). В соответствии с приведённой раскладкой (в тексте статьи в формуле кариотипа допущена ошибка), у “*C. tanaitica*” из водоёмов Центральной Европы 50 хромосом (10m + 26sm + 14sta) и NF = 90 (таблица). Этот кариотип в большей степени отличается от кариотипа *C. tanaitica* из бассейна Дона, чем представленные выше кариотипы, полученные путём вычленения кариотипа *C. elongatoides* из кариотипа триплоидной формы. Тем не менее, можно допустить, что все наблюдаемые различия в соотношении двуплечих и одноплечих хромосом в сравниваемых кариотипах могут быть обусловлены разной степенью спирализации хромосом в изученных авторами метафазах и различиями в классификации отдельных хромосом. Нельзя допустить лишь один важный момент. Приводя кариотип “*C. tanaitica*”, Янко с соавторами (Janko et al., 2007) подчёркивают, что биотип, соответствующий этому кариотипу, был обнаружен как у самцов, так и у самок щиповок из низовья Дуная, района Добруджа, верховья Одера и р. Дон. Такая попытка искусственно объединить щиповок Дона и Центральной Европы выглядит более чем некорректно.

Фиксированная У-аутосомная транслокация, выражающаяся в различиях числа хромосом у самцов и самок, является важнейшим диагностическим признаком *C. tanaitica* s. str. из бассейна Дона (см. выше). Различия в кариотипах самцов и самок *C. tanaitica* были получены на основании цитологического анализа 50 экз. из рек Дон, Обиточная, Бейсуг, Калка (бассейн Азовского моря), бассейнов рек Кубань, Днепр, Днестр и Южный Буг (Васильева, Васильев, 1998). Число кариотипированных щиповок из оз. Синое неизвестно, отождествление с ними особей из других локалитетов Центральной Европы осуществляли на основе аллозимного анализа (Bohlen, Ráb, 2001), результаты которого выглядят весьма противоречиво (Šlechtová et al., 2000; Janko et al., 2005b, 2007). В любом случае кариологические данные свидетельствуют о том, что щиповки оз. Синое не кон-

Кариотипы ряда европейских видов щиповок (род *Cobitis*) по данным разных авторов

Вид	Водная система	2n	Формула кариотипа	NF	Источник информации
<i>C. taenia</i>	Бассейн р. Волга	48	10m + 18sm + 20sta	76	Vasil'ev et al., 1989; Васильева и др., 1989
	Бассейн р. Буг, Польша	То же	То же	То же	Boroń, 1995
	Бассейн р. Одер	»	»	»	Boroń, Kotusz, 1999; Szlachciak, Boroń, 2003
<i>C. elongatoides</i>	Р. Везер, бассейн Северного моря	»	»	»	Ráb et al., 2000
	Оз. Клайнер-Плёнер-Зее, бассейн Балтийского моря	»	»	»	То же
	Бассейн р. Висла	»	»	»	Boroń, Danilkiewicz, 1998; Szlachciak, Boroń, 2003
	Озёра на севере Польши	»	»	»	Ráb et al., 2000; Szlachciak, Boroń, 2003
	Водоёмы Великобритании	»	»	»	Boroń et al., 2003
	Руч. Пшовка, бассейн р. Эльба	50	30m + 16sm + 2st + 2a	96	Ráb, Slavík, 1996
	Р. Лужнице, бассейн р. Эльба	То же	То же	То же	Ráb et al., 2000
	Р. Дые, бассейн среднего Дуная	»	»	»	То же
	Район г. Бухарест	»	»	»	»
	Бассейн р. Одер	»	»	»	Boroń, Kotusz, 1999; Szlachciak, Boroń, 2003
<i>C. tanaítica</i>	Р. Ида, бассейн р. Тиса	»	30m + 16sm + 2st + 2a	»	Lusk et al., 2003
	Бассейны рек Дунай, Эльба, Одер, р. Камчия	»	22m + 26sm + 2st	98	Janko et al., 2007
	Бассейны рек Дон, Кубань, Днепр, Южный Буг, Днестр; рек бассейна Азовского моря	50♀ 49♂	8m + 28sm + 14st 9m + 28sm + 12st	86 То же	Васильев, 1995 (приводится как <i>Cobitis</i> sp.); Васильева, Васильев, 1998 (приводится как <i>C. rossomeridionalis</i>)
<i>C. tanaítica</i> *	Р. Дунай	50	10m + 22sm + 18a	82	Bohlen et al., 2002
	Реки Дунай, Одер, Дон; оз. Синое	То же	10m + 26sm + 14sta	86	Janko et al., 2007
	Р. Дунай, оз. Синое	»	То же	То же	Majtánová et al., 2016

Примечание. * Название вида дано в соответствии с цитируемыми публикациями. 2n – диплоидный набор хромосом; m, sm, st, sta, a – соответственно мета, субмета, субтело, субтело-акро и акроцентрические хромосомы; NF – число хромосомных плеч, ♀ – самка, ♂ – самец.

специфичны *C. tanaitica*, отличаются не только отсутствием У-аутосомной транслокации, но и формулой кариотипа (таблица): у них больше число метацентрических хромосом и меньше – субметацентрических. Основные места находок данного вида приурочены к нижнему течению Дуная (вблизи впадения притока Арджеш в Румынии и к юго-востоку от г. Видин в Болгарии) и черноморскому побережью близ его устьевой зоны на территории Румынии – помимо оз. Синое он указывается для озёр Хазарлак (Hazarlâc), Гиол (Ghiol) и Разим (Razim = Разелм) (Janko et al., 2007, 2018). Полиплоидные формы, в кариотипе которых обнаружен гаплоидный набор этого вида, также встречаются преимущественно в бассейне Дуная (Janko et al., 2007), поэтому пригодное название для него следует искать среди номинальных названий дунайских щиповок.

Ранее (Kottelat, 1997) для щиповок бассейна Дуная, у которых самцы имеют один орган Канестрины у основания грудного плавника, пригодными считали пять названий: *taenia*, *elongatoides*, *danubialis*, *megaspila* и *taenioides*. *C. taenia* – валидный вид, как отмечалось выше, характеризуется $2n = 48$ и, согласно современным данным, не встречается в бассейне Дуная. Название *elongatoides* было впервые предложено Бэческу (Băcescu, 1962) как инфраподвидовое *Cobitis taenia* var. *elongatoides* для щиповок Юго-Западной Румынии. Пригодным оно стало из последующей публикации Бэческу и Майера (1969), где используется как подвидовое. Проблема пригодности этого названия и включения в число его младших синонимов *C. taenia danubialis* Băcescu, 1993, предложенного в качестве замещающего названия (Nalbant, 1993), обсуждалась ранее (Kottelat, 1997; Freyhof et al., 2000).

Предложенное Бэческу и Майером (1969) название *elongatoides* определённо относится к щиповкам из бассейна Дуная. В подписи к контурному рисунку 3 указано, что обозначение “А” относится к изображению самца *C. taenia elongatoides* Vas. в англоязычной версии статьи (Băcescu, Maier, 1969) или *C. taenia elangotoides* Băc. – в русскоязычной (Бэческу, Майер, 1969. С. 54). При этом указывается конкретный локалитет – “река Аргесель” (Argesel) – приток р. Арджеш в Южных Карпатах. Однако двумя абзацами ранее для щиповок бассейна Дуная приводится ещё одно название – *taenioides*. С одной стороны, можно полагать, что Бэческу и Майер относят это название к тем же самым щиповкам, поскольку ниже, описывая характер взаимного расположения спинного и брюшных плавников у *C. taenioides* Băcescu et Maier, 1969, ссылаются на тот же рисунок 3А (Бэческу, Майер, 1969; Băcescu, Maier, 1969), однако они расширяют его распространение до “остальной Европы”. С другой стороны, это название можно считать и синонимом *C. taenia*, как это полагает Коттла (Kottelat, 1997), поскольку, характеризуя особен-

ности строения органа Канестрины *C. taenioides*, цитируемые авторы ссылаются на рисунок 5В, где, судя по подписи к нему, представлен орган самца *C. taenia taenia* из Англии (Бэческу, Майер, 1969; Băcescu, Maier, 1969). Поэтому название “*C. taenioides*” определённо следует считать *nomen dubium*.

Помимо упомянутых названий на основе 38 экз. щиповок (включая голотип) из дельты Дуная (Сагаогман, канал из пруда) и двух особей из долины Джурбан (Gurban) у д. Комана в 27 км к югу от г. Бухарест был описан вид *C. megaspila* Nalbant, 1993, валидность которого не раз подвергалась сомнению в той или иной форме (Васильева, Васильев, 1998; Ráb et al., 2000; Kottelat, Freyhof, 2007). Однако в свете современных данных представляется необходимым пересмотреть прежние заключения по номенклатуре дунайских щиповок.

Исходя из публикации Бэческу и Майера (1969. С. 57), диагностическими признаками *C. taenia elongatoides*, чей статус в последующих работах был поднят до видового, можно считать лишь форму органа Канестрины (в форме топора, как у генетической “*taenia*” серии) и характер расположения спинного и брюшных плавников: спинной плавник начинается значительно впереди оснований брюшных плавников, тогда как у других видов – на их уровне. Последующее описание *C. taenia danubialis* (это описание основано на другом материале – типовая серия включает рыб из верховьев р. Муреш (уезд Харгита), р. Тимиш в Банате, р. Сучава в Молдове) сопровождается уже более обширным диагнозом. Однако число признаков, позволяющих отличить данный таксон от описанного в той же работе *C. megaspila*, невелико. Помимо положения спинного и брюшных плавников (у *C. megaspila* они расположены на одном уровне), для *C. taenia danubialis* указывается редукция размеров и числа пятен четвёртой зоны Гамбетты (пятна вдоль средней линии бока). Эта форма щиповки считается обычной для бассейна Дуная в отличие от *C. megaspila*, характеризующегося узким ареалом (Nalbant, 1993).

В сводке по пресноводным рыбам Европы (Kottelat, Freyhof, 2007) для вида *C. elongatoides*, ареал которого распространён на весь бассейн Дуная, а также верховья Эльбы и Одра, приведён следующий диагноз: одно чёрное пятно в верхней части основания хвостового плавника размером с глаз или со зрачок, овальное или круглое; третья зона Гамбетты обычно шире второй; обе зоны заходят за основание спинного плавника; один орган Канестрины. Указывается, что по внешним характеристикам этот вид не отличим от симпатрично встречающихся гибридогенных особей, аналогично только по кариотипу он отличается от *C. vardarensis* Karaman, 1928 и *C. pontica* Vasil’eva et Vasil’ev, 2006. На фотографии, представляющей *C. elongatoides* из р. Нера (бассейн Дуная, Румы-

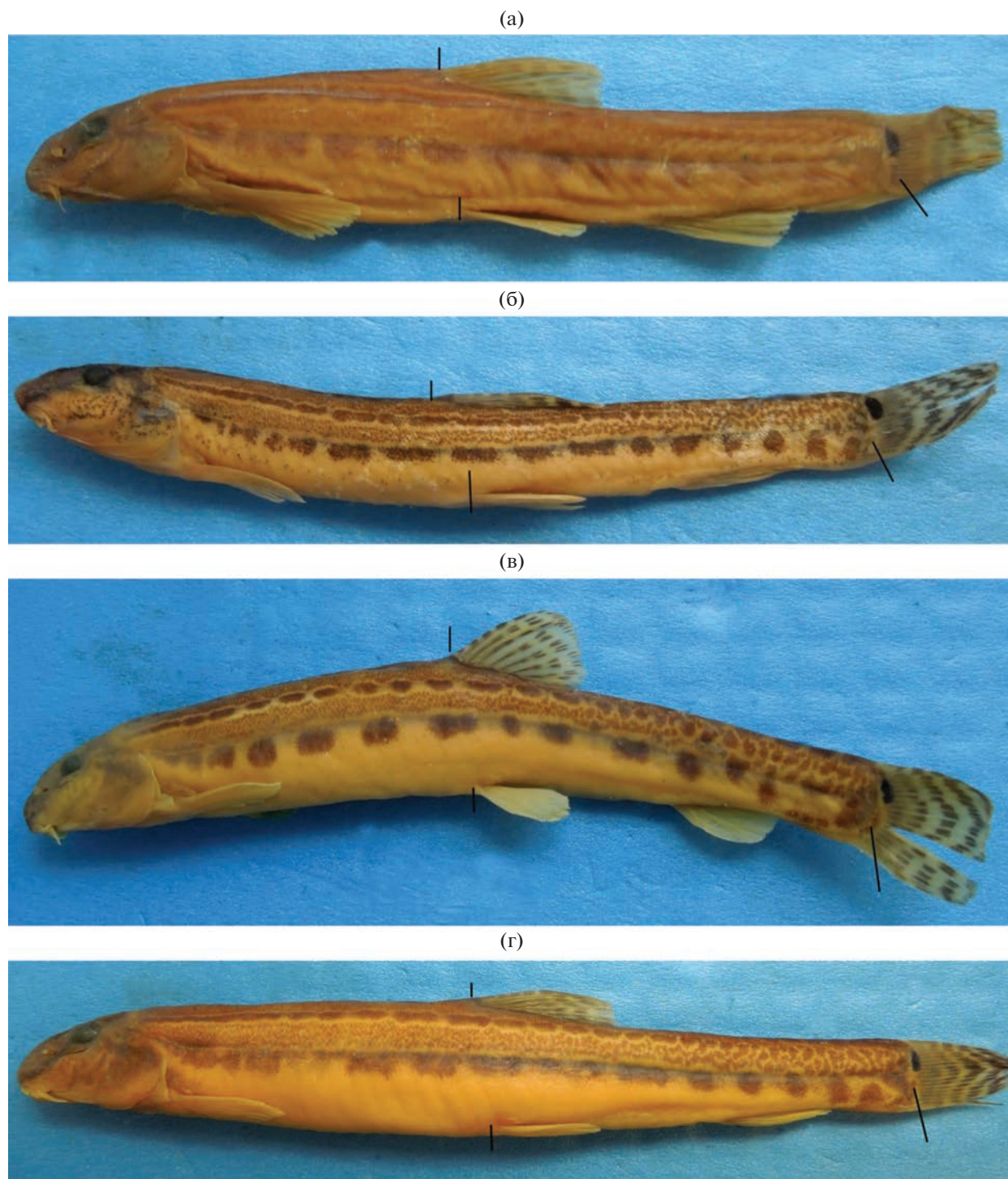


Рис. 3. Внешний вид *Cobitis elongatoides* из коллекции ЗММУ (здесь и на рис. 4 отмечены начала спинного и брюшных плавников и второе пятно у основания хвостового плавника): а – самец из р. Одер, P-21221, SL 65.0 мм, б – самка из р. Прут, P-23068, SL 75.0 мм, в – самка из русла р. Раковец, P-23071, SL 90.5 мм, г – самка из р. Драгиште, P-23073, SL 101.5 мм.

ния), ширина третьей зоны Гамбетты превышает высоту пятен четвертой зоны – самых крупных пятен в окраске щиповок. Диагноз, приведённый в цитируемой работе для *C. tanaitica*, соответству-

ет характеристикам популяций северной части Чёрного моря (третья зона Гамбетты заканчивается обычно под основанием спинного плавника, эта зона обычно уже второй зоны, одно чёрное

пятно у основания хвостового плавника), и на рисунке представлен экземпляр из бассейна Кубани, однако ареал вида продолжен вплоть до Дуная; вид *C. megaspila* авторы не упоминают. Приведённая информация даёт основания для следующих предположений. Во-первых, при составлении ключей и диагнозов авторы не имели из водоёмов Румынии диплоидных щиповок, относимых к "*C. tanaitica*" (какие-либо описания особенностей морфологии и окраски таких особей в литературе отсутствуют). Во-вторых, диагноз вида *C. elongatoides* был составлен на основе смешанного материала (диплоидных и полиплоидных форм разного происхождения) из бассейна Дуная. В пользу этого предположения свидетельствует не только диагноз, который не позволяет дифференцировать *C. elongatoides* от других дунайских щиповок, но также приведённый для самок максимальный размер — стандартная длина (*SL*) 130 мм, поскольку такой длины тела достигают только полиплоидные особи.

В этой связи особый интерес представляют сравнительные морфологические исследования щиповок с определённой плоидностью из кариотипированных популяций Польши (Kotusz, 2000). Эти исследования позволили выявить особенности окраски *C. elongatoides*, ранее не отмеченные в литературе. У диплоидных щиповок из двух популяций бассейна р. Одер, где диплоидный вид с маркерным кариотипом $2n = 28m + 18sm + 4sta$ и $NF = 96$, диагностируемый как *C. elongatoides* (таблица), обитает вместе с полиплоидными формами разного происхождения (Wojciak, Kotusz, 1999), имелось два пятна у основания хвостового плавника. Второе пятно, расположенное в нижней части основания плавника, было коричневого цвета, менее чёткое и существенно более узкое, чем блестящее чёрное пятно в верхней части. Это пятно могло быть сильно редуцированным и почти невидным — оно отсутствовало у 4 экз. из 30 изученных самок и 19 самцов, что составляло всего 8.2%. У всех совместно обитающих полиплоидных форм (изучено 98 экз.), а также у изученных особей *C. taenia* из популяций бассейнов рек Неман и Висла и симпатричных полиплоидов (104 экз.) пятно в нижней части основания хвостового плавника отсутствовало (Kotusz, 2000). Имелось второе пятно у обоих экземпляров *C. elongatoides* из бассейна Одера, переданных в коллекцию ЗММУ Я. Котушем (P-21221; рис. 3а).

Мы изучили выборку щиповок из руч. Пшовка в Чехии, где, по данным кариологического анализа (Ráb, Slavík, 1996), также совместно обитают *C. elongatoides*, триплоидная и тетраплоидная формы. Эта выборка (P-18159) состояла из шести самцов и 11 самок. Второе пятно в нижней части основания хвостового плавника (тонкое, в виде коричневатой скобки) имелось у трёх самцов (50.0%) и трёх самок (27.3%). Принимая во внимание, что

доля диплоидных самок в разных выборках из руч. Пшовка составляла от 25.0 до 66.7% всех самок (рассчитано по данным: Ráb, Slavík, 1996), а фиксированные материалы хранились ~20 лет и могли частично депигментироваться, наличие двух пятен у основания хвостового плавника определённо характерно для большинства особей диплоидных щиповок руч. Пшовка. Хорошо заметно второе пятно на фотографиях двух особей *C. elongatoides* из других водоёмов Чехии (Hanel, Lusk, 2005). Сохранилось нижнее пятно и у самки щиповки из р. Малая Тиса (P-16311), хотя она в значительной степени обесцветилась за время хранения. Поскольку второе пятно у основания хвостового плавника присутствует у особей из разных частей ареала *C. elongatoides*, можно полагать, что его наличие (если не у всех, то у большинства рыб в популяции) является видовой особенностью данной щиповки.

У изученных нами ранее на большом коллекционном материале *C. taenia*, *C. tanaitica* и полиплоидных форм щиповок из разных водоёмов европейской части бывшего СНГ (Васильева, 1984; Васильева и др., 1989; Васильев и др., 1990; Осиннов и др., 1990; Васильева, Васильев, 1998) такое пятно не обнаружено. Не было такого пятна и у типовых экземпляров также очень сходных по внешней морфологии с *C. taenia* видов — *C. taurica* Vasil'eva, Vasil'ev, Janko, Ráb et Rábová, 2005 и *C. pontica* (Janko et al., 2005b; Vasil'eva, Vasil'ev, 2006). При этом следует подчеркнуть, что последний вид распространён в водах Болгарии и, по данным Коттлы и Фрейхова (Kottelat, Freyhof, 2007), в Турции, но щиповки из р. Южный Буг не относятся к этому виду, как ошибочно предполагают Янко с соавторами (Janko et al., 2007). В изученной выборке *C. vardarensis* из р. Вардар (P-20725) у самца имелось нижнее пятно сходного вида, а у всех четырёх самок в нижней части основания плавника просвечивало слабое затемнение, по форме сходное с пятном в верхней части.

Сравнение особей с двумя или одним пятном у основания хвостового плавника по основному диагностическому признаку *C. elongatoides*, предложенному Бэческу и Майером (1969) — характеру взаимного расположения спинного и брюшных плавников, дало следующие результаты. У всех изученных самцов из разных популяций (P-18159, P-21221, 7 экз.), независимо от числа пятен у основания хвостового плавника, основания брюшных плавников расположены заметно позади начала спинного плавника — на уровне его первого или второго (57.1%) ветвистого луча. У самок с двумя пятнами у основания хвостового плавника (5 экз.) основания брюшных плавников чаще располагались позади начала спинного плавника — на уровне его первого неветвистого (20%), первого (40%) или второго (20%) ветвистого луча; только у самки из р. Малая Тиса (P-16311) основания брюшных плавников располагались чуть впер-

ди начала спинного плавника. У самок с одним верхним пятном у основания хвостового плавника (9 экз.) основания брюшных плавников располагались чуть впереди спинного плавника (11.1%), на одном с ним уровне (11.1%), на уровне первого (44.4%) или второго (11.1%) неветвистого луча либо на уровне первого ветвистого (22.2%). Оба признака (положение плавников и число пятен) обнаруживали достоверную корреляцию с высокой степенью вероятности: коэффициент корреляции рангов $r = 0.845$ ($n = 20$, $p < 0.001$), т.е. у особей с двумя пятнами у основания хвостового плавника основания брюшных плавников обычно располагаются заметно позади начала спинного плавника в отличие от особей с одним верхним пятном.

Для сравнения можно также указать, что, например, в разных выборках *C. tanaitica* из бассейна Дона особи, у которых основания брюшных плавников расположены на уровне начала спинного плавника или даже впереди него, составляют от 38.1 (Васильева, Васильев, 1989) до 80.4% (настоящая работа); в репрезентативной выборке *C. taenia* и полиплоидных особей из бассейна Волги (P-17065) их 50.0%; преобладают такие рыбы и среди типовых экземпляров *C. taurica* и *C. pontica* (Janko et al., 2005b; Vasil'eva, Vasil'ev, 2006). Тогда как у самцов и самок щиповки с двумя пятнами из Тисы, Одера и Пшовки их всего 8.3%. Заметно позади начала спинного плавника (примерно на уровне его второго ветвистого луча) расположены основания брюшных плавников и на фотографиях самцов из водоёмов Чехии (Hanel, Lusk, 2005), у самца из р. Нера (Kottelat, Freyhof, 2007), а также у самца из р. Шпрее (Spree), бассейн Эльбы, Германия с заметным затемнением в нижней части основания хвостового плавника и кариотипом, включающим 46m-sm, 2st, 2a (Bohlen et al., 2005). У изученных особей *C. vardarensis* основания брюшных плавников расположены на уровне начала спинного плавника (80%) или на уровне его первого неветвистого луча.

Таким образом, диагностическими признаками щиповок с $2n = 50$, крайне низким числом одноплечих хромосом (2–4 st-a) и $NF = 96–98$ (таблица) следует считать наличие у большинства особей в популяции двух пятен у основания хвостового плавника и обычно сдвинутый вперёд по отношению к основаниям брюшных плавников спинной плавник. Тем самым они соответствуют диагнозу вида, описанного под названиями “*elongatoides*” и “*danubialis*” (Бэческу, Майер, 1969; Nalbant, 1993). На основе перечисленных выше диагностических характеристик вид *C. elongatoides* можно с большой степенью вероятности дифференцировать в полевых условиях от обитающих в тех же водоёмах полиплоидных форм гибридного происхождения. Соответственно, на основе полученных данных из упоминавшейся выборки (P-18159) из руч. Пшовка, где присутствие *C. elon-*

gatoides и полиплоидной гибридной формы было выявлено генетическими методами, мы выделили в отдельную пробу (P-22187) с диагнозом *C. elongatoides* 11 экземпляров: всех самцов, трёх самок с двумя пятнами у основания хвостового плавника и двух самок, у которых основания брюшных плавников располагались на уровне первого ветвистого луча спинного плавника. Среди также исследованных нами щиповок из бассейна р. Прут (система Дуная), первично фиксированных в растворе формальдегида, не изученных в генетическом отношении и представленных в пробах только самками (P-23067, P-23068, P-23071, P-23073), встречались экземпляры, у которых спинной плавник начинался заметно впереди основания брюшных плавников, а в нижней части основания хвостового плавника было заметно слабое коричневое пятно (рис. 3б–3г). Мы считаем, что эти пробы включают вид *C. elongatoides* и полиплоидных особей гибридного происхождения.

Что касается щиповок из оз. Синое (и других популяций с тем же кариотипом), то, как следует из настоящего исследования, единственное пригодное название, которое потенциально может быть им присвоено как валидное — “*C. megaspila*”. Диагноз этого вида, данный при описании (Nalbant, 1993), крайне мало информативен с точки зрения сравнения его с совокупностью других видов и форм, морфологически близких *C. taenia*, на что указывалось ранее (Васильева, Васильев, 1998). Однако в нём есть важная характеристика, противопоставляющая этот вид также обитающему в бассейне Дуная *C. elongatoides*: спинной плавник у этих щиповок расположен на одном уровне с основаниями брюшных плавников (Nalbant, 1993). Поскольку описание *C. megaspila* основано на значительном материале (см. выше), можно полагать, что упомянутые отличия носят, по меньшей мере, частотный характер, и морфологические признаки не дают оснований для предположения о конспецифичности *C. elongatoides* и *C. megaspila*. В свою очередь генетические данные определённо свидетельствуют о том, что в бассейне Дуная помимо *C. elongatoides* обитает ещё один вид, на данный момент идентифицируемый только по структуре кариотипа: $2n = 50 = 10m + 26sm + 14sta$, $NF = 86$.

Ряб с соавторами (Ráb et al., 2000. P. 64) сообщали, что, по их предварительным данным, кариотип, свойственный *C. elongatoides*, “был обнаружен в популяции щиповок из окрестностей Бухареста, Румыния (идентифицированной как *C. megaspila* Налбантом)”. В последующих публикациях для р. Комана (как отмечалось выше, 2 экз. щиповок из района д. Комана входили в число паратипов *C. megaspila*) указывается присутствие *C. elongatoides* и триплоидной формы с двумя гаплоидными наборами *C. elongatoides* и одним гаплоидным набором *C. tanaitica* (Bohlen, Ráb, 2001; Šlechtová et al., 2003; Janko et al., 2005a). Однако это не препятствует то-

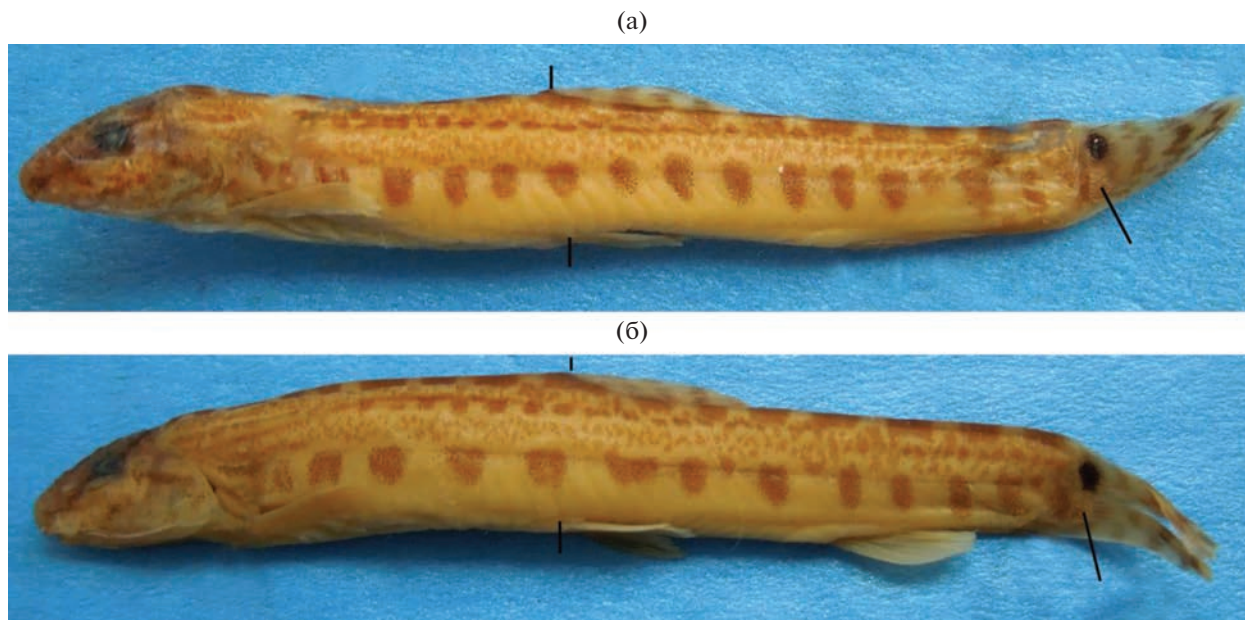


Рис. 4. Внешний вид щиповок из р. Раковец, P-23078, диагностированных как *Cobitis cf. megaspila*: а – SL 50.3 мм, б – SL 54.0 мм.

му, чтобы считать название *C. megaspila* пригодным и валидным для щиповок оз. Синое и других популяций с тем же кариотипом, даже если допустить, что паратипы *C. megaspila* из района Команы на самом деле относятся к виду *C. elongatoides* или являются полиплоидами. Хотя понятно, что генетические исследования проводили не на этих паратипах, которые, скорее всего, были фиксированы раствором формальдегида и мало пригодны для генетических исследований, и кариотипировано было всего 6 экз. из популяции. Аналогичная ситуация потенциально возможна и для части типовой серии из дельты Дуная – так, все 12 кариотипированных щиповок из канала в Караормане (типовой локалитет *C. megaspila*), по предварительным данным, оказались триплоидами с двумя гаплоидными наборами *C. elongatoides* и одним *C. tanaïtica* (Bohlen, Ráb, 2001). Однако типовая серия *C. megaspila* имеет значительное число самцов, включая голотип, которые, как и диплоидные самки, не были обнаружены в этом районе последующими исследователями.

Основанием для описания щиповок из оз. Синое (и других диплоидных популяций с тем же кариотипом) в качестве нового вида, отличного от *C. megaspila*, могло бы служить лишь доказательство того, что: 1) все особи типовой серии *C. megaspila* имеют другой кариотип (это невозможно, поскольку типовая серия не пригодна для таких исследований) или 2) морфологические особенности особей с кариотипом, обнаруженным у щиповок оз. Синое, находятся в явном противоречии с диагнозом *C. megaspila*, что представляется

маловероятным, поскольку этот диагноз в целом подходит для ряда видов, морфологически близких *C. taenia*. В частности, мы считаем необходимым отметить, что в изученной нами выборке щиповок из р. Раковец, притока р. Прут (P-23078), включающей только мелких особей ($SL \leq 54$ мм), у всех 5 экз. спинной плавник начинался на уровне основания брюшных плавников, пятна вдоль средней линии бока (четвёртая зона Гамбетты) были крупными, вытянутыми в вертикальном направлении, что соответствует диагнозу *C. megaspila*, однако у всех также имелось слабое пятно в нижней части основания хвостового плавника (рис. 4), свойственное *C. elongatoides*. Поскольку щиповки Дуная остаются до сих пор недостаточно изученными, мы определяем эту пробу как *Cobitis cf. megaspila*.

В заключение работы представляется необходимым отметить следующее. Использование молекулярных методов широко применяется в ихтиологических работах для уточнения таксономического статуса той или иной группы рыб. При этом не всегда молекулярные методы можно использовать в отрыве от других – морфологических или цитологических – подходов. В настоящей работе использование ISSR-маркеров позволило подтвердить самостоятельный статус щиповки из оз. Синое, который ранее предполагался на основе цитогенетических данных. Использование именно ISSR-анализа оправдано возможностью амплификации наиболее полиморфной части генома, что позволило выявить отличия, не обнаруженные другими молекулярными методами, такими

как секвенирование отдельных митохондриальных и ядерных генов. Результаты позволяют сделать следующие основные выводы.

1. Использование молекулярно-генетических маркеров полиморфизма ISSR-фрагментов ДНК позволяет успешно дифференцировать геномы разных видов щиповок, предположительно участвовавших в образовании полиплоидных форм гибридного происхождения. Несмотря на относительную сложность воспроизводства данных ДНК-фингерпринтинга, этот метод указывает на необходимость дальнейших исследований геномов диплоидных видов и полиплоидов с использованием высокопроизводительного секвенирования нового поколения (NGS).

2. Щиповки оз. Синое и другие популяции Средней Европы с кариотипом $2n = 50$, $NF = 86$ дифференцируются по ISSR-маркерам от восточно-европейского вида *C. tanaitica*; на данном этапе исследований их следует рассматривать в ранге самостоятельного вида *C. megapila*.

3. Щиповки из Средней Европы с кариотипом $2n = 50$, $NF = 96$ соответствуют диагнозу вида *C. elongatoides*. Согласно проведённому морфологическому анализу, помимо структуры кариотипа *C. elongatoides* отличается от ряда близких видов и полиплоидных форм также следующим набором признаков: основания брюшных плавников, как правило, расположены заметно позади начала спинного плавника (на уровне его первых ветвистых лучей); в нижней половине основания хвостового плавника имеется дополнительное пятно меньших размеров и слабее выраженное, чем крупное интенсивно чёрное пятно в верхней части.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны коллегам, приславшим материал по изученным в настоящей работе щиповкам: П. Рябу, К. Янко (P. Ráb, K. Janko, IAPG CAS, Libechov), М. Повз (M. Povz, ZZRS, Ljubljana), Я. Котушу (J. Kotusz, UW, Wrocław), А.Я. Мошу (Институт зоологии АНМ, Кишинёв). Авторы выражают большую благодарность 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. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
Бэцеску М., Майер Р. 1969. К познанию щиповок (*Cobitis*) Дона и Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 1 (54). С. 51–60.

Васильев В.П. 1995. Кариологическое разнообразие и таксономическая неоднородность *Cobitis "taenia"* (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН. Т. 342. № 6. С. 839–842.

Васильев В.П., Васильева Е.Д. 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Докл. АН СССР. Т. 266. № 1. С. 250–252.

Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинев А.Г. 1990. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных: диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). IV. Тетраплоидные формы // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 908–919.

Васильев В.П., Лебедева Е.Б., Васильева Е.Д. и др. 2007. Пространственная и временная генетическая структура представителей бисексуальных и клональных видов позвоночных. Состав и генетическая структура клонально-бисексуальных комплексов рыб р. *Cobitis* (Cobitidae) // Матер. конф. "Динамика генофондов". М., С. 36–38.

Васильева Е.Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 43–53.

Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1998. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Там же. Т. 38. № 5. С. 604–614.

Васильева Е.Д., Осинев А.Г., Васильев В.П. 1989. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных: диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). I. Диплоидные виды // Там же. Т. 29. Вып. 5. С. 705–717.

Гублер Е.В., Генкин А.А. 1973. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л.: Медицина, 142 с.

Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Методы генетической инженерии: Молекулярное клонирование. М.: Мир, 479 с.

Межжерин С.В., Чудакова Т.Ю. 2002. Генетическая структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Генетика. Т. 38. № 1. С. 86–92.

Осинев А.Г., Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1990. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных: диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). II. Характеристика триплоидной формы // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 2. С. 214–220.

Băcescu M. 1962. Donneés nouvelles sur les lochs (*Cobitis*) d'Europe, avec referenes specials sur les caggettes de Italie du Nord // Travaux Mus. Natl. Hist. Nat. Grigore Antipa. V. 3. P. 282–301.

Băcescu M., Maier R. 1969. The *Cobitis* of the Don and Volga // J. Ichthyol. V. 9. P. 38–44.

Bohlen J., Ráb P. 2001. Species and hybrid richness in spined loaches of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae), with a checklist of European forms and suggestions for conservation // J. Fish Biol. V. 59. Suppl. A. P. 75–89. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1751>

Bohlen J., Ráb P., Šlechtová V. et al. 2002. Hybridogeneous biotypes in spined loaches (genus *Cobitis*) in Germany with implications for the conservation // Freshwater Fish Conservation: options for future. Oxford: Fishing News Books; Blackwell Sci. P. 311–321.

Bohlen J., Freyhof J., Wolter C. 2005. First records of *Cobitis elongatoides* and *Sabanejewia baltica* (Cobitidae) for Ger-

- many // *Cybium*. V. 29. № 1. P. 103–104.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2005-291-014>
- Boroń A. 1995. Chromosome banding studies of spined loach *Cobitis taenia* (L.) // *Cytobios*. V. 81. P. 97–102.
- Boroń A., Danilkiewicz Z. 1998. Diploid-polyploid complex of spined loach *Cobitis taenia* sensu stricto and *Cobitis* sp. from the Bug River, Poland (Pisces, Cobitidae) // *Ibid*. V. 96. P. 13–22.
- Boroń A., Kotusz J. 1999. A preliminary report and karyotype of a new *Cobitis* species in the ichthyofauna of Poland // *Ibid*. V. 98. P. 59–64.
- Boroń A., Kotusz J. 2000. The preliminary data on diploid-polyploid complexes of the genus *Cobitis* in the Odra River basin, Poland (Pisces, Cobitidae) // *Folia Zool*. V. 49. Suppl. 1. P. 79–84.
- Boroń A., Culling M., Pułym A. 2003. Cytogenetic characteristics of the fish genus *Cobitis* from England // *Folia Biol. (Kraków)*. V. 51. Suppl. P. 13–16.
- Doadrio I., Perdices A. 2005. Phylogenetic relationships among the Ibero-African cobitids (*Cobitis*, Cobitidae) based on cytochrome b sequence data // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 37. № 2. P. 484–493.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.009>
- Freyhof J., Ráb P., Bohlen J. 2000. The valid names of some European species of the genus *Cobitis* (Teleostei, Cobitidae) // *Folia Zool*. V. 49. Suppl. 1. P. 3–7.
- Gupta M., Chyi Y.-S., Romero-Severson J. et al. 1994. Amplification of DNA markers from evolutionarily diverse genomes using single primers of simple-sequence repeats // *Theor. Appl. Genet.* V. 89. № 7–8. P. 998–1006.
<https://doi.org/10.1007/BF00224530>
- Hanel L., Lusk S. 2005. Ryby a mihule České Republiky. Rozšíření a ochrana. Vlašim: ZO ČSOP Vlašim, 448 p.
- Janko K., Kotlík P., Ráb P. 2003. Evolutionary history of asexual hybrid loaches (*Cobitis*: Teleostei) inferred from phylogenetic analysis of mitochondrial DNA variation // *J. Evol. Biol.* V. 16. № 6. P. 1280–1287.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00627.x>
- Janko K., Culling M.A., Ráb P. et al. 2005a. Ice age cloning – comparison of the Quaternary evolutionary histories of sexual and clonal forms of spiny loaches (*Cobitis*; Teleostei) using the analysis of mitochondrial DNA variation // *Mol. Ecol.* V. 14. № 10. P. 2991–3004.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02583.x>
- Janko K., Vasil'ev V.P., Ráb P. et al. 2005b. Genetic and morphological analyses of 50-chromosome spined loaches (*Cobitis*, Cobitidae, Pisces) from the Black Sea basin that are morphologically similar to *C. taenia*, with the description of a new species // *Folia Zool*. V. 54. № 4. P. 405–420.
- Janko K., Flajšhans M., Choleva L. et al. 2007. Diversity of European spined loaches (genus *Cobitis* L.): an update of the geographic distribution of the *Cobitis taenia* hybrid complex with a description of new molecular tools for species and hybrid determination // *J. Fish Biol.* V. 71. Suppl. C. P. 387–408.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01663.x>
- Janko K, Paček J, Wilkinson-Herbots H. et al. 2018. Hybrid asexuality as a primary postzygotic barrier between nascent species: on the interconnection between asexuality, hybridization // *Mol. Ecol.* V. 27. № 1. P. 248–263.
<https://doi.org/10.1111/mec.14377>
- Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR) with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation // *Biologia, Bratislava*. V. 52. Suppl. 5. P. 1–271.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of european freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat et Freyhof, 646 p.
- Kotusz J. 2000. Intra- and interpopulation morphological variability in diploid and varied-ploidy *Cobitis* from Poland // *Folia Zool*. V. 49. Suppl. 1. P. 219–226.
- Lusk S., Koščo J., Halačka K. et al. 2003. Identification of *Cobitis* from the Slovakian part of the Tisza basin // *Folia Biol. (Kraków)*. V. 51. Suppl. P. 61–65.
- Majtánová Z., Choleva L., Symonová R. et al. 2016. Asexual reproduction does not apparently increase the rate of chromosomal evolution: karyotype stability in diploid and triploid clonal hybrid fish (*Cobitis*, Cypriniformes, Teleostei) // *PLoS One*. V. 11. № 1. Article e0146872.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146872>
- Nalbant T.T. 1993. Some problems in the systematic of the genus *Cobitis* and its relatives (Pisces, Ostariophysi, Cobitidae) // *Rev. Roum. Biol. Sér. Biol. Anim.* V. 38. № 2. P. 101–110.
- Ráb P., Slavík O. 1996. Diploid-triploid-tetraploid complex of the spined loach, genus *Cobitis* in Pšovka Creek: the first evidence of the new species of *Cobitis* in the ichthyofauna of the Czech Republic // *Acta Univ. Carol. Biol.* V. 39. P. 201–214.
- Ráb P., Rábová M., Bohlen J., Lusk S. 2000. Genetic differentiation of the two hybrid diploid-polyploid complexes of loaches, genus *Cobitis* (Cobitidae), in Czech Republic, involving *C. taenia*, *C. elongatoides* and *C. spp.* in the Czech Republic: Karyotypes and cytogenetic diversity // *Folia Zool*. V. 49. Suppl. 1. P. 55–66.
- Šlechtová V., Lusková V., Šlechtá V. et al. 2000. Genetic differentiation of two diploid-polyploid complexes of spined loach, genus *Cobitis* (Cobitidae), in Czech Republic, involving *C. taenia*, *C. elongatoides*, and *C. spp.*: Allozyme interpopulation and interspecific differences // *Ibid*. V. 49. Suppl. 1. P. 67–78.
- Šlechtová V., Lusková V., Šlechtá V. et al. 2003. Potential species identification by allozyme/protein markers in European spined loaches // *Folia Biol. (Kraków)*. V. 51. Suppl. P. 43–47.
- Szlachciak J., Boroń A. 2003. A numerical taxonomic study of several *Cobitis* species (Pisces, Cobitidae) based on their cytogenetic features // *Ibid*. V. 51. Suppl. P. 7–11.
- Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D., Osinov A.G. 1989. Evolution of a diploid-triploid-tetraploid complex in fishes of the genus *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany: N.Y. State Mus. P. 153–169.
- Vasil'ev V.P., Lebedeva E.B., Vasil'eva E.D. 2011. Evolutionary ecology of clonal-bisexual complexes in spined loaches from genus *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // *J. Ichthyol.* V. 51. № 10. P. 932–940.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100067>
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P. 2006. *Cobitis pontica* sp. nova—a new spined loach species (Cobitidae) from the Bulgarian waters // *Ibid*. V. 46. Suppl. 1. P. S15–S20.
<https://doi.org/10.1134/S003294520610002X>
- Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. 1994. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics*. V. 20. № 2. P. 176–183.
<https://doi.org/10.1006/geno.1994.1151>

УДК 597.08

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВАРИАЦИИ ОБЛАСТИ ЧЕТВЕРТОГО ЭКЗОНА ГЕНА ПРОЛАКТИНА И ИХ СВЯЗЬ С ОСОБЕННОСТЯМИ РОСТА У ОБЫКНОВЕННОГО ЛАВРАКА *DICENTRARCHUS LABRAX* (MORONIDAE)[#]

© 2023 г. Э. Озкан-Гокчек¹, Р. Ишик^{2, 3, *}

¹Эгейский университет, Измир, Турция

²Текирдагский университет Намик Кемал, Текирдаг, Турция

³Государственный университет Сан-Паулу, Сан-Паулу, Бразилия

*E-mail: risik@nku.edu.tr

Поступила в редакцию 08.07.2022 г.

После доработки 19.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Обыкновенный лаврак *Dicentrarchus labrax* (Moronidae) имеет высокую коммерческую ценность и в основном добывается в Средиземноморском регионе. Пролактин PRL, относящийся к спиральным белкам, секретируется в передней доле гипофиза и играет важную роль в осморегуляции и регуляции роста у костистых рыб. В настоящем исследовании изучали генетические варианты в 3-м, 4-м интронах и 4-м экзоне гена пролактина у лаврака и их возможную связь с особенностями роста рыб, выращиваемых в садках. Однонуклеотидный полиморфизм двух участков (g.484 A > C, g.529 T > C) и одна делеция размером 15 п.н. были обнаружены в 3-м интроне гена пролактина. Выявлена достоверная связь между массой тела рыб и вариантом гена *PRL* g.529 T > C ($p < 0.05$). Рыбы с гетерозиготным вариантом гена *PRL* g.529 T > C имели более высокую массу тела, чем другие особи ($p < 0.05$). Анализ ассоциаций показал, что однонуклеотидный полиморфизм в гене пролактина коррелирует с признаками роста и может быть использован для программ геномной селекции при разведении лаврака.

Ключевые слова: пролактин, лаврак, рост, однонуклеотидный полиморфизм.

DOI: 10.31857/S0042875223030177, **EDN:** BYWENF

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.554.3.591.3:57.043/044:537.636

АНОМАЛИИ ПОЗВОНОЧНИКА И ПОЗВОНКОВЫЕ ФЕНОТИПЫ СЕГОЛЕТОК ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (CYPRINIDAE) ПОСЛЕ РАЗДЕЛЬНОГО И СОВМЕСТНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ МАГНИТНОГО ПОЛЯ И ХЛОРОФОСА НА ЭМБРИОНЫ

© 2023 г. Ю. В. Чеботарева^{1, *}, В. В. Крылов^{1, 2}, М. Г. Таликина¹, Ю. Г. Изюмов¹

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

²Научно-технологический центр уникального приборостроения РАН, Москва, Россия

*E-mail: pisces68@mail.ru

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.

После доработки 20.07.2022 г.

Принята к публикации 15.09.2022 г.

Исследованы аномалии строения позвоночника и позвонковые фенотипы у 4-месячных сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) после совместного или раздельного воздействия магнитного поля (частота 500 Гц, величина индукции 150 мкТл) и хлорофоса (концентрация 0.01 мг/л) на эмбрионы в течение 48 ч от оплодотворения до начала органогенеза в сравнении с контрольными сеголетками. Самые распространённые нарушения развития позвоночника во всех группах – незамкнутые невральные или гемальные дуги, а также деформации и сращения тел позвонков. У рыб со сращениями позвонков отмечали увеличение общего количества позвонков, а также их числа в туловищном отделе позвоночника. Экспериментальная молодь отличалась от контрольной большим количеством аномалий позвоночника, а также изменением частоты встречаемости отдельных позвонковых фенотипов. Наибольший эффект оказало воздействие магнитного поля.

Ключевые слова: плотва *Rutilus rutilus*, позвонковые фенотипы, аномалии позвоночника, магнитное поле, хлорофос.

DOI: 10.31857/S0042875223030049, **EDN:** BXWUOP

Развитие аномалий позвоночника у рыб чаще всего изучают в связи с их отрицательным влиянием как на жизнеспособность рыб, так и на качество продукции в аквакультуре (Boglione et al., 2001, 2013; Koumoundouros, 2010; Savrois-Rogacki et al., 2021; Fang, Xu, 2022). В природных популяциях частота встречаемости аномалий заметно ниже и её нередко рассматривают как показатель уровня загрязнения водоёмов (Boglione et al., 2006; Yerшов, 2008; Bogutskaya et al., 2011; Kessabi et al., 2013; Есин, 2015; Яблоков, 2018).

Многие позвонковые нарушения у рыб закладываются во время раннего эмбрионального развития и реализуются в процессе остеогенеза (Ванюшина, 1990; Павлов, 2007; Boglione et al., 2013). Отклонения от нормы в строении позвонков могут развиваться и в оптимальных условиях, однако при стрессовых воздействиях число аномалий возрастает. При этом разные причины могут спровоцировать развитие одних и тех же нарушений в строении позвоночника, а один и тот же фактор в зависимости от вида рыбы, стадии развития, времени воздействия и других факторов может вызывать разные аномалии (Von Westernhagen, 1988;

Boglione et al., 2006). Наши исследования выявили многочисленные позвонковые аномалии у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) после воздействия ряда физических (магнитное поле, повышенная температура) и химических (хлорофос, фенол, N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидин) факторов на эмбрионы (Касьянов и др., 2001; Чеботарева, 2009; Чеботарева и др., 2016).

Помимо нарушений в строении позвонков в наших экспериментах отмечали изменения их среднего числа у экспериментальной молодки. Изменение числа метамерных элементов в осевом скелете рыб относительно естественной нормы – также один из ответов на воздействие факторов различной природы в раннем онтогенезе (Lindsey, 1988; Павлов, 2007). Связь между количественными (число счётных элементов) и качественными (наличие, типы и число аномалий) показателями позвоночника прослеживается не всегда. В экспериментальных выборках у рыб с нарушениями развития позвоночника число позвонков обычно повышено (Касьянов и др., 2001; Чеботарева и др., 2016), тогда как в природных популяциях, напро-

тив, понижено (Bogutskaya et al., 2011; Чеботарева, Изюмов, 2021).

Среди многообразия факторов окружающей среды, способных повлиять на развитие позвонков у рыб, особый интерес представляют низкочастотные магнитные поля. В зависимости от частоты и амплитуды воздействия регистрируемые эффекты могут существенно различаться (Krylov et al., 2016). Интерес также представляет возможная модификация эффектов магнитного поля другими физическими и химическими факторами (Крылов и др., 2010; Чеботарева и др., 2016). В настоящей работе в качестве дополнительного фактора использован хлорофос — широко применяемый инсектицид с нейротоксическими и мутагенными свойствами (Щербаков, 1983).

Ранее было показано, что совместное и/или раздельное воздействие магнитного поля 500 Гц, 150 мкТл и хлорофоса в концентрации 0.01 мг/л приводило к снижению выживаемости эмбрионов, изменению линейных размеров сеголеток, изменению активности пищеварительных ферментов в кишечнике молоди, увеличению числа позвонков, снижению числа отверстий в преоперкуло-мандибулярном канале на зубной кости (Голованова и др., 2006; Krylov et al., 2016). Однако мы не смогли найти информации о влиянии этих факторов на строение позвонков и позвонковые фенотипы.

Исходя из этого цель работы — детально проанализировать аномалии строения позвоночника и позвонковые фенотипы сеголеток плотвы после раздельного и совместного воздействия на эмбрионы магнитного поля и хлорофоса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперимент проводили в мае—сентябре 2005 г. Половые продукты были получены от производителей плотвы, отловленных неводом на нерестилище Рыбинского водохранилища: семь самок (стандартная длина 17.6—19.5 см, возраст 5—6 лет) и шесть самцов (17.6—19.5 см, одному 4, остальным — 6 лет).

Через 10 мин после осеменения сухим способом икру разделили на четыре группы и поместили в кристаллизаторы с речной водой (~2500—3000 икринок в каждом). В двух кристаллизаторах после приклеивания и набухания икринок воду заменили раствором хлорофоса с концентрацией 0.01 мг/л. Предыдущие исследования показали относительно высокую выживаемость эмбрионов плотвы, подвергшихся воздействию этого пестицида в указанной концентрации, но при этом наблюдались выраженные морфологические реакции у молоди (Чеботарева, 2009). Два кристаллизатора (один с речной водой, другой с раствором хлорофоса) были помещены внутрь колец Гельмгольца, подключённых к генератору сигналов ГЗ-102.

Внутри колец генерировалось синусоидальное магнитное поле с частотой 500 Гц и величиной индукции 150 мкТл. Эти параметры были выбраны исходя из того, что поля с такой частотой чрезвычайно редко встречаются в естественной окружающей среде, в то время как величина индукции соответствует значению, которое может быть у полей, генерируемых различными электрическими устройствами (Navas, 2004). Такой подход позволил исключить вероятность адаптации и оценить влияние магнитного поля, которое не встречается в естественной среде, в отличие от полей с промышленными частотами 50 и 60 Гц, часто используемых в подобных исследованиях. Кроме этого, в предыдущих экспериментах влияние на эмбрионы плотвы магнитного поля с такими же параметрами приводило к значимым изменениям позвонковых фенотипов у сеголеток (Чеботарева и др., 2009). Другие два кристаллизатора (один с речной водой, другой с раствором хлорофоса) оставались в естественном геомагнитном поле. Таким образом, рассматривали четыре группы рыб (варианты), развитие которых проходило в разных условиях: К (контроль) — в речной воде в естественном геомагнитном поле; М — в речной воде в магнитном поле 500 Гц, 150 мкТл; Х — в растворе хлорофоса с концентрацией 0.01 мг/л в речной воде в естественном геомагнитном поле; МХ — в растворе хлорофоса с концентрацией 0.01 мг/л в речной воде в магнитном поле 500 Гц, 150 мкТл. Воду и раствор хлорофоса в кристаллизаторах меняли два раза в сутки. Продолжительность воздействия экспериментальных факторов составила 48 ч (от оплодотворения до начала органогенеза у зародышей), после чего все группы эмбрионов развивались в контрольных условиях (речная вода, естественное геомагнитное поле). Температура воды во время эмбрионального развития варьировала от 14 до 18°C.

После рассасывания желточного мешка и заполнения плавательного пузыря воздухом по 400 личинок из каждого варианта выпустили в пруды с естественной кормовой базой. Молодь отлавливали в 4-месячном возрасте.

Препарирование осевого скелета проводили по методике Яковлева с соавторами (1981). Определяли число позвонков в туловищном (*vert.a.*), переходном (*vert.i.*) и хвостовом (*vert.c.*) отделах позвоночника, а также их сумму (*vert.*), включая Веберовы и преуральные. Позвонковые фенотипы сеголеток представлены в виде формулы: *vert.a.—vert.i.—vert.c.* (Касьянов, 1990). Подсчитывали число рыб с определённым фенотипом и их долю (%).

В позвоночнике каждой рыбы определяли наличие аномалий. Таковыми считали деформации тел и дуг позвонков; сращения позвонков (входящие в сращение позвонки обычно укорочены, деформированы, чёткая граница между ними отсутствует); сращения невральных и гемальных дуг со-

седних позвонков; незамкнутые невральные или гемальные дуги; несращение дуги с телом позвонка; перемещение основания невральной или гемальной дуги на соседний позвонок (на одном из двух соседних позвонков ветвь невральной или гемальной дуги с одной стороны отсутствует, на другом — с той же стороны размещаются основания двух дуг); отсутствие ветвей невральных или гемальных дуг; наличие дополнительных ветвей невральной или гемальной дуги (внешне напоминает асимметричное сращение, но тело позвонка практически нормальной формы, признаки сращения позвонков со стороны дополнительной дуги отсутствуют) (Чеботарева, 2009). Для выборок рыб с аномалиями рассчитывали средние значения числа (встречаемость) каждого вида аномалий, позвонков с нарушениями по отделам позвоночника и определяли общее число позвонков.

Отдельно для рыб со сращениями позвонков проводили их оценку и сравнение, используя средневывборочные значения числа сращений. Число позвонков в одном сращении рассчитывали путём деления числа всех позвонков в составе сращений на общее число сращений позвонков у сеголеток из каждого варианта.

У плотвы встречаются симметричные (с обеих сторон позвоночника одно и то же число сросшихся тел позвонков) и асимметричные (с одной стороны больше тел позвонков, чем с другой) сращения позвонков (Чеботарева и др., 2016) (рис. 1). Подсчитывали долю (%) асимметричных сращений в общем числе сращений позвонков у сеголеток каждого варианта.

По взаимному расположению множественные асимметричные сращения позвонков у плотвы могут быть последовательными или встречными (Чеботарева и др., 2016). Дополнительные полупозвонки (непарные метамерные элементы позвоночника, развитые в асимметричных сращениях позвонков только слева или только справа) во встречных сращениях расположены с разных сторон позвоночника, а в последовательных — с одной стороны (рис. 1). Для характеристики разных видов сращений позвонков использовали их долю (%) в числе рыб со сращениями.

У рыб с асимметричными сращениями просчитывали позвонки отдельно слева и справа. У рыб с различиями в числе тел позвонков с разных сторон позвоночника (рыб с асимметричным позвоночником) в каждом варианте определяли средневывборочные значения числа позвонков слева и справа, а также разницы между левой и правой сторонами позвоночника.

Статистическую обработку материала проводили в программе Statistica 6.0. Для сравнения частот встречаемости рыб с аномалиями позвоночника и позвонковых фенотипов использовали критерий Животовского (1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выживаемость эмбрионов до вылупления в контроле составила 56.01%. В экспериментальных вариантах она достоверно, но незначительно снизилась: 41.14 (М), 44.25 (МХ) и 52.76% (Х). Кривые выживаемости эмбрионов и значения других показателей, не связанных с аномалиями строения позвоночника и позвонковыми фенотипами, для рыб из исследованных групп можно найти в нашей предыдущей статье (Krylov et al., 2016).

Аномалии позвоночника. Доля рыб с отклонениями строения позвонков была существенной во всех группах: в контроле она составила 42.68%, в других группах была более чем в 1.5 раза выше контрольной. Из всех перечисленных аномалий развития позвонков чаще отмечали незамкнутые невральные или гемальные дуги. Также достаточно часто встречались деформированные позвонки и сращения позвонков. К аномалиям со средней встречаемостью относились сращения дуг соседних позвонков, деформации и отсутствие невральных или гемальных дуг. Шесть перечисленных типов нарушений в строении позвонков отмечали во всех выборках сеголеток плотвы (табл. 1, 2).

Такие аномалии, как дополнительные невральные или гемальные дуги, перемещение основания дуги на соседний позвонок и несращение дуг с телом позвонка, в исследованных группах молодежи встречались единично. Различия между исследованными выборками плотвы по этим трём типам аномалий, а также деформациям невральных или гемальных дуг, не выявлены (табл. 1).

Остальные нарушения в строении позвоночника у контрольных рыб встречались реже, чем у экспериментальных. При этом ближе всего к контролю вариант Х. В варианте М нарушения строения позвоночника были максимальными; по двум показателям (количеству незамкнутых невральных и гемальных дуг и числу сращений дуг соседних позвонков) рыбы с аномалиями из варианта М значимо отличались от сеголеток из групп МХ и Х (табл. 1).

Во всех группах в туловищном отделе позвоночника позвонки с аномалиями отмечались в два—три раза чаще, чем в хвостовом (табл. 1). На рис. 2а приведены схемы, отражающие долю рыб с аномалиями определённых позвонков скелета. Зона позвоночника с 12-го туловищного по 3-й хвостовой позвонок была охвачена нарушениями строения примерно с одинаковой интенсивностью во всех группах. В средних позвонках туловищного отдела в экспериментальных вариантах аномалии встречались чаще, чем в контроле. Заметно выделяется вариант М, где 35–40% рыб имели отклонения развития 7–12-го позвонков. В контрольной группе зарегистрировано меньше аномалий хвостового отдела по сравнению с вариантами М, МХ и Х, причём на 6, 8–11 и 13-м хвостовых позвонках нарушения не отмечены.

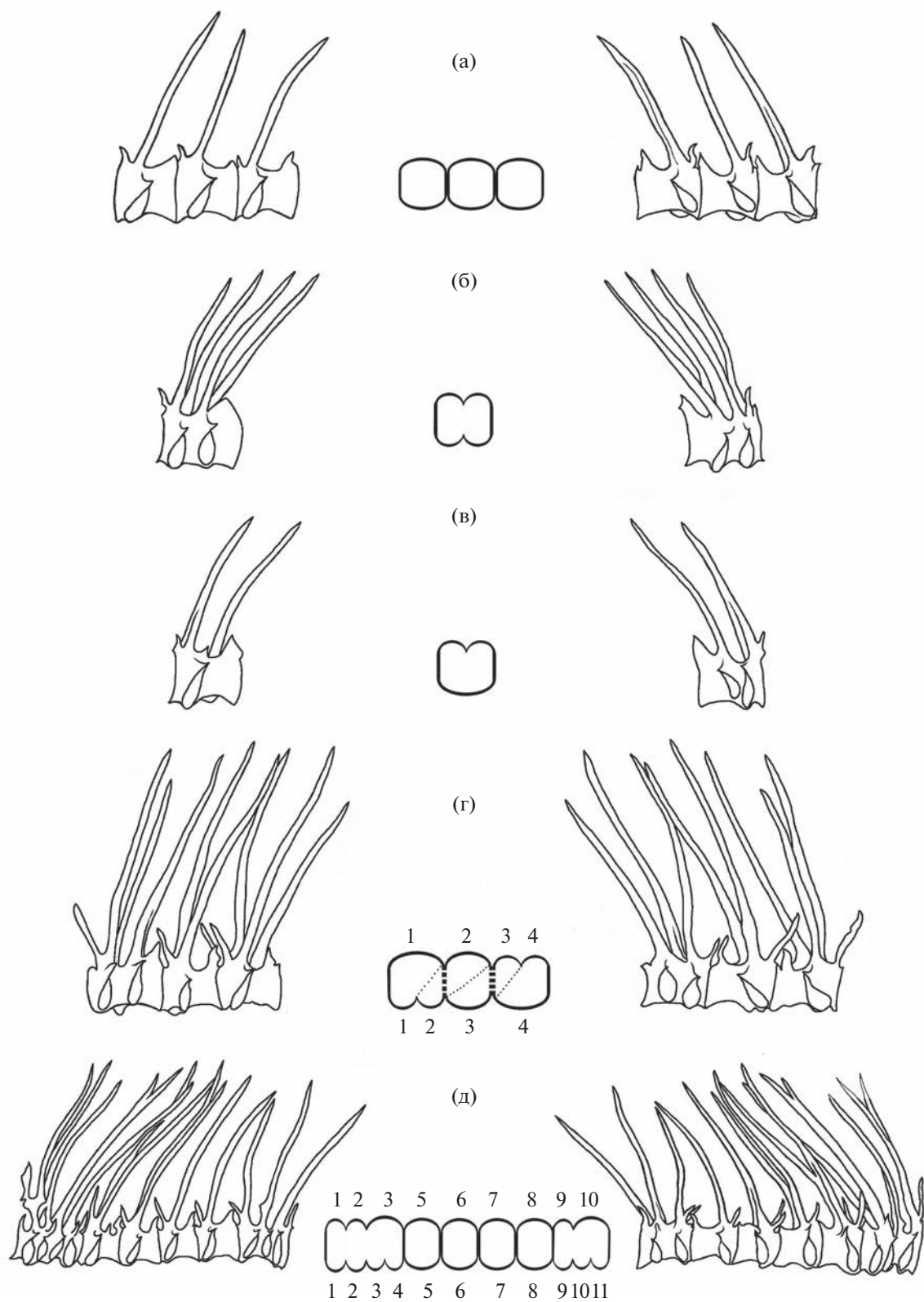


Рис. 1. Типы сращений позвонков у плотвы *Rutilus rutilus* (вид слева (в центре – схема) и справа): а – нормальные позвонки, б – симметричное сращение, в – асимметричное сращение, г – встречные асимметричные сращения, д – последовательные асимметричные сращения (по: Чеботарева и др., 2016).

Таблица 1. Характеристика аномалий позвоночника сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* в контрольной и экспериментальных выборках

Показатель	Вариант			
	К	М	МХ	Х
Число рыб, экз.:				
– общее	82	112	138	130
– с аномалиями	35	76	100	86
Доля рыб с аномалиями, %	42.68 ^{М, МХ, Х}	67.86 ^К	72.46 ^К	66.15 ^К
		Число позвонков с аномалиями*		
Весь позвоночник	4.20 ± 0.55 ^{М, МХ}	8.16 ± 0.75 ^К	6.44 ± 0.61 ^К	6.35 ± 0.56
Отделы:				
– туловищный	2.86 ± 0.53 ^М	5.13 ± 0.51 ^К	4.15 ± 0.42	4.33 ± 0.42
– переходный	0.49 ± 0.14	0.89 ± 0.14	0.58 ± 0.11	0.56 ± 0.11
– хвостовой	0.86 ± 0.20 ^М	2.13 ± 0.36 ^К	1.71 ± 0.25	1.47 ± 0.30
		Число разных видов аномалий*		
Незамкнутые невральные или гемальные дуги	3.09 ± 0.50 ^М	5.95 ± 0.66 ^{К, МХ, Х}	4.33 ± 0.44 ^М	4.24 ± 0.44 ^М
Деформированные позвонки	0.49 ± 0.14 ^{М, МХ}	1.45 ± 0.27 ^К	1.49 ± 0.19 ^К	1.00 ± 0.17
Сращения дуг соседних позвонков	0.17 ± 0.08 ^М	0.79 ± 0.18 ^{К, МХ, Х}	0.44 ± 0.09 ^М	0.37 ± 0.11 ^М
Деформированные невральные или гемальные дуги	0.23 ± 0.07	0.30 ± 0.08	0.30 ± 0.10	0.29 ± 0.07
Отсутствие невральных или гемальных дуг	0.11 ± 0.06	0.22 ± 0.06	0.27 ± 0.06 ^Х	0.10 ± 0.04 ^{МХ}
Перемещение основания дуги на соседний позвонок	0	0.013 ± 0.013	0.020 ± 0.014	0.012 ± 0.012
Несращение дуги с телом позвонка	0	0.053 ± 0.032	0.010 ± 0.010	0.023 ± 0.016
Дополнительные невральные или гемальные дуги	0.029 ± 0.029	0.053 ± 0.026	0.090 ± 0.029	0.081 ± 0.030

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: К – контроль, М – воздействие магнитного поля, МХ – совместное воздействие магнитного поля и хлорофоса, Х – воздействие хлорофоса; ^{К, М, МХ, Х} значение достоверно ($p < 0.05$) отличается от соответствующего варианта; * среднее значение и его ошибка в расчёте на рыб с аномалиями.

Сращения позвонков также чаще отмечались в туловищном отделе позвоночника (рис. 2б, табл. 2). Во всех исследованных группах сращения в хвостовом отделе позвоночника встречаются в основном не более чем у 10% рыб. В контроле в сращения входили хвостовые позвонки только со второго по пятый. В остальных группах рыб сращения позвонков также отмечались чаще в передней части хвостового отдела позвоночника. Сращения каждого из позвонков переходного отдела в контроле встречались у 5–10% рыб, в экспериментальных выборках доля рыб с такими нарушениями была выше. Каждый из туловищных позвонков (за исключением 6-го в варианте МХ и 2-го в варианте Х) наблюдался в составе сращений более чем у 10% рыб из групп М, Х и МХ. Наиболее часто в сращения входили 7–16-й туловищные позвонки. В контроле наибольшее число сращений приходилось на 4-й и 9–15-й туловищные позвонки.

60–70% всех сращений во всех исследованных выборках – двухпозвонковые, около 20–30% – трёхпозвонковые (рис. 3). Сращения, в состав которых входит четыре и больше позвонков, относительно редки. В контрольной группе к таковым относится одно 5-позвонковое сращение. В выборке Х максимальное число позвонков в одном сращении – шесть, в группах М и МХ – семь.

В экспериментальных выборках доля рыб со сращениями позвонков была в два и более раз выше, чем в контроле (табл. 3). Среднее число сращений и позвонков в их составе у рыб со сращениями позвонков в группах М, МХ и Х было значимо выше, чем в группе К (табл. 2). Поражение позвоночника у рыб со сращениями позвонков в экспериментальных вариантах было более выраженным: если в контроле из 14 рыб со сращениями у 13 регистрировали по одному сращению (92.5%), то в группах М, МХ и Х доля таких особей значительно ниже – 53–56%, а максимальное число сра-

Таблица 2. Характеристика сращений позвонков у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* в контрольной и экспериментальных выборках

Показатель	Вариант			
	К	М	МХ	Х
Число* сращений	1.07 ± 0.07 ^{М, МХ, Х}	1.88 ± 0.17 ^К	1.71 ± 0.14 ^К	1.65 ± 0.11 ^К
Число* позвонков в сращениях:				
весь позвоночник	2.57 ± 0.29 ^{М, МХ, Х}	4.69 ± 0.41 ^К	4.25 ± 0.38 ^К	4.15 ± 0.30 ^К
отделы:				
– туловищный	2.07 ± 0.32	3.21 ± 0.38	3.08 ± 0.29	3.15 ± 0.29
– переходный	0.21 ± 0.21	0.63 ± 0.12	0.40 ± 0.12	0.47 ± 0.12
– хвостовой	0.29 ± 0.19	0.85 ± 0.20	0.76 ± 0.21	0.53 ± 0.18
Число позвонков в одном сращении	2.40	2.49	2.49	2.51
Доля* асимметричных сращений, %	93.33	81.19	83.91	84.38
Доля* рыб с асимметричными сращениями, %:				
– последовательными	7.14	26.92	26.00	32.73
– встречными	0	17.31	16.00	7.27
– с Веберовыми позвонками	0	5.77	12.00	9.09
Рыбы с асимметричным позвоночником:				
– число рыб, экз	13	40	41	51
– доля*, %	92.86	76.92	82.00	92.73
Разница в числе позвонков слева и справа:				
<i>M</i> ± <i>m</i> **	1.08 ± 0.08	1.58 ± 0.15	1.46 ± 0.13	1.49 ± 0.11
min–max	1–2	1–5	1–4	1–4
Общее число позвонков, включая Веберовы и преуральные**:				
– слева	41.46 ± 0.24 ^{МХ}	41.93 ± 0.23	42.27 ± 0.18^К	41.78 ± 0.14
– справа	41.92 ± 0.33	42.20 ± 0.20 ^{МХ}	41.63 ± 0.19^М	41.88 ± 0.18

Примечание. Средние значения и их ошибка (*M* ± *m*), а также доли приведены в расчёте на рыб: * со сращениями позвонков, ** с асимметричным позвоночником. min–max – пределы варьирования показателя. Полужирным шрифтом выделены достоверно различающиеся (*p* < 0.05) значения числа позвонков слева и справа у рыб с асимметричным позвоночником.

шений на одну особь достигает четырёх, пяти и шести в группах соответственно Х, МХ и М (рис. 4).

Во всех выборках > 80% сращений позвонков были асимметричными (табл. 2). В контроле была зарегистрирована только одна рыба с двумя последовательными сращениями, встречные сращения в этой группе не отмечены. В других вариантах рыбы с последовательными сращениями встречались чаще, чем со встречными, наибольшая разница отмечена в группе Х. В экспериментальных вариантах наблюдали ещё один вариант асимметричного строения позвоночника – сращение первого туловищного полупозвонка с последним Веберовым позвонком. Количество рыб с такой аномалией максимально в группе МХ.

У рыб с асимметричными сращениями различалось число позвонков при подсчёте слева и справа. Средние значения этой разницы представлены в табл. 2. Значимые различия между группами по этому показателю не выявлены. Однако следует

обратить внимание, что доля рыб с разницей более чем в один позвонок в группе К составляла 7.69% (одна рыба из 13), а в группах М, МХ и Х – соответственно 35.00, 31.71 и 35.29%. В трёх последних группах максимальная разница между сторонами позвоночника составляла 4–5 позвонков.

По числу позвонков слева значительно различались варианты К и МХ, справа – М и МХ. У рыб из варианта МХ наблюдалась направленная асимметрия позвоночника – число позвонков слева на 0.64 позвонка в среднем больше, чем справа (табл. 2).

Число позвонков. Общее число позвонков у рыб в вариантах К и Х было значительно меньше, чем в группах М и МХ (табл. 3). Варианты К и Х близки также по распределению общего числа позвонков среди рыб в выборке, в то время как в группах МХ и М была повышена доля рыб соответственно с 42 и 43 позвонками. В экспериментальных вариантах единично отмечались редкие фенотипы – 39, 45 и 46 позвонков (рис. 5). Увеличение общего

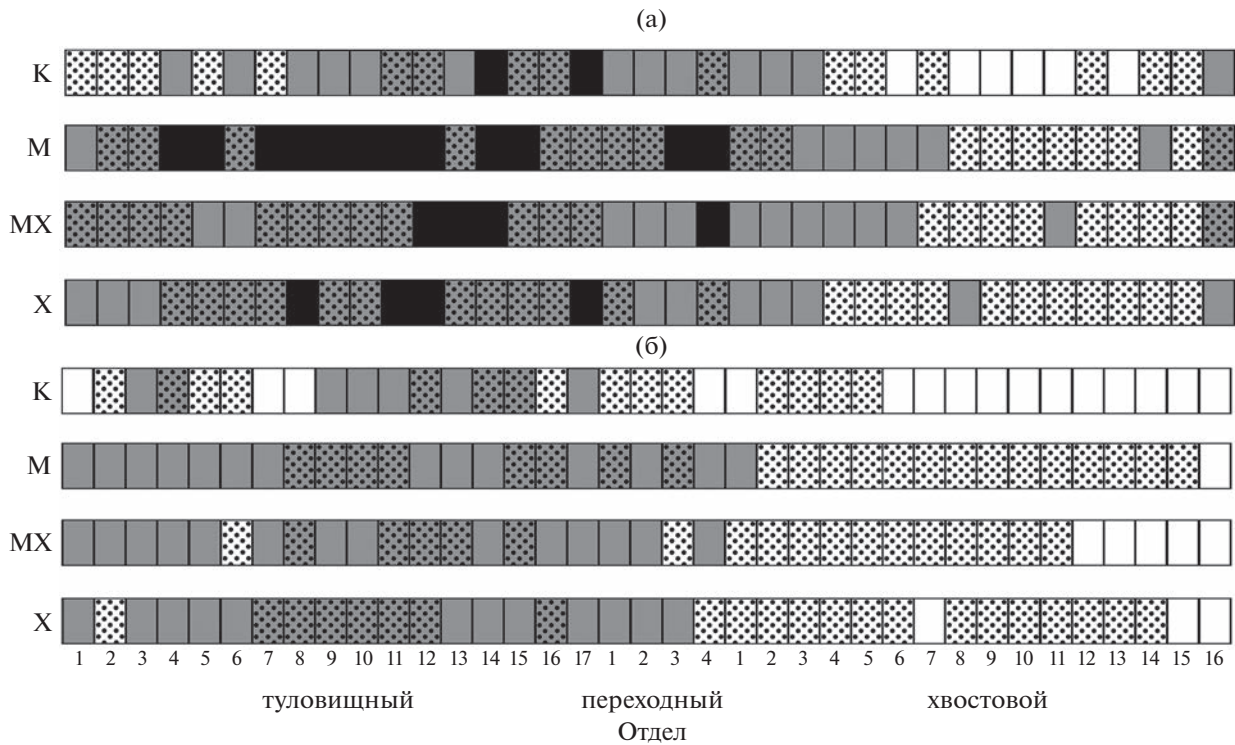


Рис. 2. Доля в контрольной и экспериментальных выборках сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* с аномалиями определённых позвонков в составе позвоночника: а – все аномалии (относительно рыб с аномалиями), б – сравнения (относительно рыб со сращениями); К – контроль, М – воздействие магнитного поля, МХ – совместное воздействие магнитного поля и хлорофоса, Х – воздействие хлорофоса. Доля, %: (□) – 0, (▤) – 0.01–10.00, (▥) – 10.01–20.00, (▧) – 20.01–30.00, (■) – 30.01–40.00. Цифрами обозначены номера позвонков. В рисунок не включены редкие позвонки – 18–21-й туловищные, 5-й переходный и 17–18-й хвостовые.

числа позвонков произошло в группе МХ за счёт туловищного отдела позвоночника, а в группе М за счёт переходного и хвостового отделов.

Чтобы выяснить возможную взаимосвязь между нарушениями развития позвоночника и числом позвонков, выборки разделили на три подгруппы – рыбы без аномалий (нормальные), рыбы с аномалиями позвонков, но без сращений (аномальные) и рыбы со сращениями. Значимые различия между нормальными и аномальными рыбами из одной и той же экспериментальной группы не обнаружены. Однако у рыб со сращениями оказалось больше общее число позвонков и число позвонков в туловищном отделе позвоночника. Переходный отдел у рыб со сращениями содержал в среднем больше позвонков по сравнению с рыбами без сращений, но статистически значимые различия отмечены только для некоторых групп (табл. 3).

Позвонковые фенотипы. Во всех экспериментальных группах было зарегистрировано повышение разнообразия позвонковых фенотипов, оценённого с помощью показателя Шеннона, причём наибольший эффект отмечался в варианте М (Krylov et al., 2016).

Типичный для плотвы позвонковый фенотип, на основании наших данных, включает 15–17 туловищных, 2–4 переходных и 14–16 хвостовых позвонков при общем их числе в позвоночнике 40–42 (с учётом Веберовых и преуральных). В естественных популяциях доля таких рыб составляет >95% (Чеботарева, Изюмов, 2021). В данном эксперименте максимальная доля типичных фенотипов отмечалась в контрольной группе. Аномалии развития позвоночника влияют на позвонковый фенотип плотвы. В подгруппах нормальных рыб из всех вариантов воздействия доля типичных фенотипов составляла > 94%. Этот показатель был немного ниже у аномальных сеголеток, а у молоди со сращениями позвонков таких фенотипов значительно меньше – 32–64%. Среди нормальных и аномальных рыб максимальное количество типичных позвонковых фенотипов зарегистрировано в группе Х, а среди сеголеток со сращениями максимальное количество редких фенотипов встречалось в варианте М (табл. 3).

Встречаемость отдельных позвонковых фенотипов в исследуемых группах различна и в ряде случаев отличается от таковой у молоди из прибрежья Рыбинского водохранилища (Чеботарева, Изюмов, 2021) (табл. 4). В вариантах К и Х преоб-

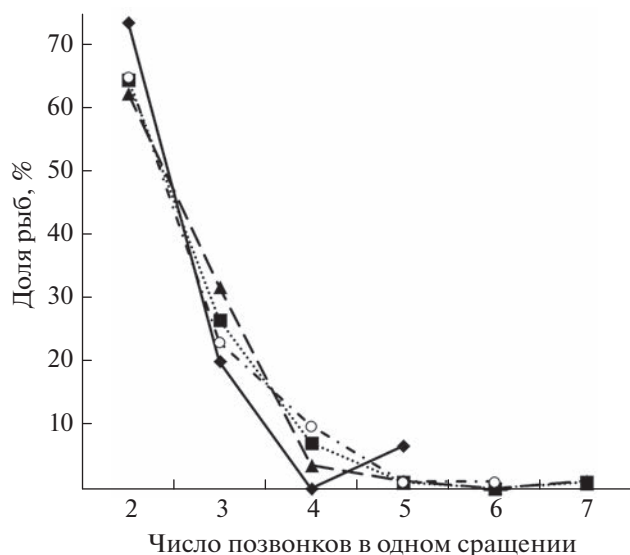


Рис. 3. Доля сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* с разным числом позвонков в одном сращении: (—◆—) — контроль, (··■··) — воздействие магнитного поля, (—▲—) — совместное воздействие магнитного поля и хлорофоса, (·—○—·) — воздействие хлорофоса.

ладает фенотип 16–3–15 (самый распространённый у природных сеголеток плотвы). Фенотип 16–3–16 встречался у наибольшего количества рыб из вариантов М и МХ; в группах К и Х он отмечался с близкой частотой; при этом для природной плотвы он менее характерен. Распространённый в природных выборках фенотип 17–2–15 относительно редок у молоди из нашего эксперимента. В число распространённых сочетаний позвонков в экспериментальных группах входит фенотип 17–3–16; в группе М выделяется фенотип 16–4–16. Эти варианты не входят в число типичных, а в природных популяциях встречаются редко и единично. Фенотип 17–4–15, отмеченный во всех экспериментальных выборках, у молоди Рыбинского водохранилища обнаружен не был. В то же время фенотип 16–3–14, нередко встречающийся у природной молоди, отмечен единично только в варианте М.

Встречаемость позвонковых фенотипов среди рыб со сращениями отличается от той, что наблюдается в полных выборках. В группе К преобладают фенотипы 16–3–15 и 17–3–15, в М — 17–3–16, в МХ — 17–3–15, в Х — 16–3–16 (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

У исследованных сеголеток плотвы отмечены аномалии позвоночника, аналогичные ранее описанным для этого и других видов рыб (Татарко, 1977; Boglione et al., 2001, 2006, 2013; Yerшов, 2008; Lewis-McCrea, Lall, 2010; Bogutskaya et al., 2011;

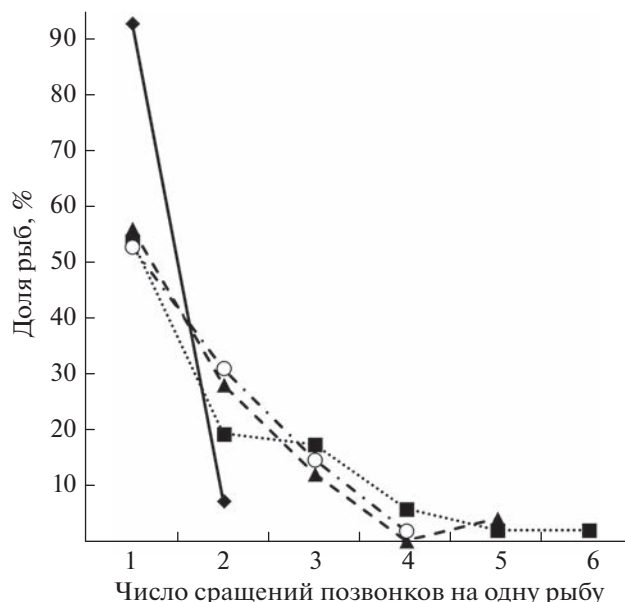


Рис. 4. Число сращений позвонков на одну рыбу среди сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* со сращениями позвонков. Обозначения см. на рис. 3.

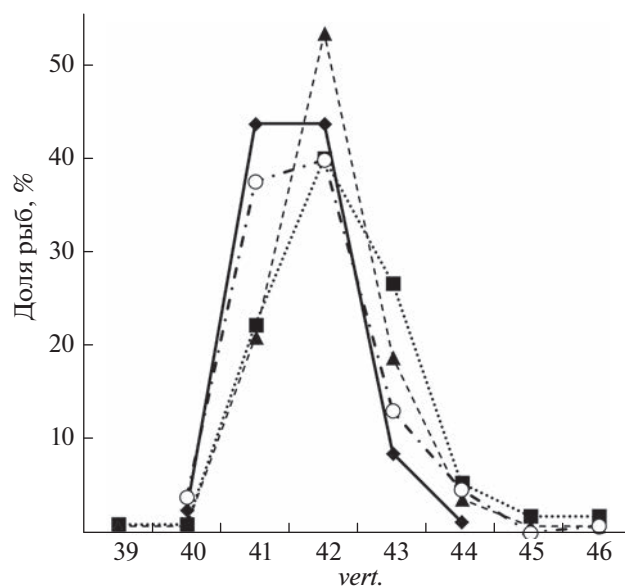


Рис. 5. Распределение сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* по общему числу позвонков (vert.). Обозначения см. на рис. 3.

Есин, 2015; Яблоков, 2018). В состоянии позвоночника молоди плотвы во всех вариантах эксперимента (включая контроль) выявлены общие тенденции: 1) наибольшее число аномалий позвонков локализовано в туловищном отделе позвоночника; 2) самые распространённые аномалии — незамкнутые невральные или гемальные дуги, деформации тел позвонков, а также сращения тел по-

Таблица 3. Сравнение морфологических показателей сеголеток плотвы *Rutilus rutilus*, сгруппированных по состоянию позвоночника

Показатель	Группа	Вариант			
		К	М	МХ	Х
Доля рыб, %	Н	57.32 ^{М, МХ, Х}	32.14 ^К	27.54 ^К	33.85 ^К
	А	25.61	21.43 ^{МХ}	36.23 ^{М, Х}	23.85 ^{МХ}
	С	17.07 ^{М, МХ, Х}	46.43 ^К	36.23 ^К	42.31 ^К
<i>vert.a.</i>	Все особи	16.24 ± 0.07 ^{МХ}	16.29 ± 0.08	16.46 ± 0.07 ^К	16.29 ± 0.06
	Н	16.06 ± 0.07^{МХ}	15.92 ± 0.07^{МХ}	16.34 ± 0.10^{К, М, Х}	16.02 ± 0.08^{МХ}
	А	16.29 ± 0.12	16.17 ± 0.14	16.14 ± 0.08	16.00 ± 0.08
	С	16.79 ± 0.19	16.62 ± 0.15	16.86 ± 0.13	16.67 ± 0.11
<i>vert.i.</i>	Все особи	2.95 ± 0.05 ^М	3.19 ± 0.06 ^{К, Х}	3.06 ± 0.05	3.04 ± 0.05 ^М
	Н	2.94 ± 0.07	3.08 ± 0.07	2.89 ± 0.08	2.89 ± 0.07
	А	2.86 ± 0.08	3.00 ± 0.10	3.08 ± 0.07	2.97 ± 0.10
	С	3.14 ± 0.18	3.35 ± 0.09	3.16 ± 0.10	3.20 ± 0.09
<i>vert.c.</i>	Все особи	15.43 ± 0.06 ^М	15.75 ± 0.06 ^{К, МХ, Х}	15.55 ± 0.05 ^М	15.47 ± 0.06 ^М
	Н	15.49 ± 0.09	15.67 ± 0.10 ^Х	15.45 ± 0.09	15.34 ± 0.07 ^М
	А	15.38 ± 0.13 ^М	15.88 ± 0.09 ^{К, Х}	15.68 ± 0.09	15.45 ± 0.11 ^М
	С	15.29 ± 0.13 ^М	15.75 ± 0.11 ^К	15.50 ± 0.10	15.58 ± 0.10
<i>vert.</i>	Все особи	41.62 ± 0.08 ^{М, МХ}	42.23 ± 0.10 ^{К, Х}	42.07 ± 0.08 ^{К, Х}	41.80 ± 0.08 ^{М, МХ}
	Н	41.49 ± 0.09	41.67 ± 0.11^Х	41.68 ± 0.09^Х	41.25 ± 0.09^{М, МХ}
	А	41.52 ± 0.16^М	42.04 ± 0.14^{К, Х}	41.90 ± 0.12^Х	41.42 ± 0.11^{М, МХ}
	С	42.21 ± 0.24	42.71 ± 0.18	42.52 ± 0.14	42.45 ± 0.13
Доля типичных фенотипов, %	Все особи	90.24 ^{М, МХ, Х}	61.61 ^{К, МХ, Х}	75.36 ^{К, М}	80.77 ^{К, М}
	Н	97.87	94.44	94.74	100.00
	А	90.48	75.00 ^Х	80.00 ^Х	96.77 ^{М, МХ}
	С	64.29 ^М	32.69 ^{К, МХ, Х}	56.00 ^М	56.36 ^М

Примечание. Группы сеголеток: Н – нормальные (без аномалий); А, С – с аномалиями соответственно без сращений и со сращениями позвонков; *vert.a.*, *vert.i.*, *vert.c.*, *vert.* – число позвонков (среднее значение и его ошибка) в туловищном, переходном, хвостовом отделах и их общее число, включая Веберовы и преуральные. Полужирным шрифтом выделены достоверные ($p < 0.05$) отличия по числу позвонков группы С от Н или А.

звонков; 3) большинство сращений позвонков – асимметричные; 4) у рыб со сращениями позвонков наблюдается увеличение общего числа позвонков, а также их числа в туловищном отделе позвоночника; 5) число позвонков в хвостовом отделе позвоночника не зависит от наличия аномалий как в самом хвостовом отделе, так и в позвоночнике в целом; 6) позвонковые фенотипы рыб без аномалий позвоночника в основном были типичными для плотвы и широко распространёнными также в природных популяциях.

Отмеченные особенности аномалий позвоночника у плотвы в основном аналогичны ранее описанным (Чеботарева, 2009; Чеботарева и др., 2016), в том числе и большее число нарушений развития позвонков туловищного отдела позвоночника по сравнению с хвостовым. При этом наибольшие различия наблюдаются у рыб в контроле. У природных сеголеток ситуация другая:

при общей невысокой частоте аномалий они чаще отмечаются в хвостовом отделе позвоночника. Аномалии осевого скелета часто отражают общую несбалансированность эмбриогенеза. Формирование туловищного отдела осевого скелета взаимосвязано с большим числом других жизненно важных структур, чем хвостового отдела, в частности, с плавательным пузырём и кишечником. Большая сложность морфогенеза туловищного отдела позвоночника, вероятно, приводит к относительно большему числу ошибок. При этом дефекты плавательного пузыря и пищеварительной системы являются одними из главных причин гибели личинок при переходе к активному образу жизни и внешнему питанию (Владимиров, Семенов, 1959). У личинок с нелетальными нарушениями жизненно важных систем организма больше шансов выжить в щадящих условиях эксперимента, особенно в контроле, поэтому, как

Таблица 4. Встречаемость самых распространённых позвонковых фенотипов сеголеток плотвы *Rutilus rutilus*, %

Фенотип (общее число позвонков*)	Рыбинское вдхр.	Вариант							
		К		М		МХ		Х	
		все особи	С	все особи	С	все особи	С	все особи	С
16–3–15 (41)	40.00	34.15 ¹	21.43 ¹	10.71 ³	5.77	11.59 ²	2.00	26.15 ¹	9.09
17–2–15 (41)	10.62	2.44		0.89	1.92	2.90	2.00	2.31	1.82
16–3–16 (42)	9.69	24.39 ²		26.79 ¹	7.69 ³	26.09 ¹	10.00 ²	20.00 ²	14.55 ¹
17–3–15 (42)	6.31	6.10	21.43 ¹	2.68	5.77	11.59 ²	18.00 ¹	6.92	10.91 ³
17–2–16 (42)	5.38	7.32 ³	7.14 ³	4.46	3.85	7.25 ³	10.00 ²	3.85	3.64
16–3–14 (40)	4.92			0.89					
17–3–14 (41)	3.54	2.44		0.89	1.92	0.72		0.77	
16–4–15 (42)	2.92	3.66	14.29 ²	3.57	1.92	7.25 ³	8.00 ³	7.69 ³	10.91
16–4–16 (43)	0.31			6.25	11.54 ²	1.45	4.00	2.31	5.45
17–3–16 (43)	0.46	3.66	7.14 ³	12.50 ²	19.23 ¹	7.25 ³	8.00 ³	5.38	12.73 ²
17–4–15 (43)		1.22	7.14 ³	3.57	7.69 ³	2.17	6.00	1.54	3.64

Примечание. * Включая Веберовы и преуральные. С – сеголетки со сращениями позвонков; ^{1,2,3} соответственно первые, вторые и третьи по численности фенотипы в группах. Полужирным шрифтом выделены позвонковые фенотипы, распространённые у сеголеток из прибрежья Рыбинского водохранилища (по: Чеботарева, Изюмов, 2021).

мы предполагаем, экспериментальные рыбы отличаются относительно высоким числом аномалий именно туловищного отдела позвоночника.

Молодь из экспериментальной контрольной группы отличается от природной плотвы не только локализацией, но и количеством аномалий позвоночника. У сеголеток из Рыбинского водохранилища дефекты развития позвонков встречаются намного реже, особенно существенна разница по частоте сращений позвонков: среди природной молоди доля рыб со сращениями не превышает 5% (Чеботарева, Изюмов, 2021), тогда как у контрольной плотвы в нашей работе она составляет 17%. В то же время молодь из контрольной группы по многим исследованным показателям позвоночника была ближе к рыбам из природных популяций, чем к сеголеткам из экспериментальных групп. В первую очередь это касается частоты и разнообразия позвонковых фенотипов (Чеботарева и др., 2016).

Во всех исследованных экспериментальных группах увеличивалось количество и тяжесть аномалий позвоночника по сравнению с контролем. В двух вариантах воздействия магнитного поля наблюдалось также увеличение общего числа позвонков. Максимальные отдалённые эффекты воздействия на эмбриональное развитие плотвы выявлены для магнитного поля, действующего отдельно. Сочетание магнитного поля и хлорофоса вызвало менее выраженные изменения позвоночника сеголеток плотвы. Снижение отрицательных эффектов в случае совместного действия двух факторов может быть связано с замедленным темпом роста молоди в варианте МХ. Стандартная длина тела сеголеток в

группе МХ (67.8 ± 0.2 мм) была значимо меньше, чем в контроле (71.8 ± 0.3 мм), а также в группах М и Х (соответственно 78.0 ± 0.3 и 73.9 ± 0.3 мм) (Krylov et al., 2016). Разнонаправленные ответы молоди из разных вариантов на стресс могут быть проявлением двух стратегий защиты организма (Михайленко, 2002): активной – повышение интенсивности метаболизма, направленного на репарацию повреждений и восстановление гомеостаза (варианты М и Х), и пассивной – ограничение реакции организма на экстремальные воздействия, снижение скорости возникновения и распространения повреждений (вариант МХ). Похожий эффект неблагоприятных воздействий – меньшее число нарушений развития позвоночника при сниженном темпе роста плотвы – мы наблюдали ранее после воздействия на эмбрионы хлорофоса и комбинацией магнитного поля с повышенной температурой (23°C) (Чеботарева, 2009; Чеботарева и др., 2016).

Формирование осевого скелета плотвы на ранних этапах её онтогенеза очень чувствительно к воздействиям факторов различной природы. При этом, как показала наша работа, низкочастотное магнитное поле может вызывать более значительные нарушения развития позвоночника, чем токсиканты, что подчёркивает важность не только отсутствия химического загрязнения, но и ненарушенного магнитного фона для нормально-го эмбриогенеза рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания, тема № 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ванюшина О.Г. 1990. Развитие осевого скелета у леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 58 (61). С. 4–9.
- Владимиров В.И., Семенов К.И. 1959. Критический период в развитии личинок рыб // Докл. АН СССР. Т. 126. № 3. С. 663–666.
- Голованова И.Л., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В., Таликина М.Г. 2006. Отдалённые последствия раздельного и сочетанного влияния хлорофоса и переменного электромагнитного поля в период эмбриогенеза на эффективность гидролиза углеводов у сеголетков плотвы // Токсикол. вестн. № 5 (80). С. 34–38.
- Есин Е.В. 2015. Нарушения развития у лососевых рыб (Salmonidae) в условиях масштабного вулканического загрязнения мест воспроизводства (на примере камчатской мальмы *Salvelinus malma*) // Онтогенез. Т. 46. № 2. С. 114–125.
<https://doi.org/10.7868/S0475145015020044>
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.
- Касьянов А.Н. 1990. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофилогенеза плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 58 (61). С. 64–86.
- Касьянов А.Н., Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г. и др. 2001. Изменчивость признаков осевого скелета у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия токсических веществ в период раннего индивидуального развития // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 495–503.
- Крылов В.В., Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Осипова Е.А. 2010. Влияние магнитного поля и ионов Cu^{2+} на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) // Журн. СибГУ. Сер. биол. Т. 3. № 2. С. 199–210.
- Михайленко В.Г. 2002. Неоднозначность резистентности организмов // Успехи соврем. биологии. Т. 122. № 4. С. 334–341.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 246 с.
- Татарко К.И. 1977. Аномалии карпа и роль температурного фактора в их развитии // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. XXI. Биологический режим водоёмов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. С. 157–196.
- Чеботарева Ю.В. 2009. Аномалии в строении позвоночника у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) после воздействия токсикантов на ранние стадии развития // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 102–110.
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г. 2021. Межгодовая изменчивость морфологических признаков сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из прибрежья Рыбинского водохранилища у посёлка Борок (Ярославская область) // Там же. Т. 61. № 6. С. 635–641.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221060059>
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. 2009. Влияние переменного электромагнитного поля на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) // Там же. Т. 49. № 3. С. 422–428.
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. 2016. Особенности строения позвоночника сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) после раздельного и совместного воздействия магнитного поля и повышенной температуры на эмбрионы и их связь с размерными показателями рыб // Там же. Т. 56. № 3. С. 345–355.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216030036>
- Щербаков Н.А. 1983. Морфологические изменения, развивающиеся в органах рыб при привыкании к токсическим веществам // Реакции гидробионтов на загрязнение. М.: Наука. С. 113–116.
- Яблоков Н.О. 2018. Морфологические аномалии скелета у молоди рыб р. Качи (бассейн Среднего Енисея) в градиенте техногенной нагрузки // Вестн. ТГУ. Биология. № 41. С. 156–173.
<https://doi.org/10.17223/19988591/41/9>
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.
- Boglion C., Gagliardi F., Scardi M., Cataudella S. 2001. Skeletal descriptors and quality assessment in larvae and post-larvae of wild-caught and hatchery reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L. 1758) // Aquaculture. V. 192. № 1. P. 1–22.
<https://doi.org/10.1016/S0044-8486%2800%2900446-4>
- Boglion C., Costa C., Giganti M. et al. 2006. Biological monitoring of wild thicklip grey mullet (*Chelon labrosus*), golden grey mullet (*Liza aurata*), thinlip mullet (*Liza ramada*) and flathead mullet (*Mugil cephalus*) (Pisces: Mugilidae) from different Adriatic sites: meristic counts and skeletal anomalies // Ecol. Indic. V. 6. № 4. P. 712–732.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.032>
- Boglion C., Gisbert E., Gavaia P. et al. 2013. Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 2: main typologies, occurrences and causative factors // Rev. Aquac. V. 5. Suppl. 1. P. S121–S167.
<https://doi.org/10.1111/raq.12016>
- Bogutskaya N.G., Zuykov M.A., Naseka A.M., Anderson E.B. 2011. Normal axial skeleton structure in common roach *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cyprinidae) and malformations due to radiation contamination in the area of the Mayak (Chelyabinsk Province, Russia) nuclear plant // J. Fish Biol. V. 79. № 4. P. 991–1016.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03078.x>
- Cavrois-Rogacki T., Drabikova L., Migaud H., Davie A. 2021. Deformities prevalence in farmed ballan wrasse (*Labrus bergylta*) in relation to hatchery origin and life stage // Aquaculture. V. 533. Article 736212.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736212>
- Fang H., Xu D. 2022. Development and malformations of the vertebra in the early stages of starry flounder *Platichthys stellatus* // Aquac. Res. V. 53. № 3. P. 884–892.
<https://doi.org/10.1111/are.15630>
- Havas M. 2004. Biological effects of low frequency electromagnetic fields // Electromagnetic environments and health in buildings. London: Spon Press. P. 207–232.
- Kessabi K., Said K., Messaoudi I. 2013. Comparative study of longevity, growth, and biomarkers of metal detoxication and oxidative stress between normal and deformed *Aphanius fasciatus* (Pisces, Cyprinodontidae) // J. Toxicol. Environ. Health A. V. 76. № 23. P. 1269–1281.
<https://doi.org/10.1080/15287394.2013.850136>
- Koumoundouros G. 2010. Morpho-anatomical abnormalities in Mediterranean marine aquaculture // Recent ad-

- vances in aquaculture research. Kerala: Transworld Res. Network. P. 125–148.
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G.* 2016. Delayed consequences of extremely low-frequency magnetic fields and the influence of adverse environmental conditions on roach *Rutilus rutilus* embryos // J. Fish Biol. V. 88. № 4. P. 1283–1300.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12869>
- Lewis-McCrea L.M., Lall S.P.* 2010. Effects of phosphorus and vitamin C deficiency, vitamin A toxicity and lipid peroxidation on skeletal abnormalities in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // J. Appl. Ichthyol. V. 26. № 2. P. 334–343.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01431.x>
- Lindsey C.C.* 1988. Factors controlling meristic variation // Fish Physiol. V. 11. Pt. B. P. 197–274.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60215-0](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60215-0)
- Von Westernhagen H.* 1988. Sublethal effects of pollutant on fish eggs and larvae // Fish Physiol. V. 11. Pt. A. P. 253–346.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60201-0](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60201-0)
- Yershov P.N.* 2008. The vertebral abnormalities in eelpout *Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Zoarcidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 312. № 1/2. P. 74–82.
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2008.312.1-2.74>

УДК 597.552.51.574.24.577.115

ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE)

© 2023 г. О. Б. Васильева¹, *, Д. А. Ефремов¹, Т. Р. Руоколайнен¹, Н. Н. Немова¹

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

*E-mail: vasil@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 19.07.2022 г.

После доработки 23.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

Выявлены модификации липидов и жирных кислот в эксперименте по влиянию различных режимов солёности на мальков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (р. Ольховка, бассейн Белого моря). В условиях гиперосмотического шока (1 ч в морской воде после пресной) у молоди увеличивается содержание стероидов, насыщенных жирных кислот и сигнальных молекул – фосфолипидов (фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола) и арахидоновой кислоты. Через 24 ч пребывания в морской воде после пресной у мальков горбуши установлено снижение количества фосфатидилхолина, насыщенных, мононенасыщенных и полиненасыщенных *n*-6-жирных кислот, а уровень фосфатидилэтаноламина, полиненасыщенных *n*-3-жирных кислот (особенно эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот), напротив, значительно возрастает. Изменения липидного состава мальков горбуши в условиях гипоосмотического стресса (24 ч в пресной воде после 24 ч в морской) направлены на стабилизацию функционирования мембранного аппарата клеток – снижается уровень биоэффекторов: фосфатидилсерина, фосфатидилинозитола, арахидоновой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот. Показано снижение уровня энергетических липидов (триацилглицеринов) во всех экспериментальных группах. Результаты свидетельствуют о широком диапазоне адаптивных возможностей организма мальков горбуши в условиях резкой смены солёности среды и их готовности к покатной миграции в море незадолго до выхода из гнёзд.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, солёность среды, липиды, жирные кислоты, Белое море.

DOI: 10.31857/S0042875223030232, EDN: BZDIYA

Большинство рыб обладают способностью переносить изменения солёности, благодаря наличию осморегуляторных механизмов, включающих поглощение и выведение солей, секрецию воды и её удержание (Kültz, 2015). Однако солёность является критическим фактором окружающей среды, который в значительной степени изменяет регуляцию осмотического давления и обмен веществ в организме гидробионтов (Marshall, 2002; Mancera, McCormick, 2007; Si et al., 2018). В ответ на переменную солёность у рыб в первую очередь секретируются соматотропные гормоны и активируются регуляторные трансмембранные белки (рецепторы и ионные каналы) (Martins et al., 2014; Kültz, 2015; Li et al., 2017). Запуск этих сигнальных механизмов приводит к структурным и функциональным изменениям в некоторых органах осморегуляции (жабры и почки), а также к реорганизации физиологических процессов, связанных с осморегуляцией (Marshall, 2002; Arjona et al., 2007; Herrera et al., 2009; Vargas-Chacoff et al., 2015). У эвригаллиных организмов, к которым относятся лососёвые рыбы, подобные мо-

дификации на разных уровнях организации функционирования организма эволюционно адаптированы (McKenzie et al., 2001; Handeland et al., 2003).

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* относится к анадромным рыбам с ранней смолтификацией, она начинает жизнь в пресной воде и мигрирует в море вскоре после рассасывания желточного мешка. Миграция молоди лососёвых рыб в морскую среду сопровождается значительными изменениями в морфологии, поведении и физиологии (Folmar, Dickhoff, 1980; Mancera, McCormick, 2007). Процесс трансформации включает в себя активацию нейроэндокринной и эндокринной систем, что приводит к биохимическим перестройкам в организме, необходимым для подготовки миграции молоди рыб из пресной воды в морскую (Wedermeyer et al., 1980). Особое значение при смолтификации имеют преадаптивные изменения на уровне липидного обмена, поскольку они связаны со структурной перестройкой биологических мембран, изменением энергозатрат и синтезом биоэффекторов (Li, Yamada, 1992; Tocher et al.,

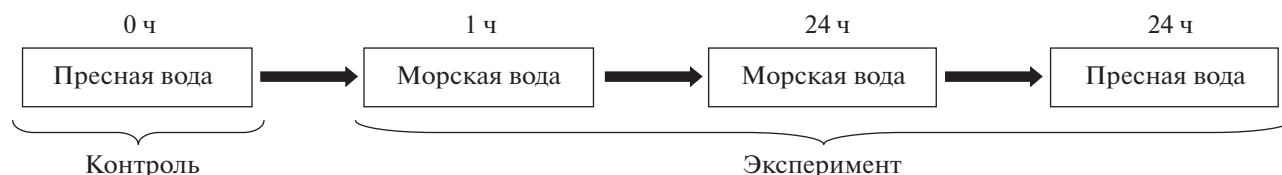


Схема эксперимента.

1995). Цель настоящей работы – изучить модификации липидного состава молоди горбуши в эксперименте по кратковременной адаптации к изменению солёности окружающей среды при перемещении исследуемых особей из пресной воды в морскую воду и обратно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Схема эксперимента. Мальков горбуши отобрали из нерестового гнезда, обнаруженного 20.06.2019 г. в р. Ольховка (бассейн Белого моря; 66°14'36" с.ш. 37°08'46" в.д.), поместили в садок в этой же реке и через сутки начали эксперимент (рисунок).

Рыб из садка разделили на две группы. Первую (контроль, 10 экз.) зафиксировали для последующего биохимического анализа, вторую (эксперимент, >30 экз.) поместили в ёмкость с морской водой (солёность 25‰) температурой 14.6°C. Отбор и фиксацию мальков (по 10 экз.) из второй группы для исследования проводили через 1 и 24 ч содержания их в морской воде. Оставшихся рыб после 1 сут пребывания в ёмкости с морской водой пересадили в ёмкость с пресной водой и через 24 ч отобрали и зафиксировали для анализа 10 экз. Биологический материал фиксировали смесью Фолча (хлороформ : метанол в соотношении 2 : 1 по объёму) по одному мальку в каждую пробу. Перемещение рыб из одной среды в другую осуществляли при минимальном стрессовом воздействии, соблюдая методические рекомендации при проведении исследований (Guidelines ..., 2014). В ёмкости с мальками постоянно подавали воздух компрессором Seraair 275R ("Sera", Германия). Значения общей длины (*TL*) и массы тела рыб пред-

ставлены в табл. 1. Смертность рыб входе эксперимента не наблюдали.

Липидный анализ. Изучены следующие параметры липидного статуса молоди горбуши: общие липиды, общие фосфолипиды, триацилглицерины, холестерин, эфиры холестерина; индивидуальные фосфолипиды: фосфатидилинозитол, фосфатидилсерин, фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, сфингомиелин, лизофосфатидилхолин; жирные кислоты общих липидов: насыщенные жирные кислоты (НЖК), включая пальмитиновую (16:0) кислоту, мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК) и полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК). ПНЖК представлены двумя семействами: *n*-3 и *n*-6, основными представителями которых являются эйкозапентаеновая (20:5*n*-3), докозагексаеновая (22:6*n*-3) и арахидоновая (20:4*n*-6) кислоты. В обозначении жирных кислот учитывают число атомов углерода в молекуле, через двоеточие указывают число двойных связей и к какому семейству относится жирная кислота.

Экстракцию липидов из фиксированного материала осуществляли по методу Фолча (Folch et al., 1957). Разделение общих липидов проводили при комнатной температуре методом тонкослойной хроматографии восходящим способом в системе растворителей – петролейный эфир : диэтиловый эфир : уксусная кислота – в соотношении 90 : 10 : 1 по объёму (Шталь, 1965). Концентрацию исследуемых параметров определяли спектрофотометрическими методами (Сидоров и др., 1972; Engelbrecht et al., 1974). Анализ отдельных фракций фосфолипидов осуществляли, применяя высокоэффективную жидкостную хроматографию (ВЭЖХ). Подвижная фаза (элюент) состояла из смеси растворителей – ацетонитрил : гексан : метанол :

Таблица 1. Общая длина (*TL*) и масса молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (число рыб – 10 экз.)

Группа	<i>TL</i> , см	Масса, г
Контроль (пресная вода)	3.28 ± 0.09	0.15 ± 0.02
Эксперимент:		
– морская вода, 1 ч	3.24 ± 0.10	0.13 ± 0.01
– морская вода, 24 ч	3.29 ± 0.03	0.13 ± 0.01
– пресная вода, 24 ч	3.29 ± 0.14	0.14 ± 0.02

Примечание. Здесь и в табл. 2 приведены средние значения и стандартное отклонение.

фосфорная кислота — 918.0 : 30.0 : 30.0 : 17.5 по объёму. Скорость потока элюента — 1.0 мл/мин. Детектирование проводили на УФ-спектрофотометре при длине волны 206 нм. Для обработки хроматограмм использовали компьютерную программу “Мультихром-Аналитик, v. 1.5” (“Хроматэк”, Россия). Идентификацию отдельных фракций фосфолипидов осуществляли, используя следующие стандарты: смесь фосфолипидов для ВЭЖХ (“Surpelko”, США), стандартные растворы фосфатидилсерина, фосфатидилхолина, фосфатидилинозитола (“Sigma”, США). Для жирнокислотного анализа выделенные липиды подвергали прямому метилированию (Цыганов, 1971). Полученные метиловые эфиры жирных кислот разделяли на хроматографе “Кристалл 5000” (“Хроматэк”, Россия). Идентификацию жирных кислот проводили сопоставлением времени выхода пиков экспериментального образца и маркеров, а также путём расчёта эквивалента длины цепи и сравнением его с табличными данными (Jamieson, 1975). Количественный анализ осуществляли с использованием компьютерной программы “Хроматэк Аналитик 3” (“Хроматэк”, Россия). Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра КарНЦ РАН.

Анализ данных. Статистическую обработку результатов проводили методом вариационной статистики (Елисеева, 2007). При сравнении двух выборок применяли *t*-критерий Стьюдента, различия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация общих липидов у мальков после 1 ч пребывания в морской воде незначительно возросла по сравнению с контролем, в других экспериментальных группах рыб содержание общих липидов от контроля не отличалось (табл. 2). Выявлено снижение уровня триацилглицеринов у молоди горбуши в ходе всего проведённого эксперимента. После пересадки мальков из пресной воды в морскую через 1 ч значительно повышалась концентрация стероидов (холестерина и его эфиров) и, соответственно, увеличивалось соотношение холестерин/фосфолипиды. Изменение содержания фосфолипидов во всех исследованных группах рыб не выявлено.

В отличие от общих фосфолипидов установлена динамика практически всех изученных индивидуальных фосфолипидов, за исключением сфингомиелина и лизофосфатидилхолина. Выявлено снижение содержания фосфатидилхолина у молоди горбуши при воздействии морской воды (1 и 24 ч) и возрастание этого показателя после перемещения мальков из морской воды в пресную. Напротив, изменение концентрации фосфатидилэтаноламина у молоди горбуши в серии перехода пресная

вода → морская вода → пресная вода противоположно динамике фосфатидилхолина. Через 1 ч после нахождения в морской воде уровень фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола у мальков превысил контроль более чем в четыре раза ($p \leq 0.05$), после перемещения рыб в пресную воду содержание этих фосфолипидов снизилось, но не вернулось к контрольным значениям ($p \leq 0.05$).

Среди НЖК преобладала пальмитиновая (16:0) кислота, и именно её содержание определило динамику НЖК: через 1 ч пребывания мальков в морской воде уровень НЖК значительно увеличился, после 24 ч — резко снизился, а после перемещения рыб в пресную воду не изменился. В контрольной группе рыб содержание МНЖК значительно превалировало над другими классами жирных кислот и составило $46.71 \pm 2.3\%$ их суммы ($p \leq 0.05$). При воздействии морской воды уровень МНЖК у мальков горбуши снизился, а после их перемещения в пресную воду возрос. Нахождение в морской воде индуцировало возрастание ПНЖК у рыб, однако максимум ПНЖК n-6 наблюдался через 1 ч (за счёт арахидоновой кислоты), а наибольшее значение ПНЖК n-3 (за счёт эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот) зафиксировано у молоди горбуши через сутки пребывания в морской воде. В отличие от контрольной группы рыб (пресная вода) у мальков горбуши после 24 ч пребывания в морской воде в жирнокислотном составе доминируют ПНЖК, составляющие 50% суммы. После перемещения мальков из морской в пресную воду выявлено снижение количества ПНЖК, причём наиболее значительно уменьшилось содержание арахидоновой кислоты, оно было ниже контрольного уровня (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Акклимация эвригалинных рыб к различной солёности окружающей среды инициирует осморегуляторные изменения в организме для поддержания гомеостаза внутренней среды в функциональных физиологических пределах. Важную роль в осморегуляции у лососёвых рыб играют биохимические механизмы, лежащие в основе преадаптации к смолтификации, особенно на уровне липидного обмена (Li, Yamada, 1992; Tocher et al., 1995).

Успешная адаптация к изменениям солёности у рыб сопровождается возрастанием уровня энергозатрат организма (Arjona et al., 2007; Soengas et al., 2007). Основными источниками энергии являются жирные кислоты и, вероятно, уменьшение количества триацилглицеринов в течение всего эксперимента связано с активацией их гидролиза для высвобождения жирных кислот, которые используются в β -окислении. Так, при акклимации к морской воде у дорады *Sparus aurata* в качестве энергоресурсов используются триацилглицерины (Sangiao-Alvarellos et al., 2005).

Таблица 2. Липидный состав молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (число рыб – 10 экз.)

Липиды и жирные кислоты	Группа (температура воды, °С)			
	контроль, пресная вода (14.6)	эксперимент		
		морская вода, 1 ч (15.1)	морская вода, 24 ч (14.1)	пресная вода, 24 ч (15.1)
Общие липиды, % сухой массы				
Общие липиды	20.64 ± 1.40	23.61 ± 1.10 ^a	22.68 ± 1.20	19.71 ± 1.00
Триацилглицерины	7.54 ± 1.00	6.02 ± 0.90	4.86 ± 0.30 ^b	4.42 ± 0.30 ^г
Холестерин	4.37 ± 0.30	7.31 ± 0.40 ^a	7.02 ± 0.50	5.73 ± 0.30 ^г
Эфиры холестерина	1.45 ± 0.60	2.20 ± 0.08 ^a	1.98 ± 0.07	1.38 ± 0.06
Фосфолипиды общие	7.28 ± 0.30	8.08 ± 0.40	8.82 ± 0.4	8.18 ± 0.4
Холестерин/фосфолипиды	0.6	0.9 ^a	0.8	0.7
Фосфолипиды индивидуальные, % сухой массы				
Фосфатидилхолин	4.87 ± 0.10	3.79 ± 0.10 ^a	4.14 ± 0.10	4.99 ± 0.20 ^b
Фосфатидилэтаноламин	1.67 ± 0.07	1.82 ± 0.07	2.39 ± 0.08 ^b	2.02 ± 0.10
Фосфатидилсерин	0.36 ± 0.01	1.56 ± 0.02 ^a	1.52 ± 0.02	0.66 ± 0.03 ^{b, г}
Фосфатидилинозитол	0.17 ± 0.01	0.63 ± 0.01 ^a	0.49 ± 0.01	0.25 ± 0.01 ^{b, г}
Сфингомиелин	0.16 ± 0.01	0.19 ± 0.01	0.19 ± 0.01	0.17 ± 0.01
Лизофосфатидилхолин	0.05 ± 0.006	0.09 ± 0.006	0.09 ± 0.008	0.09 ± 0.004
Жирные кислоты (ЖК), % суммы				
14:0	1.32 ± 0.08	1.25 ± 0.07	1.30 ± 0.08	1.26 ± 0.07
16:0	15.42 ± 1.80	22.26 ± 1.20 ^a	14.06 ± 1.00 ^b	14.38 ± 1.10
18:0	5.82 ± 0.80	6.73 ± 0.40	5.37 ± 0.30	5.57 ± 0.30
Насыщенные ЖК	22.56 ± 1.40	30.24 ± 2.01 ^a	20.73 ± 1.00 ^b	21.21 ± 1.20
16:1n-9	0.73 ± 0.08	0.65 ± 0.07	0.75 ± 0.06 ^b	0.67 ± 0.06
16:1n-7	6.01 ± 0.70	2.44 ± 0.10 ^a	1.32 ± 0.05 ^b	5.09 ± 0.30 ^b
17:1	0.42 ± 0.02	0.43 ± 0.02	0.38 ± 0.01	0.47 ± 0.02
18:1n-9	27.33 ± 1.30	17.88 ± 1.10 ^a	15.48 ± 1.20 ^b	24.55 ± 1.40 ^{b, г}
18:1n-7	4.97 ± 0.30	4.43 ± 0.20	4.78 ± 0.30	4.23 ± 0.30
20:1	2.06 ± 0.01	2.03 ± 0.01	2.01 ± 0.01	1.97 ± 0.01
24:1	5.19 ± 0.30	5.10 ± 0.10	4.26 ± 0.10	5.25 ± 0.20 ^b
Мононенасыщенные ЖК	46.71 ± 2.30	32.96 ± 1.30 ^a	28.98 ± 1.40 ^b	42.23 ± 2.10 ^{b, г}
18:2n-6	1.48 ± 0.50	1.50 ± 0.20	1.48 ± 0.10	1.49 ± 0.10
18:3n-6	0.58 ± 0.02	0.68 ± 0.01	0.48 ± 0.02 ^b	0.64 ± 0.01
20:3n-6	0.12 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.34 ± 0.01 ^b
20:4n-6	3.10 ± 0.10	7.13 ± 0.30 ^a	5.19 ± 0.10 ^b	1.04 ± 0.10 ^{b, г}
Полиненасыщенные ЖК n-6	5.28 ± 0.30	9.45 ± 0.40 ^a	7.26 ± 0.20 ^b	3.51 ± 0.20 ^{b, г}
18:3n-3	0.73 ± 0.05	0.66 ± 0.03	0.63 ± 0.04	0.73 ± 0.03
20:2n-3	0.13 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.15 ± 0.01
20:3n-3	0.91 ± 0.05	0.96 ± 0.04	1.04 ± 0.01	0.90 ± 0.03
20:5n-3	8.27 ± 0.80	9.57 ± 0.60	16.31 ± 0.90 ^b	10.86 ± 0.60 ^{b, г}
22:6n-3	15.41 ± 1.00	16.01 ± 0.80	24.90 ± 1.80 ^b	20.41 ± 1.20 ^{b, г}
Полиненасыщенные ЖК n-3	25.45 ± 1.60	27.35 ± 1.30	43.03 ± 3.20 ^b	33.05 ± 2.80 ^{b, г}
Полиненасыщенные ЖК	30.73 ± 2.40	36.80 ± 2.30 ^a	50.29 ± 3.40 ^b	36.56 ± 2.10 ^{b, г}

Примечание. Различия достоверны ($p \leq 0.05$) при сравнении: ^a группы рыб в морской воде после 1 ч и контрольной группы, ^b групп рыб в морской воде после 1 и 24 ч, ^b групп рыб в пресной и в морской воде после 24 ч, ^г группы рыб в пресной воде после 24 ч и контрольной группы.

Устойчивость эвригалинных рыб к осмотическому стрессу прежде всего обусловлена особенностями биофизической структуры и липидного состава клеточных мембран (Logue et al., 2000; Tocher et al., 2008). Первичное поражение клеточных мембран от гипер- и гипосмотических условий приводит к нарушению их динамических функций (Nansen et al., 2002). Вторичные эффекты, такие как потеря барьерных свойств мембран и последующее повышение их проницаемости, могут сопровождаться нарушением гомеостатических физиологических процессов (третичными эффектами), особенно дыхания и нервно-мышечной координации, что в итоге может привести к летальному исходу (Nochachka, Somero, 2002). Эволюционно сформированные адаптационные механизмы у эвригалинных рыб позволяют быстро компенсировать эти негативные эффекты благодаря мобильной модификации структурных липидов (стероидов и фосфолипидов) и жирнокислотного состава тканей (Tocher et al., 2008).

Известно, что холестерин играет ключевую роль в регуляции проницаемости биологических мембран, влияя на микровязкость и молекулярную подвижность липидов в мембране (Крепс, 1981). В нашем исследовании выявлено значительное возрастание содержания холестерина и, как следствие, увеличение отношения холестерин/фосфолипиды у мальков при повышении солёности, что может указывать на снижение проницаемости биологических мембран для ионов. Помимо ионного транспорта холестерин регулирует поступление воды (Robertson, Hazel, 1999). Вероятно, также в условиях гиперосмотического шока происходит активация синтеза стероидов, в том числе и стероидных гормонов, участвующих в ионо- и осморегуляторных механизмах (Allen et al., 2011; Sarkheil et al., 2017; Немова и др., 2021).

Адаптация к условиям изменившейся солёности индуцирует модификации в метаболизме фосфолипидов у рыб (Babili et al., 1996; Zwingelstein, Bodennec, 1998). В нашем эксперименте выявлено снижение уровня фосфатидилхолина у рыб после перемещения их из пресной воды в морскую и, напротив, его возрастание при возвращении рыб в пресную воду. Также обнаружено, что у мальков значительно увеличивается содержание фосфатидилсерина, фосфатидилинозитола после 1 ч и фосфатидилэтаноламина после 24 ч пребывания в морской воде. Указанные фосфолипиды участвуют в сигнальных механизмах и являются предшественниками биоэффекторов (Tocher et al., 2008). Эти изменения являются частью механизмов биохимической адаптации, которые включаются в ответ на осмотический стресс и, вероятно, направлены на поддержание оптимального функционирования мембранно связанных белков в условиях эксперимента (Богданов, Доухан, 1999). Следует отметить, что содержание фосфатидил-

холина и фосфатидилэтаноламина у мальков горбуши после 24 ч пребывания в пресной воде (после морской) становится сходным с таковым в контрольной группе рыб.

Перемещение молоди горбуши из пресной воды в морскую вызывает гиперосмотический шок, который в первую очередь приводит к повышению плотности биологических мембран (Tocher et al., 2008). В нашем эксперименте на снижение текучести мембран указывает не только увеличение концентрации холестерина, но и возрастание доли насыщенных жирных кислот и снижение уровня МНЖК у мальков в течение 1 ч пребывания в морской воде (табл. 2). Дальнейшее уменьшение содержания этих жирных кислот у рыб в течение суток эксперимента в морской воде может быть связано с их затратой в качестве источника энергии. Подобные изменения состава жирных кислот у некоторых видов рыб были показаны в ранее проведённых исследованиях (Jana et al., 2006; Hunt et al., 2011).

В условиях гиперосмотического стресса происходит индукция синтеза ПНЖК (Daikoku et al., 1982), что направлено на восстановление текучести биологических мембран и, как следствие, нормализации работы мембранно связанных белков (Bell et al., 1997; Logue et al., 2000). В нашей работе показано значительное возрастание ПНЖК у мальков горбуши после 24 ч пребывания в морской воде. В ходе эксперимента были установлены изменения содержания физиологически значимых длинноцепочечных ПНЖК — арахидоновой, эйкозопентаеновой и докозагексаеновой (табл. 2). Возрастание количества арахидоновой и докозагексаеновой кислот в фосфолипидах различных тканей молоди повышают устойчивость рыб к воздействию морской воды (Daikoku et al., 1982; Harel et al., 2001). Содержащие 20 атомов углерода ПНЖК, к которым относятся арахидоновая и эйкозопентаеновая кислоты, являются субстратами для синтеза эйкозаноидов (простагландинов, лейкотриенов и тромбоксанов) — большой группы медиаторов, выполняющих множество регуляторных функций (Wedermeier et al., 1980; Tocher et al., 1995; Bell et al., 1997). Известно, что простагландины участвуют в ионо- и осморегуляторных механизмах в жабрах и почках рыб, и поэтому необходимы для адаптации к изменениям солёности (Tocher, Sargent, 1987; Mustafa, Srivastava, 1989; Bell et al., 1997). Установленные в нашем исследовании различия динамики концентраций арахидоновой и эйкозопентаеновой кислот у мальков горбуши в гипер- и гипосмотических условиях указывают на изменение соотношения синтезированных из них простагландинов PGH_2 и PGH_3 , которые во многом обладают разнонаправленным физиологическим действием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ходе эксперимента по влиянию солёности на мальков горбуши выявлены модификации липидов и жирных кислот. Гиперосмотический шок (пребывание в солёной воде в течение 1 ч) индуцирует у молоди синтез стероидов. Изменения содержания фосфолипидных компонентов в условиях гиперосмотического стресса носят разнонаправленный характер: установлено снижение концентрации фосфатидилхолина и возрастание содержания минорных фосфолипидов — фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола, выполняющих биоэффекторную функцию как участники инозитолфосфатной системы. Напротив, перемещение мальков в пресную воду после пребывания в морской приводит к увеличению содержания фосфатидилхолина, что указывает на восстановление текучести биомембран. После перемещения молоди горбуши в морскую воду обнаружено увеличение соотношения холестерина и фосфолипидов, что свидетельствует о возрастании вязкости биомембран — специфической реакции клеток в условиях осмотического стресса. Как следствие, активируются адаптивные биохимические механизмы, направленные на поддержание гомеостаза: в течение 24 ч пребывания мальков в морской воде у них возрастает доля ПНЖК. Следует отметить влияние солёностного режима на уровень физиологически значимых жирных кислот: в течение первого часа пребывания в морской воде у молоди горбуши содержание арахидоновой кислоты значительно увеличивается, а затем, после перемещения рыб в пресную воду, резко снижается. Напротив, доля эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот максимально возрастает у мальков после суток пребывания в морской воде, а после их перемещения в пресную воду — снижается. Выявленные модификации липидных и жирнокислотных компонентов указывают на успешную акклимацию мальков горбуши к различным вариантам солёности окружающей среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного задания КарНЦ РАН FMEN-2022-0006 (№ государственной регистрации 122032100052-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов М., Доухан В. 1999. Липид-опосредованный фолдинг белка // Журн. биол. химии. Т. 274. С. 827–830.
- Елисеева И.И. 2007. Статистика. М.: Высш. образование, 566 с.
- Крепс Е.М. 1981. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука, 339 с.
- Немова Н.Н., Кяйвяряйнен Е.И., Рендаков Н.Л. и др. 2021. Содержание кортизола и активность Na^+/K^+ -АТФазы при адаптации молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) к изменению солёности среды // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 599–606. <https://doi.org/10.31857/S0042875221050131>
- Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. 1972. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососёвые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 152–163.
- Цыганов Э.П. 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лаб. дело. № 8. С. 490–493.
- Шмаль Э. 1965. Хроматография в тонких слоях. М.: Мир, 508 с.
- Allen P.J., McEnroe M., Forostyan T. et al. 2011. Ontogeny of salinity tolerance and evidence for seawater-entry preparation in juvenile green sturgeon, *Acipenser medirostris* // J. Comp. Physiol. B. V. 181. № 8. P. 1045–1062. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0592-0>
- Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., Ruiz-Jarabo I. 2007. Osmoregulatory response of Senegalese sole (*Solea senegalensis*, Kaup 1858) to changes in environmental salinity // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 148. № 2. P. 413–421. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.026>
- Babili M.E., Brichon G., Zwingelstein G. 1996. Sphingomyelin metabolism is linked to salt transport in the gills of euryhaline fish // Lipids. V. 31. № 4. P. 385–392. <https://doi.org/10.1007/BF02522924>
- Bell J.G., Tocher D.R., Farndale B.M. et al. 1997. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation // Ibid. V. 32. № 5. P. 515–525. <https://doi.org/10.1007/s11745-997-0066-4>
- Daikoku T., Yano I., Masuf M. 1982. Lipid and fatty acid composition and their changes in the different organs and tissues of guppy *Poecilia reticulata* on sea water adaptation // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 73. № 2. P. 167–174. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(82\)90050-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90050-0)
- Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. 1974. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. Afr. Med. J. V. 48. № 2. P. 250–256.
- Folch J., Lees M., Stanley G.H.S. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. V. 226. № 1. P. 497–509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids // Aquaculture. V. 21. № 1. P. 1–37. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(80\)90123-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(80)90123-4)
- Guidelines for the use of fishes in research. 2014. Bethesda: Am. Fish. Soc., 90 p.
- Handeland S.O., Bjornsson B.T., Arnesen A.M., Stefansson S.O. 2003. Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) of wild and fanned strains // Aquaculture. V. 220. № 1–4. P. 367–384. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00508-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00508-2)
- Hansen H.J.M., Kelly S.P., Grosell M., Wood C.M. 2002. Studies on lipid metabolism in trout (*Oncorhynchus mykiss*) branchial cultures // J. Exp. Zool. V. 293. № 7. P. 683–692. <https://doi.org/10.1002/jez.10166>
- Harel M., Gavasso S., Leshin J. et al. 2001. The effect of tissue docosahexaenoic and arachidonic acids levels on hypersaline tolerance and leucocyte composition in striped bass

- (*Morone saxatilis*) larvae // *Fish Physiol. Biochem.* V. 24. № 2. P. 113–123.
<https://doi.org/10.1023/A:1011924704459>
- Herrera M., Vargas-Chacoff L., Hachero I. et al. 2009. Osmoregulatory changes in wedge sole (*Dicologlossa cuneata*, Moreau, 1881) after acclimation to different environmental salinities // *Aquac. Res.* V. 40. № 7. P. 762–771.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02147.x>
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.
- Hunt A.O., Oxkan F.E., Engin K., Tekelioglu N. 2011. The effects of freshwater rearing on the whole body and muscle tissue fatty acid profile of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) // *Aquacult. Int.* V. 19. № 1. P. 51–61.
<https://doi.org/10.1007/s10499-010-9340-9>
- Jamieson G.R. 1975. GLS identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // *J. Chromatogr. Sci.* V. 13. № 10. P. 491–497.
<https://doi.org/10.1093/chromsci/13.10.491>
- Jana L., Huang X., Zhang L., Zhuang P. 2006. Hematological parameters of Amur sturgeon, *Acipenser schrencki*, during different salinity domestication // *Mar. Fish.* V. 28. P. 177–184.
- Kültz D. 2015. Physiological mechanisms used by fish to cope with salinity stress // *J. Exp. Biol.* V. 218. № 12. P. 1907–1914.
<https://doi.org/10.1242/jeb.118695>
- Li H.-O., Yamada J. 1992. Changes of the fatty acid composition in smolts of Masu salmon (*Oncorhynchus masou*), associated with desmoltification and seawater transfer // *Comp. Biochem. Physiol. A.* V. 103. № 1. P. 221–226.
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(92\)90266-S](https://doi.org/10.1016/0300-9629(92)90266-S)
- Li S., He F., Wen H. et al. 2017. Low salinity affects cellularity, DNA methylation, and mRNA expression of *igf1* in the liver of half smooth tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) // *Fish Physiol. Biochem.* V. 43. № 6. P. 1587–1602.
<https://doi.org/10.1007/s10695-017-0395-7>
- Logue J.A., Howell B.R., Bell J.G., Cossins A.R. 2000. Dietary n-3 long-chain polyunsaturated fatty acid deprivation, tissue lipid composition, *ex vivo* prostaglandin production, and stress tolerance in juvenile Dover sole (*Solea solea* L.) // *Lipids.* V. 35. № 7. P. 745–755.
<https://doi.org/10.1007/s11745-000-0581-3>
- Mancera J.M., McCormick S.D. 2007. Role of prolactin, growth hormone, insuline-like growth factor and cortisol in teleost osmoregulation // *Fish Osmoregulation.* N.Y.: Sci. Pub. P. 497–515.
<https://doi.org/10.1201/9780429063909>
- Marshall W.S. 2002. Na⁺, Cl⁻, Ca²⁺ and Zn²⁺ transport by fish gills: retrospective review and prospective synthesis // *J. Exp. Zool.* V. 292. № 3. P. 264–293.
<https://doi.org/10.1002/jez.10127>
- Martins Y.S., Melo R.M.C., Campos-Junior P.H.A. et al. 2014. Salinity and temperature variations reflecting on cellular PCNA, IGF-I and II expressions, body growth and muscle cellularity of a freshwater fish larvae // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 202. P. 50–58.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.03.047>
- McKenzie D.J., Cataldi E., Romano P. et al. 2001. Effects of acclimation to brackish water on tolerance of salinity challenge by young-of-the-year Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 58. № 6. P. 1113–1121.
<https://doi.org/10.1139/f01-058>
- Mustafa T., Srivastava K.C. 1989. Prostaglandins (eicosanoids) and their role in ectothermic organisms // *Adv. Comp. Environ. Physiol.* V. 5. P. 157–207.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-74510-2_6
- Robertson J.C., Hazel J.R. 1999. Influence of temperature and membrane lipid composition on the osmotic water permeability of teleost gills // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 72. № 5. P. 623–632.
<https://doi.org/10.1086/316699>
- Sangiao-Alvarellos S., Arjona F.J., Martín del Río M.P. et al. 2005. Time course of osmoregulatory and metabolic changes during osmotic acclimation in *Sparus auratus* // *J. Exp. Biol.* V. 208. № 22. P. 4291–4304.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01900>
- Sarkheil M., Sorki M.P., Raefipour H. 2017. Effects of acclimation to seawater salinity on some blood parameters in wild Caspian brown trout, *Salmo trutta caspius* // *Comp. Clin. Pathol.* V. 26. № 6. P. 1315–1318.
<https://doi.org/10.1007/s00580-017-2531-2>
- Si Y., Wen H., Li Y. et al. 2018. Liver transcriptome analysis reveals extensive transcriptional plasticity during acclimation to low salinity in *Cynoglossus semilaevis* // *BMC Genomics.* V. 19. Article 464.
<https://doi.org/10.1186/s12864-018-4825-4>
- Soengas J.L., Sangiao-Alvarellos S., Laiz-Carrión R., Mancera J.M. 2007. Energy metabolism and osmotic acclimation in teleost fish // *Fish Osmoregulation.* N.Y.: Sci. Pub. P. 277–308.
<https://doi.org/10.1201/9780429063909>
- Tocher D.R., Sargent J.R. 1987. The effects of calcium ionophore A23187 on the metabolism of arachidonic and eicosapentaenoic acids in neutrophils from a marine teleost fish rich in (n-3) polyunsaturated fatty acids // *Comp. Biochem. Physiol. B.* V. 87. № 4. P. 733–739.
[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(87\)90381-6](https://doi.org/10.1016/0305-0491(87)90381-6)
- Tocher D.R., Castell J.D., Dick J.R., Sargent J.R. 1995. Effects of salinity on the fatty acid compositions of total lipid and individual glycerophospholipid classes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) cells in culture // *Fish Physiol. Biochem.* V. 14. № 2. P. 125–137.
<https://doi.org/10.1007/BF00002456>
- Tocher D.R., Bendiksen E.A., Campbell P.J., Bell J.G. 2008. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish // *Aquaculture.* V. 280. № 1–4. P. 21–34.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.04.034>
- Vargas-Chacoff L., Saavedra E., Oyarzun R. et al. 2015. Effects on the metabolism, growth, digestive capacity and osmoregulation of juvenile of Sub-Antarctic Notothenioid fish *Eleginops maclovinus* acclimated at different salinities // *Fish Physiol. Biochem.* V. 41. № 6. P. 1369–1381.
<https://doi.org/10.1007/s10695-015-0092-3>
- Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids // *Mar. Fish. Rev.* V. 42. № 6. P. 1–14.
- Zwingelstein G., Bodennec J. 1998. Phospholipid metabolism in euryhaline fish and crustaceans. Effects of environmental salinity and temperature // *Recent Res. Dev. Lipids Res.* V. 2. P. 39–52.

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *SCORPAENOPSIS OBTUSA*
(SCORPAENIFORMES: SCORPAENIDAE)
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ИНДИИ[#]**

© 2023 г. С. Суббураман¹, А. Муруган², Г. Махадеван³, *, Г. Эммануэль⁴, Р. Фрике⁵

¹Исследовательский центр зоологии, Колледж Камарадж, Тутукуди
(филиал Университета Манонманиам Сундаранар), Абисекапатти, Индия

²Центр морских живых ресурсов и экологии Министерства наук о Земле, Кочи, Индия

³Центр углубленного изучения морской биологии Университета Аннамалай, Парангипеттай, Индия

⁴Центр морской науки и техники Университета Манонманиам Сундаранар, Раджаккамангалам, Индия

⁵Государственный музей естественной истории, Штутгарт, Германия

*E-mail: marinmahadevan@gmail.com

Поступила в редакцию 07.10.2022 г.

После доработки 22.11.2022 г.

Принята к публикации 24.11.2022 г.

Сообщается о новой поимке *Scorpaenopsis obtusa* Randall et Eschmeyer, 2002 у юго-восточного побережья Индии. В рыболовной гавани Тутикорин, Индия 21 апреля 2022 г. в прилове тралового промысла обнаружены три экземпляра *S. obtusa* стандартной длиной *SL* 67.6–75.1 мм. Указаны морфометрические и меристические признаки и проведено их сравнение с опубликованными данными. Обнаружение данного вида в водах Индии расширяет известный ареал *S. obtusa*, который ранее на востоке ограничивался водами Мьянмы. Вышеупомянутый вид является новым дополнением к списку морских рыб прибрежных вод Индии.

Ключевые слова: *Scorpaenopsis obtusa*, первая поимка, залив Маннар, Тутикорин, траловый прилов.

DOI: 10.31857/S0042875223030220, **EDN:** BZCFIF

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.